

АКАДЕМИЯ НАУК СССР



РЕДКОЛЛЕГИЯ СЕРИИ «НАУЧНО-БИОГРАФИЧЕСКАЯ ЛИТЕРАТУРА»
И ИСТОРИКО-МЕТОДОЛОГИЧЕСКАЯ КОМИССИЯ
ИНСТИТУТА ИСТОРИИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ АН СССР
ПО РАЗРАБОТКЕ НАУЧНЫХ БИОГРАФИЙ ДЕЯТЕЛЕЙ
ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ:

*Л. Я. Бляхер, А. Т. Григорьян, Б. М. Кедров,
Б. Г. Кузнецов, В. И. Кузнецов, А. И. Купцов,
Б. В. Левшин, С. Р. Микулинский, Д. В. Ознобишин,
Э. К. Соколовская (ученый секретарь), В. Н. Сокольский,
Ю. И. Соловьев, А. С. Федоров (зам. председателя),
И. А. Федосеев (зам. председателя),
Н. А. Фигуровский (зам. председателя),
А. А. Чеканов, С. В. Шухардин, А. П. Юшкевич,
А. Л. Яншин (председатель), М. Г. Ярошевский*

В. И. Гутина

**Николай Александрович
КРАСИЛЬНИКОВ**

(1896—1973)



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1982

Г 97 Г у т и н а В. Н. **Николай Александрович Красильников (1896—1973)**. М.: Наука, 1982. 215 с. (Серия «Научные биографии»).

Книга посвящена жизни и деятельности крупного советского микробиолога, члена-корреспондента АН СССР Николая Александровича Красильникова. Прослежены истоки и развитие научных интересов ученого, рассматривается его вклад в советскую и мировую общую микробиологию, оценивается современное состояние некоторых теоретических положений Н. А. Красильникова.

Книга рассчитана на широкий круг читателей, интересующихся развитием отечественной микробиологии.

16.1

Ответственные редакторы:

доктор биологических наук

А. Е. КРИСС,

доктор биологических наук

Л. В. КАЛАКУЦКИЙ

От автора

Биография Николая Александровича Красильникова, крупного советского микробиолога, чрезвычайно поучительна. В ней отражен жизненный путь человека, посвятившего себя служению науке, людям, своей Родине.

Становление Н. А. Красильникова как ученого, представителя новой советской интеллигенции, неразрывно связано с Октябрьской революцией. Весь его жизненный и научный путь — это яркая иллюстрация глубоких социально-исторических и культурных преобразований в нашей стране. Только благодаря им разносторонне одаренный выходец из крестьянской семьи смог проявить свои природные дарования, стать выдающимся ученым. Безграничная преданность науке, многогранность и фундаментальность исследовательской деятельности, новаторство и особое чувство нового, стремление принести максимальную пользу обществу, страстность в работе и поистине феноменальная целеустремленность — таковы наиболее характерные черты Н. А. Красильникова. Кроме того, особая эстетичность его натуры, строжайшая этика в научной деятельности, прямолинейность и бескомпромиссность в отношениях с людьми характеризовали незаурядную личность Николая Александровича.

Сфера научной деятельности Н. А. Красильникова охватывала ряд областей микробиологии. С его именем связано развитие таких ее разделов, как изменчивость и наследственность микроорганизмов, идентификация новых форм и таксономия, сельскохозяйственная и почвенная микробиология, антибиоз, актиномицетология, новые принципы и методы изучения микроорганизмов.

Несмотря на разноплановость научных интересов Н. А. Красильникова, вся его исследовательская деятельность была тесно связана с практикой, с жизнью общества. Он был в числе первых, кто выдвинул идею использования антибиотиков актиномицетного происхождения в клинических целях, стал основателем микробиологического метода борьбы с фитопатогенной микрофлорой, инициатором применения антибиотиков в растениеводстве и животноводстве, одним из ведущих организаторов промышленного производства антибиотиков в нашей стране.

Велики заслуги Н. А. Красильникова и как одного из

пионеров советской общей микробиологии, педагога и воспитателя большого числа кадров микробиологов, консультанта многих научно-исследовательских и производственных микробиологических учреждений, активного члена международных микробиологических организаций.

Имея огромный научный багаж и обладая хорошим литературным стилем, Н. А. Красильников много писал. Его перу принадлежат более 350 научных статей и 8 монографий. Заслуги Н. А. Красильникова перед советской наукой были отмечены двумя орденами Трудового Красного Знамени, его работы были дважды удостоены Государственной премии и премии имени И. И. Мечникова, ему было присвоено звание Заслуженного деятеля науки РСФСР, он одним из первых советских микробиологов был избран членом-корреспондентом АН СССР.

После кончины ученого 11 июля 1973 г. осталось большое научное наследие, а также несистематизированный рабочий архив. В связи с тем что к началу работы над биографией архивные материалы Н. А. Красильникова, поступившие в Архив АН СССР, еще не подверглись соответствующей обработке, в книге отсутствуют ссылки на цитированные источники. К опубликованным материалам, посвященным жизни и деятельности Н. А. Красильникова, можно отнести лишь несколько кратких юбилейных публикаций, заметку в БСЭ и некролог. Основным материалом для написания биографии служили научные труды Н. А. Красильникова, архивные материалы, а также сведения, почерпнутые из бесед с его родными, коллегами, друзьями. За предоставление этих сведений автор приносит большую благодарность А. А. Имшенецкому, М. Н. Мейселю, А. Е. Крису, В. И. Кудрявцеву, Я. И. Раутенштейну, П. Н. Кашкину, А. И. Кореняко, Л. В. Калакуцкому.

Необычайная разносторонность научно-организационной деятельности Н. А. Красильникова потребовала тщательной систематизации его научных трудов, выявления и оценки наиболее важных направлений в научно-исследовательской деятельности ученого. Автор выражает глубокую признательность Л. В. Калакуцкому, А. И. Кореняко, Д. Г. Звягинцеву, И. П. Бабьевой и И. В. Асеевой за предоставление научного и биографического материала. За помощь в работе над рукописью автор благодарен всем сотрудникам сектора истории биологии Института истории естествознания и техники АН СССР.

Часть первая

Жизненный путь

Детство и юность

Николай Александрович Красильников родился 6 (18) декабря 1896 г. в селе Подвески ныне Мосальского района Калужской области.

Маленькое село Подвески находилось в самом центре России. Это было типичное дореволюционное село, раскинувшееся на бедных, нечерноземных землях средней полосы России. Его жители занимались земледелием, но скудные, плохо обрабатываемые земли давали низкие урожаи. Доходов от них не хватало даже на то, чтобы прокормить собственные семьи. Многие жители села, главным образом мужское его население, покидали родные места и уходили на заработки. Так повелось, что село Подвески издавна славилось своими малярами и штукатурами, для крестьян малярничество было таким же привычным делом, как и работа в поле. Из поколения в поколение уроженцы села овладевали малярным ремеслом и по найму работали в разных уголках России. Так и жили поколениями крестьянские семьи села Подвески, с ранних лет приобщая детей к легкому труду земледельца и маляра.

В одной из таких семей родился Н. А. Красильников. Это была большая крестьянская семья, главой которой был дед — коренной земледелец. В семье в почете были традиции русского крестьянства. Непререкаемым был авторитет главы семьи, свято соблюдались обычаи, превыше всего ценились трудолюбие и честность. Как полагалось по старому русскому обычаю, сын Александр, женившись, привел жену в свою семью. У Александра и Василисы Красильниковых родились три дочери и два сына. Чтобы прокормить и вырастить детей, отец ежегодно уходил на отхожие промыслы. В год, когда младшему сыну Николаю исполнилось десять лет, отец как всегда ушел на заработки, но больше не вернулся. Василиса Егоровна осталась с пятью малолетними детьми. Заботу о них взяли на себя престарелые родители мужа. Но

большая семья сильно нуждалась, и десятилетнего Колю было решено отдать на заработки в артель маляров. Так началась трудовая жизнь Н. А. Красильникова.

У мальчика рано проявились любознательность, интерес ко всему окружающему, желание учиться. Мать, сама неграмотная деревенская женщина, одобрила решение сына поступить в школу. Все, чем располагало село Подвески, была двухклассная деревенская школа, в которой ребятишки усваивали азы грамоты и счета. Зимой Коля учился, а летом помогал матери работать в поле, присматривать за младшими сестрами. После смерти старшего брата Коля остался единственной опорой для матери.

По окончании школы желание учиться дальше прочно овладело деревенским мальчиком. Как ни тяжело было расстаться с сыном — единственным помощником в хозяйстве, Василиса Егоровна не препятствовала его стремлению продолжать учиться. Он поступил в учительскую школу, находившуюся в селе Путогино, расположенном в десяти километрах от села Подвески. Школа была четырехгодичная и готовила учителей для сельских начальных школ. Зимой Коля Красильников жил в Путогино, а на летние каникулы возвращался в Подвески, помогал матери и одновременно работал в малярной артели.

Традиция родного села не обошла Николая Красильникова. Совсем юным он вместе с товарищами по артели нанимался на сезонные работы в разные города — побывал в Киеве, Ялте, Феодосии и даже в Петербурге. Эти годы не остались без следа: он прошел большую трудовую школу, овладел навыками многих рабочих специальностей. Особенно ему нравились столярные работы. Уже став ученым, Николай Александрович с большим удовольствием столярничал в часы отдыха и испытывал истинное удовлетворение, смастерив удачную, по его мнению, вещь. Однако именно в те юные годы, как впоследствии вспоминал Н. А. Красильников, в период учебы в учительской школе у него созрело твердое решение получить высшее образование.

При учительской школе была хорошая библиотека. Множество книг прочитал юный Красильников за годы учебы в этой школе. Уже не мальчишеские развлечения деревенских ребят, а книги поглощали все свободное время. Все привлекало внимание, вызывало интерес, волновало воображение. Любовь к чтению превратилась в подлинную страсть.

Еще одно увлечение сыграло важную роль в жизни Красильникова. С третьего класса начались уроки биологии, которую преподавал учитель по фамилии Мельвилль. Е. Н. Красильникова — жена Николая Александровича — вспоминает, что лицо Николая Александровича буквально озарялось, когда он вспоминал о своем первом учителе биологии. Это был человек, влюбленный в свой предмет, обладавший педагогическим даром, умением видеть и наблюдать. Уроки Мельвилля, дружеские беседы с ним, экскурсии и прогулки, во время которых он знакомил своих учеников с растительным и животным миром, оставили неизгладимый след в жизни Н. А. Красильникова. Они пробудили в нем интерес к исследованию природы, желание знать о ней как можно больше. Поэтому не случайно, что к окончанию школы уже вполне определилось конкретное желание — изучать природу.

Трудно сказать, как сложилась бы судьба жаждущего знаний юноши и осуществились бы его мечты, если бы не свершилась Великая Октябрьская социалистическая революция. Новые пути открылись перед такими, как он, истинными выходцами из народа. Желания, еще недавно казавшиеся призрачной несбыточной мечтой, обрели реальную возможность к осуществлению. Но завоевания революции надо было защитить, создать основу для строительства новой жизни, поэтому сразу же после свершения революции Николай Красильников вступает в ряды Красной Армии. Однако вскоре, в связи с острой нехваткой медицинского персонала на фронте, он был откомандирован на учебу в краткосрочную ротную фельдшерскую школу. По окончании школы его направили в качестве помощника лекаря во фронтовой фельдшерский пункт. Массовая демобилизация в феврале 1918 г. вновь привела Н. А. Красильникова в родную деревню. Ломка старого уклада, трудности военного времени делали и без того полную лишений жизнь в деревне крайне напряженной. Для решения острейших проблем была необходима разъяснительная работа, надо было помочь односельчанам понять значение происходивших событий. Стремясь именно в этом оказать посильную помощь, Николай Александрович организовал в селе Подвески культурно-просветительный кружок, слушателям которого — своим землякам он разъяснял создавшееся в деревне положение, помогал найти ответы на многие волновавшие их вопросы. Он устроил и первую в Подвесках избу-читальню.

В сентябре 1918 г. Н. А. Красильников получил назначение на Юго-Западный фронт в кавалерийскую дивизию. На этот раз он в качестве фронтового фельдшера был зачислен в одну из санитарных летучек. В середине 1919 г. при спасении раненых в одном из боев под городом Лиски Николай Александрович осколком снаряда был ранен в голову. Для излечения его направили в госпиталь, где ему пришлось пробыть около двух месяцев. После восстановления трудоспособности Николаю Александровичу предложили остаться при гарнизоне для службы в госпиталях. Вскоре ему поручили и заведование фельдшерским пунктом при одной из войсковых частей. Огромную нагрузку по оказанию непосредственной врачебной помощи Николай Александрович сочетал в этот период с большой просветительской работой среди солдат. Он читал им лекции на политические темы, рассказывал о событиях на фронтах. С увлечением вел он и санитарный кружок для младшего медицинского персонала.

Студенческие годы

Деятельность Н. А. Красильникова в качестве фельдшера сыграла роль в выборе им профессии. В 1921 г. в Республике Советов выявился большой недостаток в медицинских кадрах. В связи с этим был проведен массовый прием студентов в медицинские учебные заведения. Осенью 1921 г. в Петроградский медицинский институт было принято 700 человек молодежи. Среди них и бывший фронтовик Н. А. Красильников.

В числе сотен других красногвардейцев, направленных на учебу в высшие учебные заведения, Николай Александрович Красильников ехал в Петроград. Ехали в товарных вагонах, одетые в повидавшие виды солдатские шинели. У всех было приподнятое радостное настроение: впереди начиналась новая жизнь, все представлялось возможным и доступным, все трудности казались легко преодолимыми.

И вот, наконец, Петроград. Для Н. А. Красильникова это была уже не первая встреча со столицей. Но тогда, 14-летним подростком, он приезжал сюда на заработки — красить и штукатурить столичные дома. Теперь это была уже совсем иная встреча. Город должен был стать истинным домом на многие годы, распахнуть свои двери в новую жизнь.

Н. А. Красильников — студент первого курса Петроградского (ныне Первого ленинградского) медицинского института, который был создан в 1917 г. на базе Петербургского женского медицинского института, основанного в 1897 г. Это был один из первых мединституты в стране, сразу же после революции начавший широкую подготовку новых медицинских кадров.

В 20-е годы, т. е. в период студенческих лет Николая Александровича, в профессорско-преподавательский состав института входили многие выдающиеся деятели отечественной науки и медицины: физиологи преподавал Л. А. Орбели, биохимию — С. С. Салазкин, зоологию — Н. А. Холодковский, гистологию — А. С. Догель, гигиену — Г. В. Хлопин, медицинскую бактериологию — Д. К. Заболотный, а после него — П. П. Маслаковец, курс нервных болезней читал В. М. Бехтерев, факультетскую терапию — Г. Ф. Ланг, госпитальную терапию — М. В. Черноурцкий, фармакологию — А. А. Лихачев, диагностику — Н. Я. Чистович, нормальную анатомию — Вейнберг, госпитальную хирургию — Ю. Ю. Джанелидзе и т. д. Кафедру ботаники с момента основания института в 1897 г. возглавлял Г. А. Надсон. Он читал лекции по ботанике и руководил практическими занятиями по ботанике и общей микробиологии, а с 1917 г. Надсон начал читать систематический курс лекций по общей микробиологии.

Г. А. Надсон сыграл важнейшую роль в судьбе Н. А. Красильникова. Влияние его исключительно сильно проявилось в развитии моральных и нравственных черт личности Красильникова, в его формировании как ученого, педагога, общественного деятеля.

Выдающийся ученый и педагог, создавший в нашей стране научно-организационную базу для развития общей микробиологии, Надсон возглавлял кафедру ботаники в Ленинградском мединституте до 1929 г. Выпускник естественного отделения физико-математического факультета Петербургского университета, Г. А. Надсон воспринял лучшие традиции отечественной науки конца XIX в. Ученик Х. Я. Гоби, А. С. Фаминцына и И. П. Бородина, он слушал также лекции Д. И. Менделеева, Н. А. Меншуткина, И. М. Сеченова, В. В. Докучаева. Разносторонне образованный, человек высокой культуры, прямой и бескомпромиссный по натуре, Надсон был исключительно демократичен, доброжелателен и отзывчив к людям.

Для своих учеников он был не только непрерываемым научным авторитетом, но и образцом лучших человеческих качеств. О них впоследствии с восхищением вспоминали все его ученики. «Он был блестящим оратором-поэтом,— вспоминал В. И. Кудрявцев, один из учеников Г. А. Надсона по Ленинградскому мединституту.— Его лекции по биологии низших организмов... пользовались исключительной популярностью. Облик Г. А. Надсона как ученого и лектора неотделим от его облика как человека и руководителя молодежи, которая приходила к нему, увлеченная обрисованными им научными перспективами и желанием поработать сверх своих учебных занятий»¹.

Несомненно, что выдающиеся качества Надсона как ученого и человека были залогом того, что большинство его учеников стали крупными исследователями, ведущими деятелями в области общей микробиологии. Своим ученикам он давал не только необходимые специальные знания. Талант педагога и воспитателя помогал ему выявлять в каждом из них индивидуальные способности и интересы, направляя их с большим тактом и доброжелательностью. Он учил мыслить свободно и самостоятельно, прививая стремление к научной инициативе, воспитывал преданность научной истине. Воплощая в себе лучшие черты и традиции высокой отечественной культуры, Надсон общался к ней и своих учеников. Он относился к числу тех руководителей и воспитателей, которые считали для себя естественным быть в курсе не только учебных и служебных дел учеников и сотрудников, но и знать жизнь и внутренний мир каждого из них, к каждому иметь свой особый подход. Готовый всегда оказать любую помощь, он делал это с большим тактом, щадя самолюбие и достоинство.

Большой заслугой Г. А. Надсона было создание первой отечественной научной школы общих микробиологов. Это была типичная классическая научная школа. Возникшая на базе учебного заведения, она имела своей целью не только усвоение учениками обязательного специального курса, но и овладение навыками самостоятельной экспериментальной работы при обязательном опубликовании результатов научных работ. Г. А. Надсон поощрял изучение вопросов, находящихся не только в русле его собст-

¹ *Кудрявцев В. И.* Роль и значение Г. А. Надсона в развитии русской и советской микробиологии.— В кн.: Надсон Г. А. Избр. тр. М.: Наука, 1967, т. 1, с. 7.

венных научных интересов, но и всемерно содействовал развитию индивидуальных интересов своих учеников и сотрудников. Залогом этому был необычайно широкий научный кругозор Надсона. В Ботанической лаборатории Ленинградского мединститута и в Микробиологической лаборатории Академии наук СССР студенты и аспиранты разрабатывали под его руководством широкий круг проблем, ставших на длительное время традиционными для советской общей микробиологии. Школу этого выдающегося ученого и педагога посчастливилось пройти и Н. А. Красильникову.

Николай Александрович жил в студенческом общежитии. Его товарищами по общежитию были И. И. Дальберг, П. Н. Кашкин, В. Б. Сченснович, А. Н. Маркин, А. А. Никитин, К. П. Серебряков, Г. С. Филиппов. С некоторыми из них — П. Н. Кашкиным, Г. С. Филипповым, И. И. Дальбергом — завязалась тесная дружба, не прерывавшаяся до конца жизни Н. А. Красильникова.

Студентам, желавшим заниматься научно-исследовательской работой, помимо прохождения обязательной учебной программы, после прохождения первого курса предоставлялось право свободного выбора кафедры или лаборатории интересующего профиля. Как ни странно, но медицина не привлекала Николая Александровича, интерес к естественным наукам, и в особенности к ботанике, оказался сильнее. После прослушивания цикла лекций по ботанике, который Г. А. Надсон читал первокурсникам, Красильников сделал окончательный выбор — он пришел к Надсону и попросил разрешения работать под его руководством в Ботанической лаборатории. Г. А. Надсон сразу же удовлетворил его просьбу. Вскоре коллегами Красильникова по Ботанической лаборатории стали Г. С. Филиппов, В. И. Кудрявцев и М. Н. Мейсель.

С огромным увлечением трудились ученики Надсона. Днем слушали лекции, занимались практическими работами по учебной программе медицинского института, вечерами работали в Ботанической лаборатории. Все это в холодных, плохо отапливаемых помещениях института, нередко полуголодных. Но все-таки находили время и для отдыха. Как правило, сосредоточенный, молчаливый, поглощенный своими мыслями, на встречах с друзьями Николай Александрович становился душой общества. Обладая хорошим баритоном, пел знакомые с детства русские народные песни, был неутомимым танцором. Эти вечера отдыха,

в которых часто принимал участие и Надсон, тесно сближались товарищей по учебе и работе. Затем вновь возвращались к конспектам и учебникам, переводам и чтению научной литературы, к напряженным лабораторным занятиям.

Ведущим в работе лаборатории Г. А. Надсона было альголого-микологическое направление. Надсон был последователем своих учителей — Х. Я. Гоби, А. С. Фаминцына, И. П. Бородин. От них он заимствовал интерес к изучению низших организмов, в особенности к тщательному исследованию их онтогенеза. В тесной связи с этой проблемой исследовались такие вопросы, как связь функций низших организмов с их морфоцитологической организацией и индивидуальным развитием, особенности экологии различных групп низших организмов, закономерности их эволюции, роль в природе. Предметом изучения был и ряд теоретических проблем, на основе решения которых возникли оригинальные направления советской общей микробиологии. В их числе были проблемы антагонизма и симбиоза в мире микроорганизмов, функциональное значение морфоцитологических структур, особенности изменчивости и наследственности. Уже тогда характерным был широкий биологический подход к оценке изучаемых явлений. Он существенно отличался от общепринятого медицинского подхода, в соответствии с которым наибольшее внимание уделялось узкофункциональным особенностям изучаемых организмов. Большое значение придавалось возможностям практического использования результатов лабораторных исследований.

Г. А. Надсон руководил большим практикумом, в задачу которого входило овладение приемами поиска в природе новых форм микроорганизмов, выделение их в чистые культуры и определение таксономического положения. Эти работы развивали в учениках Надсона инициативу, самостоятельность, умение наблюдать и фиксировать наиболее существенное. Наряду с этим хорошая организация микроскопических исследований в лаборатории, разработанность методов культивирования микроорганизмов на различных средах, особое внимание к вопросам морфологии, цитологии и систематики содействовали приобретению его учениками высоких профессиональных знаний в области морфологии и таксономии.

Эта же направленность преобладала и в работе альгологического практикума, которым руководил П. Е. Бачин-

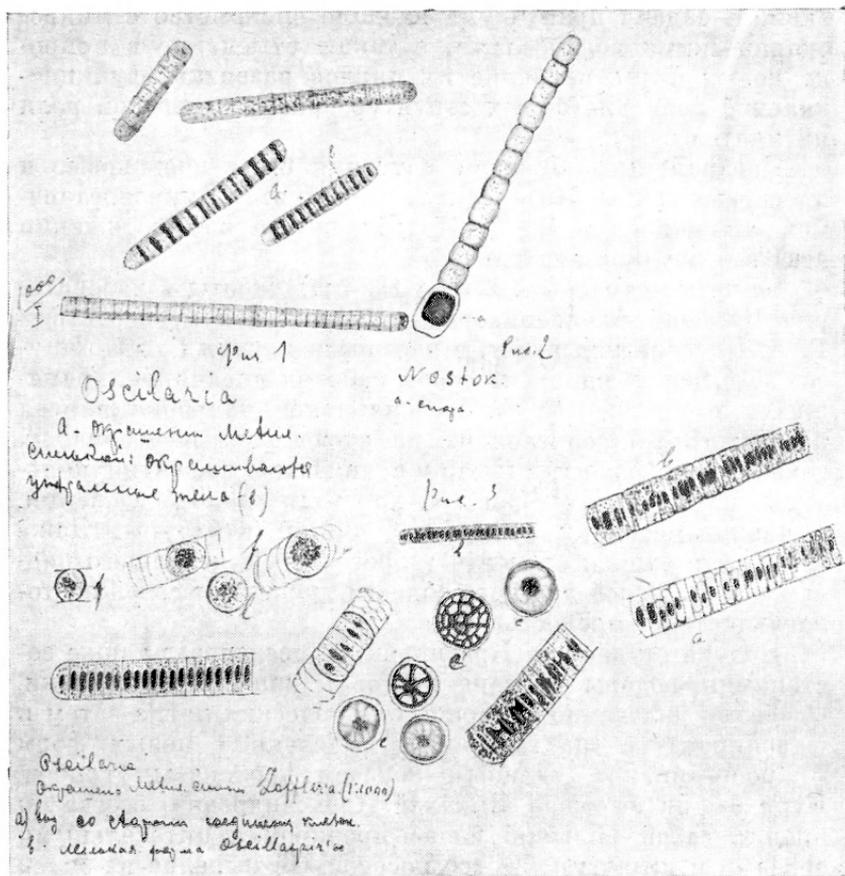
ский. В задачу практикума входило знакомство с микроскопическими водорослями, а также отыскание в природе новых форм, изучение их циклов развития, функциональной роли клеточных структур, физиологической роли пигментов и т. д.

Центральным объектом изучения были дрожжевые и плесневые грибы. Интерес к изучению этих микроорганизмов сохранился у Н. А. Красильникова на протяжении всей его научной деятельности.

За четыре года (с 1922 по 1926 г.) работы в лаборатории Николай Александрович выполнил под руководством Г. А. Надсона ряд работ, в частности изучил *Saccharomyces saturnea*. В одном из своих рабочих дневников, хранящихся в архиве, Н. А. Красильников подробно описал рост этого микроорганизма на сусле-агаре и различных сахарах, морфологию клеток в динамике развития культуры, клеточное содержимое, характер спорообразования, а также методику выделения чистой культуры. Даже сейчас эти записи студента второго курса, делавшего первые шаги в новой для него области, поражают своей обстоятельностью и зрелостью.

Будучи студентом, Красильников исследовал также состав микрофлоры нектара цветов и кишечника бабочки. Особенно увлеченно в период студенческих лет, а затем и в аспирантуре он занимался выделением новых форм микроорганизмов, главным образом дрожжевых грибов. Куда бы ни выезжал Николай Александрович, всегда он брал с собой большой запас пробирок с питательными средами и делал множество посевов. Он выделял из смеси микрофлоры чистые культуры и сопоставлял новые выявленные признаки с уже описанными в литературе. Это была истинная «охота» за новыми формами, обитающими в различных природных источниках. Особенно много новых форм дрожжей Красильников выделил из сока древесных пород, или, как его тогда называли, из «слизетечений». Формам, которые оказывались действительно новыми, он присваивал новые названия.

В студенческие годы Н. А. Красильников очень увлекался изучением развития новых форм дрожжей. Он поражал своих коллег поистине феноменальным терпением и упорством в проведении такого рода исследований. Часами, а то и днями мог он наблюдать за живой культурой, находящейся в капле питательной среды, делая зарисовки и описания деталей возрастных изменений. Необычайно



Зарисовки микроскопических наблюдений (аспирантура 1926—1929 гг.)

кропотливые, требующие огромного внимания, эти исследования давали ему возможность улавливать такие особенности в строении и развитии, которые остаются невыявленными при наблюдении за фиксированными препаратами. Большого мастерства достиг он и при изучении цитологии дрожжевых клеток — строения и изменений ядерного аппарата в ходе онтогенеза и под воздействием различных внешних факторов. Свои наблюдения Николай Александрович сопровождал превосходными по точности и изяществу выполнения рисунками. В те годы лаборатории еще не были оснащены фотографическим оборудованием и микроскопические наблюдения фиксировали от

руки на бумаге. По точности и совершенству воспроизведения увиденного цветные рисунки Красильникова явно не уступали фотографии.

Сохранившиеся архивные материалы позволяют видеть, как много внимания Н. А. Красильников уделял в студенческие годы изучению научной литературы: специальной микробиологической, трудов классиков биологии, по теоретическим общебиологическим проблемам. Поражают обстоятельностью его конспекты трудов Ч. Дарвина, К. Линнея, Ж. Б. Ламарка, Жоффруа Сент-Илера, Ж. Бюффона, И. В. Гете, Ф. Кона, Л. Пастера. Большой интерес проявлял он и к работам французских материалистов — Д. Дидро, Ж. Ламетри, П. Гольбаха и др. Николай Александрович не просто выписывал заинтересовавшие его положения, а главным образом комментировал и рассуждал по поводу прочитанного, излагая по каждому вопросу собственные соображения. Многочисленные подчеркивания, восклицательные и вопросительные знаки на полях конспектов — свидетельство вдумчивого, эмоционального восприятия материала.

Для учащейся молодежи 20-х годов общественная деятельность была такой же важной стороной жизни, как и занятия в институте. Студент Красильников организовал научный кружок, которым руководил до окончания института. Много внимания он уделял политико-просветительной работе среди рабочих завода «Красногвардеец», бойцов подшефной воинской части.

Тем временем подходили к концу годы учебы в институте. Выявились незаурядные способности к научной работе, умение анализировать и обобщать полученные результаты. Обратили на себя внимание и его необычайное трудолюбие, целеустремленность в работе, всепоглощающая увлеченность научным поиском. Для Г. А. Надсона стало ясным: Красильников должен продолжать учиться, его следует оставить в аспирантуре.

После сдачи экзаменов в мае-июне 1926 г. Н. А. Красильников получил свидетельство об окончании института и присвоении ему звания врача-терапевта, а с ноября 1926 г. для Н. А. Красильникова начался новый этап жизни — он стал аспирантом Ленинградского медицинского института.

Аспирантура и докторантура

В те годы защита диссертации не считалась непременно завершающим этапом пребывания в аспирантуре. Аспирант в течение трех лет мог разрабатывать разнообразные научные проблемы. Результаты проведенных исследований публиковались в виде отдельных работ, и если они представляли научный интерес, степень кандидата наук присуждалась по их совокупности.

Став аспирантом, Николай Александрович с большим подъемом включился в работу. Многое уже было освоено, накопился и опыт экспериментальной работы. Постоянное внимание и поддержка Г. А. Надсона еще более укрепляли веру в успех. Все было подчинено одной цели — сделать как можно больше, расширить и углубить свои знания. Этому содействовали не только работа в лаборатории и изучение научной литературы, но и частые дружеские беседы с Г. А. Надсоном.

Георгий Адамович относился к числу тех педагогов, которые считали, что встречи в непринужденной домашней обстановке полезны не только для отдыха, но и для налаживания контакта, необходимого для успешной совместной работы, взаимного обогащения и взаимопонимания. Руководствуясь этим убеждением, он регулярно устраивал научные собеседования у себя дома, заботясь о том, чтобы все чувствовали себя как можно свободнее, мыслили и высказывались, ничем себя не стесняя. Этому способствовала и особая манера Надсона вести беседу: он никогда не задавал прямых вопросов, а как бы издалека, начав рассказ о чем-нибудь второстепенном, подводил своего собеседника к интересующему его вопросу и добивался того, что тот сам с увлечением начинал рассказывать о своих делах. Все ученики Надсона необычайно дорожили этими встречами, стремясь не пропустить хотя бы одну из них. Несколько раз в году Георгий Адамович и Мария Яковлевна — жена Надсона — устраивали у себя дома и настоящие праздничные вечера — с чаепитием, танцами, играми.

Для Н. А. Красильникова, к которому Г. А. Надсон всегда проявлял особое внимание и симпатию, эти встречи были особенно дороги и полезны. Любое общение с учителем было для него не только научной школой: оно приобщало к общей культуре, развивало интеллект. От природы молчаливый, к тому же в юные годы не имевший

возможности развивать свою устную речь, Красильников учился во время этих бесед свободно излагать свои мысли, обмениваться научными соображениями.

Н. А. Красильников владел хорошим литературным слогом. Природное дарование и прочтение в детские годы множества книг развили в нем литературные способности, сделали его хорошим стилистом. Некоторые из его историко-научных очерков, например предисловие к книге Р. Валлери-Радо «Жизнь Пастера», поражают красотой и совершенством художественно-литературного стиля.

Первые полтора года пребывания в аспирантуре Н. А. Красильников занимался главным образом изучением микрофлоры разнообразных мест обитания. Как и в студенческие годы, эта деятельность все так же увлекала Николая Александровича, а Надсон всячески поощрял ее, давая полный простор инициативе своего аспиранта. Ни одна поездка на природу (для сбора материала или в целях отдыха) не обходилась без того, чтобы он не привозил с собой интересующий его материал. Пробы брались из почв, водоемов, из нектара цветов, «слизетечений» древесных пород, с поверхности овощей и фруктов, из обычной водопроводной воды и т. п. Хорошо владея техникой выделения чистых культур и имея достаточно глубокие знания о систематическом разнообразии мира микроорганизмов, Н. А. Красильников за годы аспирантуры выделил и описал много новых форм микроорганизмов.

Наряду с работами по выделению новых форм Красильников изучал влияние сильнодействующих факторов на жизнедеятельность низших организмов и исследовал закономерности образования новых рас у микроорганизмов (спонтанного и индуцированного). Эти проблемы были центральными при разработке школой Г. А. Надсона концепции индуцированного мутагенеза. Главным был



Г. А. Надсон

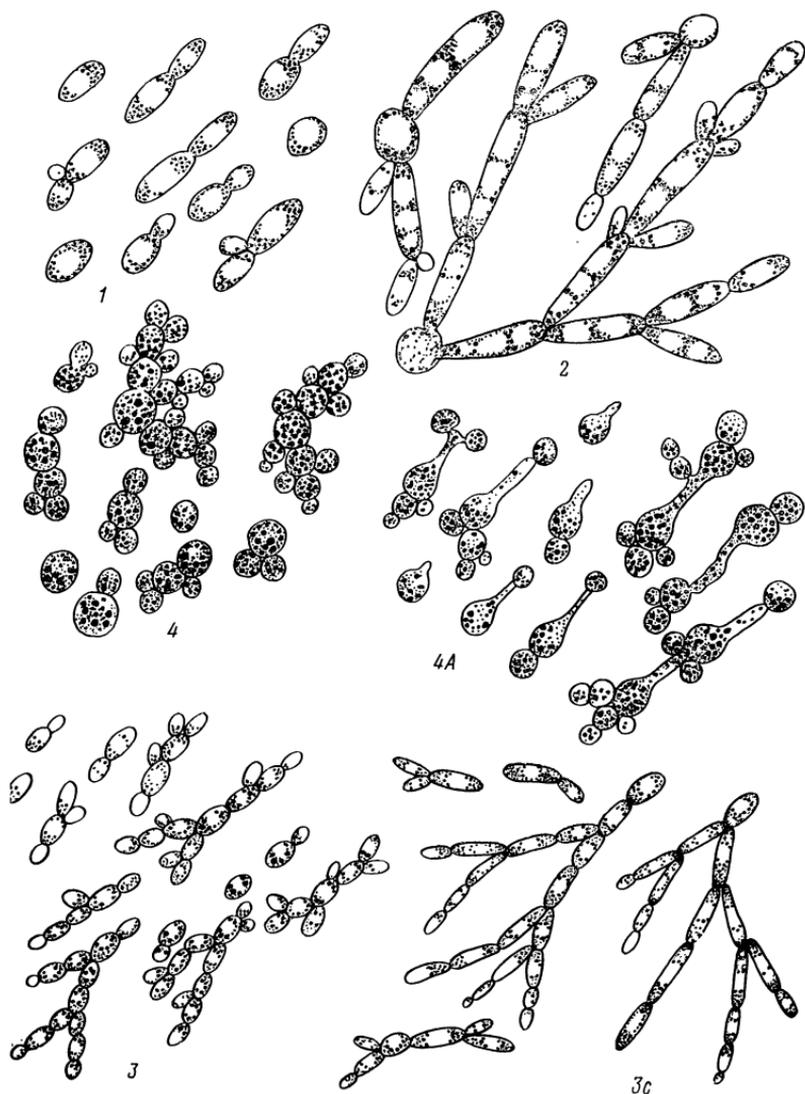
вопрос о природе происходящих изменений, о механизме их осуществления и биологическом значении.

Основные работы по изучению проблемы расообразования Н. А. Красильников выполнял будучи докторантом, т. е. в 1929—1932 гг., а также сотрудником Микробиологической лаборатории Академии наук в Ленинграде. В годы аспирантуры были сделаны лишь первые шаги в этом направлении, оказавшиеся, однако, крайне важными для расширения знаний в этой области и приобретения специальных навыков работы. В 20-е годы вместе с Красильниковым в области экспериментальной изменчивости под руководством Г. А. Надсона работали В. И. Кудрявцев, М. Н. Мейсель, Г. С. Филиппов, А. Г. Конокотина, Э. Я. Рохлина-Глейхевихт, А. Я. Жолкевич. Это были пионеры новой области знания, их трудами закладывалась основа важнейшего раздела науки.

Работы Красильникова в области расообразования были тесно связаны с его работами по изысканию и выделению новых форм. Объектами для изучения закономерностей образования новых рас служили в основном выделенные им самим новые формы микроорганизмов. Кроме того, именно Николай Александрович еще в аспирантуре первым начал систематическое изучение явления спонтанного расообразования, природа и происхождение которого были в тот период совершенно неизвестны. Уже тогда проявилась характерная черта Красильникова-исследователя — научное новаторство, стремление к познанию мало изученного, требующего творческой самостоятельности и инициативы.

В 1926—1929 гг. еще одна тема привлекала внимание Николая Александровича — изучение микрофлоры животных и насекомых. Разработка этой темы находилась в прямой связи с его студенческими работами. Сохранились многочисленные «Протоколы», в которых содержались подробные описания обнаруженных микроорганизмов, их родовая и видовая идентификация. Такие записи мог сделать уже весьма зрелый специалист, обладающий глубокими познаниями в области систематического разнообразия микроорганизмов.

Обширные исследования проводил аспирант Красильников и по изучению почвенной микрофлоры, хотя почвенно-микробиологическое направление не было характерным для школы Г. А. Надсона. Стимулом к изучению почвенной микрофлоры служила все та же страсть к поискам новых форм.



Зарисовки последовательного ряда спонтанных рас дрожжей (1927 г.)

В эти годы Николай Александрович очень много работал над совершенствованием своего общего образования, много внимания уделял изучению языков. И это одновременно с напряженной работой в лаборатории. Здесь, в атмосфере живого обмена опытом и мыслями ширился

кругозор будущего ученого, оттачивалось его экспериментальное мастерство, формировался творческий путь.

В годы аспирантуры были сделаны первые шаги и на педагогическом поприще: с 1927 г. он начал вести практические занятия для студентов младших курсов мединститута. Сначала это был практикум по ботанике, затем по общей микробиологии. С большим увлечением начинающий педагог приступил к разработке практического курса обучения по общей микробиологии. Это был совершенно самостоятельный труд Николая Александровича, построенный в значительной мере на собственных знаниях и опыте. Курс был составлен из 12 занятий, включавших усвоение теоретического и экспериментально-методического материала. По сохранившимся записям видно, как тщательно разрабатывал он программу занятий, обдумывал форму подачи материала. Н. А. Красильников проводил занятия в виде живой беседы с учениками, требуя от них творческого восприятия и самостоятельности.

Так напряженно и увлекательно проходили годы обучения в аспирантуре. Умение работать с необычайным упорством, предельно сосредоточиться и довести до конца начатое дело уже тогда характеризовало Н. А. Красильникова. Помнившие его в те годы воспроизводят внешний облик Николая Александровича: здоровый, хорошо физически сложенный молодой человек, среднего роста, с правильными чертами лица и копной густых волос, немного медлительный и молчаливый, но всегда готовый отозваться на шутку, принять участие в общем веселье.

В конце 20-х годов наша страна строила новую жизнь: создавала социалистическую экономику, формировала новую культуру, благоустраивала быт. Учащаяся молодежь была мобилизована на борьбу с неграмотностью населения. Включились в эту работу студенты и аспиранты Ленинградского медицинского института. К каждому аспиранту или студенту «прикрепляли» по два человека неграмотных. После нескольких месяцев обучения ведущие эти занятия должны были отчитаться о проделанной работе перед своим бригадиром и получить от него новые задания. Аспиранту Н. А. Красильникову было поручено руководить несколькими бригадами. Занятия проводились в аудитории мединститута в вечерние часы. Однажды к Красильникову пришла рассказать о своих занятиях студентка первого курса Екатерина Николаевна Моисеева — племянница профессора М. В. Черпоруцкого. Это было в

1927 г., когда Николай Александрович уже заканчивал первый год обучения в аспирантуре. С этого дня и началось их знакомство, вскоре перешедшее в дружбу. Общение с живой, всегда жизнерадостной и энергичной девушкой, общие профессиональные интересы, свойственная обоим увлеченность работой и учебой сближали, содействовали дружбе и взаимопониманию, несмотря на значительную разницу в возрасте.

14 января 1928 г. Г. А. Надсон был избран членом-корреспондентом, а 12 января 1929 г. — действительным членом Академии наук СССР по специальности «общая микробиология». С этого времени начинается новый этап в научной и организационной деятельности Георгия Адамовича. Это было началом и нового этапа в истории советской общей микробиологии.

По инициативе Г. А. Надсона в Ленинграде в системе Академии наук было создано первое микробиологическое учреждение — Микробиологическая лаборатория, которая была официально открыта 1 октября 1930 г. Лаборатория находилась на набережной адмирала Макарова, в помещении, граничащем с Институтом физиологии им. И. П. Павлова, и занимала четыре большие комнаты. Директором лаборатории был назначен Г. А. Надсон. Благодаря его большому педагогическому и общественно-организационному опыту сравнительно в короткий срок были преодолены организационные трудности, налажена планомерная работа нового коллектива.

Одним из первых организационных мероприятий, проведенных в Микробиологической лаборатории, был прием в аспирантуру повышенного типа — докторантуру, в которую было зачислено шесть человек, в их числе был и Н. А. Красильников.

В докторантуре готовили высококвалифицированные научные кадры, способные к самостоятельной научно-исследовательской работе. Защита диссертации была желательным, но не всегда обязательным завершающим этапом. Коллегами по докторантуре стали его сокурсники по мединституту — М. Н. Мейсель и В. И. Кудрявцев, а также А. А. Имшенецкий, М. А. Кушнарев и Е. М. Пружанская. Кроме основной группы докторантов, был организован и подготовительный отдел, в который зачислили М. А. Литвинова и М. С. Габриелян. Научными сотрудниками лаборатории стали А. А. Бачинская, Г. К. Бурговиц, Г. С. Филиппов, П. Н. Кашкин, Т. М. Кондратьева.

Для Н. А. Красильникова деятельность в Микробиологической лаборатории в качестве докторанта тематически во многом была продолжением его аспирантских работ. Вместе с тем именно в этот период у Николая Александровича возникли идеи, над развитием которых он работал на протяжении всей своей научной деятельности. Речь прежде всего идет об использовании метода экспериментальной изменчивости для выявления родственных связей между отдельными группами микроорганизмов. Кроме того, он все так же интенсивно занимался поисками и идентификацией новых форм, изучал закономерности процесса расообразования, особенности онтогенеза и экологии микроорганизмов. Несколько работ по названной тематике были выполнены и написаны в соавторстве с Г. А. Надсоном. Обращает на себя внимание тот факт, что работы этого периода представляли собой уже не только описание экспериментальных фактов, в них четко обнаруживается склонность автора к широкому теоретическому обобщению и общеприкладной оценке выявленных свойств и признаков. Н. А. Красильников делал это, опираясь не только на данные, почерпнутые из литературы, но и на собственный экспериментальный материал. Особенно много внимания он уделял в те годы проблеме расообразования. Уже не только спонтанное, но и экспериментальное, т. е. индуцированное внешними факторами, образование новых рас микроорганизмов служило темой его исследований.

Следует сказать, что в 30-е годы проблема расообразования (природа и механизм этого процесса) была центральной среди проблем, разрабатываемых коллективом, руководимым Г. А. Надсоном. Основное положение ее заключалось в следующем: «„живая система“ может изменяться и перестраиваться по некоторым определенным путям, зависящим прежде всего от внутренних закономерностей данной системы в данный момент»².

Этот вывод был итогом многолетних исследований Г. А. Надсона и его научного коллектива, в состав которого входили Н. А. Красильников, А. А. Имшенецкий, В. И. Кудрявцев, М. Н. Мейсель, П. Н. Кашкин, А. С. Кривиский, Е. М. Пружанская, А. Я. Жолкевич, Е. Н. Штерн, Э. Я. Рохлина, Т. М. Кондратьева, Ю. М. Оленов и др. Именно благодаря их работам была создана теория индуцированного мутагенеза, заложены основы направления, ставшего традиционным для советской микробиологии —

² Надсон Г. А. Избр. тр. М.: Наука, 1967, т. 2, с. 248.

изучение экспериментальной изменчивости микроорганизмов. Новизна и широкая перспективность этого научного направления стимулировали деятельность молодых исследователей, содействовали проявлению их творческой инициативы.

Как и прежде, изучение закономерностей процесса расообразования Н. А. Красильников проводил преимущественно с микроорганизмами, выделенными им из природы, главным образом с дрожжевыми грибами. Ряд работ он осуществил в сотрудничестве с Г. С. Филипповым. Сохранился интересный документ — «Договор» о соревновании, заключенный между Красильниковым и Филипповым и датированный апрелем 1931 г. В «Договоре», написанном рукой Филиппова, говорилось: «Обязуемся помимо производственного плана выполнить в ударном порядке следующую научно-исследовательскую работу: изучить микрофлору слизетечения деревьев (дрожжевую и плесневую) по преимуществу с точек зрения систематической, морфологической, физиологической и флористической, а также в отношении возможности использования выделенных микроорганизмов в практическом отношении... Для этого:

а) провести параллельное изучение материала по слизетечению, собранного каждым из нас за период с 1923 по 1930 г. с описанием всех особенностей (более подробно для форм новых или интересных в практическом отношении).

б) описать микроорганизмы, выделенные из слизетечения северных и южных древесных пород (дуб, клен, береза, липа, ольха, вяз, граб, бук, шелковица и др.) с установлением микроорганизмов, характерных для того или иного слизетечения в различных районах Союза.

с) весной и летом произвести тщательные дополнительные сборы микрофлоры слизетечения в окрестностях Ленинграда и по возможности в южных районах Союза. Кроме того, произвести экспериментальные засечки на деревьях и установить регулярное наблюдение за появлением микрофлоры, ее сменой и источниками происхождения. В связи с последним вопросом включить в задание изучение микрофлоры воздуха и насекомых, посещающих слизетечение.

д) настоящую работу закончить лабораторной и литературной обработкой к 1 января 1932 г.»

Этот «Договор», живо воспроизводящий научную жизнь ее авторов,— страничка истории прошлых лет. По

изложенной в нем программе, намечаемой к выполнению всего лишь за восемь месяцев, можно себе представить, какое напряжение потребовалось от молодых исследователей, чтобы выполнить все эти дополнительные, «помимо производственного плана», обязательства. Этому содействовали исключительно дружеские взаимоотношения, сложившиеся между Красильниковым и Филипповым еще в студенческие годы. Их объединяла общность научных интересов и безграничная преданность науке.

Интенсивная научная деятельность в годы учебы в докторантуре совпала в жизни Н. А. Красильникова с большим событием в личной жизни: в сентябре 1931 г. Е. Н. Моисеева стала женой Николая Александровича. К этому времени Екатерина Николаевна уже окончила медицинский институт по хирургическому отделению. Получив специализацию рентгенолога, она по распределению была направлена в г. Свирьстрой.

С середины 1932 г. окончился официальный срок пребывания Н. А. Красильникова в докторантуре Микробиологической лаборатории Академии наук СССР. Встал вопрос о месте дальнейшей работы, о зачислении в постоянный штат сотрудников лаборатории. Решить этот вопрос сразу не удалось — не оказалось вакантной должности.

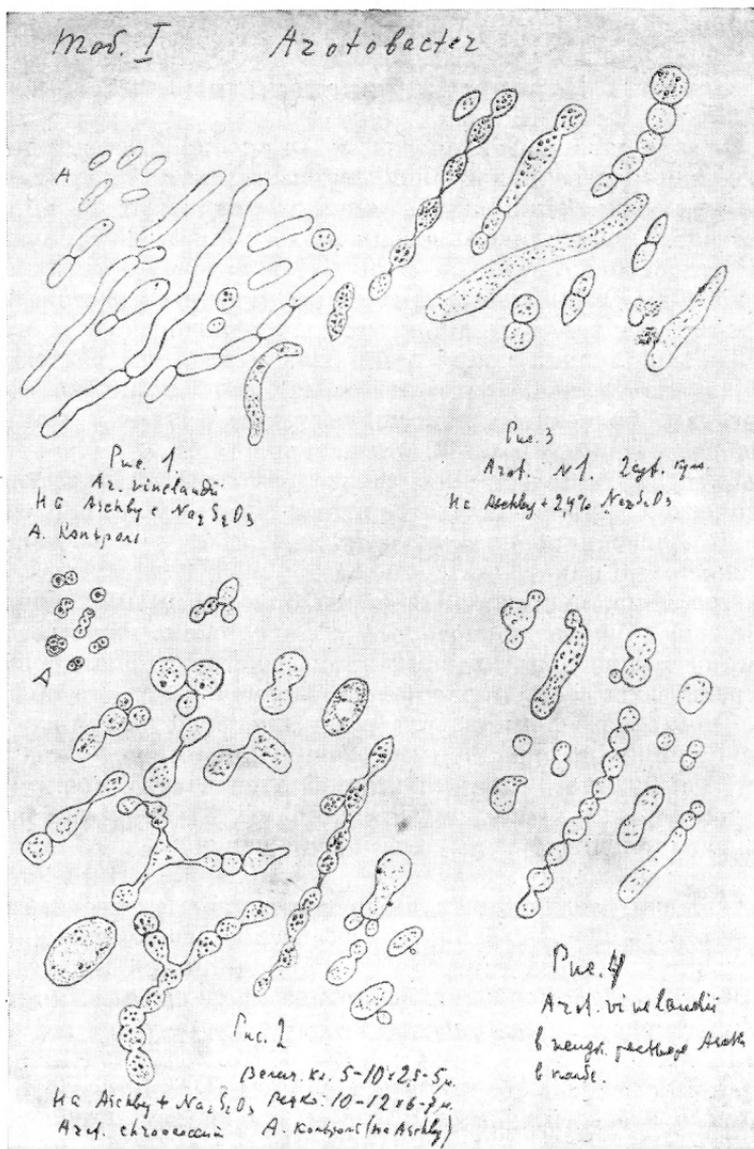
В это время разворачивались работы по строительству плотины и гидроэлектростанции на Волге в районе г. Камышина, а также по проведению орошения огромной территории приволжских засушливых земель с целью поднять их плодородие. Осуществлению этого грандиозного проекта должна была предшествовать комплексная научная подготовка. В связи с чем Академии наук СССР было поручено проведение почвенно-агрономических, ботанических и агрофизиологических исследований. Для их выполнения была создана экспедиция исследователей соответствующих профилей, получившая название «Экспедиция по изучению условий орошения Среднего и Нижнего Поволжья». Начальником экспедиции был назначен Б. А. Келлер, его заместителем — В. А. Ковда. В состав экспедиции входили три группы: почвенная (руководители Б. Б. Польшов и Л. И. Прасолов), геоботаническая (руководитель Б. А. Келлер) и агрофизиологическая-микробиологическая (руководитель А. А. Рихтер). Для участия в работе микробиологической группы был приглашен Н. А. Красильников. Приняв это предложение, он вместе со всей экспедицией в начале лета 1932 г. отбыл в Заволжье.

Заволжская экспедиция

В задачу агрофизиологов и микробиологов входило изучение трех основных проблем, имевших важное значение для увеличения эффективности поливного растениеводства на засушливых заволжских землях: 1) динамика устойчивости культурных растений в условиях поливного хозяйства; 2) динамика питания культурных растений в этих же условиях; 3) динамика микробиологических процессов в поливной почве и их роль в питании растений.

Научная разработка этих проблем была поручена трем бригадам физиологов растений и двум бригадам микробиологов. Бригадирями были назначены Н. А. Красильников и А. В. Рыбалкина; общее руководство микробиологической группой осуществлялось Н. Н. Сушкиной. Николай Александрович был включен и в состав общей Комиссии по ирригации.

Проблема, поставленная перед бригадами микробиологической группы, заключалась в следующем: изучить динамику микробиологических процессов, обуславливающих сохранение и восстановление плодородия почв. Эта общая проблема дифференцировалась на три раздела: 1) изучение влияния полива на микрофлору почвы и ее динамику; 2) изучение динамики микробиологических процессов в промежутках между двумя поливами; 3) изучение микрофлоры специфических ризосфер культурных растений. В плане названных задач перед микробиологами были поставлены следующие конкретные вопросы: определение видового и количественного состава микрофлоры на орошаемых и неорошаемых участках, влияние отдельного полива на почвенно-микробиологические процессы и микрофлору ризосферы. Работы микробиологической группы проводились в нескольких местах Заволжья — сначала на полях Костычевской станции, близ села Валуйки, расположенного в бассейне реки Еруслан, и в районе Астрахани на Зональной опытной станции, а затем в 1934—1935 гг. в районе озера Эльтон и на опытных полях Куйбышевского сельскохозяйственного института (станция Кинель). В первый год работы в состав микробиологической группы от Микробиологической лаборатории АН СССР входили Н. А. Красильников, А. В. Рыбалкина, Т. М. Кондратьева, М. С. Габриелян, от Почвенного института АН СССР — Н. Н. Сушкина, К. Д. Меримсон и Н. В. Шаркова. В по-



Зарисовки морфологических различий азотобактера при росте его на различных средах (1933 г.)

следующие годы в состав группы вошли Г. М. Кублановская, А. Е. Крисс, М. А. Литвинов, а также аспиранты и студенты микробиологических кафедр Московского и Ленинградского университетов.

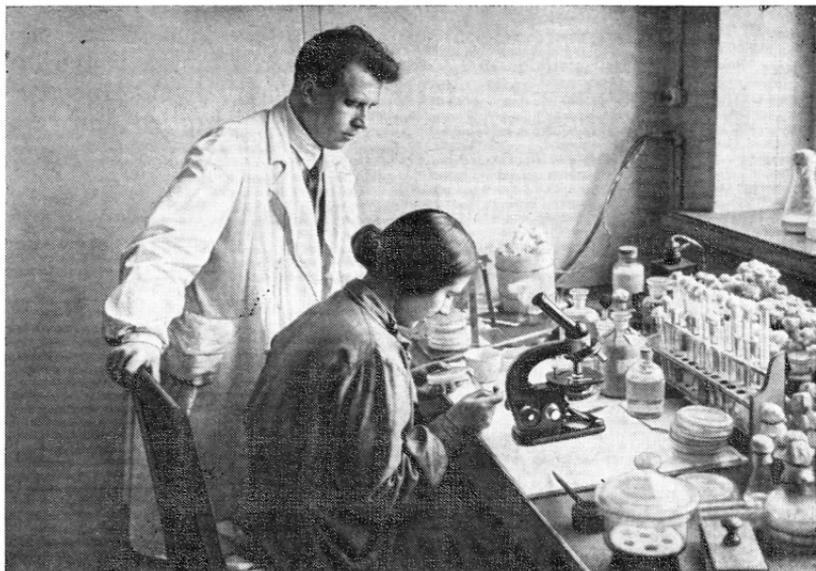
В трудных бытовых условиях работали участники экспедиции. Но молодость, энтузиазм, горячее желание сделать все возможное брали свое. Уже в первый год были получены важные результаты, о которых Н. А. Красильников, А. В. Рыбалкина и М. С. Габриелян сообщили в своем отчете, опубликованном в 1933 г. в «Трудах» экспедиции.

Для Н. А. Красильникова работа в экспедиции была, по существу, началом освоения новой сферы деятельности, важным переломным моментом в развитии его научных интересов. Очень скоро новая тематика увлекла его. В ходе исследований видового и количественного составов почвенной микрофлоры, условий жизнедеятельности различных групп почвенных микроорганизмов и их взаимоотношений с сельскохозяйственными растениями особый интерес у него вызвали такие вопросы, как взаимодействие прикорневой микрофлоры с растениями, степень специфичности ризосферы, роль различных групп микроорганизмов, и в особенности актиномицетов, в жизни почвы. При изучении названных проблем у Николая Александровича возникли идеи, развитию которых он посвятил последующие годы своей деятельности. По сохранившимся в его архиве материалам видно, что много внимания он уделял знакомству с литературой по почвенной и сельскохозяйственной микробиологии.

После завершения летних работ в 1932 г. Николай Александрович вернулся в Ленинград, где занялся обработкой привезенного материала, в то же время продолжая работы по прежней тематике, главным образом по проблеме расообразования. В начале 1933 г. Н. А. Красильников был зачислен в должности микробиолога в Микробиологическую лабораторию АН СССР.

Летом 1934 и 1935 гг. группа микробиологов вновь работала в Заволжье. В 1934 г. в бригаду Красильникова была включена студентка кафедры микробиологии МГУ, ученица Е. Е. Успенского, Александра Ивановна Кореняко. С этого началось многолетнее научное сотрудничество Николая Александровича и А. И. Кореняко, ставшее одновременно и большой дружбой. Не прерывавшееся до конца жизни Красильникова творческое содружество этих горячо преданных своей профессии людей отмечено яркими научными событиями.

Деятельность в Заволжской экспедиции имела для Н. А. Красильникова далеко идущие последствия: его



Н. А. Красильников и А. И. Коренько (1938 г.)

научные интересы сосредоточились в области почвенной и сельскохозяйственной микробиологии. Собранный им и его сотрудниками фактический материал стал основой для объединения микробиологических исследований с растениеводством и агрономией. Главным же итогом деятельности Н. А. Красильникова в Заволжской экспедиции следует считать выбор им пути дальнейшей научной деятельности. Немалую роль в этом сыграла присущая Николаю Александровичу научная интуиция, подсказавшая, что в изучении некоторых привлекших его внимание вопросов скрыты широкие научные перспективы.

Предвоенные годы

В 1934 г. многие учреждения Академии наук, в том числе и Микробиологическая лаборатория, были переведены в Москву. В том же году на базе лаборатории был организован Институт микробиологии Академии наук СССР. Директором института был назначен Г. А. Надсон, его заместителем — Г. К. Бургвиц, ученым секретарем — А. Е. Крисс. В структуру института были включены следующие отделы: отдел изменчивости, наследственности



Сотрудники Института микробиологии АН СССР (Москва, 1936 г.)
Сидят (слева направо) Н. К. Сонина, Н. В. Стадниченко, М. Н. Мейсель, Г. А. Надсон (четвертый), Я. И. Раутенштейн (шестой), А. И. Корняко (восьмая); стоят — В. И. Кудрявцев, А. Е. Крисс, М. А. Литвинов, Л. И. Солнцева, Н. А. Красильников, А. А. Имшенецкий, А. Боярская (восьмая)

и эволюции микробов; отдел ультрамикробов и фильтрующихся вирусов; отдел симбиоза и антагонизма; отдел вирусных заболеваний человека, животных и растений; отдел микобактерий и актиномицетов. Заведующим этим отделом в 1935 г. был назначен Н. А. Красильников.

