

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО

ОБРАЗОВАНИЯ РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН

НАЦИОНАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ УЗБЕКИСТАНА

ИМЕНИ МИРЗО УЛУГБЕКА

Биолого-почвенный факультет

Курсовая работа

на тему:

**Фотосинтезирующие бактерии и бактериальный
фотосинтез.**

Выполнила:

Азизов Н.

Проверил:

Сафаров А.К.

Ташкент-2015

Фотосинтезирующие бактерии и бактериальный фотосинтез.

Содержание

Введение.....3

Глава I. Фотосинтезирующие организмы и их жизнедеятельность.

1.1 Об эволюции фотосинтеза и фотосинтезирующих организмов.....	4
1.2 Экология фотосинтезирующих организмов.....	5
1.3 Морфология и систематика фотосинтезирующих организмов.....	6
1.4 Физиология фотосинтезирующих организмов.....	10

Глава II. Процесс бактериального фотосинтеза.

2.1 Строение фотосинтезирующего аппарата.....	20
2.2 Пигменты.....	23
2.3 Компоненты электронтранспортной цепи.....	29
2.4 Начальные стадии фотосинтеза.....	33
2.5 Пути использования первичных стабильных продуктов фотосинтеза	39
Использованная литература.....	45

Введение

Жизнь на Земле в различных ее проявлениях прямо или косвенно зависит от процесса фотосинтеза.

Среди фотосинтезирующих организмов главенствующее место сейчас занимают зеленые растения. Именно их деятельность, связанная с использованием энергии света, является основным процессом, ведущим к увеличению на Земле свободной энергии в виде вновь синтезируемых органических веществ. Кроме того, фотосинтез у растений приводит к образованию молекулярного кислорода. Таким образом, создаются два компонента биосферы, без которых невозможно существование большинства современных форм жизни.

Возникновению фотосинтеза по тому типу, как он протекает у растений, очевидно предшествовала длительная эволюция. Отдельные этапы ее можно до известной степени представить в результате изучения свойств разных групп фото трофных организмов. Большой интерес в данном отношении представляют фотосинтезирующие бактерии. Кроме того, сравнительное исследование фотосинтеза у бактерий и растений помогает выявить важнейшие общие закономерности этого процесса.

Бактерии во многих отношениях удобны для изучения механизма фотосинтеза, в первую очередь его начальных стадий. Эта задача имеет первостепенное значение, так как с ее решением связана возможность воспроизведения фотосинтеза *in vitro*.

Привлекает к себе внимание способность фотосинтезирующих бактерий к азотфиксации, особенно потому, что на одних и тех же организмах можно сопоставить и сравнительно изучать два важнейших биологических процесса. Интересны фотосинтезирующие бактерии для выяснения причин анаэробности некоторых микроорганизмов, возникновения дыхания, а также круговорота серы в природе и путей окисления ее неорганических соединений.

В последнее время фотосинтезирующих бактерий вместе с другими микроорганизмами начинают применять для очистки сточных вод и получения дешевого кормового сырья.

Таким образом, аспекты изучения фотосинтезирующих бактерий достаточно широки. Они связаны не только с познанием многообразия биологических процессов на Земле и практическим использованием микроорганизмов, но и с задачами экзобиологии.

Со времени открытия фотосинтезирующих бактерий, в последнее время называемых фототрофными бактериями, прошло более ста лет. Сначала появились описания микроорганизмов, известных сейчас как пурпурные серобактерии. Несколько позднее были обнаружены зеленые серобактерии и, наконец, несерные пурпурные бактерии. Такое деление фототрофных бактерий сохраняется до настоящего времени. Оно основано на некоторых особенностях их физиологии, а также составе пигментов. Литература, посвященная фототрофным бактериям, весьма обширна. Особенно много работ появилось в последние годы. В настоящем обзоре сделана попытка обобщить основные сведения о фототрофных бактериях и бактериальном фотосинтезе с привлечением последних данных.

Глава I. Фотосинтезирующие организмы и их жизнедеятельность.