С переездом в Москву начался новый этап в научной деятельности Н. А. Красильникова. С этого момента вся жизнь Николая Александровича была неразрывно связана с Москвой.

В тот период Н. А. Красильников жил в Москве один, без семьи. Осенью 1936 г. в Москву переехала Екатерина Николаевна с дочкой Таней.

Назначение Николая Александровича на должность заведующего отделом микобактерий и актиномицетов не было случайностью. К этому времени уже четко определились его интересы в области почвенной микробиологии. Главное внимание он сосредоточил на изучении лучистых грибов, т. е. актиномицетов. Продолжая полевые и экспериментально-лабораторные исследования, Н. А. Красильников занимался обработкой материалов Заволжской экспедиции, касающихся биологии актиномицетов. В этот период он опубликовал большое число работ по различным

вопросам почвенной и сельскохозяйственной микробиологии. Широта охвата исследуемого материала, оригинальность его научной трактовки, высокий экспериментальный уровень работ — все это свидетельствовало о научной зрелости их автора. В это время Николай Александрович интенсивно работал над рукописью, посвященной биологии актиномицетов.

21 апреля 1936 г. на заседании Квалификационной комиссии по биологическим наукам Академии наук были заслушаны два вопроса: 1) о присуждении Н. А. Красильникову ученой степени кандидата наук по совокупности научных работ; 2) о допуске его к защите докторской диссертации, об утверждении в качестве оппонентов члена-корреспондента Академии наук Б. Л. Исаченко и профессора МГУ Л. И. Курсанова. 21 июня 1936 г. на заседании Ученого совета Института микробиологии была утверждена тема его докторской диссертации «Строение, развитие и классификация Actinomycetales».

1 февраля 1936 г. Г. А. Надсон, смещавший деятельность директора Института с обязанностями заведующего отделом изменчивости, наследственности и эволюции микроорганизмов, назначил своим заместителем по отделу Н. А. Красильникова.

К началу второй половины 30-х годов Н. А. Красильников — один из ведущих ученых Института микробиологии. Им было опубликовано более 30 научных работ, окончательно определились основные направления научной деятельности — систематика микроорганизмов, проблемы почвенной микробиологии и актиномицетология. Главное внимание в этот период Николай Александрович сосредоточил на подготовке к защите докторской диссертации. К моменту завершения работы она представляла собой фундаментальный труд — 450 страниц текста и 75 страниц библиографии, с огромным количеством таблиц, диаграмм, рисунков.

Защита диссертации состоялась 15 мая 1937 г. на заседании Квалификационной комиссии, находившейся в ведении Биологической ассоциации Академии наук СССР. Во «Вступительном слове» Н. А. Красильников назвал конкретные задачи, которые он поставил перед собой, приступая к работе над диссертацией. Указав, в частности, на то, что «нет работ, которые освещали бы эту группу организмов с точки зрения их развития, а именно этим и объясняется отсутствие единой классификации лучистых

грибков»³, одну из основных задач работы Николай Александрович определил как «изучение строения, истории развития, а также культуральных и некоторых физиологических особенностей актиномицетов с тем, чтобы попытаться отыскать наиболее существенные признаки, которые можно было бы положить в основу систематики группы». Особое внимание Н. А. Красильников уделил обоснованию предложенного им нового метода выявления филогенетических связей — методу экспериментальной изменчивости, с помощью которого считал возможным проводить таксономическое дифференцирование лучистых грибков. В основу метода была положена идея о «способности микроорганизмов расщепляться и образовывать новые расы» — одно из центральных теоретических положений, развиваемых школой Г. А. Надсона.

Б. Л. Исаченко и Л. И. Курсапов в своих отзывах дали высокую оценку работе Н. А. Красильникова, указав при этом, что в работе обобщен огромный экспериментальный и литературный материал и отмечив оригинальный подхода и творческую инициативу при решении поставленной задачи. Критические замечания были высказаны в связи с необходимостью дать более четкие определения понятий «порядок», «род», «вид», «раса», уточнить природу и роль процесса спорообразования в онтогенезе бактерий, а также более убедительно обосновать принцип установления генеалогической преемственности выделенных таксонов. Б. Л. Исаченко, указав на полную неразработанность проблемы характера эволюции бактериального мира, высоко оценил работу Красильникова именно за то, что им был сделан конкретный шаг в этом направлении, определяющий перспективу исследований в этой области. Работа Н. А. Красильникова ввиду ее большой научной ценности была рекомендована к опубликованию.

После защиты диссертации для Н. А. Красильникова открылись новые широкие возможности в выборе самостоятельного пути научной деятельности, в планировании и организации работ своих сотрудников и учеников. К своему 40-летию Николай Александрович — уже широко известный ученый, один из ведущих деятелей отечественной микробиологии.

³ Это и последующие цитирования из протокола защиты диссертации взяты из архива Н. А. Красильникова, хранящегося в Архиве Академии наук СССР.

В конце 1937 г. на пост директора Института микробиологии был приглашен Б. Л. Исаченко. Его заместителем по научной части был назначен М. Н. Мейсель. Обязанности ученого секретаря института было поручено выполнять М. А. Муратовой. В феврале 1938 г. Н. А. Красильников был назначен временно исполняющим обязанности заведующего отделом почвенной микробиологии. В состав отдела вошли Е. Н. Мишустин, Н. Н. Сушкина, А. И. Коренько, Н. Р. Гаркина, Е. Ф. Березова, А. Е. Крисс, Я. П. Худяков, Е. В. Разпицына, П. С. Рыжкова, М. И. Нахимовская, А. В. Рыбалкина. Главным направлением деятельности отдела было изучение роли микробиологического фактора в генезисе почв и форм взаимодействия почвенной микрофлоры с высшими растениями.

Научная деятельность Н. А. Красильникова в предвоенные годы охватывала следующие направления: разработку принципов систематики микроорганизмов, изучение проблем почвенной и сельскохозяйственной микробиологии, а также широкий круг проблем биологии актиномицетов. Деятельность Красильникова в этот период была исключительно плодотворной. Он стремился к практической реализации результатов исследовательской работы, что стало с годами чуть ли не самой характерной чертой творчества Николая Александровича, верного традициям воспитавшей его школы.

Наиболее важными событиями в научной жизни Н. А. Красильникова в эти годы было опубликование двух трудов. Первый из них — «Лучистые грибки и родственные им организмы» — был написан по материалам докторской диссертации и издан в 1938 г.; «Определитель лучистых грибков» вышел в свет спустя три года, в 1941 г. Опубликование этого труда — первой в отечественной науке классификации актиномицетов, построенной на использовании дихотомического ключа, было большим событием в научной жизни тех лет. «„Определитель“ Н. А. Красильникова, — писал в отзыве на этот труд Л. И. Курсанов, — удовлетворяет очень насущной потребности. Он представляет, по существу, практический вывод из его теоретической монографии. Издание определителя актиномицетов Н. А. Красильникова следует признать поэтому очень нужным и своевременным».

Работу отдела почвенной микробиологии Н. А. Красильников построил преимущественно на развитии тех идей, которые возникли у него в период деятельности в

Заволжской экспедиции. Он включил в программу полевых и лабораторных работ своих сотрудников широкий круг проблем почвенной и сельскохозяйственной микробиологии: изучение качественных и количественных закономерностей распределения микроорганизмов в почве, механизма воздействия почвенной микрофлоры на рост и развитие высших растений, роли в жизни растений продуцируемых микроорганизмами веществ типа ауксинов и биоса, микрофлоры торфа и ее влияния на жизнедеятельность азотобактера; разработка методов бактеризации семян пшеницы в целях понижения поражаемости ее фузариозом; особенности азотфиксирующей способности клубеньковых бактерий и влияния на нее корневых выделений растений; воздействия бактериальных удобрений на ризосферу культурных растений; разработка специальных методов почвенно-микробиологических исследований: количественного учета миколитических бактерий, определения пригодности торфа для изготовления азотобактерина, диагностики микобактерий, использования миксобактерий для борьбы с вертициллизмом — возбудителем вилта хлопчатника. Изучение этих проблем было всецело направлено на оказание непосредственной практической помощи сельскому хозяйству.

С конца 30-х годов Н. А. Красильников приступает к систематическому изучению явления антагонизма в мире микроорганизмов, главным образом у актиномицетов. Исследования проблемы антагонизма, начатые еще в 1932—1935 гг. с установления бактерицидных свойств у некоторых актиномицетов, были продолжены при изучении так называемого утомления почв, т. е. их токсикоза продуктами метаболизма почвенных микроорганизмов, а также в связи с разработкой принципов борьбы с фитопатогенной микрофлорой с помощью микробов-антагонистов. Уже тогда сотрудники отдела Р. В. Разницына и А. И. Кореняко подтвердили возможность использования этого метода для обеззараживания семян сосны, для борьбы с вилтом хлопчатника в вегетационных опытах.

В результате этих работ была выдвинута идея об использовании продуктов метаболизма актиномицетов — антибиотиков — в клинических целях. Работы по реализации этой идеи, начатые в 1936 г. Н. А. Красильниковым и его сотрудниками М. И. Нахимовской и А. И. Кореняко, уже к 1939 г. привели к обнаружению среди исследованных более 1000 штаммов актиномицетов восьмидесяти форм —

продуцентов антибиотика. Это было началом поиска антибиотиков актиномицетного происхождения. Небольшой коллектив сотрудников, руководимый Н. А. Красильниковым, прокладывал пути в новую, совершенно неизведанную область. Все создавалось впервые — научно-теоретическая база нового направления, принципы и методы исследования, первые технологические рекомендации. В 1939 г. был достигнут первый результат — получен антибиотик мицетин. Это было важнейшим событием не только в научной жизни Николая Александровича и его ближайших сотрудников, но и в истории советской науки.

К началу 40-х годов Н. А. Красильников был уже общепризнанным основоположником нескольких оригинальных направлений общей микробиологии, автором двух фундаментальных монографий и около 50 научных статей, руководителем коллектива микробиологов. Большое внимание уделял он в те годы подготовке кадров микробиологов, а также научно-организационному сотрудничеству с профильными производственными учреждениями.

В семейной жизни Н. А. Красильникова произошло еще одно событие — родилась дочь Елена. Новые радости и заботы делали жизнь еще более насыщенной и полноценной. Но не изменилось главное — ритм научной деятельности. В этом была немалая заслуга Екатерины Николаевны. Продолжая работу врача-рентгенолога, она взяла на себя основные заботы по дому и воспитанию детей, создав Николаю Александровичу максимально благоприятные условия для работы. Будущее представлялось ясным и определенным, ничто, казалось, не могло помешать налаженной трудовой деятельности. Но мирная, созидательная жизнь советских людей была нарушена: 22 июня 1941 г. полчища гитлеровских войск вторглись в нашу страну — началась Великая Отечественная война.

Годы войны

Враг рвался к Москве. На защиту столицы выступило народное ополчение. Сотни добровольцев ежедневно записывались в ряды ополченцев. Фронту и ополчению были необходимы медицинские работники. Все, кто имел медицинское образование, практический опыт врача, фельдшера, медицинской сестры, были мобилизованы. В первый же день войны была призвана и Е. Н. Красильникова, в ополчение ушел Николай Александрович.

Перед страной встала еще одна огромной важности задача — в условиях военного времени обеспечить потребности фронта и тыла. Этим диктовалась необходимость бронирования научных специалистов. Бронь получил и Н. А. Красильников.

В связи с приближением военных действий многие научные учреждения Москвы были эвакуированы в восточные районы страны. Местом пребывания академических институтов биологического профиля стали Казань и Фрунзе.

Часть сотрудников Института микробиологии вместе с семьями осенью 1941 г. была эвакуирована в Казань. Огромной заслугой этой группы сотрудников института был вывоз богатой коллекции микроскопов и микроскопического оборудования, собранной в предвоенные годы М. Н. Мейселем. Только благодаря этому коллекция полностью сохранилась. После непродолжительного пребывания в Казани микробиологи в составе большой группы биологов — сотрудников других биологических институтов Академии наук — выехали во Фрунзе.

Подлинным испытанием человеческих качеств была война для каждого советского человека. Все, что в условиях мирного времени нередко бывает скрытым и невыявленным, отчетливо обнажается в условиях тяжелых испытаний. Раскрывается истинное содержание человеческой личности — природные дарования, жизненный опыт, нравственные принципы.

Для многих людей таким испытанием стала эвакуация. Даже первые трудности длительного пути в холодных неблагоустроенных вагонах были проверкой способности жить в необычных условиях. Уже тогда выяснилось, насколько полезна была та суровая жизненная школа, которую прошел Н. А. Красильников в детстве, юности, в годы революции и гражданской войны. Первые же встретившиеся в пути трудности не захватили его врасплох. Он мог соорудить и печку в вагоне и сделать к дому отличную пристройку. Ко всему оказались способными его руки, любую помощь мог оказать он своим друзьям.

С возобновлением работы Института микробиологии во Фрунзе для всех сотрудников начались годы напряженного труда. Необходимо было в короткое время решить ряд организационных задач, наладить исследовательские работы. Тематика работ была определена непосредственными нуждами народного хозяйства, главным образом рес-

публик Средней Азии. Ведущее положение заняла почвенно-агрономическая тематика.

Отдел почвенной микробиологии, руководимый Н. А. Красильниковым, сразу же включился в работу по оказанию помощи сельскому хозяйству Среднеазиатских республик. Сотрудниками его отдела были Е. Н. Мишустин, А. И. Кореняко, Е. В. Разницына, Е. Ф. Березова, М. И. Нахимовская, А. В. Рыбалкина, Н. Н. Сушкина, О. И. Пушкинская, Е. Н. Одинцова, М. Эффендиева, лаборантка С. М. Рудая. Помимо научной тематики довоенного времени, в план отдела были включены две основные темы: «Микробиологическое обследование среднеазиатских почв с целью разработки мер по повышению их плодородия и освоению солонцовых земель» и «Разработка общедоступных способов изготовления бактериальных удобрений из местного сырья и изучение специфики их применения в условиях среднеазиатского земледелия». Кроме того, в план работы отдела была включена тема «Микробиологические методы лечения инфицированных ран».

Работы в области почвенной и сельскохозяйственной микробиологии Н. А. Красильников и его сотрудники проводили более чем в 18 районах Средней Азии: на опытных полях и в специально созданных лабораториях в Ташкенте, во Фрунзе, в районах Каунчака, Курган-Тюбе в Таджикистане, в предгорьях Киргизского хребта, в Чуйской и Аккавакской долинах. Научно-теоретическую основу этих работ составили те теоретические положения, которые Н. А. Красильников и ряд его сотрудников сформулировали еще в предвоенные годы. В их числе, например, представление о селекционирующей роли корневых выделений растений в формировании прикорневой микрофлоры и почвенных микробиоценозов, идея Я. П. Худякова об использовании микробов-антагонистов, например бактерий группы *Pseudomonas*, для борьбы с фузариозом пшеницы и вилтом хлопчатника. Работы в этом направлении оказались настолько эффективными, что уже в конце 1941 г. Наркомзем Таджикской ССР одобрил использование этого метода для борьбы с вилтом и фузариозом на территории всей республики. О результатах работ в этой области Н. А. Красильников сообщил на совещании при Наркомземе Таджикской ССР 15 ноября 1942 г.

Однако главным направлением в деятельности Николая Александровича и его сотрудников во Фрунзе были

работы в области бактериальных удобрений. В связи с отсутствием поставок минеральных удобрений и необходимостью в повышении плодородия почв развитию этого направления было уделено максимальное внимание. В целях организации работ в этой области СНК и Наркомзем Киргизской ССР одобрили создание специальной Центральной лаборатории бактериальных удобрений, которая была организована под руководством Н. А. Красильникова. Уже в феврале 1942 г. лаборатория начала свою деятельность.

По сохранившимся отчетам о работе лаборатории можно заключить, что сама организация лаборатории и начало работ были, по существу, своего рода военной операцией, настолько оперативно, с максимальной отдачей сил выполняли сотрудники поставленную перед ними задачу. Об этом можно судить по отчету отдела почвенной микробиологии за 1942 г. Этот впечатляющий документ был составлен в виде ежедневной хроники событий, который интересно воспроизвести: «К 10/II лаборатория была в основном организована, подготовлена к работе. К этому времени сотрудники отдела (Мишустин, Березова, Пушкинская и Нахимовская) провели большую работу по обследованию различных образцов почв и торфа с целью установления их пригодности для развития клубеньковых бактерий... С 11 февраля с. г. сотрудники отдела совместно с сотрудниками организованной лаборатории приступили к изготовлению азотогена, с 14 февраля — нитрагина. К 15 марта намеченный СНК Киргизской ССР план по изготовлению препаратов был полностью выполнен в срок. Лаборатория изготовила 25 тысяч гектарных доз нитрагина и 20 тысяч гектарных доз азотогена».

В ходе работы выявилась необходимость в решении новых научных, технических, а также и организационных вопросов, связанных с технологией изготовления и непосредственного применения бактериальных удобрений в условиях среднеазиатского земледелия. Николай Александрович настойчиво добивался улучшений в организации производства и использования бактериальных удобрений на полях Киргизии. В многочисленных письмах, адресованных Н. А. Красильниковым в Наркомзем СССР, он указывал на конкретные меры, необходимые для повышения эффективности использования удобрений, в частности на необходимость повышать квалификацию кадров, приблизить производство бактериальных удобрений к ме-

сту их использования, популяризовать знания о бактериальных удобрениях и заниматься их изучением. Считая последнее одним из важнейших условий, Красильников за два месяца 1944 г. подготовил к изданию брошюру на тему «Бактериальные удобрения и их применение в условиях Киргизии».

Результаты деятельности в области бактериальных удобрений были весьма значительными. Лаборатория за полтора года работы при активном содействии Института микробиологии АН СССР создала достаточную производственную базу, подготовила необходимые технические кадры из местной молодежи, освоила способы изготовления качественных препаратов. Количество препаратов достигло к тому времени 186 тыс. гектарных доз, а прибавка урожая от их внесения уже составляла 15%. За проделанную работу Н. А. Красильникову, Е. Н. Мишустину, Е. Ф. Березовой и А. И. Кореняко была вынесена благодарность. Все они в 1943 г. были награждены почетной грамотой Президиума Верховного Совета Киргизской ССР.

В годы войны Н. А. Красильников и его сотрудники начали изучение фармакологических свойств мицетина. Как отмечалось, этот антибиотик в 1939 г. был выделен Н. А. Красильниковым и А. И. Кореняко из культуры *Ast. violaceus*. Еще в 1940—1941 гг. Николай Александрович включил в план работы своего отдела изучение бактерицидных свойств мицетина. В тот же период было начато и клиническое испытание мицетина в клиниках Первого и Второго московских медицинских институтов. В отчете о работе отдела за 1941 г., составленном уже во Фрунзе, Николай Александрович отметил, что мицетин оказывает лечебное действие на ранних стадиях нагноения ран. Благоприятные результаты проведенных испытаний позволили в апреле 1941 г. передать препарат на проверку комиссии, руководимой Н. Н. Бурденко. Однако в связи с началом войны эти испытания были прерваны. Они были возобновлены лишь во Фрунзе с апреля 1942 г. Важным вопросом, которому Н. А. Красильников вынужден был уделять особое внимание в связи с отсутствием кристаллически очищенного препарата, был вопрос о наиболее оптимальной для клинического использования форме препарата. Отсутствие возможности химически очищать препарат мицетина сильно ограничивало его клиническое использование в годы войны.

В период пребывания во Фрунзе Николай Александрович Красильников и Александра Ивановна Коренько много сил и внимания отдали изучению свойств еще одного антибиотика — аспергиллина, выделенного ими в начале 1943 г. из культуры *Aspergillus niger*. О результатах изучения свойств мицетина, аспергиллина, а также пенициллина Красильников в августе 1943 г. подробно сообщил вице-президенту АН СССР Л. А. Орбели, по указанию которого и были развернуты эти исследования. Отметив, что испытание бактерицидных и лечебных свойств производится с неочищенными препаратами, Николай Александрович указал на первоочередную задачу, связанную с применением этих антибиотиков — необходимость иметь их в очищенном порошковидном состоянии.

Осенью 1943 г. семья Николая Александровича и большая группа сотрудников вернулись в Москву. Состояние подъема и горячее желание как можно скорее восстановить нарушенную войной жизнь владело всеми советскими людьми. Каждый на своем посту самоотверженно трудился, приближая окончание войны.

С возвращения в Москву начался новый этап в творческой жизни Н. А. Красильникова. Четким и определенным был план его будущей деятельности: он решил сосредоточить все свои силы на исследованиях в области антибиотиков, на организации основ отечественной промышленности антибиотиков.

Первым шагом было его сообщение о свойствах и итогах клинического применения мицетина и аспергиллина, которое он сделал на совещании по раневым инфекциям, созванном Ученым медицинским советом Наркомздрава СССР. В конце 1943 г. аспергиллин был передан на клиническое испытание. Уже в январе 1945 г. о результатах двухлетних бактериологических и клинических испытаний аспергиллина было доложено на конференции Клиники нервных болезней Всесоюзного института экспериментальной медицины, а в марте 1945 г. Н. А. Красильников и принимавший участие в этих испытаниях П. П. Сахаров сделали доклад в Институте микробиологии АН СССР на совещании, посвященном изучению аспергиллина. В том же, 1945 г. в своей «Докладной записке», адресованной в Ученый медицинский совет Наркомздрава СССР, Красильников и Сахаров сообщали, что «накопленные по изучению свойств аспергиллина материалы указывают на то, что этот препарат в ряду многочисленных биологических

антисептиков и среди получивших широкое распространение в СССР грамицидина «С» и пенициллина-крустозина, имеет явные преимущества, обладает наибольшим антибактериальным диапазоном действия... почти не утрачивает бактериостатических и бактерицидных свойств в тканях организма, обладает значительной стойкостью и отсутствием токсичности». Указав, что «выявление названных свойств — это результат лишь первого этапа исследования», авторы «Записки» дали конкретные предложения по организации научно-практической деятельности в этой области.

В руководимом Н. А. Красильниковым отделе Института микробиологии также широко развернулись исследования в области антибиотиков. В условиях еще продолжающейся войны организация нового научного направления, теснейшим образом связанного с производством, с медицинской практикой, требовала огромных усилий. Множество вопросов — научных, кадровых, материально-технических и других — следовало решить, приступая к созданию совершенно новой отрасли. В те годы еще немногие полностью осознавали важность и перспективность нового направления. И все-таки окрыленный первыми успехами, Николай Александрович приступил к осуществлению поставленной задачи.

Новатор

Десятилетний период, последовавший после возвращения в Москву, был наиболее насыщенным и плодотворным в жизни и научной деятельности Н. А. Красильникова. Это был период расцвета творческих сил ученого, его необычайно активной научной и общественно-организационной деятельности.

Как любому живущему с полной отдачей сил и энергии человеку, Н. А. Красильникову довелось пережить в этот период немало событий. Было много побед, радости и удовлетворения от сознания достигнутой цели, подлинного признания заслуг и успехов. Сразу же после окончания войны, в 1945 г. Красильников был награжден орденом Трудового Красного Знамени, а также медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне». Не обходилось, конечно, и без трудностей, тревог, горьких разочарований. И все-таки горячее желание принести пользу

людям, поднять и упрочить престиж советской науки придавало новые силы, укрепляло волю, помогало жить и работать не щадя здоровья, сил, времени.

В это десятилетие окончательно сформировался и творческий стиль Н. А. Красильникова как ученого — блестящего экспериментатора и широкомыслящего биолога, разрабатывающего важные теоретические проблемы общей микробиологии. Имя его стало широко известным не только в нашей стране, но и за рубежом.

Деятельность Н. А. Красильникова в области антибиотиков в послевоенные годы началась с 1947 г. Разработка теоретических основ антибиотикообразования, принципов поиска продуцентов антибиотиков, сфер их применения и организации массового производства — вот то главное, на чем сосредоточил свое внимание Красильников. Это была подлинно новаторская деятельность: он создавал основу совершенно новой для нашей страны отрасли научного и прикладного знания.

Наряду с этим сотрудники отдела почвенных микроорганизмов, руководимого Н. А. Красильниковым, продолжали деятельность и в области почвенной и сельскохозяйственной микробиологии. Не прерывалась связь с научными и производственными сельскохозяйственными организациями Средней Азии в области бактериальных удобрений. Связь с микробиологическими учреждениями Среднеазиатских республик в виде постоянных консультаций навсегда сохранилась в деятельности Н. А. Красильникова. По тематике почвенной и сельскохозяйственной микробиологии в отделе изучались две основные проблемы: биологическая азотфиксация и взаимодействие почвенных микроорганизмов с высшими растениями. Эти исследования были, по существу, продолжением довоенных работ Николая Александровича и его сотрудников. В полевых и вегетационных условиях изучались азотфиксирующая активность клубеньковых и свободноживущих азотфиксирующих бактерий, специфичность действия этих бактерий и бактерий-активаторов на рост и азотфиксацию бобовых растений, изменение вирулентных свойств клубеньковых бактерий под влиянием бактериоспутников, особенности почвенных бактерий различных экологических зон, взаимодействие почвенных микроорганизмов, главным образом клубеньковых, миколитических и азотобактера с высшими растениями. Уже в 1945 г. в отчете отдела был сформулирован важный принципиаль-

ный вывод — растительный покров является фактором отбора и накопления микроорганизмов в почве.

В этот же период исследованиями А. И. Кореняко и Ю. А. Худяковой был установлен факт фитогормонального действия почвенных микроорганизмов на вегетативный рост растений. Этим была заложена основа нового направления — систематического изучения свойств так называемых бактерий-активаторов и бактерий-ингибиторов. Как писал Николай Александрович в программе «Проблемы сельскохозяйственной микробиологии на ближайшую пятилетку», «изучение микробов-активаторов и ингибиторов, их воздействия на растения и некоторые бактерии представляет новую и заманчивую главу исследований в микробиологии». Столь же перспективное значение имел вывод, сформулированный в отчете отдела за 1945 г.: «Развитие и углубление этих работ может найти практическое применение в подборе растений для рационального севооборота».

Большой цикл работ Н. А. Красильников наметил и для изучения степени приживаемости в почве и в ризосфере препаратов бактерий (азотобактера и клубеньковых), вносимых в почву с удобрениями. Для более эффективного обеспечения выполнения всех названных тем Красильников разработал обширный план сотрудничества со многими профильными сельскохозяйственными учреждениями — с филиалами АН СССР, с институтами академий наук Армянской, Узбекской и Украинской ССР, с Почвенным институтом и Институтом сельскохозяйственной микробиологии ВАСХНИЛ, с СОЮЗНИХИ и другими сельскохозяйственными научными учреждениями.

Деятельность в области антибиотиков Н. А. Красильников начал с продолжения фармакологических и клинических испытаний мицетина. Важнейшим мероприятием была организация Красильниковым химической очистки мицетина в лабораториях Института микробиологии и на кафедре биохимии растений МГУ. К этой работе ему удалось привлечь А. Н. Белозерского и группу его сотрудников Института биохимии АН СССР. В результате проведенных работ мицетин был доведен до полукристаллического состояния, что дало возможность возобновить клинические испытания, которые были начаты в Харьковском стоматологическом институте. В 1950 г. на совещании Министерства здравоохранения СССР Красильников сообщил об итогах проведенных работ.

С 1945 г. под руководством Н. А. Красильникова были возобновлены и исследования с аспергиллином. Огромной энергии потребовала от Николая Александровича организация испытаний этого антибиотика в клинике Первого московского медицинского института. Испытания привели к весьма эффективным результатам, о которых Николай Александрович подробно сообщал в своих отчетах и отчетах отдела.

Начиная с 1946 г. Н. А. Красильников сосредоточил основное внимание на организации поисков в природе микробов-антагонистов — продуцентов новых антибиотиков. Для развертывания работ в этой области требовалось значительное улучшение кадровой и материально-технической оснащенности лаборатории. При активном участии Н. А. Красильникова при Отделении биологических наук АН СССР была создана специальная Комиссия по антибиотикам. В задачу комиссии входило всемерное содействие развитию в нашей стране теоретических и прикладных научных исследований в области изучения антибиотиков. Комиссия стала организационно-координационным центром всех работ в области антибиотиков. В состав комиссии наряду с рядом крупных деятелей в этой области вошел и Н. А. Красильников.

Первоочередной своей задачей в деле организации новой отрасли Красильников считал создание необходимых условий для работы в области антибиотиков в самом Институте микробиологии и других отраслевых институтах. В докладных записках Красильников излагал конкретные предложения по обеспечению кадров и технической базы для развертывания работ в области антибиотиков.

В 1946 г. отдел, который возглавлял Красильников в Институте микробиологии, получил название Отдел биоценологии. Изучение условий существования биоценозов различных групп микроорганизмов, взаимодействия микроорганизмов с биотическими и абиотическими факторами, теоретическое обобщение выявленных закономерностей и на этой основе разработка практических рекомендаций — таков был принцип деятельности Н. А. Красильникова и сотрудников его отдела. К концу 1946 г. отдел пополнился новыми сотрудниками, в его состав вошли А. Е. Крисс, Я. И. Раутенштейн, Н. И. Никитина, Я. П. Худяков, М. Н. Бехтерева, Е. А. Рукина, Л. В. Ярмолюк, химик П. А. Агатов, докторант Н. В. Мешков, аспирантка Ю. А. Худякова, лаборантка О. И. Артамонова. С прихо-

дом новых сотрудников значительно расширилась исследовательская программа отдела Николая Александровича.

Помимо исследовательской деятельности, в эти первые послевоенные годы Н. А. Красильников особенно много внимания уделял внедрению результатов лабораторных работ в практику, главным образом в сельское хозяйство и здравоохранение. Организация новых, ранее не существовавших в нашей стране отраслей науки и практики требовала большой энергии, настойчивости, самоотверженности. В условиях послевоенного времени приходилось преодолевать особенно много трудностей. Однако ничто не могло ослабить решимости небольшой группы ученых-энтузиастов сделать все от них зависящее для блага общего дела. Как справедливо отметил А. Е. Рабухин, «советские ученые без ненужного шума немало внесли полезного в сокровищницу антибиотической науки. Они немало дали человечеству открытий и изобретений теоретического и прикладного значения»⁴.

По инициативе Н. А. Красильникова был организован ряд научных конференций. 23 ноября 1943 г. Красильников сделал обширный доклад в Доме ученых на тему «О взаимодействии почвенной микрофлоры с растениями». Большое программное значение для развития исследований в области бактериальных удобрений имело выступление Николая Александровича 21 октября 1944 г. на сессии сектора микробиологии АН Армянской ССР в Ереване. Тема выступления — «Задачи сельскохозяйственной микробиологии и бактериальные удобрительные препараты в СССР». В ноябре того же года он сделал доклад в Ташкенте на тему «Основные принципы применения бактериальных удобрений (теория и практика изготовления и применения)».

В 1944 г. Красильников завершил работу над брошюрой «Бактериальные удобрения». В течение 1944—1945 гг. он много работал над монографией «Азотофиксация». В этом труде, освещающем историю проблемы биологической азотфиксации и содержащем обзор огромного количества литературы по азотофиксации, Красильников обобщил собственный богатый экспериментальный материал, полученный в результате многолетних исследований биологии азотофиксирующих микроорганизмов. Однако

⁴ Рабухин А. Е. Стрептомицин в лечении туберкулезного больного. М.: Медгиз, 1951.

монография осталась неопубликованной и хранится в архиве Н. А. Красильникова.

Придавая большое значение экспедиционным исследованиям, Красильников наметил большую программу научных экспедиций в различные районы страны. Он руководствовался твердым убеждением, что только наблюдения в природе, тщательное изучение экологии могут дать истинное представление о биологическом своеобразии микроорганизмов и поэтому должны предшествовать любым лабораторным исследованиям.

1 июня 1946 г. по представлению Ученого совета Института микробиологии кандидатура Н. А. Красильникова была выдвинута на избрание его в члены-корреспонденты АН СССР. В представлении, хранящемся в архиве Н. А. Красильникова, указывалось: «Н. А. Красильников — крупнейший знаток микрофлоры Советского Союза... Он развивал следующие направления: 1. Проблемы морфологии, истории развития, физиологии и систематики; 2. Проблемы взаимоотношения и взаимодействия микроорганизмов почвы с высшими растениями; 3. Проблемы антибиотиков. В теоретических исследованиях Красильников подводит прочную основу под важные практические проблемы — повышения урожайности, борьбы с вредителями растений, инфекциями человека и животных. Им опубликована 71 работа. Н. А. Красильников является одним из наиболее выдающихся, талантливых и энергично работающих микробиологов».

Выдвижение кандидатуры Н. А. Красильникова подержало большое число научных организаций, а также многие крупные ученые, знавшие работы Красильникова. Из сохранившихся документов видно, как высоко уже в те годы оценивались научные заслуги Николая Александровича. 4 декабря 1946 г. после проведенных выборов постановлением Отделения биологических наук АН СССР Николай Александрович был утвержден в звании члена-корреспондента АН СССР.

Признание заслуг ученого пришло в тот момент, когда Н. А. Красильников находился в расцвете своих творческих дарований, в период необычайно энергичной и разносторонней деятельности. С 1947 г. в научных планах работы самого Н. А. Красильникова и планах сотрудников руководимого им отдела в Институте микробиологии стали ведущими две основные проблемы: изыскание в природе продуцентов новых антибиотиков актиномицетно-

го происхождения и изучение механизма действия антибиотиков на микробную клетку и на организм животного. Большое внимание было уделено изучению условий образования и накопления в субстрате антибиотических веществ при массовом культивировании актиномицетов. В программу исследований Красильников включил также сравнительное изучение новых и уже известных антибиотиков, отбор и селекцию активных штаммов актиномицетов, изучение условий, максимально благоприятствующих образованию актиномицетами антибиотиков, их максимального накопления в целях проведения химической очистки препаратов. Осуществление всех этих планов требовало, как указывал Красильников, коренного изменения характера и темпов исследовательских работ по антибиотикам, привлечения к этому делу значительно большего числа научно-исследовательских и учебных учреждений страны, тесного делового сотрудничества микробиологов, химиков, фармакологов, терапевтов и других специалистов, а также хорошо оснащенной базы.

К середине 1947 г. состояние работ по антибиотикам стало таким, что Отделение биологических наук АН СССР сочло необходимым проведение в июне 1947 г. специального заседания с целью подведения итогов и определения перспектив развития этой области. На совещании Николай Александрович впервые поставил перед руководством Бюро Отделения вопрос об организации производства отечественного стрептомицина. Этот же вопрос Красильников выдвинул и перед Комиссией по антибиотикам, которая полностью одобрила его предложения.

В 1946 г. в Советский Союз приехал С. Ваксман — известный американский микробиолог, с именем которого связано получение в 1944 г. стрептомицина. Состоялось заседание в Отделении биологических наук, на котором Ваксман сделал доклад об опыте работы американских ученых в области антибиотиков. В своем докладе Ваксман особо отметил, что приоритет советских ученых в области актиномицетных антибиотиков общепризнан и для его собственных работ основой послужили работы Н. А. Красильникова и А. И. Коренько по выделению первого антибиотика актиномицетного происхождения — мицетина.

С конца 1947 г. Н. А. Красильников вплотную приступил к разработке научных основ и организации промышленного производства отечественного стрептомицина.

Это было началом самого напряженного периода в его научно-организационной деятельности.

В 1947 г. Н. А. Красильникова приглашают на работу в созданный в тот же период Институт пенициллина на должность заведующего отделом актиномицетов. Дирекция Института предложила Николаю Александровичу приступить к реализации рекомендаций Комиссии по антибиотикам и организовать при институте научно-исследовательскую базу для производства стрептомицина. Красильников принял это предложение. С огромным воодушевлением приступил он к составлению планов исследовательских работ, к разработке кадровой структуры лабораторий и привлечению специалистов, к составлению проекта материально-технической оснащенности лабораторий и даже финансовых смет. В короткий срок Николай Александрович заключил договоры о совместной работе с руководителями микробиологических кафедр и лабораторий Московского и Ленинградского университетов, ряда научно-исследовательских институтов — Рентгенологического и Химико-фармацевтического в Ленинграде, ВНИХФИ — в Москве. Однако основные кадровые и материальные ресурсы руководство института сосредоточило в тот период на расширении работ в области пенициллина. Это и явилось причиной того, что первая лаборатория по организации научно-исследовательских работ в области стрептомицина по инициативе и прямому участию Н. А. Красильникова была создана в Московском химико-фармацевтическом институте. Эта лаборатория была поистине детищем Николая Александровича. Его заслуга заключалась в разработке планов организации работ лаборатории, рекомендаций о характере кадров, помещений, лабораторного оборудования, способах координации исследовательских работ, связанных с получением стрептомицина в Советском Союзе.

С первых же дней организации стрептомициновой отрасли встал вопрос и о создании промышленного производства стрептомицина. Н. А. Красильников придал в этой работе непосредственное участие, потребовавшее от него повседневных выездов на заводы, проведения постоянных консультаций с заводскими сотрудниками. Очень плодотворной оказалась идея Николая Александровича о создании на заводах комплексных бригад из специалистов разного профиля. В короткий срок ему удалось скоординировать работу разрозненных групп специа-

листов и объединить их в отдел новых антибиотиков, созданный на базе Института пенициллина. Это был важный шаг на пути к решению поставленной задачи: была создана необходимая организационная база, а вместе с тем преодолен и некоторый психологический барьер.

Для развития начатого дела была необходима хорошо продуманная научно-исследовательская программа. Первым ее пунктом Н. А. Красильников наметил проведение исследований с американскими стрептомицинообразующими штаммами. По его просьбе из разных отечественных учреждений и зарубежных стран ему были доставлены стрептомицинообразующие культуры, которые были тщательно изучены сотрудниками отдела Николая Александровича — А. И. Кореняко, Я. И. Раутенштейном, М. Н. Бехтеревой, О. И. Артамоновой. Ввиду того что у полученных культур была выявлена слабая антибактериальная активность, склонность к лизису и вырождению, Красильников поставил задачу интенсивного поиска своих «стрептомициноподобных» культур актиномицетов. За один 1949 г. из разных почв Советского Союза сотрудники Николая Александровича выделили 800 новых культур актиномицетов, из которых 150 штаммов оказались стрептомицинообразующими.

Развертывание работ в области стрептомицина потребовало расширения отдела Н. А. Красильникова в Институте микробиологии. К коллективу сотрудников присоединились А. Г. Кучаева, Э. С. Хавина, Н. Д. Кофанова. Началось интенсивное изучение морфологических, физиологических и антибактериальных свойств выделенных 150 штаммов, оказавшихся подвидами вида *Act. globisporus*. Двум выделенным из них препаратам (58 и 63) было дано название глобиспорин. Было установлено сходство глобиспорина со стрептомицином и его большая эффективность при лечении туберкулеза. Особого внимания сотрудников отдела потребовала разработка технологии и глубинного культивирования актиномицетов — продуцентов стрептомициноподобных антибиотиков.

Уже к середине 1948 г. благодаря энергичной деятельности Н. А. Красильникова были широко развернуты работы по изучению свойств и разработке технологии изготовления отечественного стрептомицина. Химическая очистка полученных препаратов была организована в Институте биохимии АН СССР под руководством А. Н. Белозерского, а также в Институте фармакологии, химио-

терапии и химиопрофилактики под руководством профессора Ф. С. Ханеня. Изучение биохимических свойств этих препаратов было сосредоточено на кафедре физиологии животных в МГУ под руководством Х. С. Коштыянца. Изучением антибактериального спектра стали заниматься сотрудники лаборатории профессора В. Л. Троицкого в Институте микробиологии и эпидемиологии и профессора П. П. Сахарова — в Институте фармакологии, химиотерапии и химиопрофилактики АМН СССР. Фармакологические свойства на животных испытывались в лаборатории профессора П. Г. Машковского в Московском химико-фармацевтическом институте, а также на кафедре микробиологии Ленинградского химико-фармацевтического института под руководством профессора П. Н. Кашкина. Изучение терапевтических качеств выделенных препаратов взяли на себя сотрудники лабораторий того же института, руководимых профессором З. Г. Першиной и профессором Ю. К. Вейсфеллером. Большой комплекс терапевтических испытаний проводился под руководством профессора А. Е. Рабухина в Центральном туберкулезном институте.

Помимо этих широких комплексных исследований, по инициативе Н. А. Красильникова была начата работа и по экспериментальному получению активных штаммов микроорганизмов, образующих стрептомицин. В качестве исходных были взяты производственный штамм и оригинальный штамм С. Ваксмана. В ответ на требование производства Николай Александрович сосредоточил внимание на изучении проблемы актинофагии. В задачу этих исследований, которые осуществлялись под руководством Красильникова в Институте микробиологии и в Институте пенициллина, входило выявление и отбор фагоустойчивых форм для передачи их в производство.

В ноябре 1948 г. скончался Б. Л. Исаченко. Встал вопрос о назначении нового директора Института микробиологии. 17 декабря 1948 г. на заседании Бюро Отделения биологических наук был поставлен вопрос о выдвижении кандидатуры на должность директора Института микробиологии и редактора журнала «Микробиология». Н. А. Красильникову было предложено занять обе эти должности.

Николай Александрович никогда не стремился к административной деятельности. Истинным его призванием был повседневный, требующий полной самоотдачи кро-

потливый исследовательский труд. Не случайно поэтому, что Красильников отказался от предложенного ему назначения. Директором Института микробиологии был назначен член-корреспондент АН СССР А. А. Имшенецкий, уже имевший к тому времени трехлетний опыт работы на посту заместителя директора и проявивший себя как талантливый руководитель, способный совмещать большую научно-исследовательскую работу с общественной и административной деятельностью. Он же стал и главным редактором журнала «Микробиология».

В последующие годы Н. А. Красильников уделял большое внимание развитию антибиотической промышленности в нашей стране. Наряду с продолжением работ в области отечественного стрептомицина он стремился расширить и работы по изысканию продуцентов новых антибиотиков среди актиномицетов и бактерий. В одной из своих докладных записок Красильников указывал на необходимость организации полноценной химической очистки антибиотиков, что являлось основным условием для использования антибиотических препаратов в клиниках. Наряду с этим он призывал к тому, чтобы Институт микробиологии совместно с Институтом биохимии им. А. Н. Баха и Институтом органической химии им. Н. Д. Зелинского АН СССР заняли бы ведущее положение в организации научно-исследовательских работ в области антибиотиков.

Характеризуя методическую основу развертывания работ в области изыскания новых антибиотиков, Н. А. Красильников писал в письме к А. И. Опарину, исполняющему обязанности академика-секретаря Отделения биологических наук АН СССР, что «основой является разработка и установление некоторых принципов и приемов направленного отбора и выделения антагонистов, продуцирующих антибиотики определенного типа». В проекте «Письма в научно-исследовательские учреждения по поводу организации работ по антибиотикам», составленном Красильниковым в ноябре 1953 г., он представил весь комплекс научных проблем, которые надлежало в первую очередь решать для улучшения состояния антибиотической отрасли. Среди этих проблем он называл такие: «а) изыскание новых антибиотиков, действующих против грибных, бактериальных и вирусных инфекций; ...г) биохимия и физиология образования антибиотиков микробами; ...е) изменчивость продукта, способы получения и сохранения наиболее активных штаммов; ж) явление акти-

нофагии и меры борьбы с ним» и ряд других проблем.

К середине 50-х годов деятельность Н. А. Красильникова как одного из ведущих деятелей в области антибиотиков становится широко известной как в нашей стране, так и за рубежом. К нему обращались с вопросами о наличии антибиотических препаратов, эффективных против той или иной болезни, с просьбами прислать такие препараты для использования их в клиниках. Следует сказать, что отечественные и зарубежные клиницисты и микробиологи наибольший интерес проявляли к аспергиллину.

Огромную исследовательскую и научно-организационную деятельность в области антибиотиков Н. А. Красильников совмещал с поистине титанической работой по подготовке к изданию одновременно двух капитальных трудов — «Определителя бактерий и актиномицетов» и монографии «Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества».

Создание «Определителя бактерий и актиномицетов», вышедшего в свет в 1949 г., было результатом исследований в области научной таксономии. В этом труде, как и в опубликованном в 1941 г. «Определителе лучистых грибов», ярко проявился творческий стиль Красильникова, его постоянное стремление к поискам новых, оригинальных решений поставленных задач. Создание такого труда, каким является «Определитель бактерий и актиномицетов», может быть оценено не иначе, как истинный научный подвиг. Этот фундаментальный труд, составивший более 77 авторских листов, был итогом гигантской работы по инвентаризации известного к тому времени мира микроорганизмов. Он свидетельствовал о широкой научной эрудиции автора, о его поистине феноменальной трудоспособности.



Н. А. Красильников в начале 50-х годов

Это был один из первых наиболее полных отечественных определителей микроорганизмов. В его основу Н. А. Красильников положил «Определитель лучистых грибов», дополнив его классом бактерий. Н. А. Красильников построил свой «Определитель» на совершенно новых теоретических положениях и методических принципах. Сохранившиеся подготовительные материалы к «Определителю» поражают своей грандиозностью и тщательностью обработки материала. Трудно даже представить себе, что весь этот материал был собран и обработан одним человеком. И делалось все это помимо ежедневной работы в лабораториях, множества организационных и общественных дел. Написанию научных трудов оставались лишь вечерние и ночные часы.

21 ноября 1949 г. на заседании Ученого совета Института микробиологии было принято решение о представлении к государственной премии за 1949 г. труда Н. А. Красильникова «Определитель бактерий и актиномицетов». Премия была присуждена Н. А. Красильникову в 1951 г.

Высокую оценку получил и другой труд Н. А. Красильникова — «Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества», вышедший в свет в 1950 г. Это был первый в отечественной литературе труд, в котором были обобщены важные теоретические положения и большой практический опыт в области антибиотиков актиномицетного происхождения. Как отмечала в своей рецензии председатель Комиссии по антибиотикам З. В. Ермольева, «монография Н. А. Красильникова... является единственной в этой области и служит руководством для микробиологов, занимающихся вопросами антибиотиков». «Оригинальная монография Н. А. Красильникова по актиномицетам и антибиотикам,— писали сотрудники Ленинградского института антибиотиков,— является настольным руководством наших специалистов в деле изыскания новых продуцентов антибиотических препаратов».

Монография Н. А. Красильникова «Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества» была отмечена в мае 1951 г. золотой медалью и премией им И. И. Мечникова.

В эти годы Н. А. Красильников вел активную научно-общественную деятельность. Он сделал множество докладов, лекций, научно-популярных сообщений по разнообразным проблемам микробиологической науки. Ведущими были темы антибиотиков и роли микробиологического



Выступление Н. А. Красильникова на III Всесоюзном микробиологическом съезде (Киев, июнь 1968 г.)

фактора в повышении плодородия почв. Имея огромную повседневную нагрузку по научной и организационной работе, Николай Александрович уделял внимание и консультативной работе, требующей личного, непосредственного участия. Его научными рекомендациями и советами, а также и прямым руководством по осуществлению работ в области сельскохозяйственной микробиологии и антибиотиков пользовались сотрудники станции защиты растений в Ташкенте, в Микробиологической лаборатории АН Армянской ССР, в Стоматологическом институте им. И. И. Мечникова в Харькове, в Институте эпидемиологии в Тбилиси, в Институте полеводства АН Грузинской ССР, в Ботаническом институте АН СССР в Ленинграде, в Институте курортологии в Пятигорске, в Филиале АН Таджикской ССР и многих других учреждениях. Все это требовало частых командировок. Очень легкий на подъем, Николай Александрович любил эти поездки, легко их переносил и неизменно испытывал удовольствие от сознания принесенной пользы.

В эти же годы Н. А. Красильников развернул особенно активную деятельность по подготовке кадров микро-

биологов. Надо сказать, что в деле воспитания молодых специалистов у него был свой, индивидуальный подход. Он стремился прежде всего к воспитанию истинных исследователей, тружеников науки, старался развить у них творческую инициативу, самостоятельность научного мышления. Подобно Г. А. Надсону, Николай Александрович никогда не отказывал в просьбе работать под его руководством. Все, кто в его отделе учился в аспирантуре или стажировался, проходили отнюдь не легкую школу под руководством требовательного учителя. Но именно благодаря этому становились они высококвалифицированными специалистами, способными к самостоятельной творческой деятельности в самых различных областях микробиологии.

Много времени и внимания Николай Александрович уделял и работе по рецензированию научных трудов, оппонированию диссертаций, редактированию и правке работ своих сотрудников и учеников. Написанные им отзывы и рецензии отличались глубоким содержанием, тщательностью проведенного анализа, богатством попутно высказанных соображений.

50-е годы в жизни Н. А. Красильникова — это период исключительно активной его деятельности в области антибиотиков. Главное внимание было сосредоточено на изыскании новых антибиотиков, преимущественно актиномицетного происхождения. С этой целью вместе с сотрудниками своего отдела в Институте микробиологии Николай Александрович организовывал многочисленные экспедиционные изыскания новых актиномицетов-антагонистов. Экспедиции для сбора материала направлялись в Подмоскowie, в высокогорные районы Кавказа и Памира, в Крым, в дельту Волги, на Кольский полуостров и многие другие места нашей Родины. В плане работ Н. А. Красильникова и сотрудников отдела все столь же актуальными были и такие темы, как изучение распространения актиномицетов-антагонистов в различных природных субстратах, отбор наиболее перспективных штаммов, изучение условий максимального образования ими антибиотических веществ, разработка технологии глубоинной ферментации, изучение антимикробных свойств очищенных препаратов, испытание химико-фармакологических и терапевтических свойств антибиотиков, разработка регламента их полупроизводственного изготовления и т. д.

С начала 50-х годов Н. А. Красильников стал проявлять интерес к проблеме внутривидовых и межвидовых взаимоотношений у актиномицетов. Заняться ее изучением побудили его не только характерный для него интерес к теоретическим вопросам, но, по-видимому, и общие тенденции, определявшие состояние теоретической мысли в советской биологии того времени, а также и вполне конкретная задача — изучить роль антибиотикообразования в жизнедеятельности актиномицетов. Предметом интенсивного изучения вновь стала и проблема взаимодействия актинофагов с актиномицетами. Ведущими исполнителями этих тем были А. Г. Кучаева, Г. К. Скрябин, Я. И. Раутенштейн, Э. С. Хавина, Н. Д. Кофанова, А. И. Кореняко, М. Н. Бехтерева.

С 1952 г. в научно-организационной деятельности Н. А. Красильникова и его сотрудников начался новый ответственный этап: активная пропаганда внедрения антибиотиков в сельское хозяйство — растениеводство и животноводство. Николай Александрович по праву считается основоположником этой новой научной и хозяйственной отрасли.

Знакомство с материалами, относящимися к этой сфере деятельности Николая Александровича, позволяет представить себе, с каким энтузиазмом Н. А. Красильников добивался расширения работ в новой области, как настойчиво стремился убедить научную и хозяйственную общественность больше уделять внимания ее развитию. По сохранившимся документам можно видеть и то, как эмоционально воспринимал он перипетии становления новой отрасли, как остро реагировал и на успехи, и на неудачи. Перед нами вновь предстает человек, который руководствовался не стремлением к славе и почету, которых к тому времени было уже вполне достаточно, а желанием сделать все возможное для успеха общего дела, принести посильную помощь народному хозяйству.

Еще в 40-е годы Н. А. Красильников проявил себя убежденным сторонником биологического метода защиты растений, отстаивая идею о том, что именно биологический, а не химический метод должен быть ведущим в отечественном растениеводстве. Он защищал свою точку зрения с помощью новых, тщательно проверенных опытных данных. Николай Александрович много писал об этом и подчеркивал в устных выступлениях. В начале 50-х годов, когда химический метод борьбы получил по-

всеместное распространение и пользовался поддержкой, Н. А. Красильников отмечал, что новые методы борьбы по своей сути должны быть биологическими, а не химическими или физическими, что разработка этих методов должна проводиться совместно почвоведомы, микробиологами, растениеводами в едином плане.

Идея использования нативных антибиотиков в растениеводстве стала новым этапом в развитии этих воззрений Н. А. Красильникова. По его инициативе и непосредственном участии был созван ряд специальных совещаний, посвященных этой важной проблеме. Одно из таких совещаний, состоявшееся 11 декабря 1952 г. в Министерстве сельского хозяйства и заготовок, имело особенно важное значение для внедрения антибиотиков в сельское хозяйство.

На этом совещании Николай Александрович выступил с докладом, в котором осветил теоретическую основу новой отрасли науки и практики, подробно охарактеризовал конкретные пути дальнейшего ее развития. На совещании была принята резолюция, ставшая развернутой программой работ в области применения антибиотиков в сельском хозяйстве. В резолюции, в частности, было отмечено, что советские ученые — Н. А. Красильников, Н. И. Никитина, Р. О. Мирзабекян — впервые в мировой науке теоретически обосновали методы борьбы с заболеваниями растений при помощи антибиотиков. Было также указано на теоретические положения, которыми рекомендовалось руководствоваться при использовании микробиологического метода борьбы с заболеваниями растений, а также впервые названы научные и производственные сельскохозяйственные учреждения, которым предписывалось всемерно расширять внедрение этого метода в растениеводстве и устранять недостатки при использовании антибиотиков в животноводстве. 23 сентября 1953 г. на очередном совещании, созванном по инициативе Министерства сельского хозяйства и заготовок СССР и Комиссии по антибиотикам при АН СССР, Н. А. Красильников вновь выступил с докладом. обстоятельный анализ состояния новой отрасли, критика недостатков и глубоко продуманные предложения по их устранению делала доклад Красильникова документом, имевшим конструктивное значение. Уже в декабре того же года Технический совет Министерства сельского хозяйства и заготовок обратился к Красильникову с просьбой разработать проект

программы работ для научно-исследовательских и производственных учреждений по массовому изготовлению и использованию антибиотиков в растениеводстве и животноводстве. От характера составленного Красильниковым проекта в значительной мере зависело дальнейшее развитие всего направления. Впервые именно в этой программе Красильников указал на то, что антибиотики, которые могли бы быть использованы в сельском хозяйстве, и в особенности в животноводстве, ни в коем случае не должны иметь клинико-терапевтического значения. Этому требованию Николай Александрович придавал исключительно важное значение, неоднократно возвращался к объяснению его смысла, требовал неукоснительного соблюдения. Со свойственной ему энергией Николай Александрович приступил к организации производственной базы развиваемого им направления. Учитывая фактическое состояние дел в области производства антибиотиков он предлагал конкретные мероприятия, необходимые для развития антибиотической отрасли в нашей стране. Его предложения касались вопросов кадров, тематики и планирования научных работ в научно-исследовательских и производственных учреждениях, реорганизации уже имевшихся и создания новых лабораторий, их технической оснащенности. Предметом особых забот Н. А. Красильникова была организация массового изготовления наиболее перспективных антибиотиков в количествах, необходимых для их химической очистки и испытаний. Ему принадлежала идея создания координационного центра, в ведении которого должна была находиться вся научно-исследовательская и производственная деятельность в области изготовления и внедрения в сельское хозяйство антибиотиков. Под его руководством и непосредственном участии разрабатывалась единая система научно-исследовательской и производственной работы с привлечением многих ведущих научных и хозяйственных учреждений. В значительной мере благодаря его инициативе в 1952—1954 гг. были приняты меры по расширению исследований в области антибиотиков, предназначенных для использования в растениеводстве и животноводстве. В большинстве случаев обязанности по осуществлению контроля за выполнением этих мероприятий возлагались на Институт микробиологии и персонально на Н. А. Красильникова. Важное организационное значение имела и созданная по инициативе Красильникова Всесоюзная

конференция, посвященная вопросу применения антибиотиков в растениеводстве. Она состоялась 8—13 октября 1958 г. в Ереване. Вышедший в 1961 г. под редакцией Н. А. Красильникова том «Трудов конференции» сыграл большую программную роль.

В 1953 г. Н. А. Красильников оставил работу в Институте пенициллина в связи с созданием на почвенном отделении Биолого-почвенного факультета МГУ кафедры биологии почв, на которой должна была разносторонне изучаться роль биологического фактора в состоянии почв. В задачу новой кафедры вошло систематическое изучение роли почвенной микрофлоры в генезисе почв, в повышении урожайности сельскохозяйственных культур, в интенсификации сельского хозяйства. В целях обеспечения руководства кафедры ректорат МГУ обратился к Н. А. Красильникову с предложением принять на себя руководство кафедрой. В преподавательский состав кафедры вошли также Н. Н. Сушкина, Ю. А. Худякова (Имшенецкая), а несколько позднее — Т. Г. Мирчинк, М. П. Бабьева и И. В. Асеева.

Принять предложение возглавить кафедру биологии почв Н. А. Красильникова побудила прежде всего склонность к педагогической деятельности, а также и глубоко научные соображения. На протяжении всей деятельности Красильникова в Институте микробиологии руководимый им отдел отличался тем, что в нем стажировались, проходили аспирантуру, делали дипломы или просто практиковались большое число исследователей и учащейся молодежи. Однако возможности для разносторонней профессиональной подготовки ограничивались сроками пребывания в отделе. Николай Александрович, создавший ряд оригинальных научных направлений и глубоко веривший в необходимость их дальнейшего развития, всегда мечтал о систематической и планомерной подготовке специалистов соответствующего профиля на базе учебного заведения. С организацией кафедры такая возможность наконец представилась. Николай Александрович взял на себя чтение курса лекций «Микробиология почв». За 20 лет работы на кафедре (1953—1973 гг.) он воспитал почти 150 студентов и 50 аспирантов, работающих в настоящее время в разных местах нашей страны.

Преподавание и научно-исследовательская работа как на кафедре, так и в Институте микробиологии была построена на особой, «красильниковской» основе, характери-

зующейся рядом конкретных организационных и методологических принципов. Это прежде всего масштабность научного поиска, широта и осповательность изучения объекта, процесса, явления. Кроме того, характерными для исследовательского стиля Н. А. Красильникова были два взаимодополняющих принципа, верность которым он стремился привить и своим ученикам. Первый — необходимость разностороннего изучения живого, естественно функционирующего организма, дающего истинные представления об особенностях его биологии. Второй, воспринятый Н. А. Красильниковым еще от Г. А. Надсона — строжайшее соблюдение безупречной чистоты культур. Столь же характерным для исследовательской деятельности Николая Александровича был принцип, получивший название «принципа повторяемости». Суть его заключается в том, что подлинная закономерность выявляется не столько простой повторностью опытов, сколько достижением многократной однозначности результатов, что дает возможность делать вывод о наличии или отсутствии искомой закономерности. Особенностью научного творчества Красильникова следует считать и его способность видеть широкую перспективу развития науки, ставить и обсуждать вопросы, стимулирующие исследовательскую мысль.

Работа на кафедре, постоянное общение со студенческой молодежью служили для Н. А. Красильникова источником большого удовлетворения. Педагогическая деятельность открывала новые возможности для творческого самовоплощения. В результате Николай Александрович не только создал новую кафедру, он создал и новый, отличающийся от традиционной для почвенного отделения программы курс обучения. Этот курс базировался на изучении трех главных проблем: специфики почвенных микроорганизмов — ингибиторов и активаторов — и их роли в жизни растений, роли микробиологического фактора в повышении плодородия почв и использования микробных метаболитов в растениеводстве и животноводстве. Помимо большого научного значения, включение этого курса в программу обучения имело немалый и воспитательный смысл. Так как в самом начале своего научного пути ученики Н. А. Красильникова были свидетелями и непосредственными участниками рождения нового в науке, что всегда является большим стимулом к научному поиску, многие из них стали истинными исследователями.

дователями природы, верными поворотом к традициям своего учителя.

Педагогическая деятельность открыла для Н. А. Красильникова возможности и для реализации некоторых идей, давно созревших у него в результате многолетней исследовательской работы. Это прежде всего глубокое убеждение в необходимости более фундаментальной химико-аналитической подготовки микробиологов. Будучи преимущественно морфологом-систематиком, Николай Александрович, однако, всегда был сторонником комплексного изучения микробиологических процессов и придавал физиолого-биохимическим исследованиям исключительно важное значение. В частности, он указывал на то, что большим тормозом для создания новых микробных препаратов является слабая подготовка микробиологов химического или биохимического профиля. Именно поэтому Красильников не раз обращался в Министерство высшего образования с предложениями о подготовке через четырехгодичную аспирантуру специалистов нового профиля — микробиологов-химиков. Столь же убежденно Николай Александрович настаивал на необходимости математического образования биологов всех специальностей.

В первое послевоенное десятилетие значительно расширился круг научно-общественных и организационных обязанностей Н. А. Красильникова. К деятельности в качестве консультанта в учреждениях антибиотического производства и сельскохозяйственной микробиологии с 1948 г. прибавилась научно-редакционная работа члена редколлегии журнала «Микробиология», обязанности члена Ученого совета Института микробиологии и Биолого-почвенного факультета МГУ. Жизнь была насыщена широкими творческими планами, смелыми замыслами, новыми идеями.

Широкое признание

В 1953 г. Н. А. Красильников был награжден вторым орденом Трудового Красного Знамени. Это было новым признанием заслуг ученого перед наукой, народом, перед Родиной. Последовавший за этим десятилетний период жизни и деятельности Николая Александровича — период зрелости его научного творчества, плодотворности и разносторонности исследовательской, организационной и

общественной деятельности. Несмотря на крайне напряженную жизнь, Николай Александрович сохранял безупречную физическую бодрость, феноменальную трудоспособность, был неутомимым в работе. Особенно много времени он уделял консультативной и научно-организационной деятельности. Благодаря инициативе Н. А. Красильникова в ряде филиалов Академии наук СССР и союзных республик были созданы специальные лаборатории по изысканию и использованию новых антибиотиков. Под его руководством работы в этой области велись в ФАН Молдавской ССР, Новосибирском и Кольском филиалах Академии наук СССР, в институтах союзных республик — Таджикской, Армянской, Грузинской, Латвийской, Азербайджанской, Казахской ССР, в ряде отраслевых институтов — в Институте виноделия и виноградарства в Ялте, Институте мясомолочной промышленности, Институте консервной промышленности, Институте леса АН СССР, Институте антибиотиков Минздрава и многих других микробиологических учреждениях нашей страны. 18 декабря 1953 г. деятельность Николая Александровича на этом поприще была отмечена благодарностью от Бюро совета филиалов АН СССР.

В декабре 1956 г. исполнилось 60 лет со дня рождения и 30 лет научной деятельности Н. А. Красильникова. На расширенном юбилейном заседании, состоявшемся в феврале 1957 г., было заслушано большое число приветствий и поздравлений, прозвучали слова признания выдающихся заслуг Н. А. Красильникова перед наукой, слова любви и уважения за прекрасные качества человека и гражданина своей Родины. Выступающие отмечали, что Н. А. Красильников является одним из крупнейших микробиологов страны, что он широко известен у нас и за рубежом своими многочисленными и капитальными исследованиями в области общей, почвенной, сельскохозяйственной микробиологии и в области антибиотиков. Указывалось также на большие заслуги Красильникова в деле подготовки высококвалифицированных кадров микробиологов. В октябре 1957 г. Николаю Александровичу было присвоено звание Заслуженного деятеля науки РСФСР.

Между тем все более расширялись многочисленные обязанности Николая Александровича. В конце 50-х — начале 60-х годов Н. А. Красильников вошел в состав редколлегии нескольких журналов — «Природа», «Антибиотики», систематического сборника «Вопросы химизации

животноводства», зарубежного журнала «Zeitschrift für Allgemeine Microbiologie», стал членом ВАКа, Бюро секции Общества по распространению политических и научных знаний, председателем Секции по биосинтезу антибиотиков и токсинов Научно-координационного Совета по биохимии и физиологии микроорганизмов (с 1958 г.), членом президиума Всесоюзного микробиологического общества (с 1960 г.), членом Международного подкомитета по систематике актиномицетов. Вся эта деятельность поглощала немало времени, сил, внимания. Бурное развитие науки, все увеличивающийся поток научной информации требовали повседневной работы с литературой. Имея немало помощников и ассистентов, всю научную литературу Николай Александрович собирал и анализировал сам. Характерная для него черта — отсутствие малейшего пренебрежения к идеям коллег и оппонентов — всегда проявлялась в пунктуальном и обширном цитировании их работ. Свои критические замечания он всегда обстоятельно аргументировал и делал это в исключительно корректной форме.

В описываемое десятилетие Н. А. Красильников часто выезжал в зарубежные командировки. Польша, Венгрия, Чехословакия, США, Китай, Франция, Канада, Италия, Швеция, Япония, Англия, Индия, Марокко — таковы страны, которые Николай Александрович посетил, участвуя в международных микробиологических форумах. Там он читал лекции, проводил консультации и оказывал помощь в организации работ в области микробиологии. Научные результаты своих поездок Н. А. Красильников подробно освещал в печати в виде отчетов и статей. Кроме того, сохранились интересные путевые заметки и комментарии, которые он делал во время своих зарубежных поездок. Помимо деловых впечатлений, эти записи содержали красочные описания увиденного, изобиловали меткими и острыми характеристиками людей, с которыми встречался Николай Александрович. Всегда живое, эмоциональное восприятие окружающего полностью соответствовало натуре человека, внешне очень сдержанного, как бы погруженного в себя, но имеющего богатый внутренний мир, оригинальное самобытное мышление. Многие ученые из разных уголков нашей страны, а также из разных стран мира посещали отдел Н. А. Красильникова в Институте микробиологии.

Много внимания Н. А. Красильников уделял работе

в Международном подкомитете по систематике актиномицетов, проводившем по решению III Микробиологического конгресса (1958 г., Стокгольм) разработку единых принципов систематики и номенклатуры актиномицетов. В обязанности советских микробиологов входило изучение и описание по единой системе 25 культур актиномицетов. Выполнение этого и многих других заданий потребовало выездов за рубеж многих сотрудников Николая Александровича. А. И. Кореняко вспоминает, что было достаточно назвать имя Красильникова и отрекомендоваться в качестве его сотрудника или ученика, чтобы получить у зарубежных коллег самый радушный прием и всемерное содействие в работе.

Научное сотрудничество влекло за собой установление многих личных деловых контактов с зарубежными учеными. Николай Александрович вел постоянную переписку с ведущими деятелями зарубежной микробиологической науки, среди них были С. Ваксман, Е. Чайн, Д. Готлиб, У. Сакстон, Дж. Райт, К. Сакагучи, С. Накамура, С. Киношита и многие другие.

Чрезвычайно плодотворной в 50—60-е годы была научно-литературная деятельность Н. А. Красильникова. Он подготовил и издал несколько больших трудов, в которых обобщил богатый экспериментально-теоретический материал, в них также отразилось многоплановое научное творчество автора. В 1958 г. вышла монография «Микроорганизмы почвы и высшие растения» (29 авторских листов), в том же году издательство «Советская наука» выпустило книгу «Антагонизм микробов и антибиотические вещества», а в 1959 г. — учебное пособие «Микробы-антагонисты и антибиотические вещества» (28 авторских листов). За рубежом были переведены монографии «Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества» и «Определитель бактерий и актиномицетов». Более 125 научных статей в различных отечественных и зарубежных журналах опубликовал Николай Александрович за это десятилетие. Кроме того, он охотно откликался на предложения о написании научно-популярных работ, руководствуясь необходимостью пропаганды научных знаний.

Очень широк и разнообразен был круг научных вопросов, изучением которых в течение 1953—1963 гг. занимался Н. А. Красильников. В число проблем, ставших уже традиционными для научной деятельности Н. А. Кра-

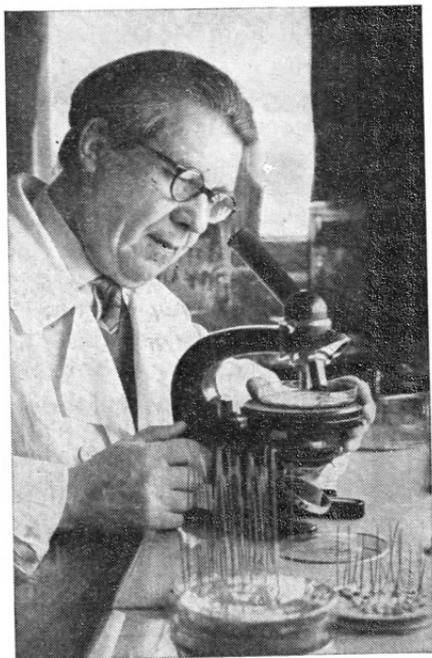
Красильникова и его сотрудников — проблемы внутри- и межвидового антагонизма, актинофагоустойчивости, изыскание и выделение новых антибиотиков и др. — с 1958 г. была включена и такая проблема, как изыскание новых и совершенствование технологии изготовления уже известных антибиотических препаратов для подкормки сельскохозяйственных животных — кормогризина, витаминида и кормарипа. Исследованиям в этой области он придавал особо важное значение. Ввиду того что производственная и испытательная база, а также технология изготовления кормовых антибиотиков длительное время не отвечали необходимым требованиям, Николай Александрович много отдавал сил, добиваясь совершенствования этой важной отрасли. Как и прежде, предметом особых его забот был вопрос о полном исключении из практики животноводства использования антибиотиков медицинского назначения ввиду опасности возникновения резистентных к ним патогенных микробов.

В 50—60-е годы важное место в исследовательской деятельности Н. А. Красильникова, его сотрудников и учеников заняла тема поиска продуцентов ростовых веществ. Этим было положено начало получению отечественного гиббереллина. Важное значение придавалось и изучению способности микроорганизмов (бактерий, грибов, актиномицетов) к различным типам трансформации стероидов. Работы в этой перспективной области стали традиционными не только для руководимого Н. А. Красильниковым коллектива сотрудников, но и для всей советской микробиологии. Одним из первых достижений в этой области было создание хроматографического способа определения конца ферментации прогестерона. В последующие годы исследования в области трансформирующей деятельности микроорганизмов возглавил Г. К. Скрыбин.

Большой интерес в 50—60-е годы Н. А. Красильников проявил к проблеме наследственной стабильности антибиотических свойств у актиномицетов. Сама постановка этой проблемы имела важное значение для развития научной мысли в области актиномицетологии. Ее изучение привело Н. А. Красильникова к представлению о том, что антибиотические свойства актиномицетов весьма постоянны, наследственно закреплены и что продуцирование конкретных антибиотиков являются видовым признаком и должно быть использовано в классификации

наряду с другими признаками для установления и распознавания видов. Принципиальное значение имели вопросы о биологической роли антибиотикообразования в жизнедеятельности продуцентов антибиотиков, о связи между способностью к синтезу антибиотиков и устойчивостью к ним их продуцентов, о механизме и регуляции синтеза антибиотиков. Напомним, что и сегодня эти вопросы все еще остаются предметом интенсивного изучения.

Установление факта специфичности антибиотикообразования послужило для Николая Александровича исходным моментом к разработке принципов таксономии актиномицетов. В разработке этой многосторонней проблемы в течение ряда лет принимали участие сотрудники Института микробиологии: А. И. Коренько, Г. К. Скрябин, А. Г. Кучаева, Н. И. Никитина, Н. Д. Кофанова, О. И. Артамопова, С. А. Егорова, Н. Ф. Кириллова, С. Д. Таптыкова, А. П. Беззубепова, Ю. М. Хохлова, Г. И. Эль-Регистан, О. Г. Широков, Н. С. Агре, а также сотрудники и учащиеся кафедры биологии почв Биолого-почвенного факультета МГУ. Насколько актуальной была проблема научной таксономии актиномицетов, можно видеть из того, что ее обсуждению было посвящено специальное совещание, созванное в июне 1960 г. по инициативе Института микробиологии АН СССР, Института по изысканию новых антибиотиков АМН СССР и Института антибиотиков Минздрава СССР. Было принято решение о создании музея эталонных и типовых культур актиномицетов, а также списков этих культур. Для выполнения этого решения была создана комиссия, в ее состав от Института микробиологии вошли Н. А. Красильников,



Н. А. Красильников в своей лаборатории в Институте микробиологии АН СССР (1969 г.)

А. И. Кореняко и О. И. Артамонова. Опыт работы комиссии в этой области Николай Александрович осветил в книге «Методы хранения коллекции культур микроорганизмов». Развитию теории таксономии актиномицетов значительно способствовали выпуски сборников под названием «Биология отдельных групп актиномицетов», вышедших под редакцией Н. А. Красильникова.

С конца 50-х годов в развитии отечественной общей и технической микробиологии начался новый этап — разработка теоретических основ микробиологического синтеза. В этой связи в план работ Н. А. Красильникова и руководимых им коллективов — отдела и кафедры — были включены две темы: 1) «Микробы — продуценты биологически активных веществ и закономерности их распространения в природе» (1959 г.) и 2) «Лучистые грибки — продуценты антибиотиков и других биологически активных веществ и принципы их группировки» (1961 г.). По замыслу Николая Александровича разработка этих тем должна была проводиться в тесной связи с таксономической дифференциацией актиномицетов. Работы в этом направлении сразу же приняли широкий размах.

За 1962 г. сотрудники Николая Александровича обследовали свыше 5000 культур актиномицетов — продуцентов аминокислот, выделенных из почв различных районов страны.

Как и в предыдущие годы, Н. А. Красильников много внимания уделял максимальной практической реализации результатов выполненных работ. В первую очередь это имело отношение к использованию микробных метаболитов в медицине, сельском хозяйстве, промышленности. Предметом особого внимания Н. А. Красильникова была организация испытаний полученного в 1958 г. противоопухолевого антибиотика хризомаллина, а также витаминизация и кормогризин — препаратов, способствующих росту и оздоровлению молодняка. Много усилий потребовали мероприятия, связанные с внедрением в растениеводство гиббереллина в виде очищенного препарата, полученного в 1956 г. Итоги внедрения и испытания гиббереллина были подведены на всесоюзном совещании, состоявшемся в январе 1961 г., на котором Николай Александрович выступил с большим докладом. Важную роль в развитии исследований в области гиббереллина сыграл сборник «Гиббереллины и их действие на расте-

ния», вышедший под редакцией Н. А. Красильникова в 1963 г. Огромной энергии потребовалось от Николая Александровича для организации испытаний и внедрения стероидных гормонов — преднизона и преднизолонa, полученных его сотрудниками в результате изучения трансформирующей деятельности микобактерий.

Подводя итог описываемого десятилетия в жизни и научной деятельности Н. А. Красильникова, хочется еще раз сказать о том, что, несмотря на необычайную разносторонность научных интересов ученого, его творчество имело четко выраженную монолитность, выражавшуюся в том, что на первый взгляд разрозненные направления его многогранной научной деятельности были тесно логически связаны между собой, пронизаны стержневой идеей или концепцией.

Последнее десятилетие

Н. А. Красильников вступил в этот период своей жизни в полном расцвете творческого дарования. Неисчерпаемым казался запас физических и духовных сил. Изучение многих новых проблем, решение еще до конца не выясненных вопросов, осмысление с современных позиций уже известных фактов — таковым представлялось будущее. Все должно было содействовать осуществлению творческих замыслов: и физическая бодрость, и налаженная, четко организованная работа, и полная любви и заботы атмосфера семьи. Давно уже выработались темп и ритм повседневной жизни — работы, отдыха, быта. Все также лучшим отдыхом от умственной работы были столярные поделки. Как и в юношеские годы, столь же любимыми были пешеходные прогулки по окрестностям Зеленоградского — места, где была дача Красильниковых — зимой на лыжах, летом за грибами.

Свои взаимоотношения с сотрудниками Н. А. Красильников строил не только на деловой основе. Он считал встречи в нерабочей обстановке средством к сплочению, укреплению дружбы и взаимопонимания. Каждое лето, когда семья Николая Александровича отдыхала на даче, устраивался традиционный прием всех сотрудников отдела. Второй такой же прием ежегодно устраивался зимой на московской квартире. О гостеприимстве

и радушии Е. Н. и Н. А. Красильниковых, о непринужденности и весельи, царивших на этих домашних вечерах, вспоминают принимавшие в них участие сотрудники Николая Александровича.

В 1963 г. отдел, руководимый Красильниковым, стал одним из самых крупных в Институте микробиологии: его штат достиг 25 человек, не считая стажеров, аспирантов, соискателей, дипломников. Оживленно и плодотворно протекала жизнь в отделе в эти годы.

19 декабря 1966 г. Н. А. Красильникову исполнилось 70 лет. Это было большим событием не только в жизни ученого, его родных и коллег. Это было знаменательной датой и в истории Института микробиологии АН СССР, в котором Николай Александрович проработал свыше 40 лет, пройдя все этапы его становления. Это было важной датой и в истории советской микробиологии, одним из основоположников которой был Н. А. Красильников.

17 декабря 1966 г. в связи с 70-летием со дня рождения Николай Александрович был награжден орденом Ленина. В газете «Правда» от 15 декабря 1966 г. академик М. Д. Миллионщиков в связи с юбилеем писал о значении его работ: «В 1938 году многим казалась малоактуальной большая работа профессора Н. А. Красильникова о лучистых грибах. Но именно она положила один из фундаментальных камней здания современной антибиотической промышленности». 31 октября 1967 г. в связи с 50-летием Великой Октябрьской социалистической революции Николай Александрович получил поздравительное письмо за подписью М. В. Келдыша и Я. В. Пейве, в котором говорилось: «Высоко оценивая Ваши большие научные успехи в области общей и сельскохозяйственной микробиологии и участие в боях за Советскую власть, сердечно желаем Вам, дорогой Николай Александрович, доброго здоровья и успехов в творчестве».

В течение нескольких лет, вплоть до 1969 г., Н. А. Красильников продолжал интенсивно работать, не изменяя темпа и ритма предельно насыщенной жизни. Как и прежде, многочисленные обязанности требовали много сил, внимания, времени. Вновь актуальной стала проблема микробиологической борьбы с вилтом хлопчатника. О возросшем значении этой проблемы говорилось на организованном в сентябре 1963 г. по инициативе Президиума АН СССР специализированном симпозиуме, про-

веденном совместно с Министерством сельского хозяйства Узбекской ССР. На этом симпозиуме Николай Александрович выступил с докладом об итогах своих работ в области борьбы с вилтом. Он вошел в состав научного совета по проблеме «Борьба с вилтом хлопчатника». В марте 1967 г. при Отделении растениеводства и селекции ВАСХНИЛ была организована секция сельскохозяйственной биологии, членом которой также стал Н. А. Красильников.

Предметом постоянных забот для Николая Александровича служила организация заводского изготовления кормовых антибиотиков — кормогризина, витаминина и кормарина. Поразительную настойчивость проявлял он, стремясь добиться расширения и совершенствования производства этих антибиотиков. 17 июня 1965 г. он направил в Постоянную комиссию СЭВ по химической промышленности письмо, в котором осветил результаты исследования руководимых им коллективов по изучению продуцентов кормовых антибиотиков, аминокислот, каротинов и каротиноидов, веществ, стимулирующих воспроизводящие функции животных.

Изучение проблемы микробиологического синтеза проводилось под его руководством в нескольких направлениях: поиск среди актиномицетов активных продуцентов аминокислот, определение таксономического положения выделенных продуцентов, изучение их распространения в природе, разработка условий культивирования и повышения биосинтетической активности продуцентов с помощью селекционных методов. В те же годы были начаты работы и по получению ряда ферментных препаратов.

Ведущим направлением в деятельности Н. А. Красильникова и его сотрудников в эти годы продолжала оставаться разработка схемы таксономического определения продуцентов биологически активных веществ. Этими исключительно трудоемкими исследованиями занимался почти весь коллектив сотрудников отдела Николая Александровича — Н. И. Никитина, С. А. Егорова, А. Г. Кучаева, А. И. Кореняко, Л. В. Калакуцкий, Г. И. Эль-Регистан, О. К. Широков, Т. Ф. Куимова, О. И. Артамонова, Н. Д. Кофанова, В. В. Верзилов, Р. О. Мирзабекян, А. Н. Козлова, И. В. Марченко, Т. И. Чуканова, В. Д. Кузнецов, Н. Ф. Кириллова, С. Д. Таптыкова, А. П. Беззубенкова, П. Овчинникова и др. Заслуженой



Н. А. Красильников среди сотрудников Института микробиологии АН СССР (ноябрь 1970 г.)

школы Н. А. Красильникова стала разработка широкого комплексного подхода к решению проблемы таксономии актиномицетов. На состоявшемся летом 1966 г. IX Международном микробиологическом конгрессе Николай Александрович и его сотрудники осветили в своих выступлениях результаты проведенных исследований.

В феврале 1967 г. при Главном управлении микробиологической промышленности при Совете Министров СССР был создан Научно-технический совет, в состав которого вошел и Н. А. Красильников. Его прямой обязанностью стала организация деятельности секции кормовых антибиотиков.

В связи с развертыванием работ по ускорению развития микробиологической промышленности в 1968—1975 гг. многие ведущие микробиологи нашей страны приняли участие в широком обсуждении проекта соответствующих мероприятий. Это был очень ответственный этап, определивший темпы и характер развития новой для нашей страны отрасли — микробиологической промышленности. Ее создание означало одновременно расширение и специализацию научно-исследовательской деятельности многих учреждений, а также организацию новой системы практической реализации научных результатов. В ноябре

1967 г. Николай Александрович выдвинул ряд положений, значение которых все более раскрывается в последнее время. Научно обоснованные предложения Н. А. Красильникова — это целая программа исследовательских, производственных, организационных и даже педагогических мероприятий. Он в первую очередь указывал на необходимость расширенного изучения разнообразия микробного мира на основе научно обоснованных схем таксономической дифференциации, совершенствования способов селекционной работы, всемерного распространения в растениеводстве микробиологического способа борьбы с заболеваниями растений и оздоровления почв, расширения производства антибиотиков, используемых в ветеринарии, животноводстве, растениеводстве, пищевой промышленности и других отраслях народного хозяйства. Смысл организационных и педагогических предложений сводился к обоснованию необходимости повсеместно привлекать в эти области микробиологов, химиков, а также более углубленной химико-технологической подготовки микробиологов и создания соответствующих учебных руководств.

В соответствии с этой программой в ноябре 1968 г. Николай Александрович составил перспективный план работ своего отдела на 1969—1974 гг. Традиционные темы — систематика и поиск в природе продуцентов биологически активных метаболитов, изучение физиологической роли пигментообразования у актиномицетов, исследование биологической сущности явления антибиоза и форм его проявления — были дополнены такими темами, как изучение процесса спорообразования у актиномицетов, ультраструктуры вегетативных клеток актиномицетов и спороносных бактерий, корреляции изменчивости клеточных ультраструктур со средой и индивидуальным развитием. Полученные данные дополнили фонд таксономических признаков, используемых для уточнения уже известных и выделения новых таксонов. Кроме того, впервые проблема развития актиномицетов была поставлена как общебиологическая проблема развития и дифференциации живых организмов. Наряду с этим было начато изучение и других тем, оказавшихся перспективными на долгие годы, например изыскание в природе продуцентов витамина В₁₂ и рибонуклеаз (совместно с лабораторией А. А. Баева).

Как и в прошлые годы, экспериментальную работу,

руководство исследованиями своих учеников и сотрудников, преподавательскую и административную деятельность на кафедре биологии почв Биолого-почвенного факультета МГУ Н. А. Красильников совмещал с большой научно-организационной и общественной работой. Постоянного внимания требовали от него и обязанности члена Международного подкомитета по систематике актиномицетов, в котором проводилась работа по установлению стандартных норм в таксономии лучистых грибов. Немало различных вопросов приходилось решать и по линии Международного комитета хранения культур, членом которого Н. А. Красильников был с 1965 г. Он был также членом пленума ВАКа, ученых советов Института микробиологии, Института генетики и Биолого-почвенного факультета МГУ, редколлегии нескольких журналов — «Микробиология», «Антибиотики», «Природа».

Н. А. Красильников часто ездил в зарубежные командировки. В качестве эксперта ЮНЕСКО в 1964 и 1965 гг. выезжал в Индию для чтения лекций и оказания помощи при организации микробиологического центра при Мадраасском университете. В 1963 г. Николай Александрович посетил Англию в ответ на приглашение принять участие в торжествах по случаю 300-летия основания Лондонского Королевского общества. В 1965 г. он вновь был приглашен в Англию на международный симпозиум, посвященный теме «Бактерии почв», на котором выступил с докладом. В Польше в 1966 и 1967 гг. Николай Александрович читал лекции в Высшей сельскохозяйственной школе во Вроцлаве. В 1965 г. по приглашению Института им. Л. Пастера, с которым в течение многих лет поддерживал прочные научные контакты, Н. А. Красильников вновь посетил Париж. Знаменательно, что портрет Н. А. Красильникова, в числе портретов других выдающихся ученых с мировым именем, находится в портретной галерее пастеровского института. С неизменным вниманием и гостеприимством Николай Александрович встречал зарубежных коллег, желавших ознакомиться с результатами работ его отдела, освоить методы исследования, понять логику его теоретических воззрений.

Столь же плодотворной была и научно-литературная деятельность Н. А. Красильникова в этот период. Более 60 работ, написанных им лично или в соавторстве, было опубликовано в отечественных и зарубежных периодических изданиях и тематических сборниках.

Н. А. Красильников особенно резко выступал против безграничного и бесконтрольного применения ядохимикатов в сельском хозяйстве. Он подчеркивал, что ядохимикаты вызывают или могут вызвать большие изменения среди растительного и животного мира в природе, нанести огромный вред при неумелом и небрежном обращении с ними. Предостерегая от пагубных последствий увлечения ядохимикатами, он горячо призывал к совершенствованию и повсеместному использованию биологических методов борьбы с вредителями растений.

Главный труд Н. А. Красильникова 60-х годов — подготовка капитальной монографии «Лучистые грибки (высшие формы)». Книга, объем которой составил более 90 листов, содержала описание более 1000 видов известных к тому времени представителей порядка Actinomycesetales. Все включенные в него роды и виды были описаны с указанием морфологических и физиологических характеристик. Монография вышла в свет в 1970 г. Ее опубликование ознаменовало собой важнейшее событие в истории советской микробиологии.

Создание монографии потребовало от Н. А. Красильникова огромного напряжения физических и духовных сил. В архиве имеется подготовительный материал к этой книге — черновики, рукописи, рефераты работ, фотографии и т. п. Трудно представить себе, что весь этот большой по объему материал Николай Александрович собирал, систематизировал и обрабатывал один, без чьей-либо помощи, в часы, остававшиеся после повседневных дел, в ущерб отдыху.

Столь характерное для него свойство — всему отдаваться до предела, неизменно добиваться поставленной цели — было подчас причиной безудержного расходования сил и здоровья. Но не безграничны физические возможности человека, от природы наделенного здоровьем, выносливостью, закаленного физическим трудом. В феврале 1969 г. у Николая Александровича в связи с тромбозом головных сосудов произошло мозговое кровоизлияние, на длительное время выведшее его из строя. Четыре месяца в тяжелом состоянии он провел в больнице, и ежедневно, в разные часы суток видел склонившееся над ним лицо Екатерины Николаевны, все мысли и действия которой в это тяжелое время всецело сосредоточились на одном — спасти мужа, вернуть его к жизни, к семье, к работе. И болезнь отступила. Для этого по-

требовались месяцы упорного лечения, повседневные тренировки для восстановления физических сил.

В 1970 г. Н. А. Красильников вновь включился в работу, главным образом в своем отделе в Институте микробиологии. В МГУ, на кафедре биологии почв объем его деятельности несколько сократился, хотя наряду с чтением лекций он продолжал выполнять функции заведующего кафедрой.

В 1972 г. Н. А. Красильников вновь был удостоен Государственной премии за цикл работ по биологии актиномицетов и научным основам их практического использования. Это было новым признанием заслуг ученого. М. В. Келдыш отметил, что исследования Н. А. Красильникова «помогли созданию антибиотической промышленности в нашей стране, производству ряда кормовых препаратов для животноводства». В приветствиях отмечалось, сколь велики заслуги Николая Александровича в деле подготовки и воспитания кадров специалистов-микробиологов. Невозможно при всем желании перечислить имена тех, кто в разные годы учился у Николая Александровича или, работая с ним, воспринимал его образ мышления, экспериментальное мастерство, любовь к своей профессии. Учеников Н. А. Красильникова можно встретить буквально во всех микробиологических учреждениях нашей страны. Многие из них стали видными учеными, внесли вклад в ту или иную область микробиологии.

Постепенно жизнь после болезни вошла в свою колею. Однако пришлось отказаться от некоторых общественных нагрузок, прекратить длительные командировки, выезды за рубеж. Но все еще с большой энергией ученый продолжал заниматься исследовательской работой. Всегда готовый дать научную консультацию, откликнуться на любую просьбу о сотрудничестве, жаждущий общения с сотрудниками, он с удовольствием ежедневно бывал в институте, принимал участие во всех научно-организационных мероприятиях. Вот как описывает журналист в своем очерке встречу с Н. А. Красильниковым в январе 1973 г.: «За окном уже давно сгустились ранние московские сумерки. Николай Александрович рассказывает с увлечением, на лице его нет и тени усталости, словно и не было напряженного рабочего дня. А ведь ему уже 77 лет. Задаю традиционный вопрос: о творческих пла-

нах.— Буду изучать актиномицеты,— ответил профессор, не задумываясь»⁵.

Однако тяжелая болезнь не прошла бесследно. В разгар лета 1973 г. Николай Александрович находился в отпуске, жил с семьей на даче в Зеленоградской. Гулял, играл с внучкой, рассказывал ей свои бесконечные импровизированные сказки, читал, немного работал в саду, столярничал. Состояние здоровья не вызывало особых тревог. Казалось, ничто не предвещало беду, хотя время от времени он и испытывал недомогания, ощущая боли в сердце, одышку. Но очень не хотелось сдаваться, осознавать себя больным, отказываться от всего, что привычно и любимо. Николай Александрович умер внезапно 11 июля. Он похоронен на Востряковском кладбище.

⁵ Советская Россия, 1973, 13 янв.

Часть вторая

Научная деятельность

Научные интересы Н. А. Красильникова отличались исключительной широтой и многогранностью — они охватывали несколько самостоятельных областей современной микробиологии. Методологическая основа его научно-творчества — путем выявления частного и конкретного поиск общего и универсального — реализовалась в экспериментальных и экспедиционно-полевых исследованиях, в постановке и решении специальных и общепрофессиональных проблем.

Многое в научном наследии ученого ново и оригинально и сохранило свое значение и по сегодняшний день. Большой заслугой Н. А. Красильникова является то, что ряд высказанных до него идей получил благодаря его трудам дальнейшее развитие.

Научное наследие Н. А. Красильникова составляет 8 крупных монографий, более 350 различных публикаций, большое число тематических сборников и переводов книг зарубежных авторов, вышедших под его редакцией и с его предисловиями.

Проанализировать в равной мере все, что было опубликовано Николаем Александровичем более чем за 40-летнюю научно-исследовательскую и практическую деятельность, не представляется возможным. В книге будет уделено внимание лишь наиболее характерным для его творчества направлениям. В их числе следует назвать исследования в области сельскохозяйственной и почвенной микробиологии, актиномицетологии и антибиоза, а также разработку ряда теоретических проблем общей микробиологии. Кроме того, в связи с тем, что для формирования Н. А. Красильникова как ученого особое значение имела школа, пройденная под руководством Г. А. Надсона, особый раздел посвящен рассмотрению его работ, выполненных в студенческие и аспирантские годы в русле созданных Надсоном научных направлений, в разработке которых наряду с Н. А. Красильниковым принимали участие и его коллеги — ныне крупные советские микробиологи. Большое желание на-

помнить об этих ранних работах, некоторые из которых лежат у истоков важных научных направлений, побудило кратко изложить их основное научное содержание.

Первые шаги в науке

В биографической части говорилось, что путь в науку начался для Н. А. Красильникова со второго курса института, с его работы в Ботанической лаборатории Г. А. Надсона. Уже тогда началось для него истинное приобщение к миру науки, приобретение навыков исследователя-экспериментатора. Опыт и знания, полученные Н. А. Красильниковым в студенческие годы при выполнении первых работ под руководством, а иногда и при участии Надсона, сыграли решающую роль в формировании его научной индивидуальности.

Поиски новых форм микроорганизмов

Первое исследование, в задачу которого входили поиск, выделение в чистые культуры и изучение свойств новых форм микроорганизмов, было выполнено Н. А. Красильниковым при непосредственном участии Г. А. Надсона. Совместно написанная работа была опубликована в 1925 г.¹ Авторы описали новую форму дрожжевого грибка, выделенного из «слизетечения» ясеня. Этот грибок представлял интерес с общебиологической точки зрения в связи с обнаружением у него особого способа прорастания спор, обратимости в превращении аскоспоры в обычную вегетативную клетку, размножающуюся обычным почкованием, и последующего формирования в ней спор, сопровождающегося глубокими преобразованиями клеточного содержимого, в том числе ее ядерного аппарата. Детальные, отлично выполненные рисунки, отображающие эти наблюдения, авторы поместили в статье, опубликованной в «Отчетах» Парижского биологического общества².

К этой же серии работ относилось и второе исследо-

¹ Надсон Г. А., Красильников Н. А. Об обратимости развития у дрожжей *Saccharomyces paradoxus* Batschinskaya.— Микробиол. журн., 1925, т. 1, с. 115.

² Nadson G. A., Krassilnikov N. A. Sur la reversibilité du développement chez la levûre.— С. г. Acad. sci., 1925, t. 43, p. 423.

ваше Н. А. Красильникова, выполненное в годы аспирантуры. Целью его было изучение нового грибка из рода *Selenotila*. По поводу выделения этого грибка он писал: «В августе 1926 г. мною был выделен грибок из кишечника бабочки *Brenthis pales* Schiff., привезенной Г. С. Филипповым из Карельской республики»³. Сопоставление полученных данных с характеристикой уже известной *Selenotila nivalis* привело Н. А. Красильникова к выводу о возможности выделения нового вида, который он назвал *Selenotila intestinalis*⁴. Разносторонним было и изучение представителей микрофлоры кишечника морской свинки *Oscillospira Guilliermondii* и *Metabacterium polyspora*. Привлекает к себе внимание фраза, показывающая, чем руководствовался начинающий микробиолог при проведении своего исследования: «Мы больше обращали внимание на внутреннюю структуру клеток осцилоспир — вопрос, недостаточно изученный предшествующими исследователями»⁵. Отметив в этой работе, что вопрос о ядерной природе центрального тела остается невыясненным, Н. А. Красильников особое внимание уделил факту отсутствия у исследуемой паразитирующей осцилоспир пигмента и наличию спорообразования, что отличало эту форму от свободноживущих осцилоспир. К объяснению этого факта он подошел с эволюционных позиций.

Обширное исследование Н. А. Красильников провел совместно с Г. А. Надсоном по изучению свойства грибка *Anthomyces Renkanffii*, выделенного из нектара крапивы. В этой работе впервые был использован метод прижизненного наблюдения за развитием грибка в висячей капле. Выявленная в ходе этих наблюдений вариабельность морфологии грибка послужила поводом к обсуждению вопроса о природе изменчивости, т. е. о квалификации ее как модификаций или мутаций (сальтаций, по терминологии Г. А. Надсона). Авторы пришли к выводу, что появлявшиеся при изменении питательных сред разно-

³ Красильников Н. А. *Selenotila intestinalis* nov. spec. — новый грибок из кишечника бабочки *Brenthis pales* Schiff. — Микробиол. журн., 1927, т. 4, с. 134.

⁴ Красильников Н. А. Микробы кишечника морской свинки — *Oscillospira Guilliermondii* и *Metabacterium polyspora*. — Микробиол. журн., 1928, т. 6, с. 247.

⁵ Там же, с. 253.

видности «не являются наследственно закрепленными, т. е. это не мутанты»⁶.

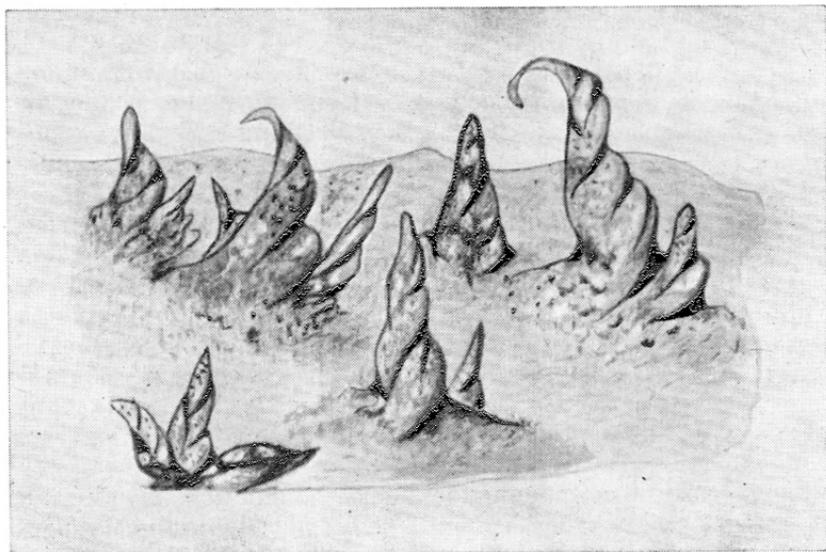
Так, в первых своих работах Н. А. Красильников проявил не только способность к проведению разносторонних и очень трудоемких исследований, но и склонность к теоретическому осмыслению фактов, к познанию сущности и происхождения наблюдаемых явлений.

Обширные поиски, изучение особенностей распространения в природе дрожжей и выделение новых таксонов Николай Александрович провел совместно с А. Г. Конокотиной в годы учебы в аспирантуре. Поражают широкая постановка этих исследований, тщательность в обработке полученного материала. Составленные авторами обширные таблицы, отображающие сравнительную характеристику уже известных и найденных форм, позволили им заключить, что «наличие большого количества описанных видов создает неправильное впечатление о разнообразии форм, на самом деле грибок, несмотря на широкое распространение, поражает значительным однообразием своих форм»⁷. Авторы, кроме того, высказались против укоренившегося представления о патогенности грибов рода *Debaryomyces*, заявив, что эти микроорганизмы — типичные сапрофиты.

К этой же серии эколого-таксономических исследований относились и еще две работы, выполненные Н. А. Красильниковым совместно с Г. А. Надсоном в 1926—1927 гг. и опубликованные в «Отчетах» Парижской академии наук. В одной из них сообщалось о выделении из «слизетечения» дуба новой разновидности дрожжевых эндомицетов с характерной для нее способностью к педогамии, к тому же она имела ранее неизвестную лунообразную (*Selenospora*) форму спор. Наличие этих признаков оказалось достаточным для выделения нового рода эндомицетов, названного авторами в честь французского миколога А. Гийермона *Guilliermondella* с видовой дифференциацией *G. selenospora* Nads. et Krassiiln. Этот таксон сохранил свой статус и до настоящего времени. Другой разновидности эндомицетов, описанной Надсоном и Краси-

⁶ Красильников Н. А., Надсон Г. А. Дрожжи нектара цветов: *Apthomyces Renkanffii* Grüss.— Рус. арх. протистологии, 1927, т. 6, с. 174.

⁷ Красильников Н. А., Конокотина А. Г. О дрожжевых грибах из рода *Debaryomyces* Klöcker и их распространении в природе.— Микробиол. журн., 1929, т. 9, с. 106.



Зарисовка с гигантской колонии *Guilliermondella selenospora* (январь 1929 г.)

никовым в 1932 г., было присвоено название *Endomyces schöeni* (в честь французского микробиолога М. Шена) Nads et Krassiln. Две разновидности из рода *Zygosaccharomyces* выделил Николай Александрович в 1925 г. Одну из новых форм, выделенную из «слизетечения» дуба, он назвал в честь Г. А. Надсона *Sporobolomyces Nadsonia* nov. sp. Всего за всю свою научную деятельность Н. А. Красильников выделил и описал более 20 новых таксонов дрожжевых организмов.

Изучение Н. А. Красильниковым и Г. А. Надсоном водоросли, которую Надсон ранее (в 1898 и 1915 гг.) наблюдал в морской воде Севастопольской бухты и Неаполитанского залива, позволило авторам по онтогенетическим, экологическим и морфо-цитологическим признакам идентифицировать новую разновидность бесцветной водоросли, назвав ее *Pontothrix longissima* Nads. et Krassiln.

О разнообразии научных интересов Н. А. Красильникова в годы обучения в аспирантуре и докторантуре, о разносторонности его профессиональной подготовки свидетельствует и ряд работ иного направления. Так, физиолого-биохимический характер носила работа Г. А. Надсо-

на и Н. А. Красильникова, посвященная изучению способности дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* и *Saccharomyces Ludwigii* окислять сероводород. Совместно с В. Л. Якимовым и В. И. Кудрявцевым Николай Александрович провел исследование по тематике протозоологического отдела Ленинградского ветеринарно-бактериологического института. В задачу исследования входило совершенствование способов лечения кокцидиоза домашних животных. Выявив динамику изменений количества ооцист кокцидий в кишечнике кроликов, авторы предложили для лечения кокцидиоза препарат ихтаргана.

О склонности к познанию мало изученных вопросов свидетельствует исследование жизнеспособности дрожжевых клеток после пребывания их в спирту, ацетоне и эфире⁸. К изучению этого вопроса побудило то обстоятельство, что к концу 20-х годов не была достигнута единая точка зрения относительно того, являются ли зимин и зимаза (ферментный комплекс дрожжевых клеток), которыми Г. и Э. Бухнеры пользовались для воспроизведения бесклеточного спиртового брожения, действительно бесклеточными экстрактами или их сбразивающая активность обусловлена сохраняющимися в них целостными жизнедеятельными дрожжевыми клетками, как утверждали, например, Г. Саботка (1924 г.), Е. Абдерхальден (1926 г.), С. П. Костычев и его соавторы (1926 г.). В результате опытов, проведенных с зимином, Н. А. Красильников присоединился к точке зрения Костычева⁹ и перечисленных выше авторов. Эта работа была опубликована также в немецком «Физиолого-химическом журнале» в 1930 г.

Таковы были первые исследования Н. А. Красильникова, выполненные им в студенческие годы и во время учебы в аспирантуре и докторантуре.

Исследования спонтанной и экспериментальной изменчивости микроорганизмов

В 20- и 30-е годы проблема изменчивости, наследственности и эволюции микроорганизмов была центральной в научной тематике как Ботанической лаборатории Ленинградского медицинского института, а затем и Микро-

⁸ Красильников Н. А. О жизнеспособности дрожжей после пребывания их в спирте, эфире и ацетоне.— Микробиол. журн., 1929, т. 9, с. 114.

⁹ Там же, с. 119.

биологической лаборатории АН СССР, так и бактериологической лаборатории Рентгенологического института, руководимых Г. А. Надсоном. Все его ученики и сотрудники на том или ином этапе изучали различные аспекты этой проблемы. Наблюдения над спонтанной и индуцированной (экспериментальной) изменчивостью микроорганизмов, квалификация типов изменчивости, выяснение ее внутренних механизмов, оценка роли изменчивости и наследственности в эволюции микроорганизмов, применение данных этих исследований к определению филогенетических связей между отдельными группами и т. д. — таковы были темы экспериментальных исследований и теоретических обсуждений в лабораториях Г. А. Надсона. В ходе изучения названных проблем развивалось созданное Надсоном направление — познание экспериментального мутагенеза, ставшее одной из самых ярких страниц в истории мировой и отечественной науки 20—30-х годов.

Идеи, развиваемые Г. А. Надсоном в русле созданного им направления, были поистине новаторскими, полными большого общетеоретического смысла. Значение их все глубже раскрывалось по мере накопления нового фактического материала. В этом была немалая заслуга ближайших его сотрудников и учеников — А. Г. Конокотиной, Э. Я. Рохлиной, Е. А. Штерн, А. А. Бачинской, Ю. М. Оленова, Е. М. Пружанской, Г. С. Филиппова, Н. А. Красильникова, М. Н. Мейселя, В. И. Кудрявцева, А. А. Имшенецкого, А. Е. Крисса, Я. И. Раутенштейна и др.

Систематическим изучением вопросов изменчивости и наследственности микроорганизмов и проблем расообразования Н. А. Красильников занимался в 1929—1936 гг. Одна из первых его работ была выполнена с целью экспериментальной проверки фактической основы теории циклогении, развиваемой зарубежными исследователями Ф. Лёнисом, Г. Эндерлейном, Е. Алмквистом и Ф. Гедли. В 20—30-е годы эта теория была весьма популярна среди некоторой части микробиологов, особенно микробиологов медицинского профиля.

Исходя из результатов собственных исследований циклов развития дрожжей (*Saccharomyces paradoxus* Batschii), водорослей (*Cladophora* и *Enteromorpha*), пурпурных (*Chromatium okenii* и *Chromatium Warmingii*) и бесцветных (*Beggiatoa mirabilis*) серных бактерий, Н. А. Красильников критически оценил позиции названных ученых. Он провел самостоятельное изучение инди-

видуального развития азотобактера, с которым оперировали и циклогенисты¹⁰. Уникальная полиморфность азотобактера была к тому времени хорошо известна. Методическая основа исследования Н. А. Красильникова была аналогична первым его работам эколого-онтогенетического профиля: в центре внимания стояло прижизненное изучение циклов развития микроорганизма. Николай Александрович провел детальное изучение цикла развития азотобактера, а также его физиологических и морфоцитологических признаков, влияния изменения условий культивирования. В результате проведенных наблюдений он дифференцировал четыре стадии в развитии азотобактера: 1) вегетативные формы, 2) отклоняющиеся формы, 3) репродуктивные формы и 4) инволюционные формы. Основываясь на этих данных, Н. А. Красильников показал, что так называемая «симплазма», представляющая собой, по мнению Ф. Лёниса, аморфное живое вещество, из которого формируются клетки азотобактера, является «мертвым продуктом, образованным или погибшими клетками, или за счет слизистых капсул вегетативных клеток»¹¹. Что касается «конъюкции», т. е. слияния клеток азотобактера, тождественного, по утверждению Р. Лёниса, типичному половому процессу, то, по данным Н. А. Красильникова, его у азотобактера вообще не существует, а наблюдаться могут лишь не вполне разделившиеся при делении вегетативные клетки. Таким образом, была выявлена несостоятельность основных положений концепции циклогении.

При изучении феномена спонтанного расообразования в качестве объекта Н. А. Красильников использовал главным образом дрожжи, эндомицетный грибок *Guilliermondella selenospora*, дрожжеподобный грибок *Sporobolomycetes*, розовые дрожжи из рода *Cryptococcus* (*Torula*) и др. Первая работа была осуществлена с грибком *Sporobolomycetes Philipperi*, выделенным Н. А. Красильниковым в 1928 г. и названным так в честь Г. С. Филиппова. Новые формы, возникавшие в ходе многократного клонирования, Красильников оценивал как «спонтанные» расы, устойчивые в течение четырех лет последовательных пересевов и прошедшие тысячи генераций. «Они сохраняли

¹⁰ Красильников Н. А. История развития *Azotobacter* в связи с проблемой полиморфизма.— Микробиол. журн., 1931, т. 12, с. 16.

¹¹ Там же.

морфолого-физиологические и культуральные признаки, появившиеся после выделения первой чистой культуры»¹². В задачу другой работы входило «выяснение, в какой степени и в каком направлении идет процесс расообразования у дрожжей без какого-либо специального воздействующего фактора, т. е. так называемым «спонтанным» путем»¹³. Результаты этого разностороннего исследования Н. А. Красильников обобщил в виде схем генезиса расообразования. Эти схемы, демонстрирующие наличие преемственности, косвенных и прямых связей между последовательно изменяющимися формами, подсказали Николаю Александровичу мысль о наличии определенных закономерностей в осуществлении изменчивости, о детерминированности ее какими-то внутренними механизмами. В этой работе он сообщал и о некоторых весьма любопытных фактах, в частности о том, что «новые расы, будучи смешанными с нормальными, не выдерживают конкуренции в борьбе за существование и вскоре исчезают в последующих генерациях»¹⁴, в связи с чем «образующиеся новые расы сохраняют свои приобретенные свойства лишь при условии контроля и изоляции»¹⁵. Наиболее существенным моментом этой работы было то, что в ней Н. А. Красильников впервые высказал мысль о наличии полного сходства между расами, возникшими в результате спонтанной и индуцированной изменчивости. По-существу, это означало утверждение тезиса о сходстве внутренних механизмов двух способов изменчивости. Различия между ними, как считал он, скорее количественного, чем качественного характера.

Работы Н. А. Красильникова по индуцированной изменчивости были посвящены вопросу зависимости интенсивности расообразования от воздействия внешних факторов и определению «оптимальных» доз этих факторов. В результате изучения «супраоптимальных» температур для расообразования у дрожжей он обнаружил¹⁶, что в

¹² Красильников Н. А. Образование рас у *Sporobolomyces Philipovi* n. sp.— Изв. АН СССР, 1933, № 10, с. 1485.

¹³ Красильников Н. А. Образование рас у *Saccharomyces cerevisiae*. I. Так называемое «спонтанное» образование рас.— Изв. АН СССР, 1934, № 2/3, с. 336.

¹⁴ Там же, с. 349.

¹⁵ Там же, с. 351.

¹⁶ Красильников Н. А. Образование рас у *Saccharomyces cerevisiae*. II. Образование рас под влиянием супраоптимальной температуры.— Изв. АН СССР, 1934, № 2/3, с. 352.

температурном интервале 35—40° наиболее энергично процесс расообразования происходит при 37°. Наличие такой оптимальной точки оценивалось как подтверждение представления Г. А. Надсона о том, что «живая система» может изменяться и перестраиваться лишь по некоторым определенным путям, зависящим прежде всего от внутренних закономерностей данной системы, в данный момент»¹⁷.

Интерес к проблеме расообразования у микроорганизмов Н. А. Красильников не утратил и после возвращения из Заволжья. Он вернулся к ее изучению, используя в качестве объекта клубеньковые бактерии. Перед самой войной Николай Александрович опубликовал работу, в которой описал закономерности образования рас под воздействием бактериофага и температуры. Использование бактериофага в качестве индуцирующего фактора было совершенно новым для науки. Н. А. Красильников получил пять устойчивых рас, различающихся по форме, консистенции и окраске колоний. Кроме того, он указал на высокую динамичность процесса расообразования под воздействием бактериофага.

Необходимо отметить, что работы Н. А. Красильникова в области спонтанной и экспериментальной изменчивости и расообразования у микроорганизмов были не только данью традиции, утвердившейся в научном коллективе Г. А. Надсона. Творческий склад личности ученого проявился уже в том, что у него возникла мысль применить данные по изучению форм изменчивости к обсуждению проблемы филогенеза и естественной таксономии микроорганизмов. В связи с этим следует сказать, что в 30—40-е годы из-за недостатка фактического материала проблема филогенеза микроорганизмов была скорее предметом веры, чем установленным фактом. Эволюционная мысль в микробиологию проникала из ботаники, уже располагавшей к тому времени достаточно убедительными данными сравнительно-эволюционного анализа. Несомненной заслугой Г. А. Надсона и его последователей, в том числе и Н. А. Красильникова, следует считать, что они не только активно содействовали проникновению в микробиологию общеэволюционных воззрений, но, искренне веря в плодотворность и необходимость изучения проблемы

¹⁷ Надсон Г. А. Экспериментальные изменения наследственных свойств микроорганизмов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 27,

филогенеза микроорганизмов, разрабатывали оригинальные принципы и методы ее изучения на объектах, отнюдь не традиционных для эволюционно-генетических исследований того времени. Это служило импульсом хотя и к чрезвычайно медленному и сложному, но вместе с тем непреодолимому развитию эволюционного мышления в микробиологии. Новаторская роль Н. А. Красильникова, создавшего новый принцип выявления родственных связей у актиномицетов, и по сегодняшний день остается общепризнанной.

Проблемы почвенной и сельскохозяйственной микробиологии

Научная деятельность Н. А. Красильникова в области сельскохозяйственной и почвенной микробиологии многогранна и разностороння. Именно с работ в области почвенно-агрономической микробиологии началась для него самостоятельная исследовательская деятельность, особенно четко проявилась широта научных интересов в различных областях естествознания — почвоведении, агрономии, растениеводстве, животноводстве, геологии, экологии и др. В работах этого профиля отчетливо обнаружилась характерная для его научной деятельности черта — неразрывная связь теоретической мысли с практикой.

Велик по объему и разнохарактерен вклад Н. А. Красильникова в названную область науки и практики. Первые научные интересы, возникшие у него в период деятельности в Заволжской экспедиции, с годами все более ширились и углублялись. Постепенно, по мере развития науки и в связи с запросами практики, деятельность Н. А. Красильникова в данной области заметно дифференцировалась. В итоге каждое из созданных им направлений получило самостоятельное развитие. Можно назвать несколько направлений, зарождение или развитие которых неразрывно связано с именем Н. А. Красильникова, к их числу следует отнести изучение закономерностей распределения микроорганизмов в почве, взаимодействия почвенных микроорганизмов с растениями, роли микробиологического фактора в генезисе и плодородии почв, возможностей использования микробных метаболитов в растениеводстве и животноводстве, разработку теории и практики применения бактериальных удобрений.

Как уже отмечалось, интерес Николая Александровича к большинству из названных проблем зародился в итоге обработки материалов исследований в годы Заволжской экспедиции (1932, 1933 и 1935 гг.). В связи с этим представляется целесообразным кратко напомнить о результатах деятельности Н. А. Красильникова и его коллег в годы экспедиции. Этот период — не только важнейший этап в научной биографии ученого. Полученные в ходе экспедиции результаты составили существенный вклад в развитие важнейшей области науки — почвенно-агрономической микробиологии.

Итоги Заволжской экспедиции

Первой публикацией, в которой получили отражение итоги исследований первого года (1932 г.) экспедиции, был обширный отчет, составленный Н. А. Красильниковым вместе с А. В. Рыбалкиной, М. С. Габриелян и Т. М. Кондратьевой¹⁸.

Авторы отчета обобщили данные, характеризующие зависимость биомассы, видового состава и распространенности различных групп микрофлоры от степени увлажненности почвы, глубины вспашки, засоленности. Существенно, что уже в этой работе обнаруживается особый подход к изучению почвенной микрофлоры — не столько обобщенная характеристика комплекса почвенно-микробиологических процессов, сколько дифференцированное описание биологической специфики отдельных групп микроорганизмов и попытки их систематизации с использованием классификации Форда и Лоуренса, С. Ваксмана, Л. М. Горвиц-Власовой и определителя Д. Берджи (1930 г.). Этот характер изучения почвенной микрофлоры стал с годами типичным для деятельности Н. А. Красильникова, доказавшего его плодотворность при установлении особенностей взаимодействия отдельных групп почвенно-микробиологических ценозов. Выяснив далее, что орошение, применявшееся в течение многих лет, не вызывало сколько-нибудь резкого изменения в составе учитываемой микрофлоры, а также роль отдельных поливов, степень засоленности почв и т. д., авторы подробно охарактеризовали преобладающие в заволжских почвах груп-

¹⁸ Красильников Н. А., Рыбалкина А. В., Габриелян М. С., Кондратьева Т. М. К микробиологической характеристике почв Заволжья. — Тр. Комис. по ирригации АН СССР, 1934, № 1, вып. 3.

пы микроорганизмов, уже тогда особое внимание уделил актиномицетам. Отметив, что актиномицеты, или лучистые грибки, являются чрезвычайно распространенными в почве, они описали свыше 200 штаммов актиномицетов, при классификации которых вынуждены были указать на отсутствие обоснованной и хорошо разработанной классификации на основе твердо установленных признаков.

Известно, что именно в систематике в наиболее концентрированном виде отражен уровень знаний о биологической специфике организмов. Поэтому перед исследователями, пытающимися классифицировать новые формы, с особой четкостью предстают характер и объем знаний об исследуемых организмах, уровень разработанности принципов и методов их таксономии. По-видимому, этот фактор сыграл определенную роль в возникновении у Н. А. Красильникова особого интереса к классификации актиномицетов. Представленное в отчете обширное цитирование литературы об актиномицетах свидетельствует о том, что к моменту его написания интерес Николая Александровича к актиномицетам был чрезвычайно велик. Ряд высказанных им соображений также говорит о том, что он собирался продолжить исследования в этой области.