1.1 ОБ ЭВОЛЮЦИИ ФОТОСИНТЕЗА И ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИХ ОРГАНИЗМОВ

Сравнительное изучение фотосинтеза у бактерий и растений позволяет составить некоторое представление об эволюции этого процесса и фотосинтезирующих форм.

Полагают, что первый фототрофный организм возник на Земле около 3 миллиардов лет назад. По своей организации эта форма, видимо, была близка к фотосинтезирующим бак-териям, но, возможно, содержала хлорофилл а. Кроме хло-рофилла в состав фотосинтезирующего аппарата, локализуемого в цитоплазматической мембране, могли быть включены цитохром с и хиноны. Это обеспечивало транспорт электрона по циклическому пути, что приводило к синтезу АТФ. При посредстве хинонов могло также происходить взаимодействие с экзогенными субстратами, имеющими такой же потенциал (около 0).

Поскольку в окружающей анаэробной среде содержались восстановленные органические субстраты, этот организм использовал в основном энергию света на их фотоассимиляцию.

Из ныне существующих фототрофов ближе всего к такой форме анаэробные представители несерных пурпурных бактерий.

В дальнейшем с изменением условий среды наряду с использованием готовых органических субстратов фототроф-ные организмы, вероятно, приобрели способность к усвоению углекислоты сначала по типу гетеротрофной фиксации, а затем автотрофной ассимиляции. При этом в качестве доноров электрона (водорода) они использовали соединения с довольно высоким окислительно-восстановительным потенциалом, как это имеет место у пурпурных и зеленых серобактерий, когда они растут на минеральных средах. Однако уже в это время мог возникнуть механизм, обеспечивающий образование достаточно сильного восстановителя, т. е. нециклический путь переноса электрона.

Дальнейшим важнейшим шагом эволюции явилось приобретение способности фотосинтезирующих форм, содержащих хлорофилл а, использовать в качестве донора электрона воду. Для этого оказалось необходимым сочетать две фотохимические реакции и возникли две пигментные системы, выполняющие разные функции. В результате процесс фотосинтеза стал сопровождаться выделением кислорода, а фототроф-ные организмы оказались независимыми от наличия доноров электрона, имеющихся в ограниченном количестве. Такой тип фотосинтеза, свойственный зеленым растениям, дал им большие преимущества и позволил занять доминирующее место среди других растительных форм.

Вначале фотосинтез, очевидно, обеспечивал все энергетические потребности клеток, и первичные продукты его использовались в разных направлениях. В дальнейшем с развитием способности к дыханию фотосинтез у растений приобрел более специализированный характер. Большое значение в этом процессе стало иметь образование запасных веществ, служащих субстратом для конструктивного метаболизма и для окисления кислородом, связанного с получением энергии.

Таким образом, у растений создалась возможность разграничения во времени, а затем и пространственно процессов роста и фотосинтеза. Обособление этих функций явилось предпосылкой для создания многоклеточных форм с дифференциацией и специализацией органов и тканей, что имеет место у высших растений.

Организмы, у которых фотосинтез стал сопровождаться выделением кислорода, могли явиться также формами, положившими начало использованию этого элемента в энергетических целях, так как основным источником свободного кислорода на Земле являются зеленые растения.

Вначале кислород, видимо, выступал как искусственный акцептор электрона, перехватывая его на каком-то участке фотосинтетической цепи. Но затем этот процесс приобрел самостоятельное значение в энергетическом метаболизме клеток и в конечном счете разграничился пространственно от фотосинтеза.

Возможность такой эволюции дыхания подтверждается тем, что у пурпурных бактерий, способных к росту в темноте за счет использования кислорода, видимо, имеются какие-то общие звенья в системах транспорта электрона при фотосинтезе и дыхании. Проявляется это в том, что в присутствии света использование кислорода различными видами пурпурных бактерий в той или иной степени тормозится и организмы переключаются на процесс фотосинтеза.

Итак, на основании анализа разнообразных данных можно предполагать, что исходный фототроф через ряд промежуточных форм дал начало, с одной стороны, сине-зеленым водорослям, а с другой, — пурпурным бактериям, содержащим бактериохлорофилл а. От синезеленых водорослей

могли возникнуть фотосинтезирующие эвкариоты, что явилось основным направлением эволюции в растительном мире.