Для уяснения эволюции взглядов Н. А. Красильникова по проблеме взаимодействия высших растений с почвенной микрофлорой интересна та часть отчета, в которой не только обобщены фактические данные, но и высказаны суждения о характере взаимодействия растений с микрофлорой ризосферы, о приживаемости бактерий в ризосфере при бактеризации семян, о влиянии ризосферы на рост растений и входящих в ризосферу азотфиксирующих и не фиксирующих азот микроорганизмов. В 1934 г. Н. А. Красильников впервые сформулировал представление о характере взаимоотношений растений с их ризосферой, которое целесообразно воспроизвести полностью: «На основании наших наблюдений о микробной популяции ризосферы можно дать следующее заключение. Между растениями, с одной стороны, и микрофлорой почвы, с другой, существует самое тесное взаимоотношение. Под влиянием корневых выделений в ризосфере создается более или менее специфическая по своему составу микрофлора. Последняя, приспособляясь к питанию корневыми выделениями, вытесняет обычные почвенные

формы бактерий. Чем больше выделяется органических веществ, тем интенсивнее развитие и жизнедеятельность этих бактерий. С наступлением зрелости растения, когда ассимиляционные процессы замедляются или вовсе прекращаются, выделение органических веществ корнями соответственно прекращается, а вместе с этим наступает резкое изменение условий существования микроорганизмов. Громадное число «ризосферных» бактерий скоро гибнет, а на их месте начинают развиваться бывшие до того в состоянии покоя и малодетельные формы, для которых это же явление создает более благоприятную обстановку»¹⁹.

Из этого фрагмента отчета видно, что к моменту его написания Н. А. Красильников поддерживал идею специфичности прикорневой микрофлоры растений. В отчете также указывалось на необходимость установить более специальные факторы влияния растений на микроорганизмы и, наоборот, влияния последних на развитие культурных растений. Это было своего рода программой изучения проблемы взаимодействия растений и их прикорневой микрофлоры.

Характеристике итогов экспедиции была посвящена и еще одна небольшая статья Н. А. Красильникова, опубликованная в 1935 г. В ней он вновь уделил внимание проблеме ризосферы, четко сформулировав представление о том, что «корневые выделения растений резко изменяют условия существования микроорганизмов почвы, производят определенный отбор их и этим самым влияют на почвенные процессы вообще»²⁰. Указанную зависимость Николай Александрович иллюстрировал данными, характеризующими количественный и видовой состав ризосферы на разных стадиях развития растений, в различных условиях их произрастания.

Публикации, содержащие обобщения и теоретический анализ богатого материала, собранного за три года работы в Заволжской экспедиции, систематически появлялись вплоть до 40-х годов в различных периодических изданиях и были посвящены специальным вопросам почвенной и сельскохозяйственной микробиологии. Некоторые из этих работ будут рассмотрены в соответствующих разделах.

¹⁹ Там же, с. 186.

²⁰ Красильников Н. А. Микроорганизмы почвы (к работе микробиологической бригады в Заволжье).— Вестн. АН СССР, 1935, № 5, с. 62.

Закономерности распределения микроорганизмов в почве

Одной из важных проблем почвенной микробиологии, разработкой которой Н. А. Красильников занимался на первом этапе своей деятельности в этой области, была проблема закономерностей распределения микроорганизмов в почве. При изучении исследователями этой проблемы было высказано большое число существенно различающихся между собой соображений. Заслугой Николая Александровича является разработка принципиально нового подхода к изучению этой проблемы, а также выдвижение таких вопросов, которые определили перспективу ее исследования на многие годы вперед. Еще в годы Заволжской экспедиции внимание Н. А. Красильникова привлекали такие вопросы, как количественное содержание микроорганизмов в различных почвах, его колебания в зависимости от глубины почвенного слоя, от степени окультуренности и насыщенности органическими веществами, от времени года и климатических условий, от характера растительного покрова и т. д. При решении этих вопросов были использованы как известные, но значительно усовершенствованные методы, так и специально созданные методы определения количественного и видового состава почвенных микроорганизмов, их воздействия на растения. Красильников отмечал, что «точных сведений о количестве микроорганизмов в почве нет. Микробиология не располагает такими методами, при помощи которых можно было бы выявлять все население почвы. Существующие методы дают только относительное представление о плотности микробного населения»²¹. Он полагал, что из двух способов количественного учета микробов в почве — посеvy на искусственные питательные среды и прямой подсчет — последний дает более надежные результаты. Однако, по его мнению, ввиду несовершенства методов таксономической идентификации микроорганизмов, в особенности бактерий, метод прямого подсчета дает результаты весьма относительной достоверности. Это обстоятельство неизменно побуждало Николая Александровича к работе над созданием новых и к совершенствованию уже имевшихся методов, к разработке схем определения видов микроорганизмов. Он создавал

²¹ Красильников Н. А. Микроорганизмы почвы и высшие растения. М.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 183.

рецептуру плотных и жидких сред, совершенствовал способы изготовления препаратов живых клеток в висячих каплях, фиксированных препаратов, методы изучения формы, величины и цитологии клеток, окраски по Граму, изучения культуральных и физиологических свойств и т. д. Н. А. Красильниковым была разработана полная схема определения актиномицетов²². Широкое применение при определении вариационно-статистических показателей численности почвенных микроорганизмов получила разработанная Н. А. Красильниковым и его сотрудниками²³ система количественного отбора образцов почв в зависимости от размеров исследуемых почвенных участков. Усовершенствование метода посева в жидкие среды достигалось при постоянной смене пипеток, позволившей избежать адсорбции клеток на их стенках, что значительно уточняло количественные показатели определений. Весьма эффективным для определения количества микроорганизмов и оценки общей биологической активности почв, а также для непосредственных наблюдений за развитием микроорганизмов в почве — состава их ценозов, взаимодействия между собой, влияния различных веществ и т. д. — оказался созданный Н. А. Красильниковым метод вегетационных садков, позволяющий вести изучение почвенной микрофлоры в ее динамике, в непосредственной связи с корнями растений. Большой разрешающей способностью обладает и метод стерильных культур на агаризованных средах, позволяющий определять количество и истинную активность клубеньковых бактерий²⁴. Широкое применение при количественном учете почвенной микрофлоры получил усовершенствованный Николаем Александровичем метод бедных питательных сред (1956 г.); методы прямого микроскопирования адсорбированной почвенной микрофлоры, созданные Н. А. Красильниковым и его учеником Д. Г. Звягинцевым²⁵; метод

²² Красильников Н. А. Определитель бактерий и актиномицетов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949.

²³ Кореняко А. И. Влияние корневых выделений растений на развитие клубеньковых бактерий. — Микробиология, 1942, т. 11, вып. 1.

²⁴ Красильников Н. А., Кореняко А. И. Влияние клубеньковых бактерий на азотфиксацию клевера в условиях стерильных культур. — Микробиология, 1946, т. 15, вып. 4, с. 279.

²⁵ Звягинцев Д. Г. Применение прямого микроскопического метода для изучения явления адсорбции микроорганизмов. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1958, № 4.

флюоресцентной микроскопии актиномицетов, разработанный Н. А. Красильниковым и М. Н. Бехтеревой²⁶, и многие другие.

Совершенно новой была интерпретация Н. А. Красильниковым проблемы очаговости распределения микроорганизмов в почве²⁷. Заслугой Н. А. Красильникова следует считать выработку нового подхода к изучению этой проблемы по сравнению с уже имевшимися принципами ее исследования.

До работ Николая Александровича проблема очаговости в распределении микроорганизмов в почве интерпретировалась в рамках двух концепций: 1) концепции адсорбции микроорганизмов на твердых и жидких фазах почвы, т. е. с позиций физико-химического взаимодействия, и 2) концепции прикорневых скоплений почвенной микрофлоры, т. е. при ориентации на биотические формы взаимодействия. Основные положения теории поглощательной способности почв, построенные на учете физико-химического взаимодействия сил, были высказаны К. К. Гедройцем²⁸. П. А. Костычеву и В. Р. Вильямсу наука обязана учением о структурированности почвы. Представления о закономерностях распределения микроорганизмов между твердыми и жидкими фазами почвы были разработаны в 30-е годы Д. М. Новогрудским²⁹. В более поздней работе он отмечал, что «вокруг почвенных частиц образуются бактериальные пленки, которые можно называть ...микрочолониями... Природными формами почвенных бактерий являются покоящиеся и активные бактериальные группировки и однослойные бактериальные пленки (микрочолонии)»³⁰. Это можно оценивать

²⁶ *Красильников Н. А., Бехтерева М. Н.* Применение метода флюоресцентной микроскопии для распознавания живых и мертвых клеток актиномицетов.— Микробиология, 1956, т. 25, с. 273.

²⁷ В архиве Н. А. Красильникова имеется отзыв С. В. Зонна на книгу Н. А. Красильникова «Микроорганизмы почвы и высшие растения». Из этого отзыва следует, что Н. А. Красильникову принадлежит идея адсорбции и очагового распределения микроорганизмов в почве, что не соответствует действительности.

²⁸ *Гедройц К. К.* К вопросу о почвенной структуре и сельскохозяйственном ее значении.— Тр. Гос. ин-та опытной агрономии, 1926, т. 4, вып. 3.

²⁹ *Новогрудский Д. М.* Исследования способности почв поглощать бактерии. I. Распределение микроорганизмов между твердой и жидкой фазами почвы.— Микробиология, 1936, т. 5, с. 364.

³⁰ *Новогрудский Д. М.* Почвенная микробиология. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956, с. 123—130.

как указание на микроочаговое распределение микроорганизмов, обусловленное структурированностью и адсорбцией.

Этот вариант объяснения происхождения микроочаговости был дополнен Л. Гильтнером³¹, указавшим на большие скопления микроорганизмов в прикорневой зоне растений, значительно превосходящие количества микроорганизмов в окружающей почве. Он назвал эти прикорневые скопления «ризосферой» и высказал предположение, что происхождение ризосферы связано с обильным питанием микробов за счет корневых выделений.

Как упоминалось, в отчете Заволжской экспедиции Н. А. Красильников и его соавторы описали прикорневые скопления почвенной микрофлоры, указав на роль корневых выделений растений. В 1936 г. Николай Александрович опубликовал работу³², в которой подробно изложил свои взгляды на происхождение микроочагового прикорневого распределения почвенных микроорганизмов. По поводу возникновения этого представления Н. А. Красильников писал в одном из своих рукописных отчетов: «Изучение микрофлоры почвы (имелись в виду исследования в Заволжье — В. Г.) показало, что она сосредоточена в больших количествах в прикорневой зоне растений. Не зная работ Гильтнера, опубликованных в 1904 г., мы, однако, тогда же придали этому явлению особо важное значение и концентрировали на нем свое внимание». По-видимому, к разработке концепции микроочагового распределения микроорганизмов в почве Н. А. Красильников пришел самостоятельно. Фактическую основу его концепции составили результаты его собственных исследований процессов формирования и состава ризосферы растений.

Экологический принцип был центральным и при разработке Н. А. Красильниковым способов и методов регуляции и активности ризосферной микрофлоры. В ходе исследований в этом направлении Николай Александрович разрабатывал основы своей концепции эколого-географических закономерностей формирования и распределения микробных ценозов в почвах.

³¹ *Giltner (Hiltner) L. Über neure Erfahrung und Probleme auf dem Gebiete der Bakteriologie.— Arch. deut. landw. Ges., 1904, Hf. 98. S. 59.*

³² *Красильников Н. А. Очаговые распространения микроорганизмов в почве.— Изв. АН СССР, 1936, № 1, с. 193.*

Интерес к этой проблеме возник у Н. А. Красильникова также в ходе сбора материалов в годы Заволжской экспедиции³³. Представление о том, что формирование микробных ценозов подчинено действию экологических закономерностей, подтвердилось не только четко выраженным взаимодействием микроорганизмов между собой, но и тесным взаимодействием между растениями и микроорганизмами, формирующим характер микробных ценозов. Н. А. Красильников вместе с тем указывал на трудности таксономической дифференциации ценозов, отмечая, что «одной из главных причин слабой изученности эколого-пространственного распределения микроорганизмов является...трудность определения и установления отдельных видов»³⁴. В результате систематических работ по идентификации микроорганизмов, обитающих в различных эколого-географических зонах, установления широкого видового разнообразия микроорганизмов в одних и тех же почвах Николай Александрович пришел к выводу о том, что это разнообразие обусловлено влиянием микроэкологических факторов или микроразнообразием почвы. Последняя, по его мнению, определяется спецификой локальных питательных веществ, влажностью, температурой, а главное, характером растительного покрова. По его убеждению, лишь дифференцированный подход к характеристике распределения в почве отдельных групп микроорганизмов, подчиняющегося действию экологических факторов, специфичных для каждого района или микро-района, а также сезонно-климатическим особенностям, можно получить достаточно достоверные сведения о характере микробных ассоциаций почвы.

Всегда последовательный в своих взглядах, Н. А. Красильников длительное время придерживался своей экологической концепции, несмотря на ее критику³⁵. Лишь в последнее десятилетие он стал больше значение придавать географическому фактору и его концепция приобрела эколого-географическое содержание.

³³ Красильников Н. А., Рыбалкина А. В., Габриелян М. С., Кондратьева Т. М. К микробиологической характеристике почв Заволжья.— Тр. Комис. по ирригации АН СССР, 1934, № 1, вып. 3.

³⁴ Красильников Н. А. Микроорганизмы почвы и высшие растения. М.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 211.

³⁵ См. об этом: Мишустин Е. Н. Почвенная микробиология в СССР.— Микробиология, 1967, т. 36, с. 793.

Взаимодействие почвенных микроорганизмов с растениями

Этой обширной проблемой Н. А. Красильников особенно интенсивно занимался в 30—40-е годы. Центральным был вопрос о формах взаимодействия почвенных микроорганизмов с высшими растениями. Начиная с 50-х годов изучение этого вопроса переключилось в новую сферу — предметом специальных исследований стала проблема воздействия на растения продуктов метаболизма микроорганизмов. Несколько конкретных вопросов названной проблемы служили темами исследований Н. А. Красильникова: закономерности формирования и степень специфичности ризосферы, роль микробов-активаторов и микробов-ингибиторов в жизни растений, использование микробов-антагонистов для борьбы с фитопатогенной микрофлорой.

Вплоть до 40-х годов в почвенно-микробиологических исследованиях преобладающим было изучение наиболее типичных микробиологических процессов и их роли в плодородии почв, а также физико-химических закономерностей распространения микробов в зависимости от зонально-географических факторов. Этим вопросам были посвящены труды ведущих деятелей отечественного почвоведения и почвенной микробиологии — К. К. Гедройца, Н. Н. Худякова, Д. М. Новогрудского, Е. Н. Мишустина и др. О характере взаимодействия высших растений с почвенной микрофлорой вслед за Л. Гильтнером писали Ф. Ленис³⁶, Г. Греф³⁷, А. А. Рихтер и А. В. Вернер³⁸ и др. На выделение корнями растений органических соединений указывали Н. Д. Прянишников³⁹, А. Г. Дояренко⁴⁰, И. С. Шулов⁴¹, А. А. Образцова⁴²

³⁶ *Löhnis F.* Nitrogen availability of green manures.— *Soil Sci.*, 1926, vol. 22, p. 252.

³⁷ *Gräf G.* Über den Einfluss des Pflanzenwachstums auf die Bakterien im Wurzelbericht.— *Zbl. f. Bakt.* II Abt., 1928, Bd. 82, S. 44.

³⁸ *Рихтер А. А., Вернер А. В.* Опыт учета флоры грибов в почвах Нижневолжского края.— *Опытная агрономия*, 1931, № 9, вып. 1.

³⁹ *Прянишников Н. Д.* Обзор по вопросу о корневых выделениях.— В кн.: *Тр. I Менделеевского съезда*. СПб., 1909, с. 448.

⁴⁰ *Дояренко А. Г.* К вопросу о корневых выделениях.— *Тр. I Менделеевского съезда*. СПб., 1909, с. 455.

⁴¹ *Шулов И. С.* Исследования в области физиологии питания высших растений при помощи методов изолирования питания и стерильных культур. М., 1913.

⁴² *Образцова А. А.* Микроорганизмы ризосферы в батумских красноземах.— *Изв. АН СССР. Сер. биол.*, 1936, № 1, с. 255.

и др. Проводились и специальные исследования ризосферы растений. Так, в 20-е годы Р. Старки⁴³ изучал количественный и видовой состав микрофлоры на различных расстояниях от корней растений. Систематическое исследование ризосферы осуществила в 30-е годы А. А. Исакова. В 1934 г. она опубликовала работу⁴⁴, в которой привела результаты определений количественного и качественного составов прикорневой микрофлоры у различных растений (более 10) и установила, что обследованные ею растения имеют по названным показателям индивидуальный тип ризосферы. В 1935 г. при изучении влияния внешних факторов (действие хлоридов и сульфатов) на взаимодействие растения с его ризосферой А. А. Исакова обнаружила значительные вариации в характере этого взаимодействия⁴⁵. Об избирательной функции растений по отношению к ризосфере она впервые упомянула в работе, опубликованной в 1940 г.⁴⁶

Эти сведения приведены здесь с целью показать, в каком состоянии находилась проблема ризосферы в тот период, когда Н. А. Красильников приступил к ее изучению. Следует в этой же связи добавить, что вопрос о механизме формирования ризосферы и ее взаимодействия с растением почти не был освещен в литературе того периода.

Впервые о селекционирующей роли растений Н. А. Красильников написал в 1934 г. в отчете о Заволжской экспедиции. В том же году он опубликовал работу, в которой были детально освещены результаты исследований, проведенных в 1932 г. на Валуйской опытной станции. Николай Александрович достаточно подробно осветил основные положения своей концепции, развивающей идею активной роли растений в формировании почвенных микробиологических ценозов, специфического влияния различных растений на почвенную микрофлору. В результате проведенных исследований он пришел к выводу: «Корне-

⁴³ Starkey R. Some influence of the development of higher plants upon microorganisms in the soil.— Soil Sci., 1929, vol. 27, p. 433.

⁴⁴ Исакова А. А. К вопросу о взаимоотношениях между высшими растениями и микроорганизмами.— Изв. АН СССР, 1934, № 7, с. 993.

⁴⁵ Исакова А. А. К вопросу о влиянии внешних условий на изменения активности ризосферы растений.— Изв. АН СССР, 1935, № 8, с. 1147.

⁴⁶ Исакова А. А. Об отборе корнями растений специфической микрофлоры.— Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР, 1940, т. 3, вып. 2.

вые выделения, привлекая и способствуя развитию определенных видов бактерий, создают особую зону вокруг корней (ризосферу). ...В ризосфере создаются специфические условия — механические, физические и биологические, изучение которых требует особых методов и комплексного подхода почвоведов, агрохимиков, физиологов и микробиологов»⁴⁷. В последующие годы (1933 и 1935 гг.) Красильников провел исследования по уточнению этого принципиального положения и получил ряд новых факторов, подтверждающих эти данные. Следующий важный вывод сводился к тому, что «одни из микробов (неспоросная группа и целлюлозные) усиленно размножаются и создают довольно однообразную популяцию, непосредственно примыкающую к корням, другие не находят благоприятных условий и не размножаются сколько-нибудь в заметном числе (споросные)»⁴⁸, а также, что различия в ризосферных ценозах обусловлены не только видом растений, но и стадийностью их развития и выражаются «в перегруппировках одних видов за счет других»⁴⁹. В вопросе же о степени специфичности почвенных микроочагов Николай Александрович высказывался против стабильной специфичности ризосферы. К этому заключению он пришел на основании наблюдений колебаний в количественном и видовом соотношениях отдельных групп микроорганизмов в ризосфере в зависимости от стадийности развития растений, степени увлаженности или насыщенности почв удобрениями, климатических и географических условий и т. д. Основываясь на этих данных, он особо подчеркивал, что можно говорить «только об относительной специфичности микрофлоры ризосферы, или бактериозы, а именно о специфичности бактериозы у растений, выросших в одной и той же почве и при одних и тех же климатических условиях»⁵⁰.

⁴⁷ Красильников Н. А. Влияние корневых выделений на развитие азотобактера и других почвенных микробов. — Микробиология, 1934, т. 3, с. 358.

⁴⁸ Красильников Н. А., Крисс А. Е., Литвинов М. А. Микробиологическая характеристика ризосферы культурных растений. — Микробиология, 1936, т. 5, с. 96.

⁴⁹ Красильников Н. А., Крисс А. Е., Литвинов М. А. Влияние корневой системы на микроорганизмы почвы. — Микробиология, 1936, т. 5, с. 284.

⁵⁰ Красильников Н. А. Очаговое распространение микроорганизмов в почве. — Изв. АН СССР, 1976, № 1, с. 195.

Н. А. Красильников уделил также большое внимание и изучению вопроса о характере и способах взаимодействия почвенных микроорганизмов с растениями. На протяжении всей своей научной деятельности в области почвенной и сельскохозяйственной микробиологии он занимался исследованием разных аспектов этой широкой проблемы. Публикации, освещающие результаты этих работ, составили значительную часть его научного наследия.

В середине 30-х годов, когда Красильников впервые обратился к этому вопросу, в литературе имелись лишь единичные высказывания о способах воздействия почвенной микрофлоры на растения (помимо симбиотической азотфиксирующей микрофлоры). Идею Б. Ната⁵¹ о том, что в основе этого процесса лежит воздействие синтезируемых микроорганизмами витаминов, Красильников оценивал как «заслуживающую самого серьезного внимания»⁵².

На первом этапе разработки этой проблемы воззрения Николая Александровича носили самый общий характер. «Микроорганизмы ризосферы,— писал он,— окружая... корни растений, не могут не оказывать воздействия на растения хотя бы уже своей массой, через которую проходят все питательные вещества почвы»⁵³. Это положение стало исходным для последующих специальных исследований⁵⁴. Уже в начале 1940 г. он смог уточнить: «Микробный ценоз оказывает влияние не только на химические и физические свойства почвы, но и непосредственно на рост растений»⁵⁵. Наряду с этим Красильников конкретизировал вопрос о способах воздействия почвенной микрофлоры на рост и развитие растений, указав на такой фактор, как обеспечение в пределах ризосферы большей по сравнению с окружающей почвой активности почвенно-микробиологических процессов. Одна-

⁵¹ *Nath B.* Some aspects of plant nutrition. Cimbatore: Agrar. research. Inst., 1932.

⁵² *Красильников Н. А.* О влиянии микроорганизмов на рост растений.— *Микробиология*, 1940, т. 9, с. 403.

⁵³ *Красильников Н. А.* Микрофлора ризосферы и ее влияние на рост и урожай растений.— *Химизация соц. земледелия*, 1940, № 7, с. 37.

⁵⁴ *Красильников Н. А.* О микробиологических процессах в ризосфере растений.— *Пробл. сов. почвоведения*, 1940, № 11, с. 164.

⁵⁵ *Красильников Н. А.* Микрофлора ризосферы и ее влияние на рост и урожай растений.— *Химизация соц. земледелия*, 1940, № 7, с. 38.

ко решающую роль он отвел специфическому воздействию трех дифференцированных им групп почвенных микроорганизмов: микробов-активаторов, содействующих росту растений, микробов-ингибиторов, подавляющих рост растений и микробов-антагонистов, угнетающих или устраняющих фитопатогенную микрофлору.

На первом этапе, т. е. с середины 30-х и до начала 50-х годов, изучали преимущественно непосредственное воздействие самих микроорганизмов на растения. С начала 50-х годов ту же проблему исследовали с учетом воздействия на растения уже продуктов метаболизма названных микроорганизмов. Соответственно этому конкретизировались взгляды Красильникова и на механизм функционирования каждой из дифференцированных им групп. Если в 1939 г. Красильников считал, что стимулирующее действие типичных микробов-активаторов — азотобактера, клубеньковых бактерий и псевдомонад — обусловлено действием какого-то неизвестного вещества, не относящегося к категории биоса⁵⁶, то в 1944 г. он уже с определенностью писал об активной фитогормональной природе веществ, синтезируемых этими бактериями⁵⁷. Вопрос о характере стимулирующего эффекта, сформулированный следующим образом: «ограничивается ли действие бактерий-активаторов только стимуляцией роста растений или оно связано с азотфиксацией»⁵⁸, — стал предметом специального исследования Н. А. Красильникова и А. И. Кореняко. В результате проведенных экспериментов авторы пришли к заключению, что активирующее действие неклубеньковых бактерий из рода *Pseudomonas* обусловлено действием синтезируемых ими биокатализаторов, проникающих в тело растений. Авторы предположили также, что функцией этих катализаторов может быть индукция азотфиксации тканями растений. К этой версии, не получившей подтверждения, они больше не возвращались, а Красильников сосредоточил свое внимание на фитогормональной природе действия продуктов метаболизма, микробов-активаторов. Предпо-

⁵⁶ Красильников Н. А. Влияние почвенных бактерий на рост пшеницы.— Микробиология, 1939, т. 8, с. 351.

⁵⁷ Красильников Н. А. Фитогормональное действие почвенных бактерий.— Докл. АН СССР, 1944, т. 45, с. 87.

⁵⁸ Красильников Н. А., Кореняко А. И. Влияние неклубеньковых бактерий на рост и азотфиксацию бобовых растений.— Микробиология, 1946, т. 15, с. 417.

лагаемое существование этой группы микробов Николай Александрович обосновывал возможностью усвоения и действия росту растений продуктов метаболизма этих микробов⁵⁹. В ходе специальных исследований с микробами-антагонистами Красильников и его сотрудники выявили очень интересный факт — органотропное воздействие продуктов их жизнедеятельности на определенные органы растений. Это же явление было впоследствии (в 50-е годы) установлено и при изучении характера воздействия метаболитов микробов-антагонистов, синтезирующих антибиотики, и микробов-ингибиторов, образующих различного рода токсины.

Изучение физиологических функций микробов-антагонистов Н. А. Красильников начал уже в 30—40-е годы; с 50-х годов он сосредоточил свое внимание на разработке принципов и методов использования антибиотиков в растениеводстве и животноводстве.

До начала работ Н. А. Красильникова уже был накоплен определенный запас знаний как о самом явлении микробного антагонизма, так и о возможностях его использования. Однако до 20-х годов использование микробного антагонизма было сосредоточено главным образом в области медицины.

Чтобы более наглядно представить вклад Красильникова в эту область, кратко напомним о некоторых результатах работ по использованию микробов-антагонистов для борьбы с фитопатогенной микрофлорой⁶⁰. О первых успешных результатах в этом направлении сообщил в 1924 г. Ч. Портер⁶¹, затем Р. Бамберг⁶² и Л. Кисслинг⁶³, которые использовали таксономически неидентифицированные бактериальные культуры для борьбы с заболеваниями сельскохозяйственных культур.

⁵⁹ Красильников Н. А. О влиянии микроорганизмов на рост растений.— Микробиология, 1940, т. 9, с. 398.

⁶⁰ Подробный обзор ранних работ на эту тему см.: *Нахимовская М. И.* Антагонизм между бактериями.— Микробиология, 1938, т. 7, с. 249—264.

⁶¹ Porter Ch. Concerning the characters of certain fungi as exhibited by their growth in the presence of other fungi.— Amer. J. Bot., 1924, vol. 11, p. 168.

⁶² Bamberg R. Bacteria antibiotic Ustilago zaeae.— Phytopathology, 1930, vol. 20, S. 140.

⁶³ Kissling L. E. Biologische Massnahmen zur Unterdrückung des Kartoffelschorfes.— Kuhn-Arch., 1933, Bd. 38, S. 184.

Первые успешные результаты по практическому применению идентифицированных микробов-антагонистов в нашей стране были достигнуты уже в 30-е годы в отделе почвенной микробиологии Института микробиологии, которым в те годы руководил Д. М. Новогрудский. Инициатором этих исследований был Я. П. Худяков, работами которого была создана теоретическая основа нового направления. Важное значение имели его опыты по инфицированию семян пшеницы бактериями рода *Pseudomonas*, оказавшимися способными лизировать патогенные грибы. Эти бактерии Худяков назвал «миколитическими»⁶⁴.

Идеи Я. П. Худякова получили подтверждение в работах Е. Ф. Березовой и А. Н. Наумовой⁶⁵, а Д. М. Новогрудский провел серию экспериментальных работ, в которых названные идеи получили существенное развитие. В 1936 г. в одной из своих публикаций он писал, что эта «обширная область лишь только начинает привлекать внимание исследователей... В отношении паразитной микрофлоры почвы проблема бактериальных методов борьбы все еще находится в стадии первых и ориентировочных опытов»⁶⁶. В этой работе Новогрудский впервые ввел термин «бактерии-антагонисты». Заслугой его следует считать теоретическое обоснование бактериального метода борьбы на основе экологического взаимодействия антагонистов с фитопатогенами. «Можно ли использовать явления антагонизма для частичного регулирования почвенной микрофлоры? — писал он. — Нельзя ли при помощи одних микробов полностью или частично устранять из почвы другие микробы и оградить культурные растения от их вредного действия»⁶⁷. Исследованиями Новогрудского⁶⁸, а также сотрудников его отдела (А. С. Разницыной, Е. Ф. Берёзовой, Е. В. Ко-

⁶⁴ Худяков Я. П. Литическое действие почвенных бактерий на паразитический грибок. — Микробиология, 1935, т. 4, с. 193.

⁶⁵ Березова Е. Ф., Наумова А. Н. Миколитические бактерии в корневой системе растений. — Микробиология, 1939, т. 8, с. 695.

⁶⁶ Новогрудский Д. М. Использование микробов в борьбе с грибковыми заболеваниями культурных растений. — Изв. АН СССР, 1936, № 1, с. 277.

⁶⁷ Там же, с. 278.

⁶⁸ Новогрудский Д. М. Антагонистические взаимоотношения у микробов и биологические методы борьбы с грибковыми заболеваниями культурных растений. — Успехи соврем. биологии, 1936, т. 5, с. 509.

ноненко и др.) была убедительно продемонстрирована эффективность бактериологического способа защиты растений.

Первые указания на наличие антагонистических свойств у актиномицетов (*Act. chromogenes* и *Act. odorifera*) появились в работе Р. Грейг-Смита, опубликованной в 1918 г. Автор описывал угнетение актиномицетами роста грибов и бактерий⁶⁹. Этот эффект он приписал конкуренции микроорганизмов за источники питания. Более конкретные данные о способности актиномицетов лизировать живые и мертвые клетки бактерий привел Д. Лиске⁷⁰. В последующие годы рядом исследователей была подтверждена способность актиномицетов лизировать широкий спектр бактериальных форм. Например, И. А. Бородулина⁷¹ описала полный лизис актиномицетами бактерий-аммонификаторов.

Первые в нашей стране систематические исследования антагонистических свойств актиномицетов провела М. И. Нахимовская под руководством Д. М. Новогрудского. В 1937 г. она опубликовала работу⁷², в которой представила обширный список тестобактерий, при воздействии на которые проявилось угнетающее действие актиномицетов, описала методы тестирования, а также привела данные, указывающие на связь между антагонистической активностью, пигментированием и морфо-физиологическими свойствами антагонистов. Эти исследования осуществлялись под руководством Н. А. Красильникова. В 1939 г. М. И. Нахимовская уже представила обширную классификацию форм антагонистических взаимодействий микробов, выявленных ею. Однако она отмечала, что механизм действия штаммов-антагонистов требует специального изучения⁷³.

В связи с этим следует сказать, что к началу 40-х годов уже имелся определенный запас знаний об антагонистических взаимодействиях микробов, используемых

⁶⁹ Greig-Smith R. Contribution to our knowledge of soil fertility.— Proc. Linn-Soc., 1918, vol. 43, p. 142.

⁷⁰ Lieske I. Morphologie und Biologie der Strahlenpilze (Actinomyseten). Leipzig: Gebrüder Birtraeger, 1921.

⁷¹ Бородулина И. А. Взаимоотношения между почвенными актиномицетами и *V. tyucoides*.— Микробиология, 1935, т. 4, с. 561.

⁷² Нахимовская М. И. Антагонизм между актиномицетами и почвенными бактериями.— Микробиология, 1937, т. 6, с. 131.

⁷³ Нахимовская М. И. Антагонизм у бактерий.— Микробиология, 1939, т. 8, с. 1014.

в практических целях. Но работы в этой области носили преимущественно эмпирический характер. Н. А. Красильников характеризовал достигнутый уровень работ в этом направлении лишь как «заманчивую перспективу в борьбе с грибковыми поражениями растений»⁷⁴.

Исследования Н. А. Красильникова и его сотрудников в этой области начались с проверки результатов использования хорошо известных микробов-антагонистов для борьбы с рядом заболеваний растений. Е. А. Разницына⁷⁵ применяла миколитические бактерии против фузариоза семян сосны, А. И. Кореняко⁷⁶ использовала выделенные ею миколитические бактерии из рода *Pseudomonas* для борьбы с вилтом хлопчатника, Г. М. Кублановская⁷⁷ применяла актиномицеты-антагонисты для борьбы с фузариозом.

Однако уже к середине 40-х годов Н. А. Красильников разработал новую теоретическую концепцию дальнейших исследований данной проблемы. Суть ее составили положения биоценологического характера. В основе одного из них была идея об активной избирательной роли растений в формировании микробных ценозов и сообществ. Смысл этой идеи сводился к следующему: «Растения оказывают более или менее специфическое воздействие на состав прикорневой микрофлоры... способствуют развитию в ризосфере определенных видов микробов» (из личного отчета о работе Н. А. Красильникова за 1957 г.). В этой формулировке существенны два момента: 1) указание на характер воздействия растений на микрофлору, что согласовалось с его представлением об относительной специфичности прикорневых микроценозов; 2) указание на возможность регуляции характера ценозов путем регуляции севооборота растений. Непосредственной задачей такой регуляции является, по мнению Красильникова, накопление в прикорневых ценозах дифференцированных групп микроорганизмов — либо микробов-активаторов, снабжающих растения полезными для

⁷⁴ Красильников Н. А. О влиянии микроорганизмов на рост растений.— Микробиология, 1940, т. 9, с. 412.

⁷⁵ Разницына Е. А. Бактериальный метод борьбы с грибными заболеваниями семян сосны.— Микробиология, 1942, т. 2.

⁷⁶ Кореняко А. И. Отчет СТАЗР СОЮЗНИХИ. Ташкент, 1940.

⁷⁷ Кублановская Г. М. Об использовании актиномицетов-антагонистов против фузариозного увядания хлопчатника.— Микробиология, 1950, т. 21.

них метаболитами, либо микробов-антагонистов, создающих вокруг корней активный барьер, защищающий растения от возбудителей заболеваний. Красильников и его сотрудники провели массовые исследования по отбору растений, в ризосфере которых обильно развиваются микробы-антагонисты, по созданию регламента севооборота различных сельскохозяйственных культур, по изучению приживаемости микробов-антагонистов в ризосфере растений.

Смысл другого положения, с помощью которого Н. А. Красильников обосновывал возможность использования жизнедеятельных культур микробов-антагонистов для борьбы с возбудителями заболеваний растений, сводился к отрицанию внутривидового и утверждению существования лишь межвидового антагонизма⁷⁸. Это представление было положено в основу созданного Красильниковым метода изыскания в природе продуцентов антибиотиков, так называемого метода перекреста⁷⁹. Теоретическая сущность метода трактовалась в соответствии с идеей о том, что способность к антагонистическим функциям «следует рассматривать как эффективное средство борьбы микробов с окружающими конкурентами, как биологически важный признак, формирующийся в сложных популяциях, на протяжении всей истории развития вида, как свойство, определяющее степень развития и распространения микроорганизмов в природе»⁸⁰. Этим же положением Красильников теоретически обосновывал и сущность биологического метода борьбы с заболеваниями растений при использовании микробов-антагонистов. Внедряя в растениеводство бактериологический способ защиты растений, тем самым он предлагал до минимума свести обработку полей ядохимикатами. Однако пропаганда Красильниковым этого метода совпала с началом широкого распространения химического метода защиты растений, высокая эффективность которого стала очень скоро очевидной. К тому же, несмотря на несомненные положительные результаты, достигнутые кол-

⁷⁸ Красильников Н. А. О внутри- и межвидовом антагонизме у микроорганизмов.— Докл. АН СССР, 1951, т. 77.

⁷⁹ Красильников Н. А. Внутри- и межвидовые взаимоотношения и принципы распознавания вида у микроорганизмов.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1951, № 4, с. 6.

⁸⁰ Красильников Н. А. Антагонизм микробов и антибиотические вещества. М.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 103.

лективом сотрудников Н. А. Красильникова по использованию бактериологического метода, он нуждался еще в значительной теоретической и экспериментальной доработке. Это же требование сохраняется и на сегодняшний день.

Следующий этап в изучении Н. А. Красильниковым обширной проблемы взаимодействия почвенной микрофлоры с высшими растениями составили исследования механизма воздействия на растения продуктов метаболизма почвенных микроорганизмов.

Роль микробиологического фактора в генезисе и плодородии почв

Для отечественной науки изучение роли микробиологического фактора в почвообразовательном процессе, в формировании плодородия почв и в жизни растений всегда было традиционным. В его основе находилось всестороннее развитие представлений В. В. Докучаева и П. А. Костычева о почве как о целостной живой системе.

Исключительно широкий комплекс вопросов включает в себя раздел сельскохозяйственной и почвенной микробиологии, изучающий роль микроорганизмов в генезисе и повышении плодородия почв. Для решения этой проблемы был выдвинут ряд идей и концепций. Заметный вклад в ее изучение внес Н. А. Красильников.

Ряд вопросов названной проблемы в разные годы был предметом экспериментальных и теоретических исследований Николая Александровича. Его подход к их изучению был столь же индивидуальным, как и к исследованию многих других проблем почвенной микробиологии. Характерный для него принцип — познание общего через изучение частного и конкретного — в данном случае проявлялся в установлении закономерностей единого почвообразовательного процесса путем дифференцированного изучения роли отдельных групп почвенных микроорганизмов, наблюдаемых в различных природных условиях, при учете воздействия на них разнообразных биотических и абиотических факторов.

Работы Н. А. Красильникова этого направления исключительно богаты приведенным в них материалом по самым различным вопросам: о биомассе почвенных микроорганизмов, о количестве выявленных систематических или физиологических групп и их локализации в почве,

о динамике их численного состава в зависимости от характера почв, времени года, характера и стадийности развития растений, о химических преобразованиях веществ в почве под влиянием жизнедеятельности специфических групп почвенных микроорганизмов, о взаимодействии различных видов микроорганизмов и роли этого взаимодействия в урожайности растений⁸¹ и т. д. В непосредственной связи с этими исследованиями находились и работы Красильникова, посвященные изучению роли микроорганизмов в генезисе почв, в гумусообразовании и структурировании почв.

Ряд конкретных вопросов привлекал внимание Красильникова: роль микроорганизмов в выветривании горных пород, в частности в преобразовании поверхностного слоя скальных пород; микробиологическая природа процесса обрастания камней углекислым кальцием; роль лишайников — первых поселенцев на кристаллических поверхностях — в их разрушении. В связи с изучением последнего вопроса Н. А. Красильников провел систематическое исследование видового состава симбиотического комплекса лишайников. Проблема эта в достаточной степени дискуссионна и до сих пор не имеет окончательного решения.

В результате изучения названных вопросов были получены новые данные о видовом составе микрофлоры горных пород⁸². Весьма существенно, что, подводя итог проведенным исследованиям, Красильников особо указывал на микроочаговую локализацию выявленных форм. Однако в данном случае он не связывал этот факт с характером функционирования растительного покрова.

При изучении закономерностей распространения, функционирования и видового состава микрофлоры лишайников, Николай Александрович поставил перед собой задачу выяснить, какими представителями симбиотической микрофлоры обусловлены механические и дезагрегационные функции лишайников. На эту тему были опубликованы две работы, в них Красильников сообщал, что в теле лишайников он обнаружил в качестве симбионтов

⁸¹ Красильников Н. А., Коренько А. И. Влияние почвенной микрофлоры на вирулентность и активность клубеньковых бактерий. — Микробиология, 1944, т. 13, с. 39.

⁸² Красильников Н. А. Роль микроорганизмов в выветривании горных пород. — Микробиология, 1949, т. 18, с. 496.

большое количество олигонитрофильной микрофлоры и «азотобактероподобные» формы⁸³. Попытка выделить истинный азотобактер из состава имевшихся у него экземпляров лишайников не увенчалась успехом, на основании чего был сделан вывод об отсутствии азотобактера в симбиотическом комплексе лишайников⁸⁴. В этой связи интересно сказать о следующем. Еще в 1946 г. П. А. Генкель обнаружил азотобактер в зеленых гонидиях свежих, только что взятых из природы лишайников. Результаты этих наблюдений опубликованы не были. Напомним, что в 1938 г. Генкель предложил термин «симбиоморфоз» для определения характера симбиотических взаимоотношений компонентов лишайников⁸⁵, отразив таким образом не эволюционно-генетическое, а морфо-экологическое происхождение лишайникового симбиоза. В последующие годы проведенная Генкелем дополнительная проверка⁸⁶ наличия азотобактера подтвердила наблюдения 1946 г. Этот вопрос бы предметом дискуссии между Красильниковым и Генкелем.

В 50-е годы Н. А. Красильников вернулся к изучению вопроса об участии микроорганизмов в почвообразовательном процессе. На этот раз он исследовал видовой состав высокогорной азотфиксирующей микрофлоры, ее роль в обогащении азотом поверхностных слоев на скальных породах, в создании почвенных агрегатов и структурировании почвы⁸⁷. При изучении роли микроорганизмов в регуляции плодородия почв и урожайности растений Красильников основывался на представлении о том, что «роль микробиологического фактора в новообразовательном процессе определяется количеством и видовым составом микрофлоры...и растительным покровом»⁸⁸. Именно микробиологический фактор, согласно взглядам Красиль-

⁸³ Красильников Н. А. Микрофлора лишайников.— Микробиология, 1949, т. 18, с. 224.

⁸⁴ Красильников Н. А. Существует ли азотобактер в лишайниках.— Микробиология, 1949, т. 18, с. 3.

⁸⁵ Генкель П. А. О лишайниковом симбиозе.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1938, т. 47, вып. 1, с. 13.

⁸⁶ Генкель П. А., Плотникова Т. Г. Азотфиксирующие бактерии в лишайниках.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1977, № 6, с. 207.

⁸⁷ Красильников Н. А. Микрофлора высокогорных скальных пород и азотфиксирующая ее деятельность.— Успехи соврем. биологии, 1956, т. 13, с. 144.

⁸⁸ Красильников Н. А. Бактериальная масса ризосферы растений.— Микробиология, 1944, т. 13, с. 14.

никова, является доминирующим в определении состояния почв. Согласно его взглядам, функции прикорневой микрофлоры, составляющей не менее $\frac{3}{4}$ от всего количества почвенной микрофлоры и видоизменяющейся в зависимости от состояния растительного покрова, определяются деятельностью трех дифференцируемых им⁸⁹ групп микроорганизмов: бактерий-ингибиторов, бактерий-активаторов и бактерий-антагонистов. Следует в этой связи сказать, что идея Н. А. Красильникова дифференцировать названные группы микроорганизмов имела существенный методологический эффект — она значительно содействовала проведению анализов почвенно-микробиологических процессов. Например, постулируя реальное существование группы микробов-ингибиторов, Красильников теоретически обосновал принцип изучения так называемого «утомления почв». В основу этого принципа было положено представление о том, что «длительное культивирование одного и того же растения на одном и том же участке будет способствовать развитию более или менее определенной микрофлоры в данной почве»⁹⁰. Это положение получило подтверждение и развитие при изучении так называемого «клевероутомления», которое, как показали Н. А. Красильников и Н. Р. Гаркина в опытах с изолированными корнями растений, обусловлено избыточным накоплением клубеньковых бактерий, угнетающих всю остальную окружающую корни микрофлору⁹¹. В связи с этим авторы пришли к заключению, что процесс клевероутомления почвы обусловлен биологическим фактором⁹². Вывод о том, что при массовом развитии микробы-ингибиторы могут оказаться существенным фактором в определении плодородия почвы и урожайности растений⁹³, послужил началом к систематическому изучению видового состава группы микробов-ингибиторов, выделяемых из различных почв страны. Идею комплекс-

⁸⁹ Красильников Н. А. Влияние растительного покрова на микробный состав почвы.— Микробиология, 1944, т. 13, с. 196.

⁹⁰ Красильников Н. А. О влиянии микроорганизмов на рост растений.— Микробиология, 1940, т. 9, с. 416.

⁹¹ Красильников Н. А., Гаркина Н. Р. Влияние бактерий на рост изолированных корней растений.— Микробиология, 1939, т. 8, с. 987.

⁹² Красильников Н. А., Гаркина Н. Р. Микробиологические факторы утомления почв.— Микробиология, 1946, т. 15, с. 114.

⁹³ Красильников Н. А. Микроорганизмы почвы и высшие растения. М.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 338.

ного агробиологического способа борьбы с «утомлением» почв, т. е., по-существу, с микробами-ингибиторами, Красильников сформулировал следующим образом: «Следует изучать не только роль микроорганизмов в развитии растений, но и пути и способы управления ими, изменять микробный ценоз и направлять его деятельность в нужную для сельского хозяйства сторону»⁹⁴. Система регуляции, согласно представлениям Красильникова, должна быть основана на максимальном использовании микробов-антагонистов, «регулирующих в большей или меньшей степени формирование микробных ценозов в почве, играющих большую роль в оздоровлении почв... самоочищении почв, т. е. устранении вредной патогенной и фитопатогенной флоры и фауны»⁹⁵.

Вопрос о роли актиномицетов в плодородии почв Николай Александрович впервые затронул в 1936 г. в работе «Очаговое распространение микроорганизмов в почве». В монографии «Лучистые грибки и родственные им организмы» он дал подробный анализ имевшихся к тому времени представлений по этому вопросу. Противоречивость взглядов по поводу наличия или отсутствия фитопатогенных свойств у актиномицетов Красильников объяснил узостью общего подхода к изучению биологии актиномицетов, в частности тем, что «при достаточно подробном изучении физиологических свойств ... авторы обращали слишком мало внимания на морфологическую картину и историю развития»⁹⁶. По-видимому, именно это обстоятельство и побудило ученого в дальнейшем сконцентрировать свое внимание на комплексном изучении свойств актиномицетов.

Микробные метаболиты в растениеводстве и животноводстве

Разработка Н. А. Красильниковым теоретических основ и практических рекомендаций использования продуктов метаболизма микроорганизмов в растениеводстве и животноводстве — одна из наиболее значительных сфер

⁹⁴ Красильников Н. А., Крисс А. Е., Литвинов М. А. Влияние корневой системы на микроорганизмы почвы. — Микробиология, 1936, т. 5, с. 285.

⁹⁵ Красильников Н. А. Антагонизм микробов и антибиотические вещества. М.: Сов. наука, 1958, с. 104.

⁹⁶ Красильников Н. А. Лучистые грибки и родственные им организмы. М.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 294.

его научной деятельности. Ряд выдвинутых им положений и по сегодняшний день полностью сохраняют свою научную и практическую ценность.

Исходным моментом к началу систематических исследований проблемы послужило постулирование существования трех уже упоминавшихся выше групп почвенных микроорганизмов — микробов-активаторов, микробов-антагонистов и микробов-ингибиторов, т. е. продуцентов функционально различных метаболитов: витаминов и ауксинов, гиббереллинов и гиббереллиноподобных веществ, алкалоидов, гормонов, ферментов, токсинов, антибиотиков, а также аминокислот и других соединений. Исследования в данной области развивались в двух основных связанных между собой направлениях: 1) изыскание в природе и выделение продуцентов названных соединений, 2) разработка принципов и оптимальных способов их использования в растениеводстве и животноводстве.

Одним из первых вопросов, которому Красильников уделил внимание в связи с изучением стимулирующего воздействия на рост растений микробов-активаторов (симбиотических и свободноживущих), был вопрос о природе продуктов их метаболизма и характере их воздействия на жизнедеятельность высших и низших растений.

В конце 30-х годов появились сведения о том, что эти соединения обладают функциями стимуляторов роста и относятся к группе веществ типа биоса, ауксинов, гетероауксинов, фитаминов, витаминов. Красильников писал о них, пользуясь термином «биотические вещества». У многих микроорганизмов была выявлена активная способность к их синтезу⁹⁷. Достаточно четко к этому времени была доказана физиологическая активность микробных метаболитов и по отношению к самим микроорганизмам (исследования Д. М. Новогрудского, Е. А. Разницыной, М. И. Нахимовской, Р. С. Мирзабекян и др.). В 1945 г. Красильников опубликовал работу, в которой сообщил о факте стимуляции воспроизводящих функций фикомицетов под воздействием веществ бактериального происхождения, отнесенных к категории половых гормонов⁹⁸.

⁹⁷ Starkey R. Microorganisms and Plant life.— Symp. persp. and horizons in microbiology, 1958, p. 178.

⁹⁸ Красильников Н. А. Стимуляция полового процесса у грибов продуктами жизнедеятельности бактерий.— Микробиология, 1945, т. 14, с. 377.

В послевоенные годы, приступив к систематическому изучению микробных метаболитов, Николай Александрович сосредоточил внимание на фитогормональных функциях почвенной микрофлоры. Предметом специальных исследований стало изучение роли ризосферы в качестве аккумулятора фитогормонов микробного происхождения, их воздействия на азотфиксирующую активность азотобактера, рост сельскохозяйственных растений, а также роли биотических и абиотических факторов в устойчивости микробных метаболитов в почве в зависимости от степени ее окультуренности, характера растительного покрова и т. д.⁹⁹ Эти обширные исследования выполнялись в полевых, вегетационных и лабораторных условиях. При этом использовались методы, созданные Красильниковым и его сотрудниками, например метод изучения стимулирующего воздействия продуктов обмена микробов-активаторов на растения и их изолированные органы и ткани¹⁰⁰, а также на семена растений и низшие растения — ряску, хлореллу, низшие грибы и др.¹⁰¹ Основу стимулирующего действия активирующих микробных метаболитов Красильников видел в том, что «они нужны для активации ряда биохимических и биологических процессов, ... для усиления плодоношения, созревания плодов, для активизации опыления»¹⁰². Этот вывод получил развитие при выявлении органотропного характера воздействия стимуляторов — явления, изучению которого Красильников уделил большое внимание и открытие которого и поныне сохраняет большое научное значение. Наряду с этим поиски в природе новых активных продуцентов биотических веществ — гетероауксинов, биотина, рибофлавина и др., таксономическая идентификация этих продуцентов привели к двум заключениям: 1) хотя строгой видовой специфики в образовании биотических веществ не отмечается, все же при массовом анализе наблюдается групповое различие; 2) многие, а может быть и все микроорганизмы почвы продуцируют какие-

⁹⁹ Красильников Н. А. Фитогормональное действие почвенных бактерий.— Докл. АН СССР, 1944, т. 45, с. 87.

¹⁰⁰ Красильников Н. А., Гаркина Н. Р. Влияние бактерий на рост изолированных корней растений.— Микробиология, 1939, т. 8, с. 957.

¹⁰¹ Красильников Н. А. Микробы-активаторы и жизнь растений. М.: Знание, 1958, с. 14.

¹⁰² Красильников Н. А. О значении почвенных микроорганизмов в питании растений.— Микробиология, 1954, т. 26, с. 663.

либо биотические вещества, играющие существенную роль в жизнедеятельности низших и высших организмов¹⁰³.

Целое направление в изучении стимулирующего действия микробных метаболитов составили исследования гиббереллина и гиббереллиновой кислоты, проводившиеся в конце 50-х годов совместно с сотрудниками лаборатории М. Х. Чайлахяна (Институт физиологии растений АН СССР) и кафедры биологии почв МГУ. Эти исследования были начаты в связи с необходимостью получения отечественного гиббереллина. В качестве продуцента использовался выделенный из почвы штамм фузариозного гриба — *Fusarium* sp., отличающийся от типового *Fusarium moniforme*¹⁰⁴. Полученный препарат, дифференцированный на фракции А₁, А₂ и гиббереллиновую кислоту, был сопоставлен с американским препаратом — гиббереллином А₃. В своем докладе в Отделении биологических наук Н. А. Красильников отметил, что советский гиббереллин по своему действию на рост и генеративное развитие растений ничем не отличается от гиббереллина А₃. Свойство синтезировать гиббереллиноподобные вещества было выявлено также у почвенных дрожжей *Torulopsis pulcherima*¹⁰⁵, у неспорозной бактерии *Ps. aurantica*, у некоторых актиномицетов и у одной из разновидностей фузариума. В лаборатории Н. А. Красильникова исследовали действие гиббереллина на растения при различных способах его применения, локализацию гиббереллина в различных органах и тканях растений (с помощью хроматографического анализа водных вытяжек)¹⁰⁶, динамику образования и накопления гиббереллина непосредственно в почве. Комплексное изучение свойств гиббереллина позволило сделать заключение о том, что гиббереллин обладает необыкновенно высокой физиологической активностью¹⁰⁷. Это было подтверждено

¹⁰³ Красильников Н. А. Микроорганизмы почвы и высших растений. М.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 250—251.

¹⁰⁴ Красильников Н. А. Советский «гиббереллин». — Вестн. АН СССР, 1958, № 6, с. 70.

¹⁰⁵ Красильников Н. А. О гиббереллиноподобном веществе, образуемом почвенными дрожжами. — Докл. АН СССР, 1958, с. 123, № 6.

¹⁰⁶ Красильников Н. А. Получение гиббереллина и определение его активности в связи с применением в растениеводстве. — Физиология растений, 1960, т. 7, с. 1.

¹⁰⁷ Красильников Н. А., Чайлахян М. Х. Волшебник зеленого мира. — Известия, 1962, 28 февр.

большим числом экспериментальных фактов. Непосредственным продолжением лабораторных исследований стала организация массового заводского изготовления гиббереллина.

Особое внимание Н. А. Красильников уделял теоретической интерпретации стимулирующего действия биотических веществ. Так, еще в 1958 г. Красильников писал об отсутствии каких-либо конкретных знаний о механизме действия на растения стимуляторов роста¹⁰⁸. Однако тогда же он высказал предположение, что механизм их действия сводится преимущественно к регуляции синтеза сахаров, белков, аминокислот и других соединений¹⁰⁹. В 1963 г. Николай Александрович вновь отмечал, что «мы мало еще знаем о механизме действия препаратов, стимулирующих рост растений»¹¹⁰. Этим обстоятельством Красильников объяснял и неудачи по применению гиббереллина. На недостаточную изученность механизма активирующего действия микробных метаболитов на растения он указывал и в 1970 г., отмечая, что «от ... микробиологов требуются тщательные дальнейшие исследования, чтобы убедить в своей правоте сомневающихся физиологов»¹¹¹. Таким образом, Красильников настоятельно подчеркивал необходимость будущих исследований в этой важной области науки и практики.

Немало внимания уделял Н. А. Красильников изучению химической природы и функций продуктов обмена другой постулируемой им группы микроорганизмов — микробов-ингибиторов, продуцирующих различного рода токсины и вследствие этого отрицательно воздействующие на рост растений и жизнедеятельность многих микроорганизмов. Особое внимание Красильников уделял вопросу о том, накапливаются ли токсины в почве и сохраняется ли их активность в естественных условиях¹¹².

¹⁰⁸ Красильников Н. А. Микробы-активаторы и жизнь растений. М.: Знание, 1958, с. 19.

¹⁰⁹ Красильников Н. А. Современные достижения препаративной микробиологии. — Вестн. АН СССР, 1961, № 5, с. 45.

¹¹⁰ Красильников Н. А. Основные проблемы и задачи современной сельскохозяйственной микробиологии. — В кн.: Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М.: Изд-во МГУ, 1963, с. 20.

¹¹¹ Красильников Н. А. О некоторых современных проблемах сельскохозяйственной микробиологии. — В кн.: Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 13.

¹¹² Красильников Н. А. Микроорганизмы почвы и высшие растения. М.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 338.

Свои исследования в этой области Красильников начал с изучения таксономического разнообразия микробов-ингибиторов. Из образцов почв, взятых из различных районов страны, в Институте микробиологии и на кафедре биологии почв МГУ было выделено свыше 300 культур. В результате исследований количественного распределения микробов-ингибиторов в почвах разной степени окультуренности и удобренности¹¹³, с различным характером растительного покрова было обнаружено, что токсины со значительной устойчивостью образуются и накапливаются непосредственно в почве, в очагах локализации микробов-ингибиторов. Именно этим фактором Красильников объяснил «утомление почв»¹¹⁴. Специальные исследования были осуществлены с целью выяснения характера действия токсинов на растения. Опыты проводили как с жизнедеятельными культурами ингибиторов — бактерий и грибов, так и с их метаболитами¹¹⁵. Было показано, что, подобно антибиотикам¹¹⁶, токсины также поглощаются непосредственно вегетативными тканями и корневыми системами растений, т. е. было установлено их органотропное и гистотропное распределение в растениях. Вместе с тем попытки установить химический состав экстрагированных из почвы токсических веществ с помощью хроматографии привели лишь к обнаружению в их составе биологически активных соединений типа антибиотиков и гербицидов¹¹⁷, т. е. более детально выяснить химическую природу токсинов не удалось.

Наиболее обширный и значительный раздел трудов Н. А. Красильникова в области использования микробных метаболитов в растениеводстве и животноводстве составили его работы по изучению свойств микробов-антагонистов — продуцентов антибиотиков сельскохозяйствен-

¹¹³ Красильников Н. А., Коренько А. И., Мирчинк Т. Г. О токсикозе подзолистых почв.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1959, № 3, с. 34.

¹¹⁴ Красильников Н. А., Гаркина Н. Р. Микробиологические факторы утомления почв.— Микробиология, 1948, т. 15, с. 109.

¹¹⁵ Красильников Н. А., Кублицкая М. А. Микробные токсины и антитоксины в образовании хлороза виноградной лозы.— Докл. АН СССР, 1965, т. 110, с. 703.

¹¹⁶ Красильников Н. А. Образование и накопление антибиотических веществ в почве.— Докл. АН СССР, 1954, т. 94, с. 957.

¹¹⁷ Мирчинк Т. Г. Распространение грибов-токсинообразователей в некоторых типах почв и образование токсинов в естественных условиях.— В кн.: Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М.: Изд-во МГУ, 1968, с. 336.

ного назначения. Эти работы были начаты в середине 50-х годов и затем широко развернулись в 60-е годы в соответствии с программой микробиологической индустрии, создающейся в тот период.

Главным направлением в развитии этой области была разработка способов применения сначала микробного антагонизма, а затем и антибиотиков для борьбы с инфекционными заболеваниями растений. Как отмечал сам Красильников, иницирующим эти исследования фактором было открытие бактерицидного действия миколитических бактерий, а также препаративное выделение антибактериального вещества из культуры *Act. violaceus*¹¹⁸.

Первая работа с изложением результатов применения метаболитов представителей различных таксономических групп для устранения токсикоза клевера, вызванного продуктами жизнедеятельности бактерий-ингибиторов (*Bac. segeus*, *Bac. mesentericus*, *Ps. ruosyuanea*), была опубликована в 1947 г.¹¹⁹ В тот период опыты ставились не с антибиотическими препаратами, а с растворенными в культуральной среде продуктами обмена веществ микроорганизмов. В своей первой монографии, посвященной проблеме антагонизма и антибиотиков, Красильников писал по этому поводу: «Исследования по применению антибиотиков в растениеводстве очень малочисленны. Работа в этом направлении только начинается. Надо полагать, что применение чистых препаратов антибиотиков в сочетании с применением живых микроорганизмов-антагонистов в борьбе с фитопатогенными формами в сельском хозяйстве будет не менее плодотворно, чем применение антибиотиков в медицине»¹²⁰.

Перспективность и актуальность решения проблемы «оздоровления почв и предохранения растений от заболеваний»¹²¹ стимулировали исключительно интенсивные исследования, развернувшиеся под руководством Николая Александровича не только в Институте микробиологии и на кафедре биологии почв в МГУ, но и во многих других научно-исследовательских учреждениях.

¹¹⁸ Красильников Н. А., Коренько А. И. Бактерицидное вещество актиномицетов.— Микробиология, 1939, т. 8, с. 683.

¹¹⁹ Красильников Н. А. Антагонистические вещества микроорганизмов.— Общ. биология, 1947, т. 8, с. 53.

¹²⁰ Красильников Н. А. Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества. М.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 292.

¹²¹ Красильников Н. А. Образование и накопление антибиотических веществ в почве.— Докл. АН СССР, 1954, т. 94, с. 958.

В течение 50-х годов Красильников и его сотрудники опубликовали большое число работ, в которых были изложены принципы, методы и результаты применения антибиотиков в растениеводстве. Одним из наиболее сложных вопросов всей проблемы был вопрос о способах использования нативных антибиотиков для оздоровления растений, произрастающих в природных условиях. Необходимость решения этого вопроса диктовалась тем, что, как вначале считалось, в отличие от микробов-антагонистов, проявляющих свои бактерицидные свойства при внесении их в почву или нанесении на поверхность растений, действие антибиотиков эффективно только при непосредственном их контакте с растениями, поскольку в почвах антибиотики инактивируются под влиянием продуктов жизнедеятельности почвенной микрофлоры. Именно поэтому Красильников сначала полагал, что «применение чистых препаратов антибиотиков для борьбы с фитопатогенными бактериями, грибами и другими организмами, обитающими в естественных субстратах (в почве, в воде), едва ли будет возможным»¹²². Однако уже в 1951 г. Н. А. Красильников и Н. И. Никитина опубликовали работу, в которой описали повышение эффективности антибиотических препаратов в почве под воздействием некоторых бактериальных культур¹²³. Николай Александрович писал по этому поводу: «Новые данные меняют наши представления о сохраняемости антибиотиков в почве. Антибиотики не всегда полностью инактивируются в почве. В зависимости от почвенно-климатических условий, а также собственных химических свойств антибиотики могут сохраняться и накапливаться в почве»¹²⁴.

Для проверки этих данных была проведена новая серия исследований динамики образования¹²⁵, количественного накопления и устойчивости антибиотиков в поч-

¹²² Красильников Н. А. Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества. М.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 226.

¹²³ Красильников Н. А., Никитина Н. И. Влияние продуктов жизнедеятельности бактерий на активность антибиотиков.— Микробиология, 1951, т. 20, с. 217.

¹²⁴ Красильников Н. А. Микроорганизмы почвы и высшие растения. М.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 390.

¹²⁵ Коренько А. И., Артамонова О. И., Летунова С. В. Образование и сохранение антагонистических веществ актиномицетов в почве.— Микробиология, 1955, т. 24, с. 550.

ве, инактивации антибиотиков в различных почвах или различных антибиотиков в одних и тех же почвах¹²⁶. Вместе с тем факт большей эффективности действия антибиотиков, нанесенных непосредственно на растения, был положен в основу разработки теории применения нативных антибиотиков для борьбы с заболеваниями растений. В первоначальном варианте эти теоретические положения сводились к следующему: 1) антибиотики должны легко проникать в пораженные ткани и органы растений и не инактивироваться там быстро; 2) так же, как и при применении в медицине, антибиотики должны подавлять возбудителя заболевания в тканях растения; 3) антимикробные или лечебные дозы не должны быть токсичными для растения-хозяина¹²⁷.

Последующая деятельность Н. А. Красильникова и его сотрудников в этой области основывалась на развитии и реализации названных принципов¹²⁸. В декабре 1952 г. на совещании, посвященном обсуждению первых итогов применения антибиотиков для защиты растений, речь шла о наиболее существенных результатах работ в данной области: об установлении факта поступления антибиотиков через корни и листовую поверхность растений, о накоплении их в органах и тканях в количествах, достаточных для профилактики и лечения инфекционных заболеваний растений. Отмечалась поглощаемость растениями антибиотиков, вносимых как в виде готовых препаратов, так и продуцируемых микроорганизмами-антагонистами непосредственно в почве и находящихся в свободном или в адсорбированном состоянии. В результате дальнейших исследований были получены данные, указывающие на зависимость интенсивности всасывания и длительности пребывания антибиотиков в растениях от физиологического состояния растений и климатических условий. Изучение характера продвижения антибиотиков по растению (опыты ставились с мицетином, обладающим собственным свечением в ультрафиолетовом свете) показало, что антибиотик, проникая в плазму клеток, поступает в ми-

¹²⁶ Красильников Н. А. Образование и накопление антибиотических веществ в почве.— Докл. АН СССР, 1954, т. 94, с. 957.

¹²⁷ Красильников Н. А. Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества. М.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 844.

¹²⁸ Красильников Н. А., Мирзабекян Р. О., Аскарва С. Применение антибиотиков при некоторых заболеваниях растений.— Докл. АН СССР, 1951, т. 79, с. 102.

тохондрии и ядро, в котором концентрируются в наибольшем количестве¹²⁹.

В 1957 г., подводя итог изучению роли физиологически активных соединений микробного происхождения в жизни растений, Красильников писал, что «продукты метаболизма почвенной микрофлоры... всасываются растениями как элементы питания. Витамины и ауксины и другие биотические вещества активизируют рост и многие биохимические процессы, повышают прирост и урожай растений. Такое же влияние оказывают и многие аминокислоты. Антибиотические вещества, поступая из почвы в растения, повышают антимикробные свойства тканей растений, у них повышается сопротивляемость к инфекциям, усиливаются иммунобиологические свойства»¹³⁰.

Однако, несмотря на полученные результаты, Н. А. Красильников вынужден был, оценивая, в частности, итоги использования антибиотиков для защиты растений, указать на недостаточность распространения этого метода в сельском хозяйстве, объясняя причину этого положения «не столько природой и свойствами действующих веществ (т. е. антибиотиков — В. Г.), сколько неумением правильно ими пользоваться»¹³¹. Он аргументировал это обстоятельство следующим образом: «Мы еще мало знаем или вовсе не знаем тонкостей механизма действия каждого препарата на растение, в каком периоде инфекции и роста растений следует применять тот или иной антибиотик»¹³². Призывая к возобновлению и расширению исследований в этой области, Николай Александрович особо подчеркивал, что полученные результаты опытов должны быть основой разработки методов и правил применения антимикробных веществ в практике растениеводства в целях замены ими ядохимикатов.

Особый раздел составили труды Н. А. Красильникова, его сотрудников и учеников по изучению трансформации химических соединений различными микроорганизмами.

¹²⁹ Красильников Н. А., Кучаева А. Г. О характере продвижения и распределения антибиотиков в растениях при внекорневом введении их.— Докл. АН СССР, 1955, т. 102, с. 375.

¹³⁰ Красильников Н. А. О значении почвенных микроорганизмов в питании растений.— Микробиология, 1957, т. 26, с. 666.

¹³¹ Красильников Н. А. О некоторых современных проблемах сельскохозяйственной микробиологии.— В кн.: Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 13.

¹³² Там же.

Начало исследованиям в этой области было положено открытием особой функции микроорганизмов — способности некоторых бактерий, грибов и актиномицетов трансформировать гормоноподобные вещества в истинные гормоны, т. е. преобразовывать физиологически неактивные соединения в вещества с высокой физиологической активностью. Помимо чисто научного интереса, эти исследования сразу же приобрели большой практический смысл: появилась возможность получения гормонов микробиологическим способом.

Из многочисленных реакций микробиологической трансформации, известных науке, в лаборатории Красильникова изучались преимущественно реакции гидроксирования и дегидрирования стероидной молекулы. Этому предшествовали обширные поиски в природе микробов-трансформантов. Было выделено более 500 культур, из которых 30 штаммов оказались наделенными способностью к трансформации кортизона в преднизон и гидрокортизона в преднизолон. В качестве исходного сырья использовался соласоидин — вещество со стероидным ядром, образуемое птичьим пасленом (*Solanum aviculare*).

В результате систематических исследований было установлено, что процессы трансформации стероидных соединений в названные гормоны осуществляются в ходе моно- и гетероферментации путем дегидрогенизации стероидного кольца в положении 1, 2¹³³. Наиболее активным трансформантом оказалась культура, идентифицированная как *Mycobacterium globiforme* № 193: при ее использовании выход стабильных продуктов доходил до 82–86%. Эти результаты послужили основой для разработки технологии полупроизводственного получения стероидных гормонов¹³⁴. В последующие годы научно-исследовательскую и практическую деятельность в этой важной области микробиологической химии возглавил Г. К. Скрябин. Его перу принадлежит ряд фундаментальных трудов, обогативших современные знания в этой области.

Наиболее значительный и оригинальный вклад внес Н. А. Красильников в создание такой отрасли науки и

¹³³ Красильников Н. А., Скрябин Г. К., Асеева И. В., Корсунская Л. О. Дегидрирование в положении 1, 2 гидрокортизона при помощи *Mycobacterium* sp. № 193.— Докл. АН СССР, 1959, т. 128, с. 836.

¹³⁴ Скрябин Г. К., Головлева Л. А. Использование микроорганизмов в органическом синтезе. М.: Наука, 1976.

сельскохозяйственной практики, как использование кормовых антибиотиков в животноводстве. Теоретическая и практическая разработка принципов этого нового направления является общепризнанной заслугой Красильникова и руководимого им коллектива.

В развитии этого направления можно выделить два этапа. В течение первого этапа (с середины 40-х и до середины 50-х годов) в процессе широкого использования антибиотиков в терапевтических целях была выявлена способность ряда лечебных антибиотиков (пенициллина, стрептомицина, ауреомицина, тетраамицина, биомицина) стимулировать рост и развитие молодняка сельскохозяйственных животных и домашней птицы. Содержание второго этапа составило детальное изучение природы этого свойства антибиотиков и разработка практических основ их использования в животноводстве. Деятельность сотрудников и учеников Н. А. Красильникова связана преимущественно с этим вторым этапом.

К началу деятельности Н. А. Красильникова факт стимуляции антибиотиками развития животных был уже достаточно известен. Однако вопрос о природе этого явления не имел однозначного решения. Предполагалось, что оно обусловлено либо обычным свойством антибиотиков устранять инфекционную микрофлору и вследствие этого оздоравливать организм животных или подавлять гнилостную кишечную микрофлору, токсичную для организма, либо особым свойством антибиотиков ускорять физиологические процессы, содействуя, например, усвоению витаминов.

В начале своей деятельности (1958 г.) Красильников полагал, что стимуляция роста и развития животных при добавлении в корм антибиотиков вызывается подавлением токсической микрофлоры кишечника¹³⁵. Вскоре, однако, он изменил свою точку зрения: «Широко распространенное представление,— писал он в 1960 г. в одном из своих отчетов,— что антибиотики ускоряют рост и откорм животных за счет влияния на патогенную микрофлору пищеварительного тракта, не имеет под собой серьезных экспериментальных данных. Подавление патогенной микрофлоры чаще всего не непосредственное, а через существенное влияние на многие биохимические и физиологические процессы»¹³⁶. В соответствии с этим воззрением он рас-

¹³⁵ Красильников Н. А. Антагонизм микробов и антибиотические вещества. М.: Советская наука, 1958, с. 290.

¹³⁶ Архив АН СССР (материалы из архива Н. А. Красильникова).

сматривал функцию антибиотиков в качестве стимуляторов роста и развития животных следующим образом: «Среди микробов имеются такие организмы, которые оказывают благоприятное действие на рост животных не антибиотическими веществами, а метаболитами, способствующими образованию и накоплению в их теле витаминов»¹³⁷. Эта точка зрения не получила, однако, дальнейшего развития.

Последующая научно-исследовательская деятельность Н. А. Красильникова и его сотрудников в указанной области развивалась по двум основным направлениям: 1) обширные поиски новых продуцентов антибиотиков, эффективных в кормовых целях при низких и средних рационах, но не имеющих клинического применения; 2) изучение механизма благоприятного воздействия кормовых антибиотиков на жизненно важные функции сельскохозяйственных животных и птиц. В этой связи следует особо подчеркнуть следующее. Труды Н. А. Красильникова по разработке теории и практики использования антибиотиков, не имеющих терапевтического значения, являются новаторскими. Приоритет Красильникова в продвижении самой идеи недопустимости использования в животноводстве клинических антибиотиков бесспорен — в этом вопросе он не имел предшественников и существенно опередил своих современников в его постановке. Более того, сегодня, когда со всей остротой встала проблема борьбы с патогенными микроорганизмами, резистентными к широко используемым в медицине антибиотикам, истинный смысл концепции Н. А. Красильникова раскрывается во всей ее глубине и значении. Это еще одно яркое доказательство исключительной научной интуиции ее автора, одна из наиболее значительных глав в истории его научного наследия.

Работы по изысканию продуцентов и изготовлению кормовых антибиотиков широко развернулись в отделе Н. А. Красильникова в Институте микробиологии, на кафедре биологии почв в МГУ, а с 1952 г. — и в микробиологической лаборатории Ветеринарного института, руководимой профессором Н. И. Леоновым, а также в ряде других ветеринарных и зоотехнических научно-исследовательских учреждений.

¹³⁷ Красильников Н. А. Основные проблемы и задачи современной сельскохозяйственной и почвенной микробиологии. — В кн.: Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М.: Изд-во МГУ, 1963, с. 13,

В итоге проведенных исследований было получено несколько препаратов антибиотиков, три из которых составили основу для изготовления кормовых препаратов — витаминина, кормогризина и кормарина. Для изготовления этих препаратов была разработана технология массового производства, они подверглись систематическому испытанию на животноводческих и птицеводческих фермах и получили широкое практическое применение.

Созданию витаминина предшествовало выделение в 1960 г. нового вида актиномицета с оранжевым пигментом, идентифицированного как *Act. aureovorticillatus*. В 1962 г. Н. А. Красильников и группа его сотрудников¹³⁸ сообщили о выделении антибиотика из культуры оранжевого актиномицета, выделенного еще в 1959 г. из почвы Волгоградской области. Таксономическая идентификация этой культуры актиномицета обнаружила его сходство с *Act. aureovorticillatus*. Обозначенный № 1306, этот штамм стал использоваться как продуцент кормового препарата, накапливаемого либо в культуральной жидкости при глубинном выращивании актиномицета, либо в составе его мицелиальной массы. Так как добавление витаминина в кормовой рацион, из которого исключался витамин А, давало положительные результаты, был сделан вывод, что это обусловлено наличием в мицелии продуцента каротиноидов — предшественников витамина А¹³⁹.

Столь же эффективным стимулятором роста сельскохозяйственных животных и домашней птицы оказался и кормогризин. Основу этого препарата составил антибиотик гризин, полученный Красильниковым еще в 1948 г. из культуры актиномицета *Act. griseus* (штамм № 15)¹⁴⁰. Препарат гризина детально изучили на специфику антибактериальных свойств¹⁴¹ с целью определения возмож-

¹³⁸ Красильников Н. А., Леонов Н. И., Коренько А. И., Гаврилова О. А., Хохлова Ю. М., Артамонова О. Н., Улезло И. В., Никитина Н. И. Оранжевые актиномицеты как стимуляторы в подкормке птиц.— Микробиология, 1962, т. 31, с. 595.

¹³⁹ Коренько А. И., Гаврилова О. А., Улезло И. В. и др. Актиномицетный препарат витаминин в животноводстве.— В кн.: Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М.: Изд-во МГУ, 1963, с. 371; Хохлова Ю. И., Пучнина А. В., Артамонова О. И. Химическое изучение главного компонента витаминина.— Биохимия, 1964, т. 29, с. 841.

¹⁴⁰ Красильников Н. А. О видовом составе актиномицетов — продуцентов стрептомицина.— Микробиология, 1949, т. 18, с. 397.

¹⁴¹ Красильников Н. А., Белозерский А. Н., Раугенштейн Я. И.,

ностей его использования для защиты растений. Кормогризин стали получать из культуральной жидкости штамма № 15, содержащей гризин, и высушенных пшеничных или ржаных отрубей¹⁴². Испытания кормогризина подтвердили его лечебно-профилактическое и стимулирующее действие, проявляющееся в улучшении усвоения кормов животными и как следствие этого в ускорении привеса, повышении качества мяса, экономии кормов, сокращении периода откорма. Кроме того, при скармливании кормогризина наблюдалось стимулирование воспроизводящих функций сельскохозяйственных животных.

Третий антибиотический препарат кормового назначения — кормарин — был выделен Н. А. Красильниковым и его сотрудниками из культуры *Act. aurigineus* n. sp. (штамм № 2377). Этот продуцент, как выяснилось, кроме антибиотического вещества, синтезирует целый комплекс витаминов группы В и витамин А, аскорбиновую и никотиновую кислоты, биотин и ряд аминокислот¹⁴³. Опыты на животных и птицах также выявили его высокую активность в кормах, сбалансированных по питательности и витаминному содержанию.

Важный в теоретическом и практическом отношении раздел составили труды Н. А. Красильникова по изысканию продуцентов и получению аминокислот и ферментов микробиологического происхождения.

Систематические исследования синтеза аминокислот микроорганизмами начались с середины 50-х годов с поиска продуцентов аминокислот. Было изучено более 1000 культур различных микробов — бактерий, актиномицетов, дрожжей и грибов. В итоге было установлено, что в наибольшей степени микроорганизмам свойственно синтезировать аланин и глютаминовую кислоту, реже — валин и аспарагин, в наименьшей степени — лейцин, пролин и

Кореньяко А. И., Никитина Н. И., Соколова А. И., Урысон С. О. Антибиотик гризин (гриземин) и его продуценты. — Микробиология, 1957, т. 26, с. 418.

¹⁴² Гаврилова О. А., Никитина Н. И., Кореньяко А. И., Улезло И. В. Кормогризин — новый актиномицетный препарат для животноводства. — В кн.: Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М.: Изд-во МГУ, 1963, с. 381.

¹⁴³ Асеева И. В., Широков О. Г. Аминокислотный состав кормогризина, витаминина и актиномицетов — продуцентов этих препаратов. — В кн.: Тез. докл. на научн. конф. по применению микробных метаболитов в животноводстве. Кишинев, 1963.

другие аминокислоты¹⁴⁴. Для активизации биосинтеза аминокислот сотрудники лабораторий, руководимых Красильниковым, проводили отбор спонтанных и индуцированных мутантов. Ряд работ был проведен с целью изучения микробиологического синтеза аминокислот в природных условиях, в частности в почве¹⁴⁵ и в ризосфере растений¹⁴⁶.

Характерная черта исследований Н. А. Красильникова в области микробиологического синтеза — тесная связь их с разработкой и совершенствованием принципов таксономии. В данном случае представлял интерес вывод, записанный Красильниковым в отчете за 1961 г.: «Какой-либо корреляции между видовыми признаками и способностью продуцировать аминокислоты нам установить не удалось. Штамм одного и того же вида может быть активным, слабо активным или вовсе неактивным».

Другое направление, связанное с изучением биосинтетических метаболитов микроорганизмов, составили исследования ферментного синтеза. Красильникову принадлежит разработка методов изыскания и принципов таксономии продуцентов ряда ферментов, например продуцентов кератиназы и условий ее биосинтеза. Обнаружено, что этот фермент продуцируют многие штаммы *Act. fradiae*¹⁴⁷. Важное значение имели и исследования (совместно с лабораторией академика А. А. Баева) биосинтеза нуклеаз — ферментов, необходимых для проведения молекулярно-генетических исследований.

Бактериальные удобрения

Изучением проблемы бактериальных удобрений Н. А. Красильников занимался главным образом в 30—40-х годах. Теоретическую основу разработки этой проблемы составили представления Красильникова о тесном

¹⁴⁴ Красильников Н. А. Аминокислоты из микроорганизмов.— Успехи соврем. биологии, 1961, т. 52, № 2, с. 149.

¹⁴⁵ Красильников Н. А., Асеева И. В., Бабьева И. П., Каптерева Ю. В., Широков О. Г., Коршунов И. С. Биосинтез аминокислот почвенными микроорганизмами.— Докл. АН СССР, 1961, т. 141, с. 1480.

¹⁴⁶ Асеева И. В., Бугенко С. А. Биосинтез аминокислот микроорганизмами ризосферы.— В кн.: Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М.: Изд-во МГУ, 1963, с. 112.

¹⁴⁷ Кучаева А. Г., Таптыкова С. Д., Гешева Р. Л., Красильников Н. А. Кератиназная активность актиномицетов группы «*Fradiae*».— Докл. АН СССР, 1963, т. 148, с. 1400.

взаимодействии почвенных микроорганизмов с высшими растениями и между собой. Наибольшее внимание в этой связи было уделено проблеме микробиологической азот-фиксации, главным образом изучению закономерностей распространения и условий жизнедеятельности в почве клубеньковых бактерий и азотобактера, их взаимодействия с растениями и другими группами почвенных микроорганизмов. В итоге этих исследований Красильниковым были составлены практические рекомендации по изготовлению бактериальных удобрений и их применению в конкретных почвенно-климатических условиях. Вся проблема бактериальных удобрений получила наиболее полное освещение в его труде «Микробиологические основы бактериальных удобрений», опубликованном в 1945 г. Этот труд был построен в основном на развитии традиционных для отечественной науки идей о принципиальной возможности использования бактериальных удобрений в растениеводстве. Впервые о результатах применения препаратов, содержащих азотобактер, сообщил С. П. Костычев¹⁴⁸. В 30-е годы сотрудницей Костычева А. М. Шеломовой¹⁴⁹ был разработан способ изготовления удобрительных препаратов на торфяной основе, обогащенных чистыми культурами азотобактера. Этот препарат был назван ею «азотоген». Термин «азотобактерин» в 1937 г. был предложен П. В. Савостиным¹⁵⁰ для торфяных препаратов с местными расами азотобактера.

Однако первые же попытки применения названных препаратов с целью обогащения почв азотом выявили большие различия в их эффективности. Неоднозначность результатов, а в некоторых случаях и их полное отсутствие вызвали у многих практиков сельского хозяйства большие сомнения в целесообразности применения бактериальных удобрений. Как отмечал в связи с этим Н. А. Красильников, «противоречивость и неопределенность результатов использования бактериальных удобре-

¹⁴⁸ Костычев С. П., Шеломова А. М., Шульгина О. Микробиологическая характеристика южных почв. I. Азотный режим почв Южного берега Крыма.— Тр. С.-х. ин-та, 1926, т. 1, с. 5.

¹⁴⁹ Шеломова А. М. Правила применения азотогена под небольшие культуры. М., 1937; Азотоген: Бактериальное удобрение и его применение. М.: Сельхозгиз, 1938.

¹⁵⁰ Савостин П. В. Азотобактериальные удобрения. М.: Сельхозгиз, 1937.

ний ставит вопрос о них заново. Требуются не широкие полевые опыты, а углубленное изучение действующих факторов препарата и причин его неэффективности»¹⁵¹. В другой работе он писал: «Мы не знаем еще многих сторон действия препаратов ..., ни условий, в которых азотобактер проявляет свою активность, ни механизма его действия», в связи с чем необходимо «установить приживаемость и степень его развития в ризосфере бактеризованных растений... знать механизм действия азотобактера на растения».¹⁵² Все эти названные Н. А. Красильниковым нерешенные проблемы побудили его сосредоточить внимание на изучении таких вопросов, как причины резких различий в эффективности удобрений, приготовленных на одних и тех же компостах, и характер факторов, влияющих на приживаемость и активность азотобактера в составе азотогена. В поисках ответа на поставленный вопрос Красильников и его сотрудники провели в 40-х годах изучение биологии азотобактера, характера его жизнедеятельности в различных почвах и при взаимодействии с различными растениями¹⁵³. Необходимо отметить, что проблема эффективности азотогена в качестве удобрительного препарата и по сегодняшний день не получила удовлетворительного разрешения. Главная причина — нерешенность вопроса об условиях приживаемости азотобактера в столь сложной и слабо управляемой системе, какой является почва.

С целью повышения азотофиксирующей активности клубеньковых бактерий, включаемых в качестве бактериального компонента в состав нитрагина, в те же годы в отделе Н. А. Красильникова всесторонне изучались закономерности распределения клубеньковых бактерий в ризосфере, их взаимодействие с бобовыми и небобовыми растениями, с различными другими физиологическими группами почвенных микроорганизмов. Эти исследования проводили, используя созданный Красильниковым и Кореняко в 1940 г. метод заражения стерильных растений обработкой их нитрагином. Этот метод давал возможность по подсчету

¹⁵¹ Красильников Н. А. О влиянии микроорганизмов на рост растений.— Микробиология, 1940, т. 9, с. 400.

¹⁵² Красильников Н. А. Микрофлора ризосферы и ее влияние на рост и урожай растений.— Химизация соц. земледелия, 1940, № 7, с. 41.

¹⁵³ Красильников Н. А. Влияние корневых выделений на развитие азотобактера и других почвенных микробов.— Микробиология, 1934, т. 33.

выросших на корнях клубеньков судить о количественном содержании клубеньковых бактерий в нитрагине¹⁵⁴. Эффективными оказались методы массового разведения культур клубеньковых бактерий и азотобактера и определения их количества в составе почвенных проб. Результаты этих исследований значительно дополнили сведения о названных группах почвенных микроорганизмов.

Следует отметить, что подход Н. А. Красильникова к разработке теории и практики применения бактериальных удобрений был в достаточной мере оригинальным — он включал в себя ряд новых для того времени идей. Одна из них предусматривала учет возможной полифункциональности азотфиксаторов — главных компонентов бактериальных удобрений, проявляющейся в результате их взаимодействия с другими группами почвенных микроорганизмов. В связи с этим Красильников писал, что «бактерии-активаторы стимулируют не только размножение азотобактера, но и способность его клеток фиксировать азот»¹⁵⁵, что «азотобактер в одних случаях действует как азотфиксатор, обогащая азотом почву, в других случаях он может действовать так же, как и многие другие бактерии, продуктами своего распада и продуктами жизнедеятельности»¹⁵⁶. Наличием той же функции у клубеньковых бактерий, помимо азотфиксирующей способности, Красильников объяснял их стимулирующее действие на рост небобовых растений при внесении в почву нитрагина. Таким образом, по-новому трактуя вопрос о механизме действия бактериальных удобрений, в частности роль азотобактера и клубеньковых бактерий, Красильников писал: «Вопрос об удобрениях встает совершенно в иной плоскости, значение в них бактерий принимает новую оценку»¹⁵⁷.

Проблема изучения бактериальных удобрений стала особенно актуальной в годы войны, когда из-за нехватки минеральных удобрений требовалось скорейшее внедрение в растениеводство бактериальных удобрений. Вопрос при этом стоял не о дополнительной их функции, а о полной замене недостающих удобрений. Для решения этой слож-

¹⁵⁴ Красильников Н. А., Коренько А. И. О методах количественного учета клубеньковых бактерий в почве. — Микробиология, 1940, т. 9, с. 27.

¹⁵⁵ Красильников Н. А. Микробиологические основы бактериальных удобрений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945, с. 53.

¹⁵⁶ Красильников Н. А. О влиянии микроорганизмов на рост растений. — Микробиология, 1940, т. 9, с. 408.

¹⁵⁷ Там же, с. 411.

ной проблемы требовалось скорейшее изучение почвенно-агрономических особенностей среднеазиатского растениеводства, возможности использования местных рас азотобактера и клубеньковых бактерий и разработка общедоступных методов изготовления бактериальных удобрений с соблюдением требований экономичности и доступности местного сырья. Эту сложную комплексную задачу в условиях среднеазиатского земледелия Красильникову удалось разрешить, предложив способ изготовления так называемого корневого нитрагина — препарата, состоящего из высушенных корней бобовых растений с находящимися на них жизнедеятельными клубеньковыми бактериями, и «местного азотогена» — насыщенной азотобактером почвы¹⁵⁸. Кроме того, Красильников разработал способ изготовления комбинированных препаратов, бактериальными компонентами которых были азотофиксаторы (азотобактер и клубеньковые бактерии) и бактерии-активаторы. В качестве последних чаще всего использовались псевдомонады, обладающие способностью стимулировать жизнедеятельность других микроорганизмов продуктами своего обмена. Применение таких «полибактериальных», по выражению Николая Александровича, препаратов неизменно увеличивало урожай сельскохозяйственных культур. Сам факт этого увеличения имел для того времени колоссальное значение. По мнению Н. А. Красильникова, этот эффект достигался и за счет активного синтеза азотобактером ростовых веществ. Следует заметить, что это воззрение полностью подтвердилось в последующее время. Вызывает поэтому недоумение, что в некоторых работах, посвященных истории проблемы бактериальных удобрений, не упоминается имя Красильникова, когда идет речь об установлении этого факта¹⁵⁹.

В те же годы Н. А. Красильников уделил много внимания и самому сложному вопросу всей проблемы бактериальных удобрений — вопросу о приживаемости в ризосфере и почве вносимых с удобрениями бактерий, об условиях сохранения их жизнеспособности и физиологической активности. В связи с этим Н. А. Красильников и его сотрудники разрабатывали способы внесения бактерий в таких количествах, которые были бы достаточны для фор-

¹⁵⁸ Красильников Н. А. Микробиологические основы бактериальных удобрений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945, с. 75—80.

¹⁵⁹ Доросинский Л. М. Некоторые вопросы применения бактериальных удобрений. — Микробиология, 1962, т. 31, с. 738.

мирования очагов в ризосфере растений, а активность их превышала бы активность окружающей микрофлоры. Решение этих вопросов Красильников тесно увязывал с имеющимися данными по изучению форм взаимодействия клубеньковых бактерий и азотобактера с растениями, с окружающей почвенной микрофлорой. С учетом этих требований разрабатывались технологические приемы изготовления бактериальных удобрений. Важное значение при этом имели следующие рекомендации Красильникова: необходимо использовать селективные формы бактерий, целесообразно применять только местные бактериальные расы при комбинировании функционально различающихся микроорганизмов; следует строго учитывать характер субстрата, идущего на изготовление препаратов; необходим постоянный контроль за их качеством с помощью микробиологических и биологических методов. Для этой цели А. И. Куреняко под руководством Н. А. Красильникова разработала метод оценки качества препаратов по подсчету количества проросших при их внесении в почву семян растений. Особенно эффективной оказалась рекомендация Красильникова применять бактериальные удобрения не самостоятельно, а в рациональном сочетании с органическими и минеральными удобрениями. По его данным, этим достигалось более эффективное функционирование входящих в состав удобрительных препаратов бактерий. Совершенствование методов изготовления именно таких комбинированных препаратов как наиболее эффективных и перспективных Красильников считал одной из главных задач будущего развития технологии изготовления бактериальных удобрений.

Актиномицетология

В истории отечественной общей микробиологии имя Н. А. Красильникова прочно связано с созданием основ научной актиномицетологии¹⁶⁰.

¹⁶⁰ Термин произошел от названия «actinomycetes», данного в 1877 г. К. Гарцем микроорганизму, обнаруженному Боллингером в гранулезной ткани воспалительных очагов у рогатого скота. Микроорганизм имел характерное морфологическое строение в виде лучисторасположенных и сплетенных между собой нитей. В последующее время микроорганизмы, которые Н. М. Берестнев (Актиномикоз и его возбудители. М., 1897) описал как «разно-

Так называют раздел общей микробиологии, объектом изучения которого являются актиномицеты, или лучистые грибки¹⁶¹, группа прокариотных организмов, объединяемых в порядок Actinomycetales, биологическое своеобразие которых определяется наличием у них клеточной дифференциации, мицелиального типа строения, разнообразием продуктов вторичного метаболизма.

При оценке общего характера научного наследия Н. А. Красильникова в области актиномицетологии правомерным представляется вывод, что индивидуальность его теоретических воззрений, оригинальность принципов и методов изучения актиномицетов существенно отличали его труды от работ других исследователей в этой области.

Последовательность теоретического мышления Н. А. Красильникова, его убежденность в правоте первоначально созданной концепции неизменно служили залогом развития ее в целостную, зрелую теорию. Именно поэтому последующее изучение ряда проблем актиномицетологии, исследованием которых в силу тех или иных причин Красильников не занимался или занимался недостаточно, например вопросов физиологии и биохимии актиномицетов или их генетики и ультраструктуры, как правило, не опровергает, а лишь корректирует, дополняет или развивает его основополагающие идеи.

Всех, кто когда-либо ознакомился с трудами Н. А. Красильникова в области актиномицетологии, поражает богатство высказанных им идей и теоретических соображений. Огромно и научное наследие Красильникова в области актиномицетологии. Поэтому в равной мере рассмотреть все, что было написано Н. А. Красильниковым об актиномицетах, не представляется реальным в пределах этой монографии. Возможна лишь общая систематизация материала и краткий анализ того, что в наибольшей мере характеризует вклад Н. А. Красильникова в историю изучения актиномицетов.

История изучения биологического своеобразия акти-

образной длины нити, лишенные хлорофилла и окруженные тонкой бесструктурной оболочкой», обозначались разными терминами — Cladothrix, Streptothrix, Oospora, Nocardia, Actinomyces, Streptomyces.

¹⁶¹ Вслед за Р. Лиске Н. А. Красильников пользовался этим термином, руководствуясь представлением о значительном внешнем морфологическом сходстве актиномицетов с грибами.

номицетов достаточно подробно освещена в трудах многих исследователей. В связи с разработкой тех или иных проблем актиномицетологии историю их изучения освещал в своих работах и Н. А. Красильников. Для него всегда был характерен живой интерес к развитию научной мысли в исследуемых им областях.

Красильников выделял два периода в истории изучения актиномицетов¹⁶². В течение первого периода были открыты актиномицеты и выявлены наиболее характерные для них биологические особенности сначала у патогенных, а затем у сапрофитных форм. Начало второго этапа Красильников связывал с открытием способности актиномицетов к синтезу антибиотиков, послужившим, по его утверждению, мощным стимулом к их разностороннему изучению. В числе наиболее видных представителей первого периода Красильников называл имена Р. Лиске, Д. Эрскова и С. Ваксмана, в нашей стране — М. И. Афанасьева, П. В. Циклинской, А. Краинского.

Несколько иные периоды в истории актиномицетологии выделяет А. А. Прокофьева-Бельговская в своей книге «Строение и развитие актиномицетов»¹⁶³. Она дифференцирует три этапа в развитии учения об актиномицетах. Первый, согласно ее взглядам, характеризуется открытием актиномицетов, созданием их первой классификации, описанием особенностей общей и микроскопической морфологии, циклов развития, способов размножения, пигментообразования, антагонистических свойств и первыми попытками установления родственных связей между отдельными группами актиномицетов. Завершение этого этапа в конце 30-х годов Прокофьева-Бельговская связывает с опубликованием монографии Красильникова «Лучистые грибки и родственные им организмы». К числу наиболее ярких представителей этого этапа она относит Р. Лиске и Н. А. Красильникова, заслугой которых, по ее утверждению, является установление биологической уникальности актиномицетов, определение их положения в общей системе низших организмов. Начало второго этапа Прокофьева-Бельговская свя-

¹⁶² Красильников Н. А. Лучистые грибки: Высшие формы. М.: Наука, 1970, с. 8.

¹⁶³ Прокофьева-Бельговская А. А. Строение и развитие актиномицетов. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 9.

зывает с опубликованием труда И. Бадяна¹⁶⁴, применившего технику фиксированных препаратов для изучения биологической специфики актиномицетов. Оценивая открытие способности актиномицетов к антибиотикообразованию в качестве центрального события в истории актиномицетологии, Прокофьева-Бельговская связывает с ним начало третьего (с 1946 г.), современного периода в изучении актиномицетов.

По-видимому, вполне обоснованы соображения А. А. Прокофьевой-Бельговской, поставившей у истоков научной актиномицетологии труды Р. Лиске и Н. А. Красильникова. Объединение этих двух имен обусловлено не столько хронологическим совпадением и единством взглядов этих двух исследователей по ряду вопросов. Более существенна принципиальная общность их подходов к изучению актиномицетов. Речь идет о том, что в отличие от предшествовавшего периода, в течение которого преобладал сугубо прикладной характер исследований актиномицетов, т. е. почвенно-микробиологических или медицинских, оба ученых, следуя широкому общебиологическому, точнее, ботаническому подходу, заложили основы развития качественно новой науки об актиномицетах, базирующейся на всеобъемлющем изучении биологического своеобразия этой группы сапрофитных микроорганизмов. Принципиально различным, однако, оказалось их отношение к проблеме классификации актиномицетов.

Уже говорилось, что творчество Н. А. Красильникова в области актиномицетологии, целостное в своей теоретической основе, отличалось в то же время необычайной многоплановостью. Оно включало в себя ряд крупных разделов — изучение морфологии, культуральных свойств и физиологии актиномицетов, особенностей их онтогенеза и эколого-географического распространения, роли в природе, положения в общей системе низших организмов и, наконец, разработку принципов и методов классификации. Основным и наиболее оригинальным следует считать последнее — разработку научных основ таксономии актиномицетов.

Систематическая деятельность в этой области актиномицетологии продолжалась, по существу, на протяжении всей научной жизни Н. А. Красильникова, лишь допол-

¹⁶⁴ *Badian I. Actinomycetaceae. Über die zytologische Struktur und den Entwicklungszyklus der Actinomyceten.*— *Acta Soc. bot. Polon.* 1936, Bd. 13, S. 15.

няясь новыми аспектами, обогащаясь новыми идеями и фактами. Примечательно, что почти все наиболее принципиальные соображения были высказаны Красильниковым в самом начале его деятельности в этой области, составив тот фундамент, который был возведен им еще в годы, когда он обрабатывал материалы Заволжской экспедиции и в период работы над докторской диссертацией. Представляется поэтому целесообразным начать рассмотрение наследия Красильникова в области актиномицетологии с характеристики его первых работ об актиномицетах, в которых четко обнаруживаются истоки многих его теоретических воззрений.

Первые работы об актиномицетах

В ходе обработки данных Заволжской экспедиции и знакомства с имевшейся в тот период почвенно-микробиологической литературой внимание Н. А. Красильникова привлекли неполнота и противоречивость сведений об актиномицетах. Особенно неопределенны были сведения о таксономии актиномицетов. Как уже отмечалось, Красильников всегда тяготел к изучению мало или совсем не изученных проблем.

Систематические публикации Красильникова, посвященные актиномицетам, начались с работы «Жизнь и строение актиномицетов»¹⁶⁵. Эта работа носила характер историко-критического обзора имевшихся в тот период данных о строении, физиологии, экологии и систематике актиномицетов. Уже в этой работе Красильников четко выделил вопросы, заслуживающие, по его мнению, самого пристального внимания. Указав на ранние истоки сведений об актиномицетах и проследив основные этапы их изучения, Красильников заключил, что «их систематическое положение совершенно неопределенно... в прежних работах совершенно не затрагивались вопросы морфологии и физиологии или они ограничивались самым поверхностным описанием»¹⁶⁶.

К числу представляющих интерес вопросов Красильников прежде всего отнес вопрос о диапазоне изменчивости свойств актиномицетов. Сюда же Красильников включил и проблему таксономической дифференциации —

¹⁶⁵ Красильников Н. А. Жизнь и строение актиномицетов.— Природа, 1933, № 12, с. 31.

¹⁶⁶ Там же, с. 32.

«вопрос... чрезвычайно сложный, весьма запутанный и неопределенный в специальной литературе»¹⁶⁷.

Здесь следует сказать, что в начале своей деятельности в области актиномицетологии разработку проблемы таксономии Красильников тесно увязывал с вопросами филогении, полагая, что любая классификация должна строиться на выяснении родственных связей. Иными словами, в этот период он еще недооценивал значения одного решающего условия — для выявления родства и построения филогенетической систематики необходим максимальный запас разносторонних знаний. И хотя он справедливо отмечал, что «лишь после строго проверенных наблюдений и систематического изучения большого материала можно будет дать более ясную картину жизни, строения и развития этих весьма важных и интересных организмов»¹⁶⁸, он уже тогда считал возможным создание филогенетической систематики актиномицетов. Как уже неоднократно отмечалось выше, такого рода позиция была в значительной степени отражением общих тенденций. В 20—30-е годы микробиологи считали вполне разрешимой проблему эволюции и филогенетической систематики микроорганизмов, в том числе и бактерий. Предполагалось, что принципы выявления филогенетических взаимосвязей в мире низших организмов, в том числе и бактерий, тождественны тем, которые используются при изучении филогенеза высших организмов. Отсутствие палеонтологических данных не считалось препятствием к воспроизведению иерархической последовательности, иллюстрирующей филогенез бактерий. Предполагалось, что для документирования филогенетического родства и последовательности происхождения достаточно сходства по определенному числу и набору признаков. Вследствие этого нередко та или иная из созданных таким образом систем без достаточных оснований квалифицировалась как естественная. Определенный положительный эффект поисков в этом направлении заключался в накоплении нового фактического материала, все более раскрывающего биологическую специфику изучаемых микроорганизмов.

В связи со сказанным можно, по-видимому, полагать, что и у Н. А. Красильникова интерес к филогенетике актиномицетов возник под влиянием увлечения в 30—

¹⁶⁷ Там же, с. 37.

¹⁶⁸ Там же, с. 38.

40-е годы поисками филогенетических связей в мире микроорганизмов. Однако, приступив к исследованиям в этой области, Красильников сразу же применил совершенно новый способ решения проблемы естественной таксономии актиномицетов — установление филогенетической преемственности путем экспериментального воспроизведения гипотетически недостающих промежуточных форм.

Первый этап исследований этой проблемы состоял в уточнении соотношения уже известных к тому времени лучистых грибов — типичных актиномицетов, микобактерий и проактиномицетов. Красильников начал изучение этой проблемы с обследования 35 штаммов микобактерий, выделенных из различных почв Заволжья в 1932 г. Результаты этих исследований были опубликованы в 1934 г.¹⁶⁹ Статья Красильникова была в тот период одной из немногих, посвященных изучению сапрофитных микобактерий. До этого большинство исследований проводилось с патогенными формами микобактерий — возбудителями дифтерии и туберкулеза. Кроме того, эта работа была первой, освещающей результаты поиска новых форм актиномицетов в природе. Детальное изучение биологии выделенных микобактерий Красильников провел под руководством Г. А. Надсона при тесном сотрудничестве с Г. К. Бургвицем.

Применение метода прижизненного наблюдения, непревзойденным мастером которого был Красильников, позволило проследить динамику развития микобактерий, специфику мицелиальной и клеточной организации, строение генеративных органов. В результате этих наблюдений он выделил три морфологически различающиеся между собой группы микобактерий. В ходе изучения циклов развития Красильникову удалось выявить появление форм, значительно уклоняющихся от природных и представляющих собой как бы промежуточные звенья между микобактериями и типичными актиномицетами. Эти формы рассматривались Красильниковым как когда-то существовавшие, но утратившиеся к настоящему времени и будто бы восполняющие недостающие звенья филогенетической иерархии в классе актиномицетов.

Следует сказать, что идея установления реальности

¹⁶⁹ Красильников Н. А. История развития почвенных микобактерий. — Докл. АН СССР, 1934, т. 3, № 8, с. 579.

тех или иных таксонов путем сопоставления возникших в результате изменчивости новых разновидностей и исходных форм была к тому времени не нова в науке. Применительно к микобактериям ее впервые, по-видимому, использовал Фр. Гааг, наблюдавший у четырех видов микобактерий — *M. lacticola*, *M. phlei*, *M. luteum*, *M. eos* — спонтанное образование новых разновидностей в процессе их длительного культивирования. Отстаивая в противоположность Р. Лиске идею существования у актиномицетов, в том числе и у микобактерий и коринебактерий, достаточно хорошо очерченных видов, Гааг в своей работе сделал следующий интересный вывод: «Сапрофитные микобактерии — четко очерченная группа среди патогенных микобактерий, коринебактерий и лучистых грибов (актиномицетов), из которых три группы — *M. lacticola*, *M. phlei*, *M. luteum* — в течение 3,5-летних наблюдений оставались хорошо отличимыми видами, в то время как *M. eos* следует считать вариацией *M. lacticola*. У этой группы наблюдается наибольшее количество модификаций — как спонтанных, так и экспериментальных»¹⁷⁰.

Можно думать, что работа Гаага не осталась без внимания Красильникова. К тому же богатый опыт, накопленный в студенческие и аспирантские годы при изучении изменчивости и расообразования у дрожжей, отработанная методическая схема выявления и клонирования новых форм, возникших в результате спонтанных или индуцированных мутаций (сальтаций), содействовали тому, что идея и методы исследования интегрировались у Красильникова в методологический принцип выявления реально существующих видов, определения их объема и структуры. Красильников реализовал этот принцип, придав проблеме таксономии характер многоаспектной теоретической проблемы уже в докторской своей диссертации. Это обстоятельство и побуждает нас отдельно рассмотреть наиболее существенные положения докторской диссертации Красильникова, увидевшей свет в виде монографии «Лучистые грибки и родственные им организмы» в 1938 г.

¹⁷⁰ Haag Fr. E. Die saprophytischen Mykobakterien.— Zbl. Bakteriол., Abt. II, 1927, Bd. 71, S. 45.

«Лучистые грибки и родственные им организмы»

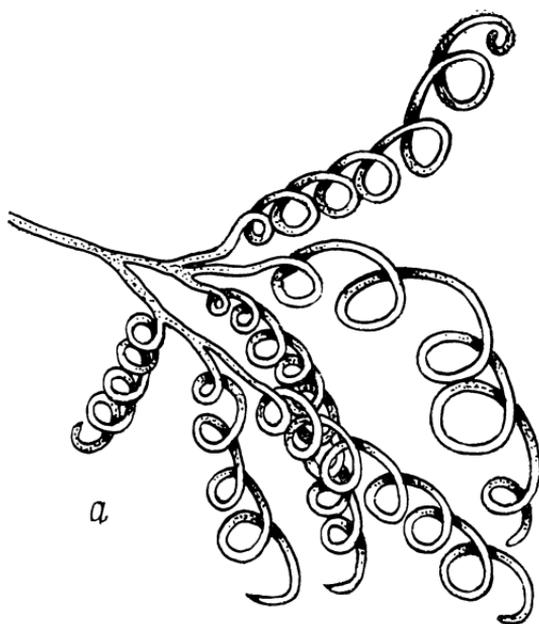
Этот первый фундаментальный труд Н. А. Красильникова в области актиномицетологии поражает обилием изложенного в нем фактического материала, богатством новых мыслей, аргументированностью выводов и обобщений. Представленный в книге критический обзор огромного числа литературных источников, тщательное описание методик проведения опытов, указания на перспективы и задачи будущих исследований делали труд Красильникова подлинной энциклопедией знаний об актиномицетах. Как отмечалось, Красильников сформулировал в своей диссертации те наиболее принципиальные положения, на развитии которых в дальнейшем построил свои исследования в области актиномицетологии.

Среди наиболее существенных достоинств первой монографии Красильникова об актиномицетах можно назвать следующие.

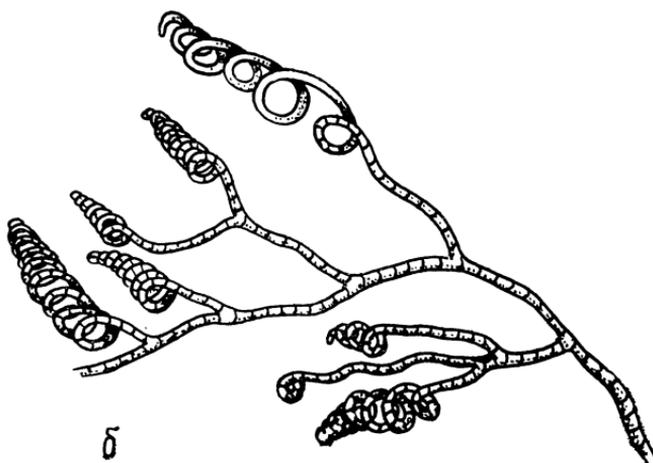
Прежде всего, Красильников впервые описал максимальное число сред для культивирования актиномицетов: он дал пропись 16 рецептов питательных сред для культивирования лучистых грибков. Многие из них прочно вошли в методику изучения актиномицетов во всех лабораториях мира.

Далее Красильников представил обширный экспериментальный материал, характеризующий особенности морфологии актиномицетов — особенности строения колоний и отдельных клеток, типы мицелия и его пигментирование, органы плодоношения и динамику их развития и т. д. Данные этих исследований были получены в результате применения двух усовершенствованных Красильниковым методов — метода поперечного разреза колоний и метода прижизненного наблюдения за развитием культур в висячей капле. Благодаря использованию первого метода стало возможным изучение внутренней структуры колоний, т. е. характера мицелия — его локализации в питательном субстрате или над ним в виде воздушного мицелия. Благодаря Красильникову дифференцирование мицелия на субстратный и воздушный стало одним из признаков при описании актиномицетов.

Второй метод — метод прижизненного наблюдения, о котором Красильников писал, что, «несмотря на его недостатки, он является пока единственным для установле-



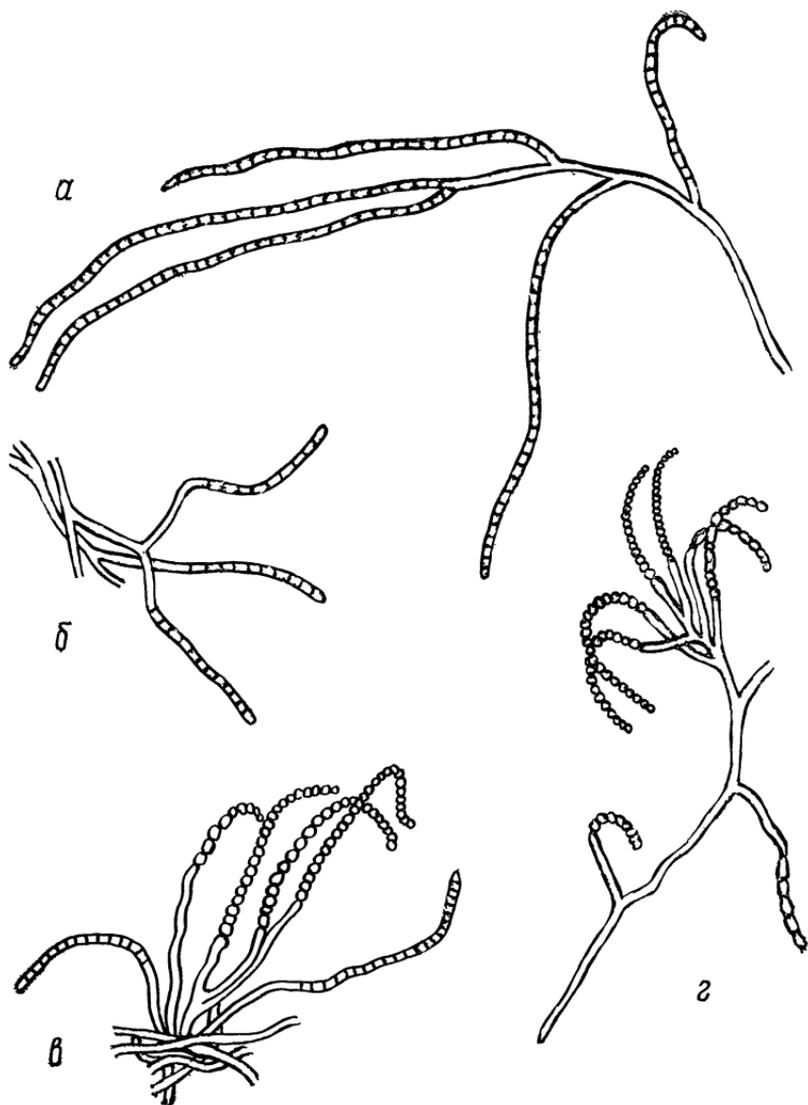
a



б

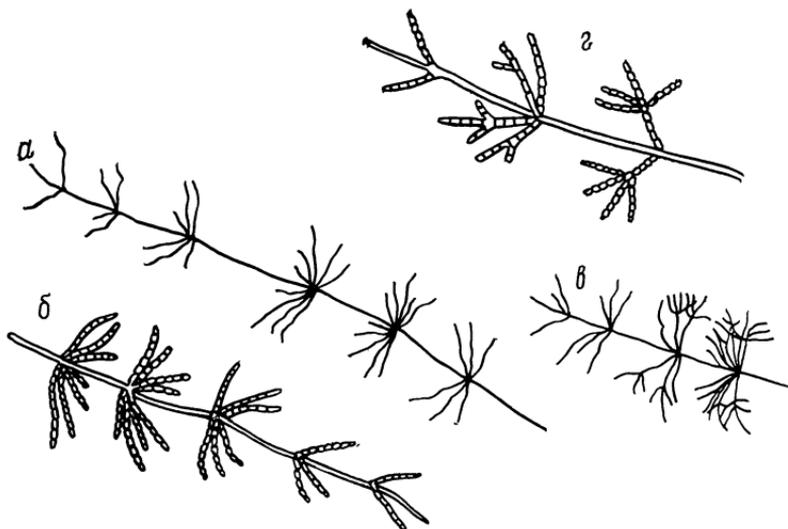
Строение спиральных спораносцев у актиномицетов (10-суточные культуры на синтетическом агаре). Увел. 1500

a — *Act. albus* Gasperini (спораносцы, слабо закрученные в спираль, расположены в метелку); *б* — *Act. aromaticus* n. subsp. (спораносцы плотно сжатые, древовидно-разветвленные)



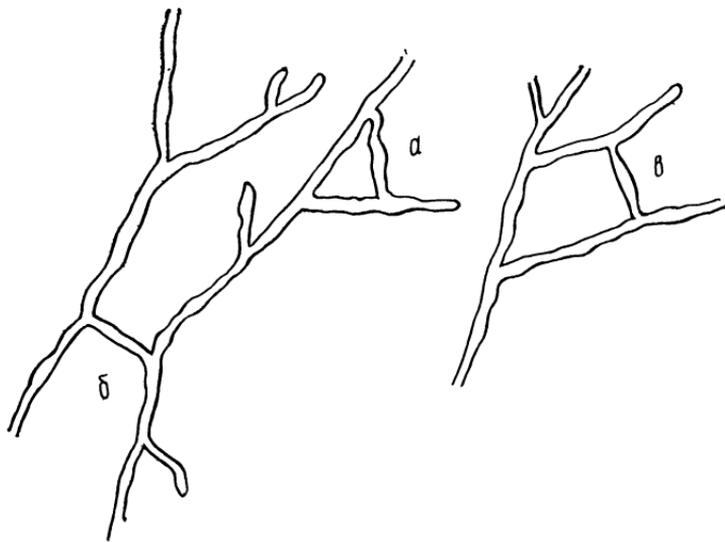
Строение плодоносцев у актиномицетов (10-суточные культуры на синтетическом агаре). Увел. 1500

a — *Act. farinosus* n. sp. (древовидное ветвление спороносцев); *б* — *Act. longisporus ruber* n. sp.; *в, г* — *Act. viridis* Lomb.-Pell. (спороносцы расположены в метелку)



Мутовчатое расположение споросцев *Act. verticillatus* Kriss (10-суточная культура на МПА)

a, б — ветки воздушного мицелия с первичными мутовками (увел. около 600); *в, г* — ветки с вторичными мутовками (увел. 1500)



Образование анастомозов между нитями актиномицетов *Act. albus* Gasperini (наблюдение в висячей капле пивного суслу). Увел. 2500

a — анастомоз между веткой и основной нитью; *б* — анастомоз между двумя отдаленными нитями; *в* — анастомоз между соседними (дочерними) ветками

ния многих явлений из жизни микроорганизмов»¹⁷¹, дал возможность выявить многие особенности морфологии и развития актиномицетов. К их числу относятся особенности ветвления несептированного, ценоцитного мицелия, разнообразие в структуре органов плодоношения — споросцев, в способах формирования спор или оидиоспор и т. д. Как классический морфолог Красильников с максимальной обстоятельностью описывал детали спорообразования и прорастания спор, указывая на особенности этих процессов у различных групп лучистых грибков, проявляющиеся в зависимости от варьирования условий культивирования, конкретных факторов внешней среды. Особое внимание Красильников уделил характеру генеративных органов, полагая, что именно они — наиболее типичная и характерная особенность актиномицетов. Руководствуясь этим соображением, Красильников высказал идею о том, что именно этот признак должен быть ведущим при диагностической дифференциации актиномицетов. Кроме того, характер органов плодоношения и мицелиальное строение актиномицетов послужили для него поводом к заключению об уникальной биологической специализации и сравнительной однородности всей группы актиномицетов. Этот вывод — проявление большой научной интуиции Н. А. Красильникова. Действительно, именно характер репродуктивных органов является, как известно, наиболее стабильным и надежным критерием при таксономической дифференциации организмов. Будучи ботаником-морфологом, Красильников еще в период работы над докторской диссертацией полностью осознал значение этого признака для определения объема и границ столь специализированной группы микроорганизмов, какой являются актиномицеты. Современная актиномицетология, располагающая фактами, полученными в результате применения совершенного морфоцитологического, биохимического и генетического анализов, полностью подтвердила правомерность точки зрения Красильникова, высказанной более 40 лет назад.

Наряду с этим сравнительно-морфологический анализ тогда же дал возможность Красильникову сделать ряд важных заключений: одно из них — о сходстве в строении ядерного аппарата бактерий и актиномицетов, другое — о наличии почти полной тождественности в харак-

¹⁷¹ Красильников Н. А. Лучистые грибки и родственные им организмы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 22.

тере и динамике образования у микобактерий и некоторых актиномицетов репродуктивных клеток — оидиоспор, образующихся в местах инициации «хроматиновых зерен», т. е. ядерного вещества. Интерес представляло и высказывание Красильникова о сходстве в строении волютиновых гранул и клеточной оболочки актиномицетов и бактерий.