Фотосинтезирующие бактерии также претерпели некоторые изменения. Предполагают, что от пурпурных бактерий, образующих бактериохлорофилл а, возникли формы, содержащие бактериохлорофилл Б, а также зеленые бактерии, для которых характерно наличие, кроме бактериохлорофилла а, бактериохлорофилла с или d.

Определенные изменения в сторону усложнения появились в фотосинтезирующем аппарате некоторых бактерий. Наряду с фотогетеротрофами возникли фотоавтотрофы, а также виды, способные к росту в аэробных условиях за счет дыхания.

Однако при всем том фотосинтезирующие бактерии проявляют много черт, свидетельствующих об их древнем происхождении. Они являются по существу реликтовыми формами, сохранившимися до сих пор в силу того, что могут расти в весьма специфических условиях.

1.2 Экология фотосинтезирующих организмов.

Все фотосинтезирующие бактерии являются типичными представителями водной микрофлоры. Хотя иногда удается выделить эти микроорганизмы из почвы, количество их здесь, как правило, невелико и увеличивается только при затоплении почвы водой, например в рисовниках.

Зато фотосинтезирующие бактерии легко обнаружить во многих соленых и пресных водоемах, таких, как некоторые озера, пруды, каналы, морские заливы, лиманы, серные источники. Пурпурные и зеленые серобактерии обычно растут в анаэробных условиях в местах, содержащих сероводород, причем в некоторых случаях там, где его концентрация достигает до 100 и более мг/л.

При благоприятных условиях рост пурпурных и зеленых серобактерий бывает настолько значителен, что их скопления видны невооруженным глазом как красные и зеленые пленки и обрастания на иле и подводных предметах. В некоторых случаях меняется даже цвет воды. Появление внезапной «красной» окраски воды наблюдали еще много веков назад, когда причина этого явления была совершенно непонятна и оно вызывало различные суеверные толкования. Своеобразный характер носит развитие пурпурных и зеленых серобактерий в некоторых озерах. В течение ряда лет, обычно летом, на определенной глубине удается наблюдать наличие в них зеленого или красного слоя воды. Это явление было впервые описано Исаченко в 1914 г., обнаружившим скопление пурпурных серобактерий на глубине 13 м в оз. Могильном (остров Кильдин, 70° с. ш.).

В связи со сходством физиологии пурпурные и зеленые серобактерии часто встречаются совместно. Однако нередко преимущественное развитие получают либо пурпурные, либо зеленые бактерии. К основным факторам среды, определяющим рост тех или иных видов фотосинтезирующих бактерий, относятся концентрации сероводорода, значение pH, соленость, температура, а также условия освещения.

Зеленые бактерии часто встречаются в водоемах, имеющих значение pH, близкое к 7,0. Массовый рост этих микроорганизмов отмечался при концентрации NaCl до 2,0—2,5%.

Пурпурные серобактерии выдерживают большую засоленность. Отдельные представители этих микроорганизмов растут при концентрации NaCl 20—25%. Рост пурпурных бактерий в целом возможен в более широком диапазоне значений pH среды, чем зеленых. Однако в зависимости от значения pH могут развиваться преимущественно те или иные виды.

Несерные пурпурные бактерии, как правило, встречаются в больших количествах в местах, богатых органическими веществами. Обычно это такие водоемы, где интенсивно идут процессы гниения. В некоторых случаях они также образуют видимые скопления, но значительно реже, чем пурпурные серобактерии. По сравнению с пурпурными и зелеными серобактериями несерные пурпурные бактерии менее чувствительны к кислороду, но более чувствительны к присутствию сероводорода.

Фототрофные бактерии развиваются, как правило, в водоемах, доступных солнечному свету. Однако их наличие и даже массовое развитие неоднократно отмечались на большой глубине (в озерах до 35 м) и под слоем водорослей, т. е. в местах, куда доходит лишь небольшая часть радиации. Кроме того, пурпурные бактерии обнаружены в подземных водах нефтяных пластов, причем в очень большом количестве. Таким образом, иногда рост пурпурных бактерий в природных условиях не зависит от света.