Совершенно оригинальным было открытие Красильниковым у некоторых форм актиномицетов (*Act. albus*, *Act. globisporus*) и так называемых анастомозов — своеобразных каналов между прорастающими спорами или гифами, по которым, согласно его представлениям, происходит слияние протопластов. Ранее такой же процесс был описан Красильниковым у азотобактера¹⁷². Наличием анастомозов он объяснял большую полиморфность азотобактера. Точно так же в образовании анастомозов у актиномицетов Красильников видел причину исключительной вариабельности актиномицетов, постоянного возникновения, как он писал, «наряду со штаммами с признаками прежних, исходных культур целого ряда новых комбинаций»¹⁷³. Отрицая наличие типичного полового процесса у актиномицетов, Красильников оценивал слияние их протопластов через анастомозы как аналог полового процесса.

Новым для познания особенностей актиномицетов было открытие и так называемых хламидоспор — локальных уплотнений плазмы мицелия в виде овальных тел, преобразующихся в обособленные клетки и иногда прорастающие в гифы мицелия. Тогда же Красильников описал и коремии — выросты на поверхности колоний, состоящие из плотно сплетенных нитей мицелия. Много внимания Красильников уделил в своей диссертации и так называемым «фильтрующимся» формам актиномицетов, считая их вполне реальной стадией существования актиномицетов. В настоящее время вопрос о том, могут ли актиномицеты образовывать субмикроскопические фильтрующиеся единицы, способные к самовоспроизведению в исходные нормальные вегетативные тела, остается невыясненным.

¹⁷² Красильников Н. А. История развития азотобактера в связи с проблемой полиморфизма. — Микробиол. журн., 1931, т. 12, с. 16.

¹⁷³ Красильников Н. А. Лучистые грибки и родственные им организмы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 66.

Интересные данные привел Красильников о физиологии и культуральных особенностях актиномицетов, микобактерий, проактиномицетов, микококков. Он подтвердил способность лучистых грибов расти на «голодных» средах и на синтетических средах с минеральными источниками азота — нитратами и нитритами, на существование форм с автотрофным углеродным питанием (*Proactinomyces oligosaccharophilus*), на способность некоторых видов к использованию клетчатки, углеводов парафинового ряда (*Mycob. viridis*), к гидролизу крахмала благодаря продуцированию амилазы и т. д.

В своей книге Н. А. Красильников представил большой материал и об эколого-географическом распространении актиномицетов — колебаниях в их численности в зависимости от географического фактора, химического состава и структуры почв, стадии вегетации растений. Эти же факторы, по данным Красильникова, определяют и видовое соотношение актиномицетов. Относительно роли актиномицетов в природе Красильников писал в тот период, что «об участии их в почвенных процессах мы имеем только предположения и мало конкретных данных»¹⁷⁴. Он высказал соображения по поводу участия актиномицетов в круговороте кальция, железа, в разложении и минерализации безазотистых органических соединений, в разрушении и усвоении веществ, недоступных другим почвенным микроорганизмам. Богатый материал был им представлен и об эколого-физиологических особенностях актиномицетов — степени аэрофильности актиномицетов, оптимальных пределах температурного режима, влажности и солевого состава сред, оптимуме рН и др. Особое внимание Красильников уделял пигментированию актиномицетов.

По-видимому, впервые на наличие у актиномицетов отличительного признака — пигментированного мицелия — указал Н. М. Берестнев. Он писал в 1897 г.: «Почти все разновидности этих микрофитов образуют самые разнообразные пигменты, отлагающиеся или исключительно в самих колониях, или диффундирующие одновременно в питательную среду»¹⁷⁵. Об этом же писали в своих работах Р. Мюллер в 1908 г. и М. Бейеринк в 1913 г.

¹⁷⁴ Там же, с. 290.

¹⁷⁵ Берестнев Н. М. Антимикоз и его возбудители. М., 1897, с. 3.

Первое экспериментальное изучение пигментов у актиномицетов — их локализации, функций и физико-химических свойств — провел под руководством Н. А. Красильникова А. Е. Крисс в конце 30-х годов. Оригинальность его исследований состояла прежде всего в том, что для изучения пигментов он впервые применил спектрографический и спектроколориметрический методы, позволившие выявить качественные и количественные характеристики различных пигментов актиномицетов — красных, оранжевых, фиолетовых и синих. Эти данные Крисс квалифицировал как существенный диагностический признак, отметив, что, помимо применения его в систематике и диагностике, «пигменты актиномицетов представляют большой интерес также и с биохимической и эволюционной точек зрения»¹⁷⁶. Предметом специального исследования Крисса были синие пигменты — их локализация, структура, физико-химические свойства. Интерес представляло сопоставление выявленных характеристик с результатами изучения синих пигментов высших растений¹⁷⁷. Данные по изучению характера пигментов в последующие годы широко использовались при таксономическом анализе.

Труды Н. А. Красильникова по таксономии актиномицетов — наиболее обширное и самостоятельное направление в его научном наследии. В этой связи целесообразно рассмотреть отдельно развитие некоторых его идей в этой области.

Классификация актиномицетов

Первую классификацию актиномицетов Н. А. Красильников создал в процессе работы над докторской диссертацией. На страницах своей монографии он подробно изложил историю классификации актиномицетов, уровень ее разработанности, а также назвал те обстоятельства, которые побудили его вплотную заняться этой проблемой — «неясность и полная неопределенность морфолого-систематических представлений об этих организмах ставит исследователей в крайне затруднительное положение, а отсутствие сколько-нибудь удовлетворительной систе-

¹⁷⁶ Крисс А. Е. О пигментах актиномицетов.— Микробиология, 1936, т. 5, с. 618.

¹⁷⁷ Крисс А. Е. Об антоциане у актиномицетов.— Докл. АН СССР, 1936, т. 4, с. 274.

матики не позволяет разобраться в этом обширнейшем материале, который накопился за последнее время в литературе»¹⁷⁸.

До работ Красильникова главным объективным препятствием к созданию классификации актиномицетов считалась исключительная изменчивость их свойств под воздействием различных факторов. Именно этим обстоятельством объяснял свой отказ от каких бы то ни было попыток классифицировать актиномицеты Р. Лиске. По поводу этого уникального свойства актиномицетов он писал: «Цвет и форма их колоний, длина нитей и способность к образованию воздушных спор постепенно или внезапно резко меняются под воздействием различных внешних условий и даже без них»¹⁷⁹. Таким образом, приступив к систематизации актиномицетов, Красильников поставил перед собой чрезвычайно сложную задачу — объединить в таксоны исключительно вариабельные по своим свойствам организмы.

К началу деятельности Н. А. Красильникова в названном направлении по поводу принципиальной возможности систематизации актиномицетов существовали самые различные точки зрения. С. Ваксман, например, также указывавший на широкую изменчивость свойств у актиномицетов, считал, однако, что она носит скорее количественный, чем качественный характер и потому не исключал возможности таксономического разбиения всей группы актиномицетов¹⁸⁰. Большинство авторов пришли к выводу о том, что классификация актиномицетов может носить лишь сугубо диагностический, прикладной характер.

Прогрессу в области таксономии актиномицетов существенно содействовало и исследование А. Е. Крисса «Изменчивость актиномицетов», выполненное под руководством Н. А. Красильникова. Задачу написания своей книги Крисс определил следующим образом: «Выяснить степень изменчивости отдельных... признаков актиномицетов в зависимости от условий культивирования и определить степень устойчивости возникающих новых форм

¹⁷⁸ Красильников Н. А. Лучистые грибки и родственные им организмы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 4.

¹⁷⁹ Lieske R. Morphologie und Biologie der Strahlenpilze (Actinomycten). Leipzig, 1921, S. 19.

¹⁸⁰ Waksman S. Cultural studies of species of Actinomyces.— Soil Sci., 1919, vol. 8, p. 71.

в ряде генераций при постоянных или измененных условиях их существования»¹⁸¹.

В результате проведенных обширных исследований изменчивости всего комплекса свойств актиномицетов, в том числе характера пигментации, Крисс сделал вывод о «значительном постоянстве целого ряда морфологических и физиологических свойств»¹⁸² при условии постоянства условий культивирования актиномицетов. Изменчивость признаков, являющаяся, по Криссу, результатом модификаций или наследственных сальтаций, не безгранична и не может служить препятствием к таксономической дифференциации актиномицетов. Обстоятельный анализ большого числа литературных источников, богатство оригинального фактического материала, полученного в результате изучения морфологии и культуральных свойств актиномицетов, пигментообразования, изменчивости и экологии сделали труд А. Е. Крисса важным вкладом в актиномицетологию.

К началу разработки Н. А. Красильниковым принципов таксономии актиномицетов его теоретическая позиция сводилась к следующим положениям: только естественная систематика может удовлетворять как научным, так и чисто диагностическим требованиям; широкая вариабельность свойств актиномицетов может быть использована для экспериментального выявления эволюционно сформировавшихся, но внешне скрытых «истинных родственных взаимоотношений организмов между собой»¹⁸³.

Руководствуясь приведенными соображениями, Красильников считал целесообразным использовать данные по изучению спонтанной изменчивости микобактерий и проактиномицетов с целью установления генеалогических связей между ними. Работа была выполнена совместно с Т. А. Таусон. В итоге анализа самопроизвольно возникающих изменений, квалифицируемых авторами как вариации или модификации, авторы сделали первый вывод: «При спонтанном образовании рас, или мутантов, очень часто последние имеют строение и историю развития, свойственные вышестоящей группе организмов, т. е.

¹⁸¹ Крисс А. Е. Изменчивость актиномицетов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 6.

¹⁸² Там же, с. 95.

¹⁸³ Красильников Н. А. Лучистые грибки и родственные им организмы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 249.

процесс идет в сторону усложнения форм, но не обратно»¹⁸⁴.

Это предварительное заключение, соответствовавшее взглядам Красильникова на общий характер эволюции микроорганизмов, он развил в своей монографии, уточнив, в частности, что «этот процесс проявляется через последовательные промежуточные формы. Если у проактиномицетов многие расы имеют типичное строение актиномицетов, то у микобактерий наблюдается часто образование проактиномицетных, а у микококков — микобактериальных салтант»¹⁸⁵.

Эти данные, а также результаты изучения свойств новых, возникших в ходе изменчивости форм послужили основой для характеристики структуры и объема семейства Actinomycetaceae. «Все вышеизложенное, — писали Красильников и Таусон, — позволяет нам сказать, что проактиномицеты и микобактерии как самостоятельные роды представляют одну большую группу родственных организмов, которые вместе с актиномицетами и микококками могут составить отдельное семейство Actinomycetaceae»¹⁸⁶.

По словам Н. А. Красильникова, при выделении крупных таксонов он основывался на принципах классификации К. Леманна и Р. Нейманна (1896 г.), скорректировав ее в соответствии с классификациями Р. Бьюкеннена (1918 г.) и Г. Иенсена (1931 г.). Оригинальность классификации Красильникова (1938 г.) состояла в следующем: 1) в разделении порядка Actinomycetales на два семейства — семейство Micromonosporaceae (по Бьюкеннену, 1918 г.) и семейство Actinomycetaceae (дифференцировано Красильниковым); 2) семейство Actinomycetaceae было подразделено Николаем Александровичем на четыре рода — Actinomyces, Proactinomyces, Mucobacterium и Mucosoccus (этот последний род был описан Красильниковым в 1938 г.); 3) в состав семейства Micromonosporaceae был включен один известный тогда род — Micromonospora. Доказательством интуиции Красильникова является то, что выделенное в то время лишь на основе

¹⁸⁴ Красильников Н. А., Таусон Т. А. Изменчивость проактиномицетов и микобактерий. — Микробиология, 1938, т. 7, с. 69.

¹⁸⁵ Красильников Н. А. Лучистые грибки и родственные им организмы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 244.

¹⁸⁶ Красильников Н. А., Таусон Т. А. Изменчивость проактиномицетов и микобактерий. — Микробиология, 1938, т. 7, с. 69.

учета особенностей формирования репродуктивных органов семейства *Micromonosporaceae*, длительное время не признававшееся рядом исследователей (С. Ваксман и др.), фигурирует во всех современных классификациях актиномицетов, построенных на принципах и методах современной систематики.

Руководствуясь идеей регрессивной эволюции (эту идею развивал и Г. А. Надсон), Красильников представил преемственность семейств и родов, составляющих порядок *Actinomycetales*. Структуру своей схемы Красильников аргументировал данными, полученными в результате наблюдений за образованием рас в ходе изменчивости. «Наблюдаемое превращение микококков в микобактерии, — писал Красильников, — микобактерий в проактиномицеты, а проактиномицетов в актиномицеты показывает, что все эти организмы могут в процессе диссоциации отщеплять расы, напоминающие своих прародителей»¹⁸⁷. Исходя из этого положения, он построил концепцию (имеющую ныне лишь исторический интерес) последовательного упрощения представителей семейства *Actinomycetaceae*: типичные актиномицеты, проактиномицеты, микобактерии и микококки составили, по Красильникову, одну ветвь развития; по другой ветви, согласно его предположению, происходило развитие представителей семейства *Micromonosporaceae*.

Для сравнения напомним, что в 1943 г. С. Ваксман и А. Генричи¹⁸⁸ дифференцировали порядок *Actinomycetales* на три семейства: 1) *Mycobacteriaceae* с одним родом — *Mycobacterium*; 2) *Actinomycetaceae* с двумя родами — *Actinomyces* и *Nocardia*; 3) *Streptomycetaceae* с двумя родами — *Streptomyces* и *Micromonospora*. Специалистам хорошо известно, что Н. А. Красильников не принял эту классификацию — ни ее структуры, ни использованной в ней терминологии.

В 1945 г. Красильников опубликовал работу, в которой существенно дополнил ранее выдвинутые положения¹⁸⁹. Основное внимание он сосредоточил на микобактериях и микококках, возведя подразделения этих микро-

¹⁸⁷ Красильников Н. А. Лучистые грибки и родственные им организмы. М.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 279.

¹⁸⁸ Waksman S., Henrici H. The nomenclature and classification of the Actinomycetes.— *J. Bact.*, 1943, vol. 49, p. 337.

¹⁸⁹ Красильников Н. А. О классификации лучистых грибков *Actinomycetales*.— *Микробиология*, 1945, т. 14, с. 164.

организмов в ранг порядков. Вместе с тем он выдвинул идею генетической связи микококков с микрококками и микобактерий с пропионовокислыми, молочнокислыми и псевдобактериями. И в этом еще одно подтверждение научной интуиции Н. А. Красильникова.

Эти соображения Николай Александрович отразил при разработке новой классификации актиномицетов, положенной им в основу «Определителя бактерий и актиномицетов», опубликованного в 1949 г. Наряду с существенными преобразованиями в объеме и структуре всей группы лучистых грибов принципиальное значение имело присвоение всей группе ранга класса. В этом проявилась позиция Красильникова в оценке положения актиномицетов в общей системе низших организмов. В связи с характеристикой взглядов Красильникова по этому вопросу целесообразно проследить их развитие.

В 1938 г. Красильников склонен был полностью — биологически и таксономически — разделять актиномицеты и грибы, объясняя наличие морфологического сходства между ними параллелизмом эволюционного развития по типу «морфологической деградации этих двух совершенно самостоятельных групп организмов»¹⁹⁰. Указывая на морфологическое сходство между актиномицетами и грибами, Красильников писал о наличии существенных различий между ними: «Несмотря на это сходство, мы все же не считаем возможным объединять актиномицеты с грибами, ибо биологически они очень различны, да и цитология их имеет существенные различия. У лучистых грибов не обнаружено ни ядра, ни хондриосом, нити мицелия значительно тоньше. Возможно, что в отдаленном прошлом эти организмы имели одного неизвестного родоначальника. От него образовались две линии — грибы и актиномицеты»¹⁹¹.

Приведенная фраза свидетельствует о том, что в указанный период Красильников был сторонником разделения этих двух групп микроорганизмов. По-видимому, это и нашло отражение в том, что он выделил актиномицеты в самостоятельный класс — *Actinomycetes*, подчеркнув тем самым его эволюционную и биологическую индивидуальность. Наряду с другими классами (*Bacteria*, *Мухо-*

¹⁹⁰ Красильников Н. А. Лучистые грибки и родственные им организмы. М.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 278.

¹⁹¹ Красильников Н. А. Определитель бактерий и актиномицетов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949, с. 33.

bacterae и Spirochaetae) класс Actinomycetes он включил в группу Schizomyces, объединяющую все бесхлорофильные низшие организмы.

В последующие годы воззрения Красильникова относительно положения актиномицетов в системе низших организмов приобрели несколько иной характер. Столь же непоколебимо признавая самостоятельность класса Actinomycetes, Красильников, однако, продолжал настаивать на близости актиномицетов к грибам. Это нашло отражение в последнем его труде «Лучистые грибки. Высшие формы», в котором находим следующее высказывание: «В настоящее время группа лучистых грибов пополнилась большим числом новых представителей — родов и семейств. Эти новые пополнения дополняют и усиливают нашу точку зрения о сходстве лучистых грибов с грибами»¹⁹².

Понятие «прокариотная клетка» окончательно сформировалось, как известно, лишь в 60-е годы. В настоящее время часто используемое как аналог понятия «бактерия», оно не рассматривалось Красильниковым в полном его объеме. Существенно, однако, что в разных своих работах он неоднократно писал об отсутствии у актиномицетов «истинного ядра», хотя и не считал окончательно решенным вопрос о наличии у них типичной прокариотной ультраструктуры. Вместе с тем, несмотря на то что принадлежность актиномицетов к прокариотам является доказанным фактом, вопрос о сходстве и различиях между актиномицетами и грибами, с одной стороны, и актиномицетами и бактериями — с другой, и в настоящий момент является предметом весьма оживленного обсуждения¹⁹³.

Как отмечалось, в 1949 г. Красильников внес существенные изменения и дополнения в классификацию 1938 г., используя элементы схемы, представленной в работе 1945 г. Структура его новой классификации сводилась к следующему. Класс Actinomycetes был разделен на три порядка. Порядок Actinomycetales включал два семейст-

¹⁹² Красильников Н. А. Лучистые грибки: Высшие формы. М.: Наука, 1970, с. 115.

¹⁹³ См. об этом: Агре Н. С., Калакуцкий Л. В. Биохимические признаки в систематике актиномицетов. — Успехи микробиологии, 1972, вып. 8, с. 59; Калакуцкий Л. В., Агре Н. С. Развитие актиномицетов. М.: Наука, 1977, с. 70; Станиер Р. и др. Мир микробов. М.: Мир, 1979.

ва: 1) сем. Actinomycetaceae с двумя родами — Actinomyces и Proactinomyces и 2) сем. Micromonosporaceae с одним родом — Micromonospora. В новый выделенный порядок Mycobacteriales Н. А. Красильников включил одно семейство — сем. Mycobacteriaceae с родами Mycobacterium, Mycococcus, Pseudobacterium, Lactobacterium, Propionibacterium. В другой новый порядок — Cocciales — он включил одно семейство — Coccaceae с родами Micrococcus, Nitrosococcus, Diplococcus, Neisseria, Streptococcus, Sarcina.

Известно, что систематика, являясь концентрированным отражением уровня знаний об организмах, требует от таксономиста исключительно широкой эрудиции, освоения огромного фактического материала. Созданные Красильниковым классификации — это прежде всего результат высококвалифицированного обобщения разносторонних знаний, отражение не только успехов в развитии самой систематики, но и всего комплекса знаний о микроорганизмах.

После опубликования «Определителя бактерий и актиномицетов» в 1949 г. Красильников неоднократно преобразовывал свою классификацию. Это получило отражение в классификациях, опубликованных в 1965¹⁹⁴ и в 1968 г.¹⁹⁵ Несмотря на внесение некоторых рациональных структурных и терминологических изменений, эти классификации в настоящее время имеют преимущественно историческое значение. Использование Красильниковым термина «Protophyta» в этих классификациях можно рассматривать как его попытку создать свое представление о «протистах» — группе, в которую он объединил грибы, актиномицеты и бактерии, т. е. низшие эукариотные и прокариотные организмы. Следует, кроме того, отметить, что в классификации 1968 г. Николай Александрович впервые подразделил актиномицеты на высшие и низшие формы. К первым он отнес организмы, имеющие хорошо развитый мицелий, специальные органы плодоношения, подвижные и неподвижные клетки. Ко вторым — актиномицеты, не имеющие развитого мицелия и специальных органов репродукции и пред-

¹⁹⁴ Красильников Н. А., Калакуцкий Л. В. О систематическом положении лучистых грибов среди низших организмов. — В кн.: Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965, с. 13.

¹⁹⁵ Krassilnikov N. A. On taxonomy of ray fungi. — Hindustan Antibiot. Bull., 1968, vol. 11, p. 1—11.

ставляющие собой палочковидные или кокковидные, подвижные или неподвижные клетки, занимающие, по его мнению, промежуточное положение между актиномицетами и подвижными бактериями. Обобщив накопленные в литературе данные о новых формах актиномицетов, а также собственные открытия новых родов и видов, Красильников построил следующую классификацию. Класс Actinomycetes был подразделен на два порядка: Actinomycetales и Actinoplanales; к первому порядку были отнесены формы, не имеющие подвижных клеток, ко второму — формы с подвижными клетками.

Группа высших актиномицетов порядка Actinomycetales была дифференцирована на этот раз уже только на три семейства: Actinomycetaceae — с родами Actinomyces, Chainia, Actinopycnidium и Proactinomyces; Micromonosporaceae с родами Micromonospora, Microbispora, Micropolyspora, Actinobifida и Promicromonospora; Streptosporangiaceae с родами Streptosporangium, Epytrosporangium, Amorphosporangium, Intrasporangium и Actinosporangium.

Группа низших актиномицетов порядка Actinomycetales имела в этой классификации весьма пестрый состав. Прежде всего Красильников разделил эту группу на два семейства — Mycobacteriaceae и Coccaceae. Семейство Mycobacteriaceae было дифференцировано на следующие роды: Propionibacterium, Lactobacterium, Butyribacterium, Zymobacterium, Ramibacterium, Microbacterium, а также некоторые виды рода Pseudomonas (или Xanthomonas), отличающиеся от типичного рода Pseudomonas; сюда вошли многие представители так называемых псевдобактерий, главным образом из числа молочнокислых бактерий и бревибактерий, Catenulobacterium и Eubacterium, а также ряд видов Arthrobacterium, Cellulomonas, Moraxella и вид Streptobacillus moniliformis.

Семейство Coccaceae, объединяющее все микококки и «связывающее микобактерии с микрококками»¹⁹⁶, Красильников разбил на следующие роды: Micrococcus, Staphylococcus, Gaffkya, Peptococcus, Methanococcus, Leuconostoc, Tetracoccus, Sarcina, Streptococcus, Peptostreptococcus, Diplococcus, а также Neisseria и Veilonella.

Порядок подвижных актиномицетов был разделен Красильниковым на два семейства — Actinoplanaceae с рода-

¹⁹⁶ Там же, с. 7.

ми *Actinoplanes*, *Ampullariella*, *Spirillospora* и *Pilimelia* и *Dermatophilaceae*, в которое наряду с родом *Proactinoplanes* Красильников включил представителей *Mycoplana* spp, *Arthrobacter*, *Rhizobium*, *Corynebacterium* и *Cellulomonas*.

Последний вариант классификации актиномицетов был представлен Н. А. Красильниковым в труде «Лучистые грибки. Высшие формы». Как видно из названия, Красильников ограничился классификацией высших форм актиномицетов, исключив из нее группу низших актиномицетов, т. е. представителей порядков *Mycobacteriales* и *Coccales*.

Новая классификация высших актиномицетов была создана преимущественно в результате глубокого изучения уже известных таксонов актиномицетов и как следствие этого существенных преобразований в их структуре и объемах. Кроме того, в новую классификацию были включены и новые формы, найденные в природе.

Прежде чем воспроизводить основу структуры классификации Красильникова, отметим, что в своем последнем труде он более реалистически оценивал возможность создания филогенетических систем: «Идеальной классификацией организмов будет та, которая основана на принципе филогенетического родства. К сожалению, такую систему в настоящее время построить невозможно не только в микробиологии, но и в ботанике и зоологии. В микробиологии еще нет достаточных данных для построения естественной систематики, но стремиться к этому надо»¹⁹⁷. Решение этой задачи, по его убеждению, в принципе возможно, но путь к нему лежит через накопление всеобъемлющих знаний, через овладение новыми принципами и методами исследования.

В своей новой классификации класс *Actinomycetes* Красильников подразделил уже на четыре порядка: два, охватывающие высшие формы — *Actinomycetales* и *Actinoplanales* и два — низшие формы — *Micobacteriales* и *Coccales*. В порядке *Actinomycetales* были выделены три семейства: *Actinomycetaceae* с родами *Actinomyces*, *Proactinomyces*, *Chainia* и *Actinopicnidium*; *Micronomsporaceae* с родами *Micromonospora*, *Microbispora*, *Micropolyspora*, *Actinobifida* и *Promicromonospora*; *Streptosporangiaceae*

¹⁹⁷ Красильников Н. А. Лучистые грибки: Высшие формы. М.: Наука, 1970, с. 95.

с родами *Streptosporangium*, *Microsporangium*, *Amorphosporangium*, *Erytrosporangium*, *Actinosporangium* и *Intra-sporangium*. Порядок *Actinoplanales* был дифференцирован уже на три семейства с большим числом новых родов: *Actinoplanaceae* с родами *Actinoplanes*, *Spirillospora*, *Ampullariella*, *Pilimelia* и *Kitasatoa*; *Planosporaceae* с родами *Planomonospora*, *Planobispora*, *Sporichithya*, *Dactylosporangium*; *Dermatophilaceae* с родами *Dermatophilus* и *Proactinoplanes*.

Названные роды были дифференцированы на виды, число которых превышало 360. В 1937 г., когда Красильников создавал свою первую классификацию, науке было известно всего 35 видов актиномицетов. Все разнообразие видов было описано в соответствии с основным требованием, которое неукоснительно соблюдалось в научном коллективе Красильникова — комплексная характеристика исследуемых объектов в соответствии с четко разработанной схемой таксономического анализа.

Последний труд Н. А. Красильникова это не только новый фундаментальный вклад в таксономию микроорганизмов. Сжатый очерк истории классификации актиномицетов, богатый фактический материал по изучению их морфологии, физиологии и биохимии, экологии, характеристика теоретических принципов и методов выделения и идентификации новых форм и т. п. сделали труд Красильникова «лучшей книгой по актиномицетологии», как справедливо оценил его А. А. Имшенецкий в своем выступлении на заседании 18 декабря 1974 г., посвященном памяти Н. А. Красильникова.

Принципы и методы таксономии

Мы уже отмечали, что труды Н. А. Красильникова в области таксономии отличаются одной четко выраженной особенностью: они прочно базируются на последовательно развиваемой им теоретической концепции. Это прежде всего получило отражение в характере принципов и методов таксономического анализа. Именно этим объясняется тот факт, что работы Красильникова в области таксономии были далеки от диагностического эмпиризма, свойственного многим другим классификациям, в задачу которых входит быстрая и практически целенаправленная диагностика. Свои труды в области таксономии Красильников неизменно строил на научных, биологических

основах таксономии. Будучи убежденным в широких познавательных возможностях своих исследовательских принципов, Красильников оставался верным им, несмотря на иногда весьма резкую критику, главным образом со стороны зарубежных систематиков-актиномицетологов. Эта характерная для Н. А. Красильникова последовательность во взглядах была не случайна и отнюдь не свидетельствовала о консервативности мышления. Убежденность в правильности своих выводов Красильников черпал прежде всего из собственного богатого опыта по изысканию и таксономической идентификации новых форм микроорганизмов, приобретенного еще в годы работы под руководством Г. А. Надсона. Именно в этот период сформировались его представления о сущности вида как об эволюционной и таксономической категории, сложились воззрения на способы установления истинной новизны родов и видов, их структуру и объем. Его вполне конкретная позиция в трактовке проблемы микробиологического вида составила теоретическую основу взглядов в области таксономии. В отличие от многих микробиологов-систематиков — Р. Лиске, И. Хичкока, А. Генрици, С. Ваксмана, С. Коэна, П. Снита, отрицавших эволюционно-биологическую сущность вида у микроорганизмов, в том числе и у актиномицетов, Красильников твердо придерживался представления о «наличии видов как объективной реальности, существующей в природе независимо от нашей познавательной способности»¹⁹⁸. Нетрудно заметить, что Красильников, чьи теоретические воззрения сформировались под влиянием современной ему ботаники, в вопросе вида придерживался представлений о виде, выдвинутых В. Л. Комаровым и базирующихся на эволюционно-филогенетической концепции. Об этом же свидетельствует и другое, более раннее его представление о биологической сущности вида. «Вид, — писал он в 1940 г., — это совокупность родственных организмов, имеющих общий корень происхождения, которые на данном этапе эволюционного развития характеризуются определенными общими морфо-физиологическими признаками и которые обособлены... отбором и приспособлены к определенной среде и внешним условиям существования»¹⁹⁹.

¹⁹⁸ Там же, с. 99.

¹⁹⁹ Красильников Н. А. Определитель бактерий и актиномицетов. М.: Изд-во АН СССР, 1949, с. 25.

Веря в реальность вида у микроорганизмов и вместе с тем отмечая биологическое своеобразие микроорганизмов, Красильников обосновывал им необходимость в выработке принципиально иной, чем принятая при таксономии высших организмов, методологии дифференциации видов микроорганизмов. Еще в 1948 г. он ясно указывал на то, что «особенности строения, развития и вообще биологическая специфика микробов не позволяют при изучении их применять все те методы, которые с успехом используются в ботанике»²⁰⁰. По существу, вся последующая деятельность Красильникова в области классификации микроорганизмов — это разработка приемов, отвечающих и потребностям диагностики, и наиболее эффективно, по его убеждению, раскрывающих биологическое своеобразие микроорганизмов, а вместе с тем и их генеалогические связи.

Столь же последовательно Н. А. Красильников придерживался и еще одного принципа таксономии. Это сравнительный анализ культур по максимальному количеству признаков, среди которых он выделял главные, ведущие признаки. Это требование, как отмечалось, согласовывалось с его представлением о том, что сходство по возможно большему числу признаков — свидетельство родства организмов. Соблюдение этого принципа, по убеждению Красильникова, необходимое условие для того, чтобы избежать столь распространенный профессиональный субъективизм в выборе критериев как при идентификации новых форм, так и при пересмотре структуры уже известных таксонов. В то же время отношение Н. А. Красильникова к оценке таксономической значимости различных признаков не оставалось неизменным. Полагая, что «ведущие, или биологически более важные, признаки определяют развитие в эволюции видов ... организмов»²⁰¹, Николай Александрович как истинный представитель морфологического направления в систематике длительное время относил к этой категории «признаки внешние — строение и развитие организмов, форму их плодоношения и репродукции. Эти показатели стойкие,

²⁰⁰ Красильников Н. А. О классификации бактерий. — Микробиология, 1948, т. 17, с. 107.

²⁰¹ Красильников Н. А., Калакуцкий Л. В. О систематическом положении лучистых грибов среди низших организмов. — В кн.: Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965, с. 13.

наследственно закрепленные, они, вероятно, могут рассматриваться как отражение эволюции видов»²⁰². Морфологические критерии Красильников считал ведущими прежде всего при дифференциации крупных таксонов — семейств и родов; для систематизации организмов внутри родов он считал весьма показательными и биохимические признаки. Наряду с этим в 50-е годы в категорию ведущих признаков Красильников включил специфику взаимного антагонизма и внутривидового взаимоотношения²⁰³.

Относительно возникновения этой идеи у Красильникова подробно уже говорилось выше: оно — отражение определенных тенденций в развитии отечественной биологии 50-х годов. Более существенно, однако, то, что эта идея трансформировалась в трудах Красильникова в концепцию наличия у актиномицетов уникальной способности к проявлению огромного разнообразия антагонистических свойств, приуроченного к конкретным таксономическим единицам. Констатация этого феномена и развитие трактуемой его концепции — большая научная заслуга Красильникова, смысл и значение которой сохраняются во всей их полноте. Вместе с тем, как отмечалось, отводя решающую роль при характеристике таксонов строению спороносцев, способу их образования и формирования спор, Николай Александрович включил в систему диагностирования и культуральные признаки, такой, например, как окраска вегетативного (субстратного) мицелия пигментами. Считая, что если восприятие исследователем пигментации воздушного мицелия может быть субъективным, то характер пигментирования субстратного мицелия — объективный показатель, доступный изучению точными физико-химическими методами. Этот диагностический критерий он оценивал столь же высоко, как морфологический. Для сравнительного изучения состава и структуры пигментов в лабораториях Красильникова широко использовалось спектрофотометрирование²⁰⁴ — инфракрасная спектроскопия, первичная (естественная)

²⁰² Там же, с. 14.

²⁰³ Красильников Н. А. Лучистые грибы: Высшие формы. М.: Наука, 1970, с. 100.

²⁰⁴ Красильников Н. А., Кириллова Н. Ф., Эль-Регистан Г. И., Агре Н. С. Таксономическое значение максимумов поглощения пигментов красно-оранжевых лучистых грибов. — Микробиология, 1967, т. 36, с. 129.

флюоресценция в УФ-свете²⁰⁵. Ориентация на характер пигментобразования позволила дифференцировать род *Actinomyces* на 17 групп, различающихся по специфике пигмента.

Среди физиолого-биохимических признаков, используемых в качестве таксономических, наибольшее применение в лаборатории Красильникова получили данные по выращиванию культур актиномицетов на различных средах (среда Красильникова²⁰⁶, среда Н. И. Никитиной²⁰⁷, среда С. Ваксмана²⁰⁸ и др.). Цель этого приема — определение специфики ферментативной активности актиномицетов. Широко применялся и такой критерий, как способность ассимилировать различные источники углерода и азота. Для видовой и подвидовой дифференциации принимались во внимание аэрофильность, отношение к температуре, способность к трансформации стероидной молекулы²⁰⁹, к синтезу различных метаболитов, главным образом биологически активных соединений.

В числе методов, используемых для изучения биологического своеобразия актиномицетов, применялась электронная микроскопия для исследования структуры конидий²¹⁰, ультраструктуры ядерного аппарата и клеточных стенок, ультраструктуры и характера генезиса спор. В 50-е годы были предприняты первые попытки использовать в качестве диагностического признака и чувствительность актиномицетов к актинофагу²¹¹. В дальнейшем этот метод получил развитие и применяется при идентификации родов актиномицетов.

Выше уже указывалось, что таксономическая приуроченность способности актиномицетов продуцировать кон-

²⁰⁵ Красильников Н. А., Бехтерева М. Н. Применение метода флюоресцентной микроскопии для распознавания живых и мертвых актиномицетов.— Микробиология, 1956, т. 25, с. 273.

²⁰⁶ Красильников Н. А. Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества. М.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 31—34.

²⁰⁷ Никитина Н. И. Антагонисты глобиспориновой группы: Дис. ...канд. биол. наук. М.: Ин-т микробиологии, 1957.

²⁰⁸ Waksman S. The actinomycetes, their nature, occurrence, activities and importance. Baltimore, 1950.

²⁰⁹ Кучаева А. Г., Чапек А. Способность актиномицетов к превращению стероидных молекул как признак их дифференциации.— Микробиология, 1963, т. 32, с. 995.

²¹⁰ Крисс А. Е., Рукина Е. А., Исаева Б. М. Исследования актиномицетов с помощью электронного микроскопа.— Микробиология, 1945, т. 14, с. 172.

²¹¹ Раугенштейн Я. И. Об использовании актинофагов в систематике актиномицетов.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 129.

кретный антибиотик была положена в основу еще одного принципа таксономии — контроля за характером внутривидовых и межвидовых взаимодействий актиномицетов²¹². Представления Красильникова по этому вопросу сводились к следующим положениям: «1) каждому виду актиномицетов присуще синтезировать антибиотики определенного типа и 2) образуемые актиномицетами антибиотики специфичны, они не угнетают рост своего продуцента, а также все культуры, принадлежащие к тому же виду. Каждый антибиотик имеет свой антимикробный спектр»²¹³.

Н. А. Красильников был сторонником стабильной видоспецифичности антибиотикообразования. Опровергающие это положение данные он оценивал как результат неточности в проведении тестирования. Усовершенствованными в лаборатории Красильникова методами бумажной хроматографии²¹⁴ и спектрохроматографического анализа пигментированных антибиотиков проводилось выявление и дифференцирование антибиотиков. Для изучения антимикробных свойств широко применялось антимикробное тестирование²¹⁵.

Для выявления в целях таксономии физиолого-биохимических признаков были созданы ряд специальных методов — выращивание актиномицетов зеленой группы на среде с лимоннокислым железом (среда Кореняко); использование сред, содержащих аминокислоты, содействующие развитию термофилов²¹⁶, использование сред с различными источниками углерода²¹⁷ и т. д. По мере уточнения уже известных и выявления новых свойств с помощью все более расширяющегося арсенала мето-

²¹² Красильников Н. А., Кореняко А. И., Никитина Н. И., Скрябин Г. К. О специфике межвидового антагонизма как принципа распознавания и подразделения видов у микроорганизмов. — Докл. АН СССР, 1951, т. 77, с. 725.

²¹³ Красильников Н. А. О видовой значимости антибиотических веществ у актиномицетов. — Микробиология, 1959, т. 25, с. 179.

²¹⁴ Кореняко А. И., Кириллова Н. Ф., Никитина Н. И. Об использовании метода бумажной хроматографии в систематике актиномицетов. — Микробиология, 1960, т. 29, с. 911.

²¹⁵ Красильников Н. А. О классификации актиномицетов, продуцирующих антибиотики. — Тр. Междунар. совещ. по антибиотикам. М., 1955, с. 15.

²¹⁶ Агре Н. С. К методике выделения и культивирования термофильных актиномицетов. — Микробиология, 1964, т. 33, с. 913.

²¹⁷ Кучаева А. Г., Красильников Н. А., Скрябин Г. К., Таптыкова С. Д. Актиномицеты буро-зеленой группы. — Тр. ИНМИ. 1960, т. 8, с. 226.

дов²¹⁸ пополнялся список таксономических дескрипторов, используемых при распознавании новых форм микроорганизмов.

Новые формы актиномицетов

В истории актиномицетологии с деятельностью Н. А. Красильникова и его школы связано описание многих новых форм актиномицетов — родов, видов, разновидностей. Почти за 40-летнюю научную деятельность Н. А. Красильникова в области актиномицетологии число известных видов актиномицетов увеличилось более чем в 10 раз. Немалый вклад в освоение новых форм внесла школа Красильникова.

Известны три источника новых форм микроорганизмов: 1) выделение из природы таких форм, которые по тем или иным показателям сходны с уже известными и описанными в литературе; 2) углубленное изучение известных, обычно крупных таксонов и как результат этого — выделение из их состава новых таксономических единиц, определение их объема, положения в общей системе, присвоение названия; 3) выделение таких оригинальных форм, которые, как правило, не имеют по своей биологической характеристике аналогов среди уже известных. Все три направления были представлены в деятельности Красильникова и его школы.

Поиски новых форм актиномицетов Н. А. Красильников начал с выделения из почв Заволжья в 1932 г. кокковидной формы актиномицета. В результате изучения морфологии, культуральных свойств, циклов развития, экологических особенностей, а также характера спонтанно образующихся рас Красильников заключил, что «микокочки представляют собой группу организмов, генетически связанную с микобактериями, а через них — с проактиномицетами и актиномицетами. Они должны рассматриваться как особый род семейства Actinomycetaceae»²¹⁹.

²¹⁸ Красильников Н. А., Эль-Регистан Г. И., Ильясова В. Б., Агре Н. С. Инфракрасные спектры целых клеток термофильных представителей семейства Microthoragaceae. — Микробиология, 1970, т. 40, с. 68.

²¹⁹ Красильников Н. А. Новый род «лучистых грибок» — *Mucosococcus* n. gen. — Микробиология, 1938, т. 7, с. 343.

Красильников присвоил этому роду название «Мусососсус», уже ранее (1930 г.) данное Р. Бокором группе организмов, являющихся, по утверждению Красильникова, типичными проактиномицетами, т. е. актиномицетами с септирующим и расчленяющимся на фрагменты мицелием. Следуя правилам приоритета, Красильников счел целесообразным оставить за этими организмами название «проактиномицеты», а термин «микококки» присвоить выделенной им группе. Новый род Красильников дифференцировал на ряд видов — *Muscoc. ruber*, *Muscoc. citreus*, *Muscoc. albus*, *Muscoc. sarculatus*, *Muscoc. luteus*. В 1941 г. он пополнил род *Muscosossus* новым видом — *Muscoc. flavus* — и несколькими новыми разновидностями²²⁰.

В том же, 1938 г. он опубликовал еще две работы, в которых изложил результаты пересмотра структуры двух родов сем. *Proactinomycetaceae* — *Mycobacterium* (описан в 1896 г. Леманном и Нейманном) и *Proactinomyces* (как самостоятельный род описан Иенсенем в 1931 г.). Путем комплексного изучения микобактерий Красильников, во-первых, подтвердил реальность описанных Фр. Гаагом трех видов — *Mycob. rubrum*, *Mycob. luteum* и *Mycob. hyalinum* — и, во-вторых, дифференцировал пять новых видов, пополнивших род *Mycobacterium* — *Mycob. citreum*, *Mycob. album*, *Mycob. filiforme*, *Mycob. cyanum*, *Mycob. nigrum*²²¹. В работе, освещающей результаты пересмотра структуры рода проактиномицетов²²², Красильников также описал ряд видов сем. *Proactinomyces*: *Proact. flavus*, *Proact. citreus*, *Proact. viridis*, *Proact. albus*, *Proact. diastaticus*, *Proact. lactis* и *Proact. chromogenes*. В последующие два-три года Красильников пополнил этот список новыми видами и разновидностями, включенными в «Определитель» 1941 г. Это были либо совершенно новые, выделенные из природы виды, такие, например, как *Proact. niger* и *Proact. ruber*, либо ранее уже описанные, но заново изученные и идентифицированные.

В те же годы Николай Александрович значительно пополнил и род *Actinomyces*. В работе 1939 г. Красильников и Коренько описали ряд новых видов актиномице-

²²⁰ Красильников Н. А. Определитель актиномицетов. М.: Изд-во АН СССР, 1941.

²²¹ Красильников Н. А. Микобактерии. — Микробиология, 1938, т. 7, с. 466.

²²² Красильников Н. А. Проактиномицеты. — Изв. АН СССР, 1938, № 1, с. 139.

тов, выделенных из различных природных субстратов — *Act. cyaneus*, *Act. longisporus ruber*, *Act. flavoviridis*, *Act. viridis sterilis*, *Act. cylindrosporus*, *Act. albicans*, *Act. odoratus*, *Act. longisporus albus*, *Act. globisporus* и др.²²³ В «Определитель» 1941 г. Красильников включил еще ряд впервые описанных им видов — *Act. oidiosporus*, *Act. longisporus flavus*, *Act. longissimus*, *Act. aromaticus*, *Act. candidas*, *Act. fasciculus*, *Act. fumosus*, *Act. globosus* и многие другие.

Наибольшее число новых форм актиномицетов были открыты и описаны школой Н. А. Красильникова в 60-е годы благодаря применению традиционных и новых методов исследования, о которых говорилось выше. Это были либо совершенно новые, оригинальные роды и виды, либо виды, дифференцированные в итоге глубокого изучения структуры известных таксонов. Особенно существенной перестройке подверглись такие издавна хорошо известные виды, как *Act. globisporus*, *Act. lavendulae*, *Act. griseus*, *Act. fradiae*, *Act. coelicolor*, *Act. violaceus*, *Act. auranticus*. Среди вновь выделенных видов многие оказались со своеобразной морфологией, ультраструктурой, физиологией и биохимией. К их числу были отнесены три термофильных вида рода *Actinomyces*: *Act. macrosporus*, *Act. megasporus* и *Act. glaucosporus*, представители которых отличаются от уже известных атипичным спорообразованием²²⁴. Физиологически уникальным оказался и вид актиномицетов, издающих характерный запах йодоформа и названный *Act. iodoformicus*²²⁵. Инвентаризация рода *Micropolyspora* позволила уточнить специфику составляющих его термофильных видов, объединяемых ранее в род *Thermopolyspora*, и, упразднив его, отнести их к роду *Micropolyspora*²²⁶. Новые виды термофильных актиноми-

²²³ Красильников Н. А., Коренько А. И. Бактерицидное вещество актиномицетов.— *Микробиология*, 1939, т. 8, с. 673.

²²⁴ Красильников Н. А., Агре Н. С., Дорохова Л. А., Соколов А. А. Изучение трех новых видов актиномицетов-термофилов.— *Микробиология*, 1968, т. 37, с. 75.

²²⁵ Кириллова Н. Ф., Эль-Регистан Г. И. Изучение актиномицетов, обладающих запахом йодоформа.— В кн.: *Биология отдельных групп актиномицетов*. М.: Наука, 1965, с. 310.

²²⁶ Красильников Н. А., Агре Н. С., Дорохова Л. А., Соколов А. А. Изучение трех новых видов актиномицетов-термофилов.— *Микробиология*, 1968, т. 37, с. 75.

цетов были открыты при использовании сред, содержащих аминокислоты²²⁷. Был выделен оригинальный вид рода *Micropolyspora* — *Micropolyspora caesia* sp.²²⁸

Особый интерес представляют вновь описанные виды, имеющие практическое значение. Н. А. Красильников, его сотрудники и ученики значительно пополнили список таких форм, большинство из которых оказались продуцентами биологически активных соединений — антибиотиков с противоопухолевыми, антифаговыми и антиметаболическими свойствами, а также продуцентами различных аминокислот, ростовых веществ, гормонов, ферментов, витаминов. Выше уже упоминалось о выделении *Act. tumescens* — актиномицетов белой группы, синтезирующих антиопухолевый антибиотик²²⁹, о выделении из состава вида *Act. globisporus* штамма № 81, обладающего противоопухолевыми, антифаговыми и антиметаболическими свойствами²³⁰. Из группы серых актиномицетов был выделен штамм № 1603, продуцирующий антибиотик вирусин, эффективный против вирусов гриппа и оспы²³¹.

Целое направление в деятельности Н. А. Красильникова и его сотрудников составили исследования по дифференциации и таксономии пигментированных форм актиномицетов. Как указывалось, итогом этих работ было объединение всех пигментированных групп актиномицетов в 17 самостоятельных групп. Пигменты изучались не только с точки зрения их таксономической значимости, но и в связи с практической ценностью, поскольку многие из них оказались антимикробными и противоопухолевыми антибиотиками, витаминами или предшественниками витаминов.

²²⁷ Калакуцкий Л. В. Новый вид *Micropolyspora* — *Micropolyspora caesia* sp. — Микробиология, 1964, т. 33, с. 258.

²²⁸ Красильников Н. А., Агре Н. С., Эль-Регистан Г. И. Новые термофильные виды рода *Micropolyspora*. — Микробиология, 1968, т. 37, с. 1065.

²²⁹ Красильников Н. А., Ковешников А. Д. *Actinomyces tumescens* n. sp. — новый вид, вызывающий разрушение опухоли у растений. — Микробиология, 1962, т. 31, с. 589.

²³⁰ Денисова С. М., Куимова Т. Ф., Меньшиков Г. П., Красильников Н. А. Антифаговое и противоопухолевое вещество, выделенное из *Actinomyces globisporus*, специфически взаимодействующее с ДНК. — Докл. АН СССР, 1966, т. 170, с. 970.

²³¹ Скрабин Г. К. Вирусин 1609 — новый антивирусный антибиотик актиномицетного происхождения. — Антибиотики, 1957, № 1, с. 10.

Предметом многолетних исследований в лаборатории Красильникова были представители оранжевой, зеленой, синей, сине-зеленой, фиолетовой, лавандовой и белой групп актиномицетов. Новые формы выделялись либо из природы, либо дифференцировались за счет перегруппировки уже известных таксонов. Значительные успехи в этой области были достигнуты благодаря Международному эксперименту по систематике актиномицетов (ISP — Project), в котором приняли участие исследователи многих стран. В итоге его проведения был выработан эталон систематики, в соответствии с которым многие культуры, первоначально описанные Красильниковым и его сотрудниками, прочно вошли в общепризнанную классификацию актиномицетов.

В числе новых форм, оказавшихся продуцентами ценных метаболитов, были формы, пополнившие группу оранжевых актиномицетов, а именно: *Act. luridus*²³², один из штаммов которого (№ 111) оказался продуцентом люридина; *Act. aureoverticillatus*²³³, штамм № 1306 которого используется для изготовления витаминина; *Act. fungilyticus*²³⁴ — разновидность вида *Act. longissimus*, обладающая активной фунгилитической способностью; о новых видах — *Act. aureocircullutus* и *Act. aureofascicullus* — говорилось выше.

Значительные пополнения и изменения в структуре были внесены в группу синих и сине-зеленых актиномицетов — недостаточно систематизированную ввиду неясности границ между видами. Был уточнен объем видов *Act. coelicolor* и *Act. cyaneus*²³⁵, а также выделены несколько новых — *Act. cyanocolor*²³⁶, *Act. cyanoalbus* и

²³² Красильников Н. А., Коренько А. И., Максина М. М., Валеди́нская Л. К., Веселов Н. М. О культуре актиномицета № 111 — *Act. luridus* nov. sp., образующего антивирусный антибиотик «люридин». — Микробиология, 1957, т. 26, с. 558.

²³³ Красильников Н. А., Юань Ци-шэн. Новый вид в группе *Auranticus*. — Микробиология, 1960, т. 29, с. 482.

²³⁴ Красильников Н. А., Артамонова О. И. Актиномицеты фиолетовой группы. — Тр. ИММИ, 1960, т. 8, с. 275.

²³⁵ Асеева И. В., Лафицкая Т. Н., Алферова В. А. О пигментах синих актиномицетов. — В кн.: Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965, с. 124.

²³⁶ Красильников Н. А., Сорокина Е. И., Алферова В. А., Беззубенкова А. П. Группировка синих актиномицетов. — В кн.: Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965, с. 74.

*Act. albocyanus*²³⁷, *Act. rubro-cyanus*²³⁸, *Act. thermo-coelicolor*²³⁹ и др.

В результате изучения актиномицетов зеленой группы также была проведена радикальная перестройка ее структуры. В числе оригинальных видов зеленых актиномицетов, выделенных из природы, следует назвать *Act. viridaris*²⁴⁰, *Act. flavovariabilis*²⁴¹, *Act. fulvoviridis*²⁴², *Act. viridovulgaris*²⁴³. В числе новых видов фиолетовой группы актиномицетов можно назвать *Act. violatus*²⁴⁴, *Act. violarius*²⁴⁵, *Act. rectiviolaceus*²⁴⁶ и др. К группе желтых актиномицетов был отнесен новый вид — *Act. aurigineus*, а также виды *Act. flavescens*, *Act. subflavus*, *Act. chryseus*, *Act. helveticus*, *Act. albo helvatus*²⁴⁷. Группа фиолетовых актиномицетов была пополнена видом *Act. fluorescens*²⁴⁸ и рядом других.

Известно, что наиболее значительным событием в познании разнообразия организмов является открытие и выделение крупных таксонов, в том числе и родов. Выше уже говорилось, что в 1938 г. Н. А. Красильников выде-

²³⁷ Красильников Н. А., Агре Н. С. Актиномицеты бело-синей группы.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 254.

²³⁸ Красильников Н. А., Асем Хусейн. Новый вид актиномицетов — *Actinomyces rubro-cyanus* n. sp.— В кн.: Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965, с. 133.

²³⁹ Красильников Н. А., Алферова В. А., Агре Н. С. Сравнительное изучение термофильных и мезофильных актиномицетов, образующих синий пигмент.— Микробиология, 1967, т. 36, с. 489.

²⁴⁰ Красильников Н. А., Егорова С. А. Зеленые актиномицеты.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 160.

²⁴¹ Коренько А. И., Никитина Н. И. Новый вид актиномицетов — *Actinomyces flavovariabilis*.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 294.

²⁴² Кучаева А. Г., Красильников Н. А., Скрабин Г. К., Таптыкова С. Д. Актиномицеты буро-зеленой группы.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 226.

²⁴³ Никитина Н. И., Коренько А. И., Красильников Н. А. *Actinomyces vulgaris*.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 104.

²⁴⁴ Артамонова О. И., Красильников Н. А. Актиномицеты фиолетовой группы.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 275.

²⁴⁵ Красильников Н. А., Скрабин Г. К., Артамонова О. И. Новый антивирусный антибиотик — виоларин, образуемый фиолетовыми актиномицетами.— Антибиотики, 1958, № 3, с. 18.

²⁴⁶ Артамонова О. И. Новый вид фиолетовых актиномицетов.— *Actinomyces rectiviolaceus* n. sp.— В кн.: Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965, с. 234.

²⁴⁷ Красильников Н. А., Коренько А. И., Никитина Н. И. Актиномицеты желтой группы.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 205.

²⁴⁸ Коренько А. И., Красильников Н. А., Никитина Н. И., Соколова А. П. Актиномицеты флуоресцирующей группы.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 133.

лил новый род — *Mycosoccus*. В 60-е годы были описаны еще два рода — *Actinosporangium*²⁴⁹ и *Actinopusnidium*²⁵⁰ с тремя видами — *Act. globosa*, *Act. caeruleum* и *Act. elongatum*. В настоящее время ведется уточнение реальности этих родов. В 1964 г. в составе сем. *Micromonosporaceae* был выявлен род термофильных актиномицетов, отличающихся дихотомическим ветвлением спороносящих веток. Авторы назвали его «*Actinobifida*». Этот род был дифференцирован на два вида: *Actinobifida dichotomica*²⁵¹ и *Actinobifida chromogena*, отличающихся наличием бурого пигмента²⁵². Своеобразным оказался род, представители которого имеют проактиномицетное строение и развитый мицелий и наделены органами плодоношения, свойственными микромоноспорам. Внутри этого рода, названного *Promicromonospora* gen. nov., был выделен вид *Promicromonospora citrea*, объединивший в себе формы с желтым и желто-лимонным пигментом²⁵³.

Не менее своеобразную группу актиномицетов Красильников объединил в 1970 г. в новый род *Proactinoplanes*²⁵⁴. Клетки этих актиномицетов, сходные по внешнему виду с проактиномицетами, отличаются от последних подвижностью, что приближает их к подвижным микобактериям рода *Mycoplana*. В настоящее время эту группу идентифицируют как род *Oerskovia*.

Несколько новых родов и видов были выделены сотрудниками и учениками Н. А. Красильникова как при его жизни, так и после его кончины. В 1967 г. Л. В. Калакуцкий в соавторстве с И. П. Кирилловой и Н. А. Красильниковым описали новый род актиномицетов — *Intra-*

²⁴⁹ Красильников Н. А., Юань Цзи-шэн. *Actinosporangium* — новый род семейства *Actinoplanaceae*. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1961, № 1, с. 113.

²⁵⁰ Красильников Н. А. Новый род лучистых грибов *Actinopusnidium* n. gen. семейства *Actinomycetaceae*. — Микробиология, 1962, т. 36, с. 20.

²⁵¹ Красильников Н. А., Агре Н. С. Новый род лучистых грибов — *Actinodifida* n. gen. Желтая группа — *Actinobifida dichotomica* n. sp. — Микробиология, 1964, т. 38, с. 935.

²⁵² Красильников Н. А., Агре Н. С. Бурая группа *Actinobifida chromogena*. — Микробиология, 1965, т. 39, с. 284.

²⁵³ Красильников Н. А., Калакуцкий Л. В., Кириллова Н. Ф. Новый род лучистых грибов — *Promicromonospora* gen. nov. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1961, № 1, с. 107.

²⁵⁴ Красильников Н. А. Лучистые грибки: Высшие формы. М.: Наука, 1970, с. 387.

sporangium²⁵⁵. В клетках представителей этого рода, имеющих проактиномицетную морфологию и стадию фрагментации в жизненном цикле, интеркалярно образуются спорангии с неподвижными спорами круглой или овальной формы. Авторы выделили один вид — *Intrasporangium culvum*. В 1975 г. Н. С. Агре и Л. Н. Гузева²⁵⁶ описали новый род, названный ими *Excellospora*, пока еще не вошедший в определители. Характерным для представителей этого рода оказалось нерегулярное формирование в спораносцах спор необычного для актиномицетов строения. Новый вид рода *Actinoplanes* (Couch) — *Actinoplanes armeniacus* n. sp. со своеобразным спорообразованием Л. В. Калакуцкий описал в соавторстве с В. Д. Кузнецовым в 1964 г.²⁵⁷

Таков далеко не полный перечень новых форм актиномицетов, ставших известными науке благодаря деятельности Н. А. Красильникова и его школы.

Антагонизм микробов и антибиотики

Изучение явления антагонизма в мире микробов, биологических свойств микробов-антагонистов, поиски их в природе и разработка принципов промышленного получения антибиотиков — второе, наиболее значительное направление в деятельности Н. А. Красильникова. Его труды составили фундамент новой для отечественной науки области знания — учения об антибиотиках. Красильников приступил к систематическому изучению проблемы антагонизма с конца 30-х годов.

На способность сапрофитных актиномицетов образовывать вещества, обладающие свойством подавлять развитие других биологических объектов, впервые, по-видимому, указал Н. М. Берестнев. «Образование токсических веществ,— писал он,— в культурах у так называемых *Actinomyces*, *Streptothrix* и *Cladothrix* не доказано; впрочем, существуют наблюдения, что растворенные продук-

²⁵⁵ Kalakoutsii L. V., Kirillova I. P., Krasilnikov N. A. A new Genus of the Actinomycetales — *Intrasporangium* gen. nov.— *J. Gen. Microbiol.*, 1967, vol. 48, p. 79.

²⁵⁶ Агре Н. С., Гузева Л. Н. Новый род актиномицетов: *Excellospora* gen. nov.— *Микробиология*, 1974, т. 44, с. 518.

²⁵⁷ Калакуцкий Л. В., Кузнецов В. Д. Новый вид рода *Actinoplanes* Couch-*Actinoplanes armeniacus* n. sp. и некоторые особенности его спорообразования.— *Микробиология*, 1964, т. 33, с. 613.

ты старых культур «*cladotrix dichotoma*» безвредные для человека и лабораторных животных, оказались ядовитыми для лягушек, а Casperini указывает на токсическое действие некоторых разводов *act. albus* и *act. dassy*»²⁵⁸

К концу 30-х годов в литературе было уже описано немало фактов, указывающих на наличие у сапрофитных актиномицетов способности к проявлению антагонистических свойств. В одной из своих первых работ, посвященных актиномицетному антагонизму,²⁵⁹ Н. А. Красильников и А. И. Коренько называли имена своих предшественников в этой области — Р. Грег-Смита (1911 г.), Р. Лиске (1921 г.), Ю. С. Бородулину (1935 г.), М. И. Нахимовскую (1937 г.). Однако можно утверждать, что путь Красильникова в области актиномицетного антагонизма был совершенно индивидуальным. Его воззрения по этому вопросу имели собственные истоки, и к идее практического использования антагонистических свойств актиномицетов он пришел самостоятельно.

Уже в первых работах Н. А. Красильникова по изучению антагонистических взаимодействий микробов обнаруживается особый подход к исследованию проблемы. Речь идет о том, что не столько констатация самого факта антагонизма и не формы его проявления привлекали внимание ученого. Его интересовала природа, внутренняя причинная обусловленность и биологическая целесообразность этого явления. Именно это побудило его исследовать такую проблему, как причина бактерицидности морской воды²⁶⁰ или природа процесса автолиза клеток актиномицетов²⁶¹. Изучение этих проблем привело его к выводу о существовании некоего «бактерицидного фактора». Объяснив его функции наличием у микроорганизмов антагонистических свойств, Красильников как бы предопределил для себя направление дальнейшего поиска в этой области — изучение внутренней природы бактерицидного, или лизирующего, фактора, его происхождения и биологического значения. Вскоре Николай Александрович сконцентрировал свое внимание на разработке

²⁵⁸ Берестнев Н. М. Актиномикоз и его возбудители. М., 1897, с. 3.

²⁵⁹ Красильников Н. А., Коренько А. И. Бактерицидное вещество актиномицетов. — Микробиология, 1939, т. 7, с. 673.

²⁶⁰ Красильников Н. А. Бактерицидность морской воды. — Микробиология, 1938, т. 7, с. 329.

²⁶¹ Красильников Н. А. Явление автолиза у Actinomycetales. — Микробиология, 1938, т. 7, с. 708.

принципов выделения и практического применения бактерицидных веществ. Такой подход уже тогда иллюстрировал единство теории и эксперимента, тесную связь лабораторных исследований с практической реализацией их результатов. Эта черта деятельности Красильникова в области антагонизма микробов обеспечивала ей исключительную актуальность, постоянное внимание к ней со стороны ученых и деятелей различных областей хозяйства и медицины.

Теоретические воззрения в области антагонизма микробов

Ряд конкретных вопросов проблемы микробного антагонизма были предметом специальных исследований Н. А. Красильникова: природа литического фактора актиномицетов и причины самоугнетения продуцентов антибиотиков, принципы изыскания продуцентов новых антибиотиков, условия максимального проявления антагонистических свойств микроорганизмов, видовая специфика антагонизма, корреляция морфофизиологических признаков с антибиотикообразованием и т. д.

Изучение этих вопросов Красильников тесно связывал с изучением проблем общеприкладного значения — происхождения явления антагонизма, роли антибиотикообразования в жизнедеятельности продуцентов антибактериальных веществ, его эволюционно-приспособительного значения.

В одной из своих работ Н. А. Красильников писал: «В воде, в почве и в других субстратах ведется жестокая борьба между отдельными представителями и целыми группами микробов за существование. Средства борьбы у разных видов очень разнообразны. Даже у одного и того же вида они меняются в зависимости от условий и окружающей среды. Антибактериальные вещества следует рассматривать как одно из могущественных средств в этой борьбе, которые вырабатываются на протяжении всей истории их эволюционного развития»²⁶². До конца жизни Н. А. Красильников оставался верен этой эволюционно-экологической концепции, трактующей происхождение и биологическую целесообразность способности

²⁶² Красильников Н. А. Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества. М.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 155.

микроорганизмов вырабатывать антибиотические вещества.

О лизирующем действии актиномицетов на микроорганизмы еще ранее писали С. Ваксман (1935 г.), Р. Лиске (1921 г.), А. Грация и С. Дат (1924 г.), Ю. С. Бородулина (1935 г.), М. Вельш (1936 г.), М. И. Нахимовская (1937 г.). Существенным результатом их исследований было установление внеклеточного выделения актиномицетами лизирующего вещества, его действия как на живые, так и мертвые клетки тестируемых микроорганизмов. По-видимому, установление этого факта послужило толчком к изучению Н. А. Красильниковым и А. И. Кореняко бактерицидного вещества, выделенного ими из культуры *Act. violaceus*. Они исследовали более 100 выделенных из природы штаммов актиномицетов в поисках наиболее активных продуцентов. Техника выделения лизирующего вещества была сходна с той, которую описал М. Вельш в 1936 г.²⁶³ Авторы тщательно изучили антибактериальные свойства выделенного вещества, условия его максимального накопления, влияния на него различных внешних факторов. По поводу природы лизирующего вещества Красильников и Кореняко писали, что оно «резко отличается от описанного нами (1938) автолизина... не действует на собственные виды и вообще на актиномицеты, устойчив к температуре, неспецифичен... ближе напоминает лизоцим... от бактериофага отличается неспособностью перевиваться... и действует как на живые, так и на мертвые клетки»²⁶⁴. В этой же работе Красильников и Кореняко впервые высказали мысль о том, что специфика бактерицидного вещества может быть использована в качестве таксономического признака. Отметим, что, как было установлено позднее, данное вещество не является лизоцимом.

Впервые о свойствах лизирующего вещества актиномицетов подробно написал А. Е. Крисс. Он установил, что водные вытяжки из *Act. violaceus* были высоко активны против *Micgossus lisodeikticus* (тест для лизоцима). Крисс назвал это вещество бактериолизин. Однако в химически чистом виде бактериолизин не выделен.

²⁶³ Welsch M. Endo- et exobactériolysine des actinomyces.— *Compt. Rend. Soc. Biol.*, 1936, t. 124, p. 1240.

²⁶⁴ Красильников Н. А., Кореняко А. И. Бактерицидное вещество актиномицетов.— *Микробиология*, 1939, т. 8, с. 684.

Указав на его отличие от бактериофага, Крисс подчеркивал, что «для окончательного суждения необходимо точное знание химической природы этих веществ»²⁶⁵.

В 1938 г. Н. А. Красильников опубликовал две работы (одну из них в соавторстве с А. И. Коренько)²⁶⁶, в которых описал процесс саморастворения, или автолиза, клеток актиномицетов, влияния на него различных внешних факторов.

О существовании такого рода явления в 1934 г. писал С. Ф. Дмитриев²⁶⁷, который указал на факт саморастворения патогенной формы актиномицета, выделенной из актиномикозного узла человека.

В свою очередь, Н. А. Красильников и А. И. Коренько наблюдали автолиз у ряда сапрофитных и патогенных актиномицетов и проактиномицетов. Последующие наблюдения за динамикой автолиза, преобразованиями колоний и клеток в процессе автолиза, сопровождающегося полной деструкцией клеток и их цитоплазмы, а также попытки выявить иницилирующее эти преобразования начало привели Н. А. Красильникова к заключению, что «лизис культур происходит без какого-либо специального воздействия и без участия бактерий»²⁶⁸. О необходимости изучения природы автолитического агента Красильников вновь писал в своей первой монографии о лучистых грибах, подчеркивая, что «сущность этого явления остается невыясненной»²⁶⁹.

Интересным результатом исследований Н. А. Красильникова и А. И. Коренько следует считать обнаружение ими пористой структуры клеточной оболочки актиномицетов, выявленной в результате растворения мицелия в ходе автолиза. Фактором, обуславливающим этот

²⁶⁵ Крисс А. Е. О лизоциме у актиномицетов.— Микробиология, 1940, т. 9, с. 38.

²⁶⁶ Красильников Н. А., Коренько А. И. Явления автолиза у актиномицетов. II. Влияние внешних факторов на автолиз актиномицетов и проактиномицетов.— Микробиология, 1938, т. 7, с. 829.

²⁶⁷ Дмитриев С. Ф. Явление диссоциации и спонтанного лизиса в культуре актиномицета.— Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии, 1934, т. 13, с. 289.

²⁶⁸ Красильников Н. А. Явление автолиза у Actinomycetales. I. Культуральная и морфологическая картина автолиза.— Микробиология, 1938, т. 7, с. 718.

²⁶⁹ Красильников Н. А. Лучистые грибки и родственные им организмы. М.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 185.

процесс, авторы считали продукты метаболизма самой клетки. В последующее время открытие этого явления легло в основу разработки метода получения лишенных клеточной оболочки протопластов. Интерес представляет и то, что в связи с обнаружением пор в структуре клеточной стенки Красильников высказал предположение о возможности передачи генетического материала между клетками при непосредственном их контакте, а не посредством копуляционных каналов²⁷⁰.

Вернувшись в конце 40-х годов к проблеме природы литического фактора актиномицетов, а также причинной обусловленности явления саморастворения клеток актиномицетов, Красильников и его сотрудники (Я. И. Раутенштейн) сконцентрировали внимание на изучении роли актинофага. Они подробно изучили структуру актинофага, вызываемые им явления, способы освобождения от него культур актиномицетов. Результаты этих исследований получили освещение в монографии Красильникова «Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества», где он пишет, что лизис производственных культур актиномицетов — продуцентов антибиотиков — вызывается актинофагом, «фактором, строго специфичным, ... проявляющим свое действие только в отношении строго определенных штаммов одного и того же вида»²⁷¹. По поводу самоугнетания актиномицетов Николай Александрович писал, что оно «остается мало изученным»²⁷².

В последующие годы это явление, в разное время и разными авторами называвшееся самоавтолизом, саморастворением, самоотравлением, самоугнетением, было предметом специальных исследований Н. А. Красильникова и его сотрудников. Факт угнетения, а иногда и растворения клеток актиномицетов под воздействием вырабатываемых ими веществ логически требовал объяснения в соответствии с развиваемой Красильниковым идеей об отсутствии внутривидового антагонизма. Пытаясь конкретизировать этот вопрос в ходе исследований, проводимых с *Act. violaceus*, Красильников записал в своем отчете за 1954 г.: «Полученные данные показывают, что

²⁷⁰ Красильников Н. А. О некоторых современных проблемах сельскохозяйственной микробиологии. — В кн.: Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 9.

²⁷¹ Красильников Н. А. Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 118.

²⁷² Там же, с. 117.

наблюдаемые у некоторых микробов процессы самоугнетения и самоотравления вызываются не антибиотиками, а особыми токсическими веществами, образующимися в процессе распада и дегенерации клеток культур. Явление самоотравления не имеет специфического характера». Таким образом, он указал на различие между типичными антибиотиками и «токсическими веществами», не обладающими, по данным Красильникова, избирательностью и специфичностью действия²⁷³.

В 60-е годы Красильников попытался дать более четкое объяснение процессу самоугнетения продуцентов антибиотиков, введя понятие о «некрогормоне». Однако это не внесло ясности в вопрос о природе этого фактора.

В то же время Красильников с достаточной определенностью указал, что процесс автолиза обусловлен главным образом ферментами, а не фагами. Вскоре в его лаборатории из культуры одного из актиномицетов было выделено лизирующее вещество, оказавшееся антибиотиком. Таким образом, Николай Александрович был близок к современному представлению о природе литического фактора актиномицетов как о сложном комплексе, включающем ряд ферментов — протеиназу, пептидазу, амилазу и лизоцим, а также антибиотики с растворяющими свойствами²⁷⁴.

В период, когда Н. А. Красильников приступил к систематической разработке теории микробного антагонизма, еще не было каких-либо определенных представлений о происхождении и антагонистических взаимодействиях в мире микробов. Дарвиновская интерпретация борьбы за существование как фактора эволюции лишь только начала получать экспериментальные подтверждения, преобразуясь из вероятностной гипотезы в реальную теорию²⁷⁵. К тому же недостаточный запас соответствующих экспериментальных данных также сыграл определенную роль в формировании его теоретической концепции микробного антагонизма. Если ряд его воззрений

²⁷³ Красильников Н. А. Антагонизм микробов и антибиотические вещества. М.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 107—108.

²⁷⁴ Обзор работ по этому вопросу см.: Куимова Т. Ф., Паронян А. Х. Литические процессы у лучистых грибов.— Успехи микробиологии, 1975, № 10, с. 173—188.

²⁷⁵ Анализ истории этой проблемы см.: Галл Я. М. Борьба за существование как фактор эволюции. М.: Наука, 1976.

подвергся преобразованиям в силу объективного развития науки, то некоторым из них, например представлению о селекционирующей роли антибиотиков в выявлении антимикробных метаболитов и их продуцентов, он остался верен до конца. Надо отметить, что и на сегодняшний день оно сохраняет свою методическую ценность при изыскании продуцентов новых антибиотиков, изучении их антимикробных свойств, создании технологических основ производственного получения антибиотиков. Важный вклад ученого в развитие этих разделов науки и практики бесспорен.

К настоящему времени имеется множество точек зрения по вопросу происхождения и роли продуктов вторичного метаболизма (к числу которых относятся и антибиотики) в жизни их продуцентов²⁷⁶.

Некоторые микробиологи отрицают эволюционно-приспособительное, а также экологическое значение антибиотикообразования. К их числу, например, относился С. Ваксман²⁷⁷. Он обосновывал свою точку зрения тем, что далеко не все микроорганизмы образуют антибиотические вещества, а в природных условиях они инактивируются и поэтому бесполезны для продуцирующих их микроорганизмов. О нейтральной роли антибиотикообразования в жизни микробов-антагонистов он подробно писал в своей монографии, посвященной актиномицетам²⁷⁸. Этому вопросу было уделено внимание и в последней его работе, опубликованной после его смерти²⁷⁹.

Красильников возражал Ваксману, приводя ряд соображений. Одно из них — науке неизвестно подавляющее большинство антибиотикообразователей, поскольку еще «не найдены условия выявления их активности»²⁸⁰. Действительно, инактивация антибиотиков в почве значительно затрудняет выявление антибиотикообразователей непосредственно в природных условиях. Однако, по убеждению Красильникова, способность к продуцированию антибактериальных веществ — естественный и неизбежный результат исторического развития, эти вещества

²⁷⁶ См. об этом: *Калажуцкий Л. В., Агре Н. С.* Развитие актиномицетов. М.: Наука, 1977, с. 227.

²⁷⁷ *Ваксман С.* Антибиотики. М.: Изд-во иностр. лит., 1946.

²⁷⁸ *Waksman S.* The actinomycetes: In 3 vol. Baltimore, 1959—1961.

²⁷⁹ *Waksman S.* The antibiotic era: The Waksman foundation of Japan. Univ. Tokyo Press, 1975.

²⁸⁰ *Красильников Н. А.* Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества. М.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 156.

«вырабатывались в клетках микробов в результате постоянного их контакта с другими видами... Трудно себе представить, чтобы в процессе взаимодействия двух организмов эволюционировал только один из них, а другой оставался без изменения... Если сожительство организмов не случайное, не эпизодическое, то с одновременным образованием антибиотических веществ у одних форм должны протекать процессы приспособления, обезвреживающие вредное действие других»²⁸¹.

Оценивая антибиотикообразование как один из результатов длительного эволюционного процесса, Красильников высказал соображение, имеющее отношение к обсуждаемому ныне вопросу о роли вторичных метаболитов в жизнедеятельности организмов: «Придавая антибактериальным веществам значение могущественного фактора в борьбе вида с окружающими конкурентами, мы не исключаем возможности того, что некоторые из них образуются как вторичные соединения в процессе побочных биохимических реакций, протекающих в микробных популяциях»²⁸².

Таким образом, рассматривая возникновение способности к проявлению антагонистических свойств как итог сосуществования микроорганизмов «в условиях окружения конкурентов и под непосредственным их влиянием»²⁸³, т. е. как закономерный итог эволюции, Красильников не отрицал и случайное их происхождение, не являющееся проявлением жизненно необходимой для них функции.

Сказать о том, насколько правомерна позиция Н. А. Красильникова, не представляется возможным в связи с отсутствием и на сегодняшний день убедительных данных, подтверждающих или отрицающих две приведенные альтернативные точки зрения. Вопрос о функциональной роли антибиотиков в жизни их продуцентов не имеет даже приближенного решения. Поэтому обсуждение проблемы происхождения и биотической значимости антибиотикообразования носит пока скорее логический характер, чем строго научный. Как одно из вероятностных предположений в пользу концепции эволюционно-приспособительного происхождения способно-

²⁸¹ Там же, с. 158.

²⁸² Там же, с. 156.

²⁸³ Там же, с. 162.

сти к синтезу антибиотиков приводится соображение о том, что вряд ли естественный отбор мог сформировать и закрепить у ныне живущих микроорганизмов свойство, которое является для них бесполезным и не служит средством выживания и приспособления к среде²⁸⁴. Другое соображение в пользу этой же точки зрения основывается на данных о совершенной генетической детерминированности процесса синтеза антибиотиков в клетке, что также противоречит взгляду Ваксмана на антибиотикообразование как нейтральный процесс. Вместе с тем данные о синтезе полипептидных антибиотиков без участия матричных систем рибо- и дезоксирибонуклеиновых кислот, т. е. отличающемся от генетически жестко детерминированного пути биосинтеза белка, свидетельствуют о том, что «их образование не является обязательным процессом в развитии микроорганизмов»²⁸⁵. Наряду с этим новые данные о защитной функции некоторых антибиотиков, в частности полиеновых, образующих своего рода пленку, защищающую генеративные органы продуцирующего полисы *Streptomyces* spp., неоспоримо свидетельствуют в пользу экологической роли антибиотиков. Суждение, высказанное по этому поводу — «Все это заставляет задуматься над тем, что серьезный анализ экологического значения антибиотиков не заканчивается, а лишь начинается»²⁸⁶, можно оценивать и как подтверждение эволюционно-экологических воззрений Красильникова.

В прямой связи с его концепцией происхождения антагонизма находились представления о видовой специфичности антагонистических свойств у актиномицетов. «Каждому виду или группе антибиотиков,— писал Красильников,— свойственно продуцировать определенные антибиотики или типы антибиотиков»²⁸⁷. Он указывал на две формы антагонизма: стабильную, наследственно закрепленную, выявляющуюся и в отсутствие конкурентов, и так называемую принудительную, т. е. проявляющуюся только при наличии конкурентов. В связи с

²⁸⁴ Schlegel H. G. Allgemeine Mikrobiologie. Stuttgart, 1976.

²⁸⁵ Нефелова М. В. Биосинтез антибиотиков-полипептидов.— Успехи микробиологии. М.: Наука 1966, № 3, с. 209.

²⁸⁶ Калакуцкий Л. В., Агре И. С. Развитие актиномицетов М.: Наука, 1977, с. 254.

²⁸⁷ Красильников Н. А. Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества. М.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 55.

концепцией видоспецифичности антибиотикообразования возник вопрос о границах изменчивости свойств актиномицетов, в том числе характера синтеза антибиотиков. Красильников считал, что «актиномицеты способны образовать одновременно несколько антибиотиков, причем образование их в культурах протекает независимо один от другого. В зависимости от того, на какой среде организм развивается и при каких условиях он растет... количественное соотношение антибиотических веществ в культуре резко меняется»²⁸⁸. И далее: «Антагонистические свойства, или способность образовать антибактериальные вещества, меняются у актиномицетов не менее часто, чем другие свойства»²⁸⁹. Вместе с тем указание на то, что разнообразие условий существования определяет специфику антагонистических свойств у микроорганизмов, и одновременно утверждение, что каждому виду присуще вырабатывать определенный тип антибактериальных веществ²⁹⁰, свидетельствуют о незавершенности в период 50-х годов, как, впрочем, и в настоящее время, разработки концепции видовой специфики антагонизма и антибиотикообразования. Известно, что исключительная вариабельность свойств актиномицетов для многих служила поводом к отрицанию видоспецифичности антибиотикообразования.

В результате систематических исследований этой проблемы Красильниковым и многими его сотрудниками²⁹¹ первоначально сформулированный тезис — «хотя изменчивость у актиномицетов очень большая и проявляется в широких пределах, тем не менее она не безгранична и не настолько велика, чтобы можно было отрицать существование видов»²⁹² — получил некоторое свое подтверждение. Однако, отстаивая правомерность своей точки зрения, Красильников вынужден был неизменно подчеркивать важность двух условий: во-первых, наличия максимально тождественных условий для роста и развития исследуемых продуцентов при изучении характера

²⁸⁸ Там же, с. 56.

²⁸⁹ Там же, с. 39.

²⁹⁰ Красильников Н. А. О специфике внутри- и межвидового антагонизма как принципе распознавания видов у микроорганизмов. — Докл. АН СССР, 1951, т. 77, с. 1327.

²⁹¹ См. об этом: Красильников Н. А. Лучистые грибы. Высшие формы. М.: Наука, 1970, с. 77.

²⁹² Красильников Н. А. Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества. М.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 39.

антибиотикообразования и, во-вторых, комплексного изучения биологической специфики продуцентов, т. е. охват по возможности большего числа признаков, среди которых следует выделять основные, обладающие наибольшей биологической и таксономической значимостью²⁹³.

Изучение вопроса биогенеза способности к синтезу антибиотиков актиномицетами Н. А. Красильников связывал с попытками выявления корреляции между этой способностью и другими биологическими свойствами. Действительно, особый интерес к этому вопросу определяется тем, что из числа всех представителей прокариотного мира на долю актиномицетов приходится более 50% продуцентов всех синтезируемых антибиотиков. Не случайно, что вопрос о причинах такой уникальности актиномицетов, ее морфо-физиологической детерминированности привлекал к себе внимание многих исследователей. Однако все еще отсутствуют достаточно убедительные концепции, объясняющие происхождение этого феномена.

До работ Красильникова эта проблема изучалась главным образом в плане выяснения связи между наличием пигмента и способностью к проявлению антагонистических свойств. Именно такой характер носили ранние исследования М. И. Нахимовской²⁹⁴, которая пришла к выводу об отсутствии корреляции между антибактериальной активностью актиномицетов и их пигментацией.

Впервые вопрос о корреляции способности синтезировать антибиотики с морфофизиологической конституцией актиномицетов Красильников поставил в 1949 г.: «Выявление закономерностей и специфики коррелятивной зависимости морфолого-культуральных признаков актиномицетов с антибактериальными и химико-фармакологическими свойствами вырабатываемых ими антибиотиков — основная задача наших микробиологических исследований», — писал Николай Александрович в одном из планов своей научной работы.

В последующих своих работах Красильников неоднократно указывал на важность изучения вопроса корреляции, не приводя, однако, каких-либо конкретных дан-

²⁹³ Красильников Н. А. О видовой значимости антибиотических веществ. — Микробиология, 1959, т. 28, с. 179.

²⁹⁴ Нахимовская М. И. Антагонизм между актиномицетами и почвенными бактериями. — Микробиология, 1937, т. 6, с. 131.

ных, освещающих этот вопрос. В 1970 г. Красильников также писал о том, что один из самых существенных таксономических признаков актиномицетов — специфика антимикробного действия «хорошо коррелирует с другими показателями — морфологическими, культуральными или физиолого-биохимическими»²⁹⁵. Несмотря на столь четкую формулировку, есть основания говорить скорее о постановке Красильниковым проблемы корреляции специфики антагонизма и антибиотикообразования с другими их биологическими свойствами, чем о ее решении.

Изучение этой сложной проблемы — особое направление в развитии актиномицетологии последнего десятилетия. Формирование этого направления детерминировано новым теоретико-методическим уровнем изучения индивидуального развития актиномицетов, обусловившим начало систематического изучения процессов клеточной дифференциации актиномицетов, столь существенно отличающей актиномицеты от других представителей прокариотного надцарства. Становлению этого направления в отечественной актиномицетологии значительно содействовали труды ученика Н. А. Красильникова — Л. В. Калакуцкого, создавшего современную теоретическую основу для развития этого многопланового направления. Его заслугой прежде всего следует считать систематизацию знаний о морфо-цитологической специфике отдельных стадий цикла развития актиномицетов, рассмотрение их морфологической индивидуальности в плане общебиологической концепции клеточной дифференциации, обсуждение вопроса о корреляции между клеточной дифференцировкой и вторичным обменом и т. д. Именно такого рода научные данные могут рассматриваться как начало конструктивного решения проблемы корреляции антибиотикообразования с комплексом основных биологических свойств актиномицетов.

Новые антибиотики

Особое направление в деятельности Н. А. Красильникова составили труды по выделению оригинальных антибиотических препаратов, разработке принципов и методов изыскания продуцентов новых антибиотиков, созданию производственно-технологической базы промыш-

²⁹⁵ Красильников Н. А. Лучистые грибы: Высшие формы. М.: Наука, 1970, с. 76.

ленного получения антибиотиков. В осуществлении этих работ, поражающих большим размахом и фундаментальностью, особенно ярко проявились его творческие дарования, исключительная целеустремленность и организаторские способности.

Как уже упоминалось, в 1939 г. первый антибиотик актиномицетного происхождения — мицетин — был выделен Н. А. Красильниковым и А. И. Кореняко из культуры *Act. violaceus*. Бактерицидные свойства препарата изучались в лаборатории Красильникова, терапевтические испытания проводились в клиниках Первого и Второго московских медицинских институтов, а в годы войны — в военных госпиталях Средней Азии. По возвращении в Москву работы с мицетином были продолжены: изучались условия культивирования продуцента, спектр его антимикробных свойств, динамика возникновения резистентных к антибиотику форм. Результаты многолетних исследований мицетина были обобщены в 1944—1945 гг.^{296, 297}.

По-видимому, правомерным следует считать, что при создании новой области отечественной науки творческий путь Н. А. Красильникова был в достаточной мере самостоятельным. Напомним, что с имевшимися в литературе сообщениями о получении антибиотических препаратов актиномицетного происхождения (С. Ваксмана — о выделении актиномицина, клавицина, микроспорина и стрептомицина, М. Вельша — актиномицетина, Д. Гарднера — практиномицетина) Красильников получил возможность ознакомиться лишь в послевоенные годы. Есть основания предполагать, что открытие и выделение пенициллина не имело непосредственной связи с изысканиями в области актиномицетных антибиотиков. Вряд ли поэтому полностью справедливо утверждение, что «стоило только открыть пенициллин, как уже сравнительно легко было заняться поисками других природных веществ, которые могли бы дать те же самые или лучшие результаты»²⁹⁸. Однако есть основания полагать, что поиск продуцентов

²⁹⁶ Красильников Н. А. Влияние лечебных препаратов на микрофлору ран. — Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунологии, 1944, № 9, с. 69.

²⁹⁷ Красильников Н. А., Кореняко А. И. Мицетин и его бактерицидные свойства. — Микробиология, 1945, т. 14, с. 80.

²⁹⁸ Бернал Дж. Наука в истории общества. М.: Изд-во иностр. лит., 1956, с. 493.

антибиотиков среди плесневых грибов был действительно стимулирован успешным получением Г. Флори и Е. Чейном в 1941 г. химически чистого пенициллина. Это же событие послужило, вероятно, толчком и к изысканию продуцентов антибиотиков среди аспергиллов. Не случайно поэтому, что поиски именно в этом направлении начали с 1943 г. Н. А. Красильников и А. И. Кореняко. Работы по изысканию в природе аспергиллов, продуцирующих антибиотики, были поставлены ими с большим размахом. Из 120 выделенных и детально изученных штаммов аспергиллов авторы выявили несколько наиболее активных. Из культуральной жидкости одного из них была получена спиртовая фракция антибиотика, названного аспергиллином. Как показали последующие специальные исследования, препарат этого антибиотика обладал широким спектром бактерицидного и бактериостатического действия²⁹⁹. Клинические испытания аспергиллина выявили его высокую эффективность при лечении ряда заболеваний, в особенности ангин, отитов, вирусного насморка³⁰⁰. Однако несколько повышенная токсичность, а главное отсутствие химически чистого препарата, необходимого для подкожного испытания, воспрепятствовали внедрению аспергиллина в клиническую практику.

С 1947 г. Н. А. Красильников возглавлял лабораторию новых антибиотиков в Научно-исследовательском институте пенициллина. Перед сотрудниками лаборатории была поставлена задача поиска новых антибиотиков, разработки технологических основ их получения, организация промышленного производства. Одной из центральных проблем стало изыскание продуцента антибиотика, тождественного или сходного с американским стрептомицином. В связи с острой потребностью в этом препарате была поставлена задача ускоренного развертывания работ в этой области. Красильникову поручили возглавить теоретические, поисковые и производственные работы по получению отечественного стрептомицина.

²⁹⁹ Красильников Н. А., Кореняко А. И. Антибактериальные свойства грибка *Aspergillus niger*.— Микробиология, 1945, т. 14, с. 347.

³⁰⁰ Сахаров П. П., Гудкова Е. И., Успенская Е. П. Антибактериальные свойства аспергиллина.— Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунологии, 1946, № 8/9, с. 50—69.

Деятельность Н. А. Красильникова и его сотрудников, связанная с поисками продуцента стрептомицинподобного антибиотика, подробно описана в первой части книги. Интерес представляют следующие детали.

При видовой идентификации культур³⁰¹, синтезирующих стрептомицинподобный антибиотик, Красильников опирался на свой опыт в области классификации серых актиномицетов, объединенных А. Краинским³⁰² в группу *Act. griseus*. В 1943 г. С. Ваксман и А. Генричи отнесли стрептомициновый штамм к роду *Streptomyces* и дали ему видовое название *Streptomyces griseus Krainsky*³⁰³.

Н. А. Красильников посвятил этому вопросу специальную работу³⁰⁴, в которой критически рассмотрел принцип таксономической идентификации продуцента стрептомицина Ваксмана, а также описал выделенный им штамм продуцента стрептомицинподобного антибиотика, оказавшегося, по утверждению Красильникова, разновидностью культуры *Act. globisporus*: «По своим морфологическим и культуральным признакам, равно как и по биохимическим свойствам описанные продуценты стрептомицина относятся к группе *Act. globisporus* и могут рассматриваться как разновидность, которой мы даем название *Act. globisporus streptomycini*»³⁰⁵.

Выделенный штамм был использован для промышленного получения антибиотика, достаточно сходного с американским стрептомицином, но отличающегося от последнего действием на устойчивые к стрептомицину штаммы туберкулезных палочек, стафилококки и кишечную палочку. Оба продуцента Красильников рассматривал как разновидности одного вида — *Act. globisporus*. Полученному препарату Красильников дал название «глобиспорин».

Начало заводского изготовления отечественного стреп-

³⁰¹ Красильников Н. А. Определитель лучистых грибов. М.: Изд-во АН СССР, 1941.

³⁰² Krainsky A Die Actinomyceten und ihre Bedeutung in der Natur. — Zbl. Bakteriol. Abt. II, 1941, Bd. 14, S. 649.

³⁰³ Waksman S. The nomenclature and classification of the Actinomycetes. — J. Bacteriol., 1943, vol. 45, p. 4.

³⁰⁴ Красильников Н. А. О классификации лучистых грибов Actinomycetales. — Микробиология, 1945, т. 14, с. 164.

³⁰⁵ Красильников Н. А. О видовом составе актиномицетов — продуцентов стрептомицина. — Микробиология, 1949, т. 18, с. 401.

томицина было огромным достижением. Богатый исследовательский и производственный опыт получения стрептомицина Н. А. Красильников подробно описал в первой своей монографии, посвященной антибиотикам³⁰⁶. Большое научное и даже психологическое значение имело начало терапевтического применения стрептомицина для лечения туберкулеза. Этому предшествовала огромная работа по массовому изготовлению препарата, его химической очистке, медико-биологическим и клиническим испытаниям. Красильников взял на себя труд по привлечению к этой работе микробиологов, биохимиков, химиков, физиологов, фармакологов, клиницистов. В практике отечественной медицины это был первый случай использования антибиотического препарата отечественного производства для лечения туберкулеза.

В последующие годы Красильников вновь возвращался к вопросу таксономической идентификации продуцента стрептомицина, указывая на сходство своей культуры с американским продуцентом стрептомицина. Красильников был против того, чтобы отнести его к группе серых актиномицетов, в связи с чем категорически возражал против ваксмановской номенклатуры — *Streptomyces griseus*. В конечном итоге он предложил новое наименование — *Act. streptomycini*. Под этим названием, иногда с подвидовой идентификацией — *Act. streptomycini* Krass. — продуцент стрептомицина был длительное время известен в отечественной специальной литературе³⁰⁷.

Против этого наименования выступил С. Ваксман. Он считал, что за «одной из благороднейших форм жизни, найденной среди актиномицетов»³⁰⁸ должно быть сохранено наименование *Streptomyces griseus*. Ваксман обосновывал свою точку зрения тем, что продуцент стрептомицина — типичный представитель группы актиномицетов с неделящимся мицелием и воздушными гифами с цепочками конидий. Как отмечалось, Ваксман и Генричи в 1943 г. отнесли эти формы к семейству *Streptomycetaceae*, к роду *Streptomyces*. В последние годы стала вновь применяться номенклатура С. Ваксмана,

³⁰⁶ Красильников Н. А. Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 165—205.

³⁰⁷ Прокофьева-Бельговская А. А. Строение и развитие актиномицетов. М.: Изд-во АН СССР, 1963.

³⁰⁸ Ваксман С. А. О классификации актиномицетов. — Микробио-

т. е. продуцент стрептомицина определяется термином *Streptomyces*.

В течение всей своей научной деятельности в области антибиоза Н. А. Красильников постоянно уделял большое внимание поискам новых антибиотиков. Под его руководством было выделено более 30 оригинальных продуцентов антибиотиков. Было получено большое число антибиотических препаратов, некоторые из которых получили применение в медицине, животноводстве, растениеводстве, в пищевой промышленности. Большинство из этих препаратов остались зафиксированными под цифровыми индексами, многие получили наименования, соответствующие, как правило, видовой идентификации продуцентов. Помимо уже названных — мицетина, аспергиллина и глобиспорина — наибольшую известность получили следующие препараты.

Из культур представителей обширной группы *Act. griseus*, о которых Красильников писал, что они отличаются особенно четко выраженными антагонистическими свойствами и широким спектром антимикробного воздействия, было выделено 15 антибиотических препаратов, получивших групповое название гризины. Из них гризин № 15 в качестве компонента вошел в состав кормогризина³⁰⁹ — комплексного препарата, используемого в животноводстве, а также в виде самостоятельного препарата, применяемого в растениеводстве для борьбы с заболеваниями цитрусовых, пораженных бактериями.

В 60-е годы под руководством Н. А. Красильникова было получено два антибиотика, составивших основу двух других кормовых препаратов: витаминина и кормарина. Продуцентом первого антибиотика является *Act. aureoverticillus* — представитель группы оранжевых актиномицетов, второго — *Act. aurigineus* — представитель группы желтых актиномицетов.

За период 1947—1960 гг. под руководством Н. А. Красильникова был получен ряд антибиотиков медицинского назначения, некоторые из которых получили терапевтическое применение, например лонгиспорин, выделенный в 1947 г. из культуры *Act. longisporus* (штамм № 135)³¹⁰.

логия, 1964, т. 33, с. 1080.

³⁰⁹ Красильников Н. А. Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 215.

³¹⁰ Там же, с. 244.

В 1960 г. был получен леворин — антибиотик полиенового ряда, его продуцентом является *Act. levoris*³¹¹. В ходе химического изучения отечественного леворина были выявлены некоторые его отличия от зарубежного препарата. Испытания этого препарата были осуществлены Ленинградским институтом антибиотиков. Антибиотик люридин с антивирусными и антифаговыми свойствами был выделен из культуры *Act. luridus* в 1957 г.³¹² Выше упоминалось о выделении из культуры *Act. chrysomallus* (штамм № 2703) антибиотика хризомаллина, оказавшегося эффективным при некоторых раковых заболеваниях³¹³. От одного из штаммов той же культуры был получен антибактериальный антибиотик — флюорин, сходный по своим свойствам с антибиотиком, образуемым *Act. citreofluorescens*. Антибиотик с противоопухолевыми и антиметаболитными свойствами был получен из культуры *Act. globisporus* (штамм № 81). Антибиотик вирусин, обладающий антивирусными свойствами, был выделен из культуры одного из штаммов (№ 1609) серых актиномицетов — *Act. virgocidus*. Антивирусными свойствами обладает и антибиотик виоларин, выделенный из культуры *Act. violarius* (штамм № 1212)³¹⁴.

Детальному изучению в лаборатории Н. А. Красильникова были подвергнуты антибиотики, синтезируемые актиномицетами, объединяемыми в группы, известные под названиями *Act. lavendulae* и *Act. venezuelae*. Была проведена таксономическая передифференциация этих групп, а также уточнена специфика антибиотикообразования у новых разновидностей. В последующие годы из групп *Act. lavendulae*, *Act. auranticus*, *Act. griseus*, *Act. antibioticus* были выделены штаммы, продуцирующие антибиотики, активные на парагриппозный вирус Сендай³¹⁵.

³¹¹ Красильников Н. А., Коренько А. И., Никитина Н. А. *Actinomyces levoris*.— Тр. ИВМИ, 1960, т. 8, с. 116.

³¹² Красильников Н. А., Коренько А. И., Мексина М. М., Валедицкая В. К., Веселов Н. М. О культуре актиномицета № 111 — *Act. luridus* nov. sp., образующего антивирусный антибиотик «люридин».— Микробиология, 1957, т. 26, с. 558.

³¹³ Коренько А. И., Красильников Н. А., Никитина Н. И., Соколова А. И. Актиномицеты флуоресцирующей группы.— Тр. ИВМИ, 1960, т. 8, с. 133.

³¹⁴ Красильников Н. А., Скрябин Г. К., Артамонова О. И. Новый антивирусный антибиотик — виоларин, образуемый фиолетовыми актиномицетами.— Антибиотики, 1952, № 3, с. 18.

³¹⁵ Жукова Р. А., Аркадьева Г. К., Кирсанова Р. В. Актиномице-

Антибиотики типа актиномицинов были получены от штамма № 1015 культуры *Act. fluorescens*³¹⁶ и штамма № 592 культуры *Act. flavescens*³¹⁷.

Принципы изыскания и выделения антибиотиков

Большой заслугой Н. А. Красильникова и его школы является разработка принципов и методов изыскания и получения новых антибиотиков. Этот раздел деятельности Красильникова включал в себя два связанных между собой направления. Первое — разработка методов поиска микробов-антагонистов в природе, подбор оптимальных условий их культивирования в лабораторных условиях и выявление специфики антагонистических свойств, совершенствование методов определения антимикробного спектра антибиотиков, изучение их терапевтических свойств в клинических условиях. Второе направление составили труды Красильникова по разработке технологических основ получения антибиотиков в заводских и полужаводских условиях.

Богатый материал, накопленный Красильниковым в итоге его деятельности в названных направлениях, был обобщен им в двух монографиях, посвященных теории и практике изыскания новых антибиотиков^{318, 319}. Весь фактический материал в этих работах освещался в связи с развиваемыми им теоретическими воззрениями в области антагонизма микробов. Новыми были высказанные Красильниковым соображения по поводу динамики и химизма биосинтеза антибиотиков, а также механизма их действия на микробные клетки. Его вывод — «нет единого механизма действия антибиотических веществ на микробные клетки. Разные антибиотики действуют по-разному» — подтвержден некоторыми данными современ-

ты — продуценты противовирусных антибиотиков. — В кн.: Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965, с. 345.

³¹⁶ *Кореняко А. И., Красильников Н. А., Никитина Н. И., Соколова А. И.* Актиномицеты флуоресцирующей группы. — Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 133.

³¹⁷ *Соколова А. И., Кириллова Н. Ф.* Антибиотик, полученный из *Actinomyces flavescens* (штамм 1015в). — В кн.: Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965, с. 230.

³¹⁸ *Красильников Н. А.* Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950.

³¹⁹ *Красильников Н. А.* Антагонизм микробов и антибиотические вещества. М.: Сов. наука, 1958, с. 180.

ных исследований этого сложного вопроса³²⁰. Насколько перспективными оказались суждения Красильникова об этапности и динамике процесса синтеза антибиотиков, свидетельствуют результаты исследований биогенеза антибиотиков и механизма их действия на живую клетку³²¹. Кроме того, подробное описание методик и техники лабораторных опытов, проведения производственных операций, возможных отклонений в процессах образования антибиотиков и способов их устранения, а также приемов определения терапевтической ценности антибиотиков делали труды Красильникова незаменимыми практическими руководствами, содержащими богатую и разностороннюю информацию. Ценность ее определялась тем, что весь представленный материал был оригинален, получен в результате собственной экспериментальной и практической деятельности.

Особое научное и практическое значение имело описание основных этапов получения антибиотиков. Этот комплексный многоаспектный процесс, состоящий из микробиологических, химических, технологических, химико-фармацевтических, терапевтических исследований и операций, Красильников описывал с исключительной обстоятельностью, воспроизводя последовательность всего процесса. Наибольшую ценность представляло описание задач и техники выполнения микробиологических исследований³²². Заметим, что Красильников всегда особо подчеркивал необходимость учета экологических особенностей распространения актиномицетов в природе: «При поисках активных актиномицетов-антагонистов,— писал он,— следует учитывать не только состав или тип почвы, географическое положение, высоту над уровнем моря и т. д., но также растительный покров, а равно время сбора почвенных образцов и время их исследования»³²³. И далее, развивая мысль о роли экологического фактора в формировании конкретных микробных ассоциаций: «В каждом отдельном месте обитания создаются

³²⁰ Куимова Т. Ф., Паронян А. Х. Литические процессы у лучистых грибов.— Успехи микробиологии, 1975, № 10, с. 173.

³²¹ Нефелова М. В. Биосинтез антибиотиков-полипептидов.— Успехи микробиологии, 1966, № 3, с. 192.

³²² Красильников Н. А. Антагонизм микробов и антибиотические вещества. М.: Сов. наука, 1958, с. 189.

³²³ Красильников Н. А. Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 12.

особые приспособленные формы или виды, отличающиеся друг от друга морфологическими, культуральными и другими признаками»³²⁴. Эти теоретические положения составили принципиальную основу поиска продуцентов антибиотиков.

Подробное описание в трудах Красильникова рецептур сред для культивирования актиномицетов (синтетических, «голодных», белковых и др.), условий массового выращивания и накопления нативных культур, биосинтеза антибиотиков в условиях поверхностного и глубинного культивирования, способов определения антибактериальных свойств (качественные и количественные пробы), методов микробиологического контроля в лабораторных и производственных условиях и т. д. давало полное представление об объеме и характере работы микробиолога в данной области.

Как уже отмечалось, Красильников первый в истории изучения антибиотикообразования сконцентрировал внимание на актинофагии как факторе, играющем важнейшую роль в производственном процессе синтеза антибиотиков. Уже в первой своей монографии он указал на ряд способов освобождения культур актиномицетов от актинофагов путем их очистки или получения фагоустойчивых штаммов.

Не менее ценным был изложенный Красильниковым материал, характеризующий специфику технологии производства антибиотиков. Это было детальное описание соответствующей аппаратуры, факторов, влияющих на процесс биосинтеза, методов микробиологического, биохимического и антибиотического контроля за течением производственного процесса, способов выделения и химической очистки антибиотических веществ. Один из выводов, сделанный Красильниковым в итоге изучения синтеза антибиотиков в производственных условиях — «можно установить закономерную связь образования и накопления антибиотических веществ с морфологическими и биохимическими показателями»³²⁵, — имел не только практическое значение, но и большой научный интерес. Заметим, что в дальнейшем это заключение получило конкретизацию в ходе изучения морфологии актиномице-

³²⁴ Там же, с. 11.

³²⁵ Красильников Н. А. Антагонизм микробов и антибиотические вещества. М.: Сов. наука, 1958, с. 215.

тов — продуцентов антибиотиков, выращиваемых в проточных культурах, влияния на них различных физико-химических факторов, связи морфологических преобразований с фазностью в биохимической активности продуцентов ³²⁶.

Новые данные науки и практики получения антибиотиков подтвердили правильность многих указаний Красильникова на нормы и приемы регуляции рядом факторов при глубинном культивировании. Например, по поводу значения аэрации он писал: «Количество притекающего кислорода не только влияет на интенсивность роста и размножение клеток, но и меняет их физиологические и биохимические особенности. Меняя по усмотрению режим аэрирования, можно управлять процессом, направляя деятельность микроорганизмов в ту или иную сторону» ³²⁷. По поводу значения кислотности среды Красильников отмечал, что «образование антибиотиков тесно коррелируется с изменением реакции среды. Зная кривую нормального развития культуры и характер изменения кислотности среды, в некоторых случаях можно по ним контролировать процесс» ³²⁸.

Все эти и многие другие факты и закономерности, связанные с процессом биогенеза антибиотиков, принципы и способы его воспроизведения и регуляции хорошо известны современному специалисту, работающему в области антибиотиков. Но именно экспериментальные и производственные данные, полученные Красильниковым и его сотрудниками, послужили фундаментом для развития этой отрасли знания. Именно поэтому его труды как в этой, так и в названных выше отраслях знания никогда не утратят своего научного и практического значения. Научное наследие Н. А. Красильникова всегда будет одной из самых ярких страниц в истории советской науки.

³²⁶ Бехтерева М. Н., Колесникова И. Г. Морфологические особенности актиномицетов *Act. lavendulae* и *Act. aureofaciens* при длительном выращивании их в проточной среде.— Микробиология, 1961, т. 30, с. 402.

³²⁷ Красильников Н. А. Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 79.

³²⁸ Там же, с. 81.

Послесловие

В 1983 г. исполнится 10 лет с того времени, как ушел из жизни Николай Александрович Красильников. Время, не изгладило, однако, его исключительно яркий образ в памяти людей, которым посчастливилось близко знать Николая Александровича. Для его многочисленных учеников и сотрудников образ его — образ учителя — лишь осветился как бы новым и дополнительным светом. Образы ярких людей время делает лишь еще более яркими.

Жизненный путь Николая Александровича своеобразен и в то же время типичен для целого поколения советских ученых, получивших высшее образование и начавших активную исследовательскую деятельность в годы, непосредственно следовавшие за Великой Октябрьской социалистической революцией. Тяжелые испытания легли на плечи этого поколения, и с честью несло оно по жизни свои трудовые и боевые знамена.

В наши годы все большей специализации и дифференциации микробиологической науки молодым микробиологам, вероятно, будет трудно представить себе тот огромный спектр научных проблем и вопросов, к которым обращался Николай Александрович на протяжении своего творческого пути. Здесь и фундаментальные проблемы систематики и эволюции микроорганизмов, проблемы взаимоотношений микроорганизмов друг с другом и с высшими растениями, деятельность микроорганизмов в почве и многие другие. Здесь и важнейшие вопросы использования деятельности микроорганизмов для блага людей — получение антибиотиков и других биологически активных соединений, настойчивый поиск путей, которыми микробиологическая наука могла бы вносить все возрастающий вклад в медицину, сельское хозяйство, промышленность нашей страны. Широта научных интересов, талант исследователя-естествоиспытателя, замечательное чувство нового, кипучая энергия и поражающая трудоспособность неизменно сопутствовали любым начинаниям Николая Александровича, стремившегося к созданию прочного и действенного союза между микробиологической наукой и всеми ее многочисленными приложениями в практике.

Книга о Николае Александровиче Красильникове, с которой познакомился читатель,— лишь первая попытка изучения его жизненного и творческого пути. Как ученику и соратнику Николая Александровича мне хотелось бы быть твердо уверенным в том, что в этом направлении последуют новые исследования. Своим послесловием я хотел бы пожелать этим исследованиям заслуженного успеха.

Академик Г. К. Скрыбин

Основные даты жизни и деятельности

- 1896, 6(18) декабря — В селе Подвески Калужской области родился Николай Александрович Красильников.
- 1911—1913 — Учеба в двухклассной уездной школе.
- 1913—1916 — Учеба в учительской школе в селе Путогино.
- 1918—1920 — Служба в рядах Красной Армии.
- 1921—1926 — Студент Петроградского (ныне Первого ленинградского) медицинского института.
- 1926—1929 — Учеба в аспирантуре медицинского института. Под руководством Г. А. Надсона провел первые самостоятельные исследования в Ботанической лаборатории института.
- 1929—1932 — Учеба в докторантуре медицинского института. Публикация первых научных трудов, посвященных проблемам систематики и экспериментальной изменчивости микроорганизмов.
- 1932—1935 — Участие в работе Заволжской экспедиции. Переключение научных интересов в область почвенной микробиологии и актиномицетологии. Опубликованы первые работы об актиномицетах.
- 1934 — Переезд из Ленинграда в Москву.
- 1935 — Назначен заведующим отделом микробактерий и актиномицетов Института микробиологии АН СССР, созданного на базе Микробиологической лаборатории.
- 1936, 29 апреля — Присуждено звание кандидата биологических наук по совокупности опубликованных научных трудов.
- 1937, 15 мая — Защита докторской диссертации на тему «Лучистые грибки и родственные им организмы».
- 1938, февраль — Назначен заведующим отделом почвенной микробиологии Института микробиологии АН СССР. Опубликована монография «Лучистые грибки и родственные им организмы Actinomycetales».
- 1939 — Получен (совместно с А. И. Коренько) первый отечественный антибиотик актиномицетного происхождения мицетин.
- 1941 — Публикация «Определителя лучистых грибов».
- 1941—1943 — Заведующий отделом почвенной микробиологии Института микробиологии АН СССР. Возглавил работы в области бактериальных удобрений и антибиотиков, выделен антибиотик аспергиллин.
- 1945 — Награжден орденом Трудового Красного Знамени и медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне».
- 1946, 4 декабря — Постановлением Отделения биологических наук СССР утвержден в звании члена-корреспондента АН СССР.
- 1947—1953 — Заведующий отделом новых антибиотиков Института пенициллина. Возглавил научную и организационную деятельность в области отечественного стрептомицина.
- 1951 — Присуждена Государственная премия за труд «Определитель бактерий и актиномицетов» (1949 г.). Монография «Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества» (1950 г.) отмечена золотой медалью и премией им. И. И. Мечникова.

- 1953—1973 — Заведующий кафедрой биологии почв Биолого-почвенного факультета МГУ.
- 1953 — Награжден вторым орденом Трудового Красного Знамени.
- 1957, октябрь — Присвоено звание Заслуженного деятеля науки РСФСР.
- 1958 — Назначен председателем Секции по биосинтезу антибиотиков и токсинов Научно-координационного совета по биохимии и физиологии микроорганизмов, избран членом Международного подкомитета по систематике актиномицетов. Начал работы в области кормовых антибиотиков. Вышли в свет труды: «Микроорганизмы почвы и высшие растения» и «Антагонизм микробов и антибиотические вещества».
- 1966, 17 декабря — В связи с 70-летием и за заслуги перед наукой награжден орденом Ленина.
- 1970 — Публикация монографии «Лучистые грибки (высшие формы)».
- 1972 — Удостоен Государственной премии за цикл работ (1950—1970 гг.) по биологии актиномицетов и разработке научных основ их практического использования.
- 1973, 11 июля — Николай Александрович Красильников скончался. Похоронен на Востряковском кладбище.

Список трудов Н. А. Красильникова

1. Красильников Н. А., Надсон Г. А. Об обратимости развития у дрожжей *Saccharomyces paradoxus* Batschlin.— Микробиол. журн., 1925, т. 1, с. 115.
2. Krassilnikov N. A., Nadson G. A. Sur la reversibilité du développement chez la levure.— С. r. Soc. biol., 1925, t. 43, p. 423.
3. Красильников Н. А. *Selenotila intestinalis* nov. sp.— новый грибок из кишечника бабочки *Brenthis pales* Schiff.— Микробиол. журн., 1927, т. 4, с. 134.
4. Красильников Н. А., Надсон Г. А. Дрожжи нектара цветов: *Anthomyces Renkaufii* Grüss.— Рус. арх. протистологии, 1927, т. 6, с. 30.
5. Красильников Н. А., Якимов В. Л., Кудрявцев В. И. К вопросу о лечении кокцидиоза.— Микробиол. журн., 1927, т. 4, с. 134.
6. Красильников Н. А. Микробы кишечника морской свинки — *Oscillospira Guilliermondii* и *Metabacterium polyspora*.— Микробиол. журн., 1928, т. 6, с. 247.
7. Krassilnikov N. A., Nadson G. A. Un nouveau genre d'Endomycetacees: *Guilliermondella* nov. gen.— С. r. Acad. Sci., 1928, t. 187, p. 307.
8. Красильников Н. А. О жизнеспособности дрожжей после пребывания их в спирте, эфире и ацетоне.— Микробиол. журн., 1929, т. 9, с. 114.
9. Красильников Н. А., Конокотина А. Г. О дрожжевых грибах из рода *Debaromyces* Klöcker и их распространении в природе.— Микробиол. журн., 1929, т. 9, с. 93.
10. Krassilnikov N. A. Die Belebung von Dauerhefe.— Z. phys. Chem., 1930, Bd. 187, S. 277.
11. Красильников Н. А. К вопросу о половом процессе у бактерий.— Изв. АН СССР. Отд. мат. и естеств. наук, 1932, № 9, с. 1329.
12. Красильников Н. А. О половом процессе у бактерий.— Вестн. микробиологии, эпидемиологии и паразитологии, 1932, т. 11, с. 209.
13. Красильников Н. А. Строение и развитие азотобактера в связи с полиморфизмом.— Микробиол. журн., 1932, т. 12, с. 16.
14. Красильников Н. А., Надсон Г. А. О каплях серы в клетках дрожжей.— Докл. АН СССР. Сер. А., 1932, № 10, с. 248.
15. Красильников Н. А., Надсон Г. А. Строение и развитие *Pontothrix longissima* Nads. et Krassiln. (*Chlamidothrix longissima* Molisch) — бесцветной водоросли из группы *Schizophyceae*.— Докл. АН СССР, 1932, № 10, с. 243.
16. Красильников Н. А., Надсон Г. А. Строение, развитие и расообразование у эндомицетов.— Докл. АН СССР. Сер. А, 1932, № 1, с. 313.
17. Красильников Н. А. Жизнь и строение актиномицетов.— Природа, 1933, № 12.
18. Красильников Н. А. Образование рас у *Sporobolomyces Phylip*

- rovii pov. sp.— Изв. АН СССР. Отд. мат. и естеств. наук, 1933, № 10, с. 1469.
19. Красильников Н. А. Влияние корневых выделений на развитие азотобактера и других почвенных микробов.— Микробиология, 1934, т. 3, с. 343.
 20. Красильников Н. А. История развития почвенных микобактерий.— Докл. АН СССР, 1934, т. 2, № 9, с. 577.
 21. Красильников Н. А. Образование рас у *Sacharomycetes cerevisiae* I. Так называемое «спонтанное» образование рас.— Изв. АН СССР. Отд. мат. и естеств. наук, 1934, № 2/3, с. 325.
 22. Красильников Н. А. Образование рас у *Sacharomycetes cerevisiae*. II. Образование рас под влиянием супрооптимальной температуры.— Изв. АН СССР. Отд. мат. и естеств. наук, 1934, № 2/3, с. 352.
 23. Красильников Н. А., Рыбалкина А. В., Габриелян М. С., Кондратьева Т. М. К микробиологической характеристике почв Заволжья.— Тр. Комис. по ирригации АН СССР, 1934, вып. 3, № 1.
 24. Krassilnikov N. A. Die Entwicklungsgeschichte der Bodenmycobacterien.— Zbl. Bakteriol. II Abt., 1934, Bd. 90, S. 428.
 25. Красильников Н. А. Микроорганизмы почв: (К работе микробиологической бригады в Заволжье).— Вестн. АН СССР, 1935, № 5, с. 59.
 26. Красильников Н. А. Половой процесс у дрожжей.— Микробиология, 1935, т. 4, с. 121.
 27. Красильников Н. А. Очаговое распространение микроорганизмов в почве.— Изв. АН СССР. Отд. мат. и естеств. наук, 1936, № 1, с. 193.
 28. Красильников Н. А., Кресс А. Е., Литвинов М. А. Влияние корневой системы на микроорганизмы почвы.— Микробиология, 1936, т. 5, с. 270.
 29. Красильников Н. А., Кресс А. Е., Литвинов М. А. Микробиологическая характеристика ризосферы культурных растений.— Микробиология, 1936, т. 5, с. 87.
 30. Красильников Н. А. Бактерицидность морской воды.— Микробиология, 1938, т. 7, с. 329.
 31. Красильников Н. А. Лучистые грибки и родственные им организмы. М.: Изд-во АН СССР, 1938.
 32. Красильников Н. А. Микобактерии.— Микробиология, 1938, т. 7, с. 466.
 33. Красильников Н. А. Новый род лучистых грибов — *Mucosoccus* nov. gen.— Микробиология, 1938, т. 7, с. 335.
 34. Красильников Н. А. Проактиномицеты.— Изв. АН СССР. Отд. мат. и естеств. наук, 1938, № 1, с. 139.
 35. Красильников Н. А. «Экстрабактериальная субстанция» и фильтрующиеся формы у *Azotobacter chroococcum*.— Микробиология, 1938, т. 7, с. 1066.
 36. Красильников Н. А. Явление автолиза у *Actinomycetales*. I. Культуральная и морфологическая картина автолиза.— Микробиология, 1938, т. 7, с. 708.
 37. Красильников Н. А., Кореняко А. И. Явление автолиза у актиномицетов. II. Влияние внешних факторов на автолиз актиномицетов и проактиномицетов.— Микробиология, 1938, т. 7, с. 229.