Наиболее интенсивное развитие пурпурных и зеленых бактерий в водоемах обычно приурочено к летним и осенним месяцам, что обусловлено благоприятными физико-химическими условиями. В период массового развития эти микроорганизмы, особенно пурпурные и зеленые серобактерии, могут играть существенную роль в первичной продукции отдельных водоемов. В некоторых случаях она даже превышает первичную продукцию фитопланктона. Кроме того, фототрофные серобактерии активно участвуют в круговороте серы, окисляя сероводород до

молекулярной серы и сульфатов. Очевидно, имеет также значение способность фотосинтезирующих бактерий к азотфиксации.

1.3 МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИХ ОРГАНИЗМОВ.

К настоящему времени описано более 50 видов фотосинтезирующих бактерий. Морфологически эти микроорганизмы разнообразны. Среди них есть сферические, палочковидные, извитые, неподвижные и подвижные формы; одиночные и в виде цепочек, а также других, иногда очень характерных агрегатов («колоний») клеток (рис. 1, 2).

Размеры фотосинтезирующих бактерий также весьма различны, начиная от 1 мкм и кончая видами, клетки которых достигают 20-50 и даже 100 мкм в длину, при ширину 0,3-6,0 мкм.



Рис. 2. Морфология представителей зеленых серобактерий: а — *Chlorobium limicola*; б — *Chlorobium phaeovibrioides*; в — *Pelodictyon clathratiforme*; г — *Chloropseudomonas ethylica*; д — *Prosthecochloris aestuarii*

Форма и размеры клеток фотосинтезирующих бактерий, как и других микроорганизмов, могут в известных пределах меняться в зависимости от условий их роста.

Все исследованные фотосинтезирующие бактерии, по Граму, красятся отрицательно. Большинство размножается делением, но у некоторых видов наблюдается почкование. Подвижные формы (за исключением одного вида) имеют один или несколько жгутиков, располагающихся в виде пучка. Жгутики обычно прикреплены полярно, реже субполярно. У подвижных форм пурпурных бактерий обнаружена способность к фототаксису, аэротаксису и хемотаксису (положительному и отрицательному), т. е. к двигательным реакциям»

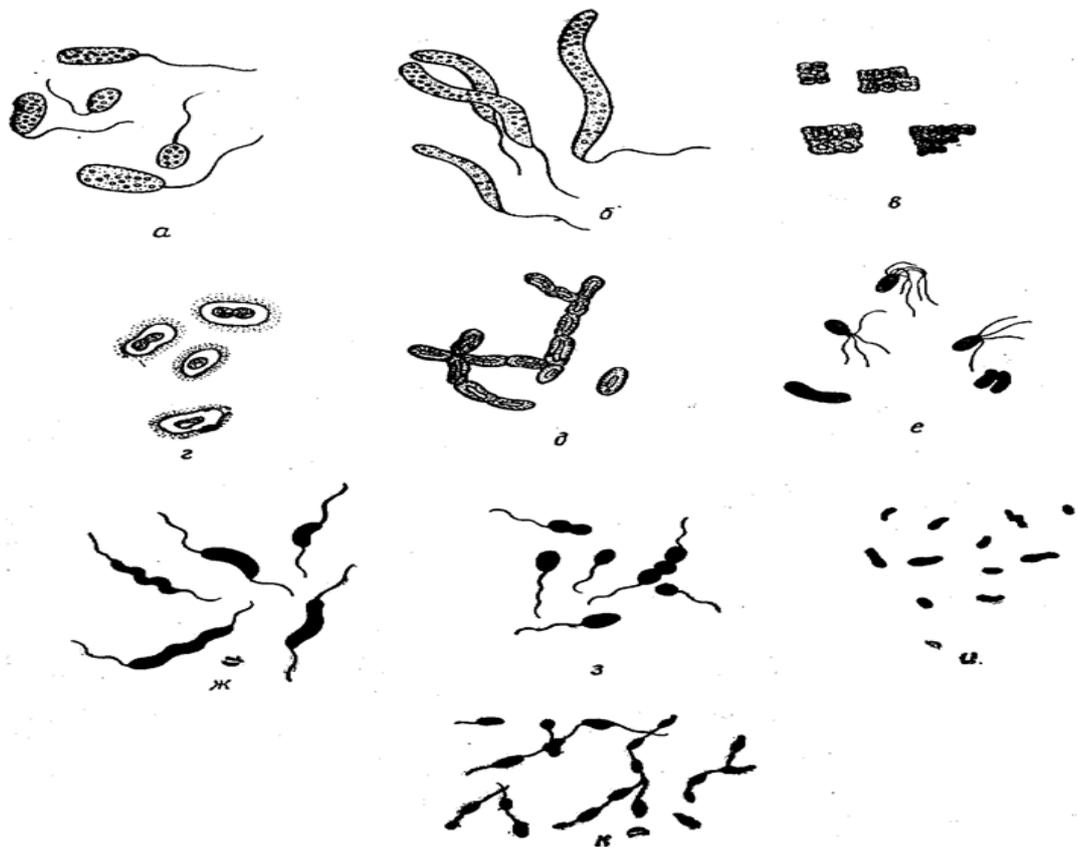


Рис. 1. Морфология представителей пурпурных серных и несерных бактерий:
 а — *Chromatium okenii*; б — *Thiospirillum jenense*; в — *Thiopedia rosea*;
 з — *Amoebobacter pendens*; д — *Thiodictyon elegans*; е — *Ectothiorhodospira shaposhnikovii*; ж — *Rhodospirillum rubrum*; з — *Rhodopseudomonas spheroides*; и — *Rhodospseudomonas palustris*; к — *Rhodomicrobium vannielii*

обусловленных действием света, кислорода и различных химических соединений.

По строению клеток пурпурные и зеленые бактерии похожи на другие прокариотные микроорганизмы, но имеют специальные структуры, где локализуются пигменты и осуществляются начальные стадии фотосинтеза.

Исследование организации клеток фотосинтезирующих бактерий, их состава (в первую очередь пигментов), а также физиолого-биохимических свойств свидетельствует о филогенетическом родстве различных представителей этих микроорганизмов. Поэтому всех фотосинтезирующих бактерий с достаточным основанием объединяют в одну крупную таксономическую группу. Согласно определителю Берджи фотосинтезирующие бактерии входят в порядок Pseudomonadales, подпорядок Rhodobacteriineae, состоящий из трех семейств: Thiorhodaceae, Athiorhodaceae и Chlorobacteriaceae. Однако в настоящее время в связи с подготовкой нового издания (8-го) этого определителя предполагается внести ряд изменений в классификацию фотосинтезирующих бактерий, а именно выделить их в порядок Rhodospirillales с двумя подпорядками: Rhodospirillineae и Chlorobiineae.

Первый подпорядок объединяет два семейства: Chromatiaceae и Rhodospirillaceae, что соответствует названиям серные (Thiorhodaceae) и несерные (Athiorhodaceae) пурпурные бактерии.

Второй подпорядок включает одно семейство зеленых серобактерий Chlorobiaceae, что соответствует прежнему названию Chlorobacteriaceae.

Изменения в названиях семейств фотосинтезирующих бактерий вызваны установленными международными правилами номенклатуры бактерий.

Чтобы избежать возможной путаницы мы будем придерживаться тривиальных названий этих микроорганизмов, широко распространенных в литературе, т. е. пурпурные серобактерии (или пурпурные серные бактерии), несерные пурпурные бактерии и зеленые серобактерии (или зеленые серные бактерии).

Пурпурные бактерии. Основы классификации пурпурных серобактерий были заложены Виноградским (1888). В результате тщательного изучения этих микроорганизмов в накопительных культурах и в природном материале Виноградский подразделил их на ряд родов и дал описание отдельных видов. Эта классификация, основанная на морфологических критериях, с некоторыми изменениями сохраняется до сих пор.

В новом (8-м) издании определителя Берджи к пурпурным серобактериям предполагается отнести следующие роды, представители которых выделены в чистых культурах или монокультурах:

Chromatium, *Thiospirillum*, *Thiocystis*, *Thiosarcina*, *Thiocapsa*, *Lamprocystis*, *Thiodictyon*, *Thiopedia*, *Amoebobacter* и *Ectothiorhodospira*.

Большинство пурпурных серобактерий при окислении сульфида способно откладывать в клетках серу. Только представители рода *Ectothiorhodospira* накапливают серу вне клеток.

Признаки, которые принимают во внимание при классификации пурпурных серобактерий, наряду с формой и размерами клеток, а также характером отложения серы,— это способность их к активному движению и наличие газовых вакуолей. Кроме того, как и при систематике других бактерий, важное значение при определении видов придается нуклеотидному составу ДНК (определяют обычно содержание в молярных % гуанина + цитозина). Учитывают строение фотосинтезирующего аппарата, состав пигментов, а также физиологические свойства.

Наиболее хорошо изучены и широко распространены в природе некоторые виды *Chromatium*. Эти микроорганизмы имеют овальную или палочковидную форму клеток. Клетки одиночные или в виде коротких цепочек подвижны благодаря наличию полярно расположенных жгутиков. В зависимости от условий роста и в старых культурах бактерии могут терять подвижность и образовывать скопления. На подвижность *Chromatium* и других пурпурных серобактерий оказывают, в частности, влияние концентрация сульфида, а также интенсивность света. Отдельные виды *Chromatium*, различаются между собой по размерам и форме клеток, расположению в них серы и окраски культур (розовой, красной, фиолетовой), что обусловлено разным составом каротиноидных пигментов.

Характерным представителем считается *Chr. okenii*, размеры клеток которых могут достигать 5—6X 7—15 мк. К крупным формам *Chromatium* относятся также *Chr. warmingii*, *Chr. buderi*. Несколько меньше по размерам (2,0—2,5X2,5—6,0 мк), но довольно часто встречается *Chr. vinosum*. Самые мелкие формы (1,0—2,0x1,2—2,5 мк) определяют как *Chr. minutissimum*.

Эти микроорганизмы имеют очень широкое распространение в природе и легче других видов *Chromatium* выделяются в чистых культурах.

По имеющимся данным, размножение разных видов *Chromatium* происходит в результате поперечного деления клеток. Однако неоднократно в культурах этих бактерий отмечали клетки, соединенные между собой длинными протоплазматическими мостиками, и клетки, имеющие выросты, похожие на почки. Оба эти явления заслуживают внимания в связи с вопросом о наличии у бактерий полового процесса, а также способности к почкованию.

Интересными организмами являются извитые формы пурпурных бактерий, относящиеся к роду *Thiospirillum*. Наиболее известный представитель — *Th. jehense*. Это чрезвычайно крупная для бактерий подвижная спирилла. Размеры клеток составляют в среднем 2,5—4,0X30—40 мк, а иногда достигают и 100 мк в длину.

К подвижным пурпурным серобактериям относятся *Thiocystis* и *Thiosarcina*, имеющие сферическую форму клеток. По описаниям Виноградского (1888), для *Thiocystis* в природных условиях свойственно образование больших слизистых капсул, внутри которых заключены скопления (колонии) клеток. Характерным признаком бактерий рода *Thiosarcina* является образование скоплений из 8—64 клеток в виде правильных пакетов, что является результатом их деления в трех перпендикулярных плоскостях.

Бактерии рода *Thiocapsa* также имеют сферическую или овальную форму клеток, но активным движением не обладают. Характерной особенностью представителей других родов пурпурных бактерий, способных откладывать серу в клетках, считается наличие у них газовых вакуолей. По-видимому, эти образования помогают клеткам находиться в воде во взвешенном состоянии. Среди них большинство форм неподвижно.

Такие бактерии относятся к родам *Amoebobacter*, *Thiodictyon*, *Thiopedia*. Представители рода *Thiodictyon* имеют палочковидную форму (1,5—2,0x3,0—8,0 мк) и способны образовывать сетчатые колонии клеток.

Род *Amoebobacter* объединяет округлые и овальные формы пурпурных серобактерий, образующих большие слизистые капсулы. Ранее их разделяли на два рода: *Amoebobacter* и *Rhodothese*.

К пурпурным серобактериям, отдельные клетки которых подвижны и содержат газовые вакуоли, относятся *Lamprocystis roseopersicina*. Эти бактерии имеют сферическую и овальную форму 3,0—3,5 мк в диаметре.

Пурпурные серобактерии, откладывающие серу вне клеток, впервые были описаны Пельшем (1937) под названием *Ectothiorhodospira mobile*. Позднее было показано, что аналогичные формы имеют широкое распространение и встречаются как в очень соленых, так и в пресных водоемах. Клетки этих бактерий палочковидные или изогнутые (вibriноподобные), размером 0,7—1,0x2,0—5,0 мк. Бактерии подвижны, благодаря наличию одного или нескольких жгутиков, расположенных полярно. Газовые вакуоли не образуют; размножаются делением. По форме они бывают похожи на некоторые несерные пурпурные бактерии, относящиеся к роду *Rhodospirillum rubrum*.

На основании различий нуклеотидного состава ДНК (мол. % ГЦ) и некоторых других свойств выделяют виды: *Ect. mobilis*, *Ect. shaposhtikovii*, *Ect. halophila*.

Несерные пурпурные бактерии. Представителей этих бактерий подразделяют на три рода: *Rhodospirillum*, *Rhodopseudomonas* и *Rhodotriobium*.

К роду *Rhodospirillum* относят пять видов спирилл: *R. rubrum*, *R. tenue*, *R. fulvum*, *R. molischanum* и *R. photometricum*, различающихся между собой размерами клеток, строением фотосинтезирующего аппарата, составом каротиноидных пигментов и некоторыми физиологическими свойствами. Типичным представителем является *R. rubrum*, чистая культура которых была получена еще Эсмархом (Esmarch, 1887). В настоящее время эти бактерии являются излюбленными объектами для изучения первичных стадий фотосинтеза.

Клетки *R. rubrum* в зависимости от условий культивирования могут значительно варьировать по форме и размерам, они имеют 0,5—1,5 мк в ширину и 7—10, а иногда 50 мк в длину. Подвижность обусловлена наличием полярно расположенных жгутиков.

Род *Rhodopseudomonas* объединяет подвижных пурпурных бактерий, клетки которых имеют палочковидную, овальную или сферическую форму. Размеры клеток у разных видов и в разных условиях культивирования составляют 0,5—1,3 мк в ширину и 1,0—5,0 мк в длину. На основании морфологических и физиологических особенностей различают следующие виды: *Rh. palustris*, *Rh. gelationosa*, *Rh. capsidata*, *Rh. spheroides*, *Rh. acidophila*.

Кроме того, недавно выделено несколько штаммов бактерий, имеющих зеленоватую окраску, но по другим свойствам похожих на *Rhodopseudomonas*. Эти микроорганизмы, названные *Rh. viridis*, не могут быть отнесены к зеленым бактериям, так как содержат иные пигменты.

К несерным пурпурным бактериям принадлежит и такой своеобразный микроорганизм, как *Rhodotriobium vannielii*. Клетки этих бактерий имеют эллипсоидную форму (1,0—1,2x2,0—2,8 мк). На некоторых стадиях развития подвижны, причем в отличие от других фотосинтезирующих бактерий, по имеющимся описаниям, являются перитрихами. Размножаются почкованием. Поэтому данных бактерий отнесли сначала к порядку *Nitrospirillales*, который включает и нефотосинтезирующие почкующиеся микроорганизмы. Однако недавно показано, что *Rh. palustris*, *Rh. acidophila* и *Rh. viridis* также размножаются почкованием, тогда как у других видов несерных пурпурных бактерий имеет место бинарное деление клеток.

Согласно недавнему сообщению Горленко (1969), бактерии, похожие на *Rhodotriobium vannielii*, способны образовывать своеобразные экзоспores, выдерживающие нагрев при 100° 30 мин. У других фотосинтезирующих