38. *Красильников Н. А., Таусон Т. А.* Изменчивость проактиномицетов и микобактерий.— *Микробиология*, 1938, т. 7, с. 50.
39. *Красильников Н. А.* Видовая чувствительность актиномицетов к радону.— *Микробиология*, 1939, т. 8, с. 721.
40. *Красильников Н. А.* Влияние почвенных бактерий на рост пшеницы.— *Микробиология*, 1939, т. 8, с. 523.
41. *Красильников Н. А., Гаркина Н. Р.* Влияние бактерий на рост изолированных корней растений.— *Микробиология*, 1939, т. 8, с. 957.
42. *Красильников Н. А., Коренько А. И.* Бактерицидное вещество актиномицетов.— *Микробиология*, 1939, т. 8, с. 673.
43. *Красильников Н. А.* Микрофлора ризосферы и ее влияние на рост и урожай растений.— *Химизация соц. земледелия*, 1940, № 7, с. 36.
44. *Красильников Н. А.* О взаимодействии микроорганизмов почвы с растениями.— *Природа*, 1940, № 3.
45. *Красильников Н. А.* О влиянии микроорганизмов на рост растений.— *Микробиология*, 1940, т. 9, с. 395.
46. *Красильников Н. А.* О микробиологических процессах в ризосфере растений.— *Пробл. сов. почвоведения*, 1940, № 11, с. 159.
47. *Красильников Н. А., Коренько А. И.* О методах количественного учета клубеньковых бактерий в почве.— *Микробиология*, 1940, т. 9, с. 27.
48. *Krassilnikov N. A.* The structure, development and classification of actinomycetales.— *Proc. 3th Intern. Congr. Microbiol.*, 1940, N 3.
49. *Красильников Н. А.* Изменчивость клубеньковых бактерий. I. Образование рас под влиянием бактериофага.— *Микробиология*, 1944, т. 10, с. 396.
50. *Красильников Н. А.* Изменчивость клубеньковых бактерий.— *Докл. АН СССР*, 1944, т. 31, с. 90.
51. *Красильников Н. А.* Изменчивость клубеньковых бактерий.— В кн.: *Рефераты научно-исследовательских работ ОБН АН СССР за 1940 г. М.: Изд-во АН СССР*, 1941, с. 74.
52. *Красильников Н. А.* Определитель лучистых грибов. М.: Изд-во АН СССР, 1941.
53. *Красильников Н. А.* Об индивидуальной изменчивости микроорганизмов.— *Журн. общ. биологии*, 1943, т. 4, с. 15.
54. *Красильников Н. А.* Бактериальная масса ризосферы растений.— *Микробиология*, 1944, т. 13, с. 144.
55. *Красильников Н. А.* Влияние лечебных препаратов на микрофлору ран.— *Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии*, 1944, № 9, с. 63.
56. *Красильников Н. А.* Влияние растительного покрова на микробный состав почвы.— *Микробиология*, 1944, т. 13, с. 187.
57. *Красильников Н. А.* Фитогормональное действие почвенных бактерий.— *Докл. АН СССР*, 1944, т. 45, с. 87.
58. *Красильников Н. А., Коренько А. И.* Влияние почвенной микрофлоры на вирулентность и активность клубеньковых бактерий.— *Микробиология*, 1944, т. 13, с. 39.
59. *Красильников Н. А.* Влияние растений на развитие азотобактера в почве.— В кн.: *Рефераты научно-исследовательских работ ОБН АН СССР за 1941—1943 гг. М.: Изд-во АН СССР*, 1945, с. 131.
60. *Красильников Н. А.* Влияние растительного покрова на мик-

- робный состав почвы.— В кн.: Рефераты научно-исследовательских работ ОБН АН СССР за 1941—1943 гг. М.: Изд-во АН СССР, 1945, с. 131.
61. Красильников Н. А. Защитное действие микробов в смешанных культурах.— Рефераты научно-исследовательских работ ОБН АН СССР за 1941—1943 гг. М.: Изд-во АН СССР, 1945, с. 131.
 62. Красильников Н. А. Микробиологические основы бактериальных удобрений. М.: Изд-во АН СССР, 1945.
 63. Красильников Н. А. О классификации лучистых грибов Actinomyetales.— Микробиология, 1945, т. 14, с. 164.
 64. Красильников Н. А. Прививка новых свойств вирулентности клубеньковым бактериям.— Микробиология, 1945, т. 14, с. 230.
 65. Красильников Н. А. Стимуляция полового процесса у грибов продуктами жизнедеятельности бактерий.— Микробиология, 1945, т. 14, с. 377.
 66. Красильников Н. А., Коренько А. И. Антибактериальные свойства грибка *Aspergillus niger*.— Микробиология, 1945, т. 14, с. 347.
 67. Красильников Н. А., Коренько А. И. Биологические лечебные препараты — мицетин и аспергеллин.— В кн.: Рефераты научно-исследовательских работ ОБН АН СССР за 1941—1943 гг. М.: Изд-во АН СССР, 1945, с. 132.
 68. Красильников Н. А., Коренько А. И. Мицетин и его бактерицидные свойства.— Микробиология, 1945, т. 14, с. 80.
 69. Красильников Н. А., Никитина Н. И. Влияние разлагающихся корней на состав микрофлоры в почве.— Почвоведение, 1945, № 2, с. 132.
 70. Красильников Н. А. Антибиотики: (Лекции проф. З. Ваксмана в АН СССР).— Вестн. АН СССР, 1946, № 10, с. 103.
 71. Красильников Н. А. Влияние клубеньковых бактерий на азотфиксацию клевера в условиях стерильных культур.— Микробиология, 1946, т. 15, с. 279.
 72. Красильников Н. А. Микрофлора почвы и севооборот.— Соц. земледелие, 1946, 5 июня.
 73. Красильников Н. А., Гаркина Н. Р. Микробиологические факторы утомления почв.— Микробиология, 1946, т. 15, с. 109.
 74. Красильников Н. А., Коренько А. И. Влияние не клубеньковых бактерий на рост и азотфиксацию бобовых растений.— Микробиология, 1946, т. 15, с. 417.
 75. Красильников Н. А., Разницына Е. А. Бактериальный метод борьбы с фузариозом сосны.— Агробиология, 1946, № 5/6, с. 109.
 76. Красильников Н. А. Антагонистические свойства микроорганизмов.— Журн. общ. биологии, 1947, т. 8, с. 53.
 77. Красильников Н. А. Задачи изучения антибиотиков.— Вестн. АН СССР, 1947, № 5, с. 24.
 78. Красильников Н. А. Мицетин и актиномицеты.— Новости медицины, 1947, № 6.
 79. Красильников Н. А. Новый вид гетеротрофных азотфиксаторов.— В кн.: Рефераты научно-исследовательских работ ОБН АН СССР за 1945 г. М.: Изд-во АН СССР, 1947, с. 142.
 80. Красильников Н. А. О веществах половой функции у растений.— В кн.: Рефераты научно-исследовательских работ ОБН АН СССР за 1945 г. М.: Изд-во АН СССР, 1947, с. 146.

81. *Красильников Н. А.* Понятие о виде у бактерий.— *Микробиология*, 1947, т. 16, с. 381.
82. *Красильников Н. А.* Распространение и активность азотфиксаторов.— *Агробиология*, 1947, № 5, с. 56.
83. *Красильников Н. А., Коренько А. И.* Бактерицидность растительного сока.— В кн.: *Рефераты научно-исследовательских работ ОБН АН СССР за 1945 г.* М.: Изд-во АН СССР, 1947, с. 146.
84. *Красильников Н. А., Коренько А. И.* Влияние клубеньковых бактерий на рост и азотфиксацию клевера.— *Рефераты научно-исследовательских работ ОБН АН СССР за 1945 г.* М.: Изд-во АН СССР, 1947, с. 142.
85. *Красильников Н. А., Коренько А. И.* Прирост растительной массы в связи с количеством клубеньков на корнях бобовых растений.— *Рефераты научно-исследовательских работ ОБН АН СССР за 1945 г.* М.: Изд-во АН СССР, 1947, с. 144.
86. *Красильников Н. А., Коренько А. И., Гаркина Н. Р.* Фильтрующиеся формы бактерий в почве.— *Рефераты научно-исследовательских работ ОБН АН СССР за 1945 г.* М.: Изд-во АН СССР, 1947, с. 141.
87. *Красильников Н. А.* Влияние растительного покрова на развитие и активность клубеньковых бактерий в почве.— В кн.: *Пути повышения активности клубеньковых бактерий.* М., 1948.
88. *Красильников Н. А.* О классификации бактерий.— *Микробиология*, 1948, т. 17, с. 105.
89. *Красильников Н. А.* Предисловие.— В кн.: *Дюбо Р.* Бактериальная клетка. М.: Изд-во иностр. лит., 1948.
90. *Красильников Н. А.* Микробиологические факторы обрастания камней углекислым кальцием.— *Микробиология*, 1949, т. 18, с. 128.
91. *Красильников Н. А.* Микроорганизмы почвы и урожайность растений.— *Агробиология*, 1949, № 2, с. 49.
92. *Красильников Н. А.* Микрофлора лишайников.— *Микробиология*, 1949, т. 18, с. 224.
93. *Красильников Н. А.* О видовом составе актиномицетов — продуцентов стрептомицина.— *Микробиология*, 1949, т. 18, с. 397.
94. *Красильников Н. А.* Определитель бактерий и актиномицетов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949.
95. *Красильников Н. А.* Роль микроорганизмов в выветривании горных пород. I.— *Микрофлора*, 1949, т. 18, с. 318.
96. *Красильников Н. А.* Роль микроорганизмов в выветривании горных пород. II. Очаговое распространение микроорганизмов на поверхности скальных пород.— *Микробиология*, 1949, т. 18, с. 492.
97. *Красильников Н. А.* Роль микроорганизмов в плодородии почв.— *Соц. земледелие*, 1949, 28 марта.
98. *Красильников Н. А.* Существует ли азотобактер в лишайниках? — *Микробиология*, 1949, т. 18, с. 3.
99. *Красильников Н. А.* Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950.
100. *Красильников Н. А.* Мицетин.— В кн.: *Сборник по антибиотикам.* М.: Изд-во АН СССР, 1950.
101. *Красильников Н. А.* Предисловие.— В кн.: *Валлери-Радо Р.* Жизнь Л. Пастера. М.: Изд-во иностр. лит., 1950.

102. *Красильников Н. А.* Предисловие.— В кн.: Штейнхауз Эд. А. Микробиология насекомых. М.: Изд-во иностр. лит., 1950.
103. *Красильников Н. А.* Биологическое значение антибактериальных веществ.— Тр. ИНМИ, 1951, т. 1, с. 142.
104. *Красильников Н. А.* Внутри- и межвидовые антагонистические взаимоотношения у микроорганизмов.— Успехи соврем. биологии, 1951, т. 31, с. 346.
105. *Красильников Н. А.* Глобиспорин.— В кн.: Сборник по антибиотикам. М.: Изд-во АН СССР, 1951.
106. *Красильников Н. А.* О внутри- и межвидовом антагонизме у микроорганизмов.— Докл. АН СССР, 1951, т. 77, с. 117.
107. *Красильников Н. А.* Сравнительная характеристика новых антибиотиков актиномицетного происхождения.— В кн.: Сборник по антибиотикам. М.: Изд-во АН СССР, 1951.
108. *Красильников Н. А.* Существует ли внутривидовой антагонизм у микроорганизмов.— Природа, 1951, № 7, с. 159.
109. *Красильников Н. А.* Усвоение корнями растений продуктов жизнедеятельности микробов.— Докл. АН СССР, 1951, т. 79, с. 879.
110. *Красильников Н. А., Коренько А. И., Никитина Н. И., Скрябин Г. К.* Внутри- и межвидовые взаимоотношения и принципы распознавания вида у микроорганизмов.— Изв. АН СССР, Сер. биол., 1951, № 4, с. 66.
111. *Красильников Н. А., Коренько А. И., Никитина Н. И., Скрябин Г. К.* О специфике межвидового антагонизма как принципе распознавания и подразделения видов у микроорганизмов.— Докл. АН СССР, 1951, т. 77, с. 725.
112. *Красильников Н. А., Мирзабекян Р. О., Аскарлова О.* Применение антибиотиков при некоторых заболеваниях растений.— Докл. АН СССР, 1951, т. 79, с. 1025.
113. *Красильников Н. А., Никитина Н. И.* Влияние продуктов жизнедеятельности бактерий на активность антибиотиков.— Микробиология, 1951, т. 20, с. 217.
114. *Красильников Н. А.* Антибиотики в растениеводстве.— Природа, 1952, № 7, с. 17.
115. *Красильников Н. А.* Антибиотические свойства пади.— Микробиология, 1952, т. 21, с. 19.
116. *Красильников Н. А.* (отв. ред.). Вопросы микробиологии в виноделии и виноградарстве.— Тр. конф. по микробиологии в 1950 г. М.: Изд-во АН СССР, 1952.
117. *Красильников Н. А.* Выделение ферментов корнями растений.— Докл. АН СССР, 1952, т. 87, с. 309.
118. *Красильников Н. А.* Микроорганизмы и плодородие почв в свете учения В. Р. Вильямса.— Изв. АН ЛатвССР, 1952, № 5, с. 5.
119. *Красильников Н. А.* О взаимоотношениях почвенной микрофлоры с высшими растениями.— В кн.: Вопросы микробиологии в виноделии и виноградарстве. М.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 133.
120. *Красильников Н. А.* О строении и развитии стрептококков.— Тр. ИНМИ, 1952, т. 2, с. 33.
121. *Красильников Н. А.* Об антагонизме у микробов.— Мед. работник, 1952, 29 июля.
122. *Красильников Н. А.* Роль микроорганизмов в дополнительном питании растений.— Успехи соврем. биологии, 1952, т. 33, с. 321.
123. *Красильников Н. А., Худякова Ю. А., Бирюзова В. И., Жгути-*

- ковый аппарат у азотобактера в электронном микроскопе.— Тр. ИНМИ, 1952, т. 2, с. 44.
124. *Красильников Н. А.* Инактивация антибиотиками токсина, образуемого грибом *Botritis cinerea*.— Докл. АН СССР, 1953, т. 40, с. 1159.
 125. *Красильников Н. А.* Микробы-антагонисты и антибиотические вещества в растениеводстве.— Изв. СССР. Сер. биол., 1953, № 2, с. 49.
 126. *Красильников Н. А.* Микробы-антагонисты и их значение в жизни растений. М.: Знание, 1953.
 127. *Красильников Н. А., Коренько А. И., Артамонова О. И.* Распространение актиномицетов-антагонистов в почвах.— Микробиология, 1953, т. 22, с. 3.
 128. *Красильников Н. А.* Дрожжи.— В кн.: Определитель низших растений. М.: Сов. наука, 1954, т. 3/4.
 129. *Красильников Н. А.* Микробы-антагонисты и антибиотические вещества как фактор устойчивости растений к инфекциям.— Докл. АН СССР, 1954, т. 94, с. 1171.
 130. *Красильников Н. А.* Микробы и высшие растения.— Мол. колхозник, 1954.
 131. *Красильников Н. А.* Микроорганизмы и плодородие почв.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1954, № 2, с. 14.
 132. *Красильников Н. А.* Образование и накопление антибиотических веществ в почве.— Докл. АН СССР, 1954, т. 94, с. 957.
 133. *Красильников Н. А.* О внеклеточных формах у микроорганизмов.— Успехи соврем. биологии, 1954, т. 37, с. 22.
 134. *Красильников Н. А.* О применении антибиотиков в растениеводстве.— Вестн. АН СССР, 1954, № 1, с. 80.
 135. *Красильников Н. А.* О роли микробов в жизни растений. М.: Знание, 1954.
 136. *Красильников Н. А.* Видовая специфичность антибиотиков и установление ее методом экспериментальной изменчивости.— В кн.: II Всесоюз. конф. по антибиотикам: Тез. докл. М., 1955, с. 7.
 137. *Красильников Н. А.* Индуцированная изменчивость у бактерий.— Успехи соврем. биологии, 1955, т. 40, с. 179.
 138. *Красильников Н. А.* Международная конференция по антибиотикам в Варшаве.— Вестн. АН СССР, 1955, № 7, с. 87.
 139. *Красильников Н. А.* О взаимоотношении почвенных микроорганизмов с высшими растениями.— В кн.: Тр. конф. по микотрофии растений. М.: Изд-во АН СССР, 1955, с. 6.
 140. *Красильников Н. А.* О классификации актиномицетов, продуцирующих антибиотики.— В кн.: Тр. Междунар. симпоз. по антибиотикам в Варшаве. М.: Изд-во АН СССР, 1955, с. 1.
 141. *Красильников Н. А.* О международном совещании по антибиотикам в Варшаве.— Микробиология, 1955, т. 24, с. 501.
 142. *Красильников Н. А.* Почвенно-климатические факторы изменчивости бактерий.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1955, № 5, с. 72.
 143. *Красильников Н. А.* Сотрудничество ученых в борьбе с инфекциями.— Природа, 1955, № 8, с. 53.
 144. *Красильников Н. А., Беззубенкова А. П.* Влияние бактерий на усвоение растениями органических веществ.— Докл. АН СССР, 1955, т. 101, с. 1127.
 145. *Красильников Н. А., Дробков А. А., Широков О. Г., Шевякова Н. И.* О действии радиоактивных элементов на развитие

- клубеньковых бактерий и азотобактера.— В кн.: Всесоюз. совещ. по микроэлементам: Тез. докл. Рига, 1955.
146. Красильников Н. А., Коренько А. И., Мирчинк Т. Г. О токсикозе подзолистых почв.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1955, № 3, с. 33.
 147. Красильников Н. А., Кучаева А. Г. О характере продвижения и распределения антибиотиков в тканях древесных пород при внекорневом введении их.— Докл. АН СССР, 1955, т. 102, с. 375.
 148. Красильников Н. А. Actinomicetes.— БМЭ, 1956, т. 1, с. 550.
 149. Красильников Н. А. Микрофлора высокогорных скальных пород и ее азотфиксирующая деятельность.— Успехи соврем. биологии, 1956, т. 41, с. 177.
 150. Красильников Н. А. О международной конференции по антибиотикам в Китае.— Вестн. АН СССР, 1956, № 6, с. 101.
 151. Красильников Н. А., Бехтерева М. Н. Применение метода флюоресцентной микроскопии для распознавания живых и мертвых актиномицетов.— Микробиология, 1956, т. 25, с. 273.
 152. Красильников Н. А., Котелев В. В. Влияние почвенных бактерий на усвоение растениями соединений фосфора.— Докл. АН СССР, 1956, т. 110, с. 858.
 153. Красильников Н. А., Кублицкая М. А. Микробные токсины и антитоксины в образовании хлороза у виноградной лозы.— Докл. АН СССР, т. 110, с. 703.
 154. Красильников Н. А. Влияние антибиотиков на рост животных.— Вестн. с-х науки, 1957, № 2, с. 93.
 155. Красильников Н. А. Изменчивость микроорганизмов под влиянием внешних воздействий.— В кн.: Тез. докл. совещ., посвящ. 40-летию ВОСР. М., 1957, с. 12—13.
 156. Красильников Н. А. О значении почвенных микроорганизмов в питании растений.— Микробиология, 1957, т. 26, с. 659.
 157. Красильников Н. А. Применение антибиотиков в растениеводстве.— Вестн. с-х науки, 1957, № 5, с. 41.
 158. Красильников Н. А. Эколого-географическая изменчивость.— В кн.: Тр. совещ. по почвенной микробиологии. М., 1957, с. 13.
 159. Красильников Н. А., Белозерский А. Н., Раугенштейн Я. И., Коренько А. И., Никитина Н. И., Соколова А. И., Урысон С. О. Антибиотик гризин (гриземин) и его продуценты.— Микробиология, 1957, т. 26, с. 418.
 160. Красильников Н. А., Коренько А. И., Мексина М. М., Валеди́нская Л. К., Веселов Н. М. О культуре актиномицета № 111 — *Actinomyces luridus* nov. sp., образующей антивирусный антибиотик «люридин».— Микробиология, 1957, т. 26, с. 558.
 161. Красильников Н. А., Котелев В. В. Качественное определение фосфатазной активности некоторых групп почвенных микроорганизмов.— Докл. АН СССР, 1957, т. 117, с. 894.
 162. Красильников Н. А., Котелев В. В., Сергеева Н. В., Сабельникова В. И. Влияние почвенных бактерий на усвоение растениями фосфора из трикальцийфосфата.— Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук, 1957, № 9.
 163. Красильников Н. А., Кофанова Н. Д. Действие антибиотиков на фаги.— Антибиотики, 1957, № 1, с. 5.
 164. Красильников Н. А., Скрыбин Г. К. Развитие науки об антибиотиках в исследованиях советских микробиологов.— Антибиотики, 1957, № 5, с. 3.
 165. Krassilnikov N. A. La classification des actinomycetés producteurs d'antibiotiques.— Ann. Inst. Pasteur, 1957, t. 92, p. 597.

166. *Красильников Н. А.* Антагонизм микробов и антибиотические вещества. М.: Сов. наука, 1958.
167. *Красильников Н. А.* Микробы-активаторы и жизнь растений. М.: Знание, 1958.
168. *Красильников Н. А.* Микробы, стимулирующие рост растений.— Вестн. с-х. науки, 1958, № 7, с. 52.
169. *Красильников Н. А.* Микроорганизмы почвы и высшие растения. М.: Изд-во АН СССР, 1958.
170. *Красильников Н. А.* Почвенно-климатические факторы изменчивости микроорганизмов.— Тр. ИНМИ, 1958, т. 5, с. 107.
171. *Красильников Н. А.* Советский гиббереллин.— Вестн. АН СССР, 1958, № 6, с. 70.
172. *Красильников Н. А.* Советский гиббереллин.— Природа, 1958, № 7, с. 81.
173. *Красильников Н. А., Дробков А. А., Широков О. Г.* Аккумуляция естественных радиоактивных элементов почвенными микроорганизмами.— Докл. АН СССР, 1958, т. 120, с. 5.
174. *Красильников Н. А., Звягинцев Д. Г.* Применение флуоресцентной микроскопии в отраженном свете для изучения почвенной микрофлоры.— Докл. АН СССР, 1958, т. 123, с. 366.
175. *Красильников Н. А., Коренько А. И., Артамонова О. И.* О самоугнетении у актиномицетов.— Докл. АН СССР, 1958, т. 120, с. 900.
176. *Красильников Н. А., Котелев В. В.* К методике изучения роли микроорганизмов в питании растений фосфором.— Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук, 1958, № 7.
177. *Красильников Н. А., Скрябин Г. К., Артамонова О. И.* Новый антивирусный антибиотик — виоларин, образуемый фиолетовыми актиномицетами.— Антибиотики, 1958, № 3, с. 18.
178. *Красильников Н. А., Чайлахян М. Х., Асеева И. В., Хлопенкова Л. П.* О гиббереллиноподобном веществе, образуемом почвенными дрожжами.— Докл. АН СССР, 1958, т. 123, с. 1124.
179. *Красильников Н. А., Чайлахян М. Х., Скрябин Г. К., Хохлова Ю. М., Улезло И. В., Константинов Т. Н.* О стимулирующем действии гиббереллинов различного происхождения.— Докл. АН СССР, 1958, т. 121, с. 755.
180. *Красильников Н. А.* На VII Международном микробиологическом конгрессе.— Антибиотики, 1959, № 4, с. 121.
181. *Красильников Н. А.* О видовой значимости антибиотических веществ.— Микробиология, 1959, т. 28, с. 179.
182. *Красильников Н. А.* Прививка новых свойств клубеньковых бактерий методом индукции.— В кн.: Достижения мичуринской науки в микробиологию. М.: Сельхозгиз, 1959.
183. *Красильников Н. А.* Советский гиббереллин создан.— Техника — молодежи, 1959, № 2, с. 11.
184. *Красильников Н. А.* Факторы, изменяющие свойства микроорганизмов.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1959, № 6, с. 814.
185. *Красильников Н. А., Калакуцкий Л. В.* Явление «свечения» в нитях мицелия актиномицетов в падающем свете.— Докл. АН СССР, 1959, т. 129, с. 1165.
186. *Красильников Н. А., Котелев В. В.* Адсорбция фосфата почвенных микроорганизмов корнями кукурузы.— Микробиология, 1959, т. 28, с. 4.
187. *Красильников Н. А., Скрябин Г. К., Асеева И. В., Корсунская Л. О.* Дегидрирование в положении 1, 2 гидрокортизона

- при помощи *Mycobacterium* sp. № 193.— Докл. АН СССР, 1959 т. 128, с. 836.
188. Красильников Н. А., Скрыбин Г. К., Асеева И. В., Корсунская Л. О. Трансформация кортизона в преднизон при помощи *Mycobacterium* sp. № 193.— Докл. АН СССР, 1959, т. 128, с. 1063.
 189. Krassilnikov N. A. Diagnostic der Bacterien und Actinomyceten von N. A. Krassilnikov. Jena: Fischer, 1959.
 190. Krassilnikov N. A. La classification des Actinomycetes par la methode de la variation expérimentelle.— Ann. Inst. Pasteur, 1959, t. 196, p. 434.
 191. Krassilnikov N. A. The influence of soil Bacteria on the free aminoacid content of Papilionaceus plants.— Folia microbiol., 1959, roč. 4, s. 45.
 192. Krassilnikov N. A. Utilisation des antagonistes bacteriens dans la lutte contre infections des plantes.— Ann. Inst. Pasteur, 1959, t. 196, p. 548.
 193. Красильников Н. А. (отв. ред.). Биология отдельных групп актиномицетов — продуцентов антибиотиков.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8.
 194. Красильников Н. А. Значение микроорганизмов в токсикозе почв.— Докл. на VII Междунар. конгр. микробиологов в США. М.: Изд-во АН СССР, 1960.
 195. Красильников Н. А. Молочнокислые бактерии.— БМЭ, 1960, т. 18, с. 1122.
 196. Красильников Н. А. О правилах классификации актиномицетов — продуцентов антибиотиков.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 21.
 197. Красильников Н. А. О принципах классификации актиномицетов.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 7.
 198. Красильников Н. А., Агре Н. С. Актиномицеты бело-синей группы.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 254.
 199. Красильников Н. А., Аргамонова О. И. Актиномицеты фиолетовой группы.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 275.
 200. Красильников Н. А., Виноградова К. А. Актиномицеты хромогенной группы.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 202.
 201. Красильников Н. А., Егорова С. А. Восстановление пигментации и антибиотических свойств у лейкомутантов *Act. coelicolor* при помощи микробных метаболитов.— Докл. АН СССР, 1960, т. 134, с. 1218.
 202. Красильников Н. А., Жукова Р. А., Яшин В. Б. О возможности использования антибиотиков для защиты наружных волокнистых покровов подземных силовых кабелей от разрушения их микроорганизмами.— Микробиология, 1960, т. 29, с. 446.
 203. Красильников Н. А., Калакуцкий Л. В. Об образовании склероциев актиномицетами и систематическом положении рода *Chainia*.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 45.
 204. Красильников Н. А., Коренько А. И., Никитина Н. И. *Actinomyces globisporus* — подгруппа актиномицетов глобиспоровой группы.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 56.
 205. Красильников Н. А., Коренько А. И., Никитина Н. И. *Actinomyces levoris*.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 116.
 206. Красильников Н. А., Коренько А. И., Никитина Н. И., Соколова А. И. Актиномицеты флуоресцирующей группы.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 133.
 207. Красильников Н. А., Кучаева А. Г., Скрыбин Г. К., Таптыкова С. Д. Актиномицеты буро-зеленой группы.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 226.

208. *Красильников Н. А., Никитина Н. И., Кондратьева И. К.* *Actinomyces pneumonicus* nov. sp.—новый вид глобиспоровой группы.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 160.
209. *Красильников Н. А., Никитина Н. И., Коренько А. И.* Культуры актиномицетов вида *Actinomyces streptomycini* Krass.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 85.
210. *Красильников Н. А., Никитина Н. И., Коренько А. И.* *Actinomyces vulgaris*.— Тр. ИНМИ, 1960, т. 8, с. 104.
211. *Красильников Н. А., Скрабин Г. К.* Исследование в области антибиотиков и антибиотическая промышленность Японии.— Антибиотики, 1960, № 3, с. 121.
212. *Красильников Н. А., Чайлахян М. Х., Кучаева А. Г., Иванов К. И., Хлопенкова Л. П., Асеева И. В., Кравченко Б. Ф.* Получение гиббереллина и определение его физиологической активности в связи с применением в растениеводстве.— Физиология растений, 1960, т. 7, с. 112.
213. *Красильников Н. А., Юань Цзи-Шэн.* Новый вид в группе *Auranticus*.— Микробиология, 1960, т. 29, с. 482.
214. *Красильников Н. А.* Аминокислоты из микроорганизмов.— Успехи соврем. биологии, 1961, т. 52, с. 149.
215. *Красильников Н. А.* О таксономической значимости некоторых признаков у актиномицетов.— Микробиология, 1961, т. 30, с. 743.
216. *Красильников Н. А.* Основные принципы определения и распознавания видов у микроорганизмов.— Микробиология, 1961, т. 30, с. 799.
217. *Красильников Н. А.* (отв. ред.). Применение антибиотиков в растениеводстве.— Тр. I Всесоюз. конф. по изучению и применению антибиотиков в растениеводстве. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1961.
218. *Красильников Н. А.* Современные достижения препаративной микробиологии.— Вестн. АН СССР, 1961, № 5, с. 46.
219. *Красильников Н. А., Асеева И. В., Бабьева И. П., Каптерева Ю. В., Широков О. Г., Коршунов И. С.* Биосинтез аминокислот почвенными микроорганизмами.— Докл. АН СССР, 1961, т. 141, с. 1480.
220. *Красильников Н. А., Ерошин В. К.* Селективное микробиологическое окисление 11-оксигруппы гидрокортизона.— Докл. АН СССР, 1961, т. 137, с. 968.
221. *Красильников Н. А., Калакуцкий Л. В., Кириллова Н. Ф.* Новый род лучистых грибов — *Promicromonospora* gen. nov.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1961, № 1, с. 107.
222. *Красильников Н. А., Юань Цзи-Шэн.* *Actinosporangium* — новый род семейства Actinoplanaceae.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1961, № 4, с. 113.
223. *Красильников Н. А.* Новый род лучистых грибов *Actinopusidium* nov. gen. Actinimycetaceae.— Микробиология, 1962, т. 31, с. 250.
224. *Красильников Н. А.* Основные принципы группировки актиномицетов — продуцентов антибиотиков.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1962, № 4, с. 576.
225. *Красильников Н. А.* Основные принципы классификации микроорганизмов.— В кн.: Руководство по микробиологической клинике и эпидемиологии инфекционных болезней. М.: Медгиз, 1962, т. 1, с. 22.
226. *Красильников Н. А., Ковешников А. Д.* *Act. tumescens*

- п. sp.— новый вид, вызывающий разрушение опухоли у растений.— *Микробиология*, 1962, т. 31, с. 589.
227. *Красильников Н. А., Кореньяко А. И., Никитина Н. И.* О внешних признаках в систематике актиномицетов.— *Антибиотики*, 1962, № 3, с. 3.
 228. *Красильников Н. А., Леонова Н. И., Кореньяко А. И., Гаврилова О. А., Хохлова Ю. М., Артамонова О. И., Улезло И. В., Никитина Н. И.* Оранжевые актиномицеты как стимуляторы в подкормке птиц.— *Микробиология*, 1962, т. 31, с. 595.
 229. *Красильников Н. А.* Изменчивость клубеньковых бактерий внутри клубеньков бобовых растений.— *Изв. АН СССР. Сер. биол.*, 1963, № 5, с. 693.
 230. *Красильников Н. А.* Микробные метаболиты как факторы дополнительного питания животных.— В кн.: *Вопросы химизации животноводства*. М.: Сельхозгиз, 1963, с. 121.
 231. *Красильников Н. А.* (отв. ред.). *Микроорганизмы в сельском хозяйстве: (Тр. межвуз. науч. конф.)*. М.: Изд-во МГУ, 1963.
 232. *Красильников Н. А.* Микроорганизмы и их метаболиты в подкормке животных.— *Изв. АН СССР. Сер. биол.*, 1963, № 7, с. 798.
 233. *Красильников Н. А.* Основные проблемы и задачи современной сельскохозяйственной и почвенной микробиологии. В кн.: *Микроорганизмы в сельском хозяйстве*. М.: Изд-во МГУ, 1963, с. 9.
 234. *Красильников Н. А.* О терминологии актиномицетов и проактиномицетов.— *Микробиология*, 1963, т. 32, с. 988.
 235. *Красильников Н. А.* Почвенные микроорганизмы — продуценты гиббереллинов и гиббереллиноподобных веществ.— В кн.: *Гиббереллины и их действие на растения*. М.: Изд-во АН СССР, 1963.
 236. *Красильников Н. А., Дуда В. И.* Превращение ядерных структур при спорообразовании у анаэробных бактерий рода *Clostridium*.— *Докл. АН СССР*, 1963, т. 152, с. 454.
 237. *Красильников Н. А., Дуда В. И., Соколов А. А.* Внешние выросты у спор анаэробных бактерий рода *Clostridium*.— *Докл. АН СССР*, 1963, т. 152, с. 735.
 238. *Красильников Н. А., Кореньяко А. И., Соколова А. И., Никитина Н. И., Кириллова Н. Ф.* О межвидовой специфике антагонизма как видовом признаке.— *Микробиология*, 1963, т. 32, с. 7.
 239. *Красильников Н. А., Кучаева А. Г., Гешева Р. Л., Таптыкова С. Д., Смирнова Л. М.* Биология актиномицетов группы «*Fradiaea*».— *Изв. АН СССР. Сер. биол.*, 1963, № 2, с. 261.
 240. *Красильников Н. А., Кучаева А. Г., Таптыкова С. Д., Гешева Р. Л.* Кератиновая активность актиномицетов группы «*Fradiaea*».— *Докл. АН СССР*, 1963, т. 148, с. 1400.
 241. *Красильников Н. А., Широков О. Г., Кучаева А. Г.* Влияние различных сочетаний микроорганизмов на рост и образование гиббереллина у грибов *Fusarium moniforme* 8—10 и *Fusarium* sp. (белый).— В кн.: *Гиббереллины и их действие на растения*. М.: Изд-во АН СССР, 1963.
 242. *Красильников Н. А., Якубов Г. З., Хохлова Ю. М., Артамонова О. И., Улезло И. В.* Изучение антибиотиков, образуемых актиномицетами флюдетовой группы.— *Микробиология*, 1963, т. 32, с. 748.
 243. *Krassilnikov N. A.* Degeneration and preservation of microorga

- nisms during laboratory storage.— Z. allg. Microbiol., 1963, Bd. 3, S. 198.
244. *Krassilnikov N. A.* Synthesis of Antibiotics in regard to Taxonomy of Actinomycetes— Z. allg. Microbiol., 1963, Bd. 3, S. 143.
245. *Красильников Н. А.* Роль микробных метаболитов в плодородии почв.— В кн.: Физика, химия, биология и минералогия почв СССР. М.: Наука, 1964, с. 274.
246. *Красильников Н. А., Агре Н. С.* Новый род лучистых грибов — Actinobifida n. gen. Желтая группа — Actinobifida dichotomisa nov. sp.— Микробиология, 1964, т. 33, с. 935.
247. *Красильников Н. А., Гукасян А. В.* Bacillus tuviensis — новый возбудитель болезни сибирского шелкопряда.— Микробиология, 1964, т. 33, с. 664.
248. *Красильников Н. А., Дуда В. И.* О типах формирования ядерных структур у анаэробных бактерий типа Clostridium.— Докл. АН СССР, 1964, т. 154, с. 1191.
249. *Красильников Н. А., Дуда В. И.* Ядерный аппарат при спорообразовании у анаэробов.— Микробиология, 1964, т. 33, с. 85.
250. *Красильников Н. А., Дуда В. И., Соколов А. А.* Выросты на поверхности спор анаэробных бактерий родов Clostridium.— Микробиология, 1964, т. 33, с. 454.
251. *Красильников Н. А., Дуда В. И., Соколов А. А.* Новые типы спороношения у бактерий-анаэробов.— Докл. АН СССР, 1964, т. 159, с. 434.
252. *Krassilnikov N. A.* On two species of Thermopolispora.— Hindustan Antibiot. Bull., 1964, vol. 6, p. 97.
253. *Krassilnikov N. A.* Systematic position of ray fungi among the lower organisms.— Hindustan Antibiot. Bull., 1964, vol. 6, p. 97.
254. *Krassilnikov N. A.* Taxonomic studies of the genus Thermoactinomycetes.— Intern. Bull. Bacteriol. Nomencl. and Taxon., 1964, vol. 14, p. 109.
255. *Krassilnikov N. A., Duda V. I.* The fate of nuclear material during sporulation in anaerobic bacteria.— Z. allg. Microbiol., 1964, Bd. 4, S. 242.
256. *Krassilnikov N. A.* The role of microorganisms in plant life.— In: Recent Progress in Microbiol: VIII Intern. Congr. for Microbiol., 1964, p. 283.
257. *Красильников Н. А.* (отв. ред.). Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965.
258. *Красильников Н. А.* Микробиологическое оздоровление почв.— Агрехимия, 1965, № 9, с. 19.
259. *Красильников Н. А.* О терминологии актиномицетов и проактиномицетов.— В кн.: Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965, с. 5.
260. *Красильников Н. А.* Синие актиномицеты.— В кн.: Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965, с. 58.
261. *Красильников Н. А., Агре Н. С.* Бурая группа Actinobifida chromogena n. sp.— Микробиология, 1965, т. 34, с. 284.
262. *Красильников Н. А., Асем Хусейн.* Количественное распространение актиномицетов в египетских почвах.— В кн.: Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965, с. 356.
263. *Красильников Н. А., Асем Хусейн.* Новый вид актиномицетов Actinomycetes rubro-cyaneus.— В кн.: Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965, с. 133.
264. *Красильников Н. А., Гаркина Н. Р.* Групповой состав лучистых

- грибков в актиномикозных узлах.— В кн.: Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965, с. 269.
265. *Красильников Н. А., Дробков А. А.* Аккумуляция естественных радиоактивных элементов азотобактером и клетками водорослей и простейших организмов.— Докл. АН СССР, 1965, т. 163, с. 486.
266. *Красильников Н. А., Егорова С. А.* Зеленые актиномицеты.— В кн.: Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965, с. 160.
267. *Красильников Н. А., Калакуцкий Л. В.* О систематическом положении лучистых грибков среди низших организмов.— В кн.: Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965, с. 13.
268. *Красильников Н. А., Кореняко А. И., Никитина Н. И.* Актиномицеты желтой группы.— В кн.: Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965, с. 205.
269. *Красильников Н. А., Сорочкина Е. И., Алферова В. А., Беззубенкова А. П.* Группировка синих актиномицетов.— В кн.: Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965, с. 74.
270. *Красильников Н. А.; Ходжибаева С. М., Мирчинк Т. Г.* Образование токсинов грибом *Verticillium dahliae* — возбудителем вилта хлопчатника.— Агрехимия, 1965, № 10, с. 128.
271. *Красильников Н. А., Эль-Регистан Г. И., Кириллова Н. Ф.* Каротиноидные пигменты из *Proactinomyces asteroides*.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1965, № 1, с. 128.
272. *Красильников Н. А., Юань Цзи-Шэн.* Видовой состав оранжевых актиномицетов.— В кн.: Биология отдельных групп актиномицетов. М.: Наука, 1965, с. 28.
273. *Красильников Н. А.* (отв. ред.). Методы изучения почвенных микроорганизмов и их метаболитов. М.: Изд-во МГУ, 1966.
274. *Красильников Н. А., Болжанская Э. В., Соколов А. А.* Перерождение жгутиков у азотобактера.— Микробиология, 1966, т. 35, с. 296.
275. *Красильников Н. А., Денисова С. И., Куимова Т. Ф., Меньшиков Г. П.* Антифаговое и противоопухоловое вещество, выделенное из *Actinomyces globisporus*, специфически взаимодействующее с ДНК.— Докл. АН СССР, 1966, т. 170, с. 970.
276. *Красильников Н. А., Дуда В. И.* Ультраструктура выростов на поверхности спор анаэробных бактерий.— Докл. АН СССР, 1966, т. 171, с. 1196.
277. *Красильников Н. А., Саоно С., Бабьева И. П.* Стимуляция полового процесса грибов почвенными дрожжами.— Микробиология, 1966, с. 35, с. 524.
278. *Красильников Н. А., Эль-Регистан Г. И.* Изучение пигментов красно-оранжевых актиномицетов.— Микробиология, 1966, т. 35, с. 581.
279. *Красильников Н. А.* (отв. ред.). Методы хранения коллекционных культур микроорганизмов. М.: Наука, 1967.
280. *Красильников Н. А.* Микробы и ядохимикаты в борьбе с вредителями растений.— С-х. биология, 1967, т. 2, с. 867.
281. *Красильников Н. А.* Роль микроорганизмов в миграции естественных радиоактивных элементов в породах и почвах.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1967, № 5, с. 714.
282. *Красильников Н. А., Алферова В. А., Агре Н. С.* Сравнительное

- изучение термофильных и мезофильных актиномицетов, образующих синий пигмент.— Микробиология, 1967, т. 36, с. 489.
283. Красильников Н. А., Бабьева И. П., Хасан Меавод. Новый род почвенных дрожжей *Zygotriporomyses* gen. nov.— Микробиология, 1967, т. 36, с. 923.
284. Красильников Н. А., Беляев С. С. О распространении *Saurobacter* в некоторых почвах.— Микробиология, 1967, т. 36, с. 1083.
285. Красильников Н. А., Блинов Н. О., Алферова В. А. *Actinomyces suanoglomerus* — продуцент новых антибиотиков из группы рубромицинов-гризеородинов.— Антибиотики, 1967, № 7, с. 562.
286. Красильников Н. А., Дуда В. И., Сингер М. Антимикробные свойства споросных бактерий.— Микробиология, 1967, т. 36, с. 125.
287. Красильников Н. А., Кириллова Н. Ф., Эль-Регистан Г. И., Агре Н. С. Таксономическое значение максимумов поглощения пигментов красно-оранжевых лучистых грибов.— Микробиология, 1967, т. 36, с. 129.
288. Красильников Н. А., Скворцова И. Н. Об инактивации антибиотика альбомидина.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1967, № 1, с. 125.
289. Красильников Н. А., Эль-Регистан Г. И., Агре Н. С. Исследование пигментов *Actinobifida dichotoma*.— Микробиология, 1967, т. 36, с. 602.
290. Красильников Н. А. Актиномицеты.— Ветеринарная энциклопедия, 1968, т. 1, с. 113.
291. Красильников Н. А., Агре Н. С., Дорохова Л. В., Соколов А. А. Изучение трех новых видов актиномицетов-термофилов.— Микробиология, 1968, т. 37, с. 75.
292. Красильников Н. А., Агре Н. С., Эль-Регистан Г. И. Новые термофильные виды рода *Micropolyspora*.— Микробиология, 1968, т. 37, с. 1065.
293. Красильников Н. А., Дуда В. И. Ультраструктура колпачков на спорах анаэробных бактерий.— Докл. АН СССР, 1968, т. 179, с. 970.
294. Красильников Н. А., Дуда В. И., Пивоваров Г. Е. Строение спор у двух новых видов анаэробных бактерий — *Clostridium taiposporum* n. sp. и *Bacillus penicillus* n. sp.— Микробиология, 1968, т. 37, с. 488.
295. Красильников Н. А., Зенова Г. М. Актиномицеты, разлагающие углеводороды парафинового ряда.— Микробиология, 1968, т. 37, с. 870.
296. Красильников Н. А. А. Е. Крисс (к 60-летию со дня рождения).— Микробиология, 1968, т. 37, с. 1133.
297. Krassilnikov N. A. On taxonomy of ray fungi.— Hindustan Antibiot. Bull., 1968, vol. 11, N 1, p. 1.
298. Krassilnikov N. A. Ray fungi.— Annu. Rep. Inst. food microbiol., 1968, vol. 21, p. 45.
299. Krassilnikov N. A., Kalakoutscii L. A., Agre N. S. Comparative study of some oligosporic Actinimycetes.— Hindustan Antibiot. Bull., 1968, vol. 10, N 4, p. 254.
300. Krassilnikov N. A., Marchenko I. V., Egorova S. A., Blinov N. O. The role of iron in the formation of green pigments by Actinimycetes.— Z. allg. Mikrobiol., 1968, Bd. 8, Hft. 5, S. 437.
301. Красильников Н. А. Витаминизация.— Ветеринарная энциклопедия, 1969, т. 2, с. 62.

302. Красильников Н. А., Дуда В. И. Локализация дегидрогеназ в клетках анаэробных спороносных бактерий.— Докл. АН СССР, 1969, т. 184, с. 959.
303. Красильников Н. А., Зенова Г. М., Степанова Л. Н. Усвоение углекислого газа лучистыми грибами.— Микробиология, 1969, т. 38, с. 962.
304. Красильников Н. А., Кириллова Н. Ф., Феофилова Е. П., Шибалдина А. Д. Влияние некоторых мутагенных факторов на образование пигментов актиномицетами красно-оранжевой группы.— Микробиология, 1969, т. 38, с. 604.
305. Красильников Н. А., Ковальский Ю. М., Харатьян И. Г. Действие урана на биосинтез свободных аминокислот микроорганизмами рода *Mucosoccus*.— Вестн. МГУ, 1969, № 6, с. 84.
306. Красильников Н. А., Коронелли Т. В. Образование цитилпальмитата из *n*-гексадекана культурой *Mucobacterium* штамм 3.— Микробиология, 1969, т. 38, с. 757.
307. Красильников Н. А., Садыков Ш. И. Подсчет бактерий кишечных термитов.— Микробиология, 1969, т. 38, с. 346.
308. Красильников Н. А., Хусейн А. Слизистые актиномицеты Египта.— Микробиология, 1969, т. 38, с. 878.
309. Красильников Н. А., Эль-Регистан Г. И., Артамонова О. И. Исследование пигментов штамма И-22 вида *Act. rutilus* Krass.— Микробиология, 1969, т. 38, с. 403.
310. Красильников Н. А. Лучистые грибки: Высшие формы. М.: Наука, 1970.
311. Красильников Н. А. (отв. ред.) Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М.: Изд-во МГУ, 1970.
312. Красильников Н. А. О некоторых современных проблемах сельскохозяйственной микробиологии.— В кн.: Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 5.
313. Красильников Н. А., Беляев С. С. Морфология и развитие *Saulobacter*.— Микробиология, 1970, т. 39, с. 352.
314. Красильников Н. А., Дорохова Л. А., Агре Н. С., Калакуцкий Л. В. Изучение морфологии двух культур, относящихся к роду *Micromonospora*.— Микробиология, 1970, т. 39, с. 95.
315. Красильников Н. А., Дорохова Л. А., Агре Н. С., Калакуцкий Л. В. Электронномикроскопическое изучение спорообразования у *Micromonospora*.— Микробиология, 1970, т. 39, с. 680.
316. Красильников Н. А., Егорова С. А., Марченко И. В., Блинов Н. О. Изучение пигментов зеленых актиномицетов *Actinomyces nigriviridis*.— Микробиология, 1970, т. 39, с. 846.
317. Красильников Н. А., Кураиши Т. Ф., Куимова Т. Ф., Скалозуб Н. К. Об антифаговом веществе, выделенном из *Actinomyces globisporus*.— Микробиология, 1970, т. 39, с. 120.
318. Красильников Н. А., Кураиши Т. Ф., Куимова Т. Ф., Соколов А. А. Морфологические изменения некоторых микроорганизмов, вызванные антибиотиком 81 А, выделенным из *Actinomyces globisporus*.— Микробиология, 1970, т. 39, с. 499.
319. Красильников Н. А., Марченко И. В., Егорова С. А., Блинов Н. О., Коренько А. И. Изучение пигментов зеленых актиномицетов группы *Actinomyces iacurus* — *Actinomyces flavoviridis*.— Микробиология, 1970, т. 39, с. 1010.
320. Красильников Н. А., Садыков Ш. И. Бактерии кишечника термитов.— Микробиология, 1970, т. 39, с. 651.
321. Красильников Н. А., Хозлова Ю. М., Миронова С. Н., Коре-

- няко А. И. Дифференциация актиномицетов, отнесенных к виду *Actinomycetes galbus* по характеру пигментов.— Микробиология, 1970, т. 39, с. 840.
322. Красильников Н. А., Эль-Регистан Г. И., Ильясова В. Б., Агре Н. С. Инфракрасные спектры целых клеток *Actinomycetes*, *Proactinomycetes* и *Mycobacterium*.— Микробиология, 1970, с. 39, с. 471.
323. *Krassilnikov N. A., El-Registan G. A., Agre N. S., Iliasova V. B.* The infra-red spectra of whole cells of ray fungus.— In: Symp. «Taxonomy of the Actinomycetales». Jena: Fischer, 1970.
324. Красильников Н. А., Беляев С. С. Развитие *Caulobacter* в смешанных культурах.— Микробиология, 1971, т. 40, с. 1010.
325. Красильников Н. А., Дорохова Л. А., Агре Н. С. Ультраструктура гиф и спор *Actinomycetes megasporus*.— Микробиология, 1971, т. 40, с. 517.
326. Красильников Н. А., Зенова Г. М., Коронелли Т. В. Исследование биомассы и липидов парафинокисляющих лучистых грибов с помощью микробиологических тестов.— Микробиология, 1971, т. 40, с. 68.
327. Красильников Н. А., Коронелли Т. В. О природе полярных липидов парафинокисляющей культуры *Mycobacterium rubrum*.— Микробиология, 1971, т. 40, с. 230.
328. Красильников Н. А., Степанов Л. Н., Коронелли Т. В., Дуда В. И. О новом виде парафинокисляющих микобактерий.— Микробиология, 1971, т. 40, с. 1040.
329. Красильников Н. А., Терехов О. С., Зенова Г. М. Влияние стереоизомеров тирозина на образование меланиноподобных пигментов актиномицетов.— Микробиология, 1971, т. 40, с. 481.
330. Красильников Н. А., Терехов О. С., Зенова Г. М., Эчетебу О. К. Образование пигментов у актиномицетов при усвоении стереоизомеров аминокислот.— Микробиология, 1971, т. 40, с. 621.
331. Красильников Н. А., Хохлова Ю. М., Калмыкова Г. Я., Казак А. А., Кофанова Н. Д., Сергеева Л. Н. Ростовое вещество, образуемое *Actinomycetes albodenitrificans*.— Микробиология, 1971, т. 40, с. 242.
332. Красильников Н. А., Эль-Регистан Г. И., Ильясова В. Б., Агре Н. С. Инфракрасные спектры целых клеток термофильных представителей семейства *Micromonosporaceae*.— Микробиология, 1971, т. 40, с. 68.
333. Красильников Н. А. Кормогризин.— Ветеринарная энциклопедия, 1972, т. 3, с. 628.
334. Красильников Н. А., Верзилов В. В., Максимов В. Н. Оптимальные питательные среды для образования нуклеаз актиномицетами.— Микробиология, 1972, т. 41, с. 964.
335. Красильников Н. А., Комарова Г. В., Козлова А. Н., Эль-Регистан Г. И., Егорова С. А. Культивирование *Phycomyces blaesleanus* при изучении полового процесса.— Микробиология, 1972, т. 41, с. 93.
336. Красильников Н. А., Коронелли Т. В., Дуда В. И. Поверхностные структуры клеток парафинокисляющей микобактерии *Mycobacterium parafinicum*.— Микробиология, 1972, т. 41, с. 313.
337. Красильников Н. А., Коронелли Т. В., Калюжная Т. В. Окрашенные парафинокисляющие микобактерии.— Микробиология, 1972, т. 41, с. 513.
338. Красильников Н. А., Коронелли Т. В., Розынов Б. В. Алифа-

- тические и миколовые кислоты *Mycobacterium parafinicum*.— Микробиология, 1972, т. 41, с. 808.
339. Красильников Н. А., Гузева Л. Н., Ефимова Т. П., Агре Н. С. Жирные кислоты мицелия актиномицетов, образующих споры.— Микробиология, 1973, т. 42, с. 26.
340. Красильников Н. А., Козлова А. Н., Конова И. В., Эль-Регистан Г. И., Комарова Г. В., Дужа М. В., Кислова Л. М. Метаболит *Actinomyces olivadeus*, стимулирующий зиготообразование *Phycomyces blakesleanus*.— Микробиология, 1973, т. 42, с. 550.
341. Красильников Н. А., Коронелли Т. В., Бисько Н. А. Биосинтез пентилпальмитата культурой *Mycobacterium seroformans*.— Микробиология, 1973, т. 42, с. 1028.
342. Красильников Н. А., Коронелли Т. В., Островский Д. Н., Бисько Н. А. О локализации ферментов, образующих воск в клетках *Mycobacterium seroformans*.— Микробиология, 1973, т. 42, с. 779.
343. Красильников Н. А., Коронелли Т. В., Розынов Б. В., Калужная Т. В. Миколовые кислоты окрашенных парафинокисляющих микобактерий.— Микробиология, 1973, т. 42, с. 240.
344. Красильников Н. А., Ломтагидзе З. Ш., Кучаева А. Г. Изучение некоторых вопросов физиологии образования синих пигментов актиномицетов.— Микробиология, 1973, т. 42, с. 809.
345. Красильников Н. А. Основные принципы классификации бактерий и актиномицетов.— В кн.: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1974, т. 1, с. 288.
346. Красильников Н. А. Порядок микобактерии (*Mycobacteriales*).— В кн.: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1974, т. 1, с. 288.
347. Красильников Н. А., Дуда В. И. Бактерии и актиномицеты.— В кн.: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1974, т. 1, с. 181.
348. Красильников Н. А., Зенова Г. М., Бушуева О. А. Черно-коричневый внутриклеточный пигмент у *Actinomyces brunneorectus*.— Микробиология, 1974, т. 43, с. 448.
349. Красильников Н. А., Конев Ю. Е. О классификации муточкатых актиномицетов.— В кн.: Биология лучистых грибов. М.: Наука, 1975, с. 3.
350. Красильников Н. А., Кузнецова И. В., Гаврилова О. А., Хохлова Ю. М. Ростстимулирующие препараты из актиномицетов.— В кн.: Биология лучистых грибов. М.: Наука, 1975, с. 187.
351. Красильников Н. А., Паронян А. Х., Куимова Т. Ф. Биология группы автолизующихся мезофильных актиномицетов.— В кн.: Биология лучистых грибов. М.: Наука, 1975, с. 71.
352. Красильников Н. А., Паронян А. Х., Куимова Т. Ф. Сравнительная характеристика способности свергивать молоко у различных представителей порядка Actinomycetales.— Микробиология, 1975, т. 44, с. 538.
353. Красильников Н. А., Придачина Н. Н., Гузева Л. Н., Дужа М. В., Эль-Регистан Г. И., Агре Н. С. Спектральные характеристики *Micropolyspora* и близких к ним актиномицетов.— Микробиология, 1975, т. 44, с. 657.
354. Красильников Н. А., Скалозуб Н. Т., Куимова Т. Ф. К вопросу об антибиотиках, образуемых культурой P-42 *Act. tumescens* Krassilnikov et Koveshnikov, 1962.— В кн.: Биология лучистых грибов. М.: Наука, 1975, с. 179.

355. Красильников Н. А., Эль-Регистан Г. Й., Козлова А. Н., Комарова Т. В., Дужа М. В., Конова И. В. Влияние метоболитов актиномицетного происхождения на некоторые стадии полового процесса мукооральных грибов.— В кн.: Биология лучистых грибов. М.: Наука, 1975, с. 130.

Литература о Н. А. Красильникове

1. *Кашкин П. Н.* Книга Н. А. Красильникова «Антагонизм микробов и антибиотические вещества».— Антибиотики, 1953, № 4, с. 122.
2. К 60-летию со дня рождения и 30-летию научной, педагогической и общественной деятельности Н. А. Красильникова.— Антибиотики, 1957, № 3, с. 63.
3. Н. А. Красильников: (к 70-летию со дня рождения).— Антибиотики, 1967, № 5, с. 446.
4. К семидесятилетию со дня рождения Н. А. Красильникова.— Микробиология, 1967, т. 36, с. 188.
5. Н. А. Красильников: (Некролог).— Микробиология, 1973, т. 42, с. 950.
6. *Куимова Т. Ф.* Научная конференция микробиологов, посвященная памяти Николая Александровича Красильникова.— Микробиология, 1975, т. 44, с. 507.
7. *Kalakoutskii L. V.* Nikolai Alexandrovitch Krassilnikov.— 1896—1973.—Intern. J. Systematic Bacteriol., 1975, Oct, p. 393—395.

Содержание

От автора	5
ЧАСТЬ ПЕРВАЯ	
Жизненный путь	7
Детство и юность	7
Студенческие годы	10
Аспирантура и докторантура	18
Заволжская экспедиция	27
Предвоенные годы	30
Годы войны	36
Новатор	42
Широкое признание	62
Последнее десятилетие	69
ЧАСТЬ ВТОРАЯ	
Научная деятельность	78
Первые шаги в науке	79
Проблемы почвенной и сельскохозяйственной микро- биологии	88
Актиномицетология	131
Антагонизм микробов и антибиотики	169
ПОСЛЕСЛОВИЕ	192
Основные даты жизни и деятельности	194
Список трудов Н. А. Красильникова	196
Литература о Н. А. Красильникове	214

Вера Николаевна Гутина
Николай Александрович Красильников
(1896—1973)

Утверждено к печати
редколлекцией серии
«Научно-биографическая литература»
Академии наук СССР

Редактор издательства **Т. И. Белова**
Художественный редактор **Н. А. Фильчагина**
Технический редактор **Т. С. Жарикова, Е. В. Лойко**
Корректоры **Р. С. Алимова, Е. В. Шевченко**

ИБ № 24558

Сдано в набор 29.3.82,
Подписано к печати 10.6.82.
Т-07498. Формат 84×108^{1/16}
Бумага книжно-журнальная
Гарнитура обыкновенная. Печать высокая
Усл. печ. л. 11,34 Усл. кр. отт. 11,55 Уч.-изд. л. 12,8
Тираж 19800 экз. Тип. зак. 1511
Цена 75 к.

Издательство «Наука»
117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90
2-я типография издательства «Наука»
121099 Москва, Г-99, Шубинский пер., 10



В. Н. Гугина
**Николай
Александрович
КРАСИЛЬНИКОВ**



ВЫШЛА ИЗ ПЕЧАТИ:

Колаковский А. А., Воронов Ю. Н.

ЮРИЙ НИКОЛАЕВИЧ ВОРОНОВ

(1874—1931)

М.: Наука, 1981, 5,6 л. 35 к.

Книга посвящена жизни и деятельности известного русского ботаника профессора Юрия Николаевича Воронова. Он работал в области систематики, ботанико-географии, микологии, был крупным специалистом по субтропическим, каучуконосным и другим полезным растениям. Особенно много сделано Ю. Н. Вороновым по изучению флоры Кавказа. В книге приводятся сведения о коллегах ученого, о различных научных организациях начала XX века. Эта работа должна рассматриваться как часть истории отечественного естествознания. Рассчитана на широкий круг читателей, интересующихся развитием отечественной науки.

Заказы просим направлять по одному из перечисленных адресов магазина «Книга — почтой» «Академкнига»:

- 480091 Алма-Ата, 91, ул. Фурманова, 91/97
- 370005 Баку, 5, ул. Джапаридзе, 13
- 734001 Душанбе, проспект Ленина, 95
- 252030 Киев, ул. Пирогова, 4
- 443002 Куйбышев, проспект Ленина, 2
- 197110 Ленинград, П-110, Петрозаводская ул., 7-А
- 117192 Москва, В-192, Мичуринский проспект, 12
- 630090 Новосибирск, 90, Морской проспект, 22
- 620151 Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137
- 700029 Ташкент, Л-29, ул. К. Маркса, 28
- 450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10
- 720001 Фрунзе, бульвар Дзержинского, 42
- 310003 Харьков, Уфимский пер., 4/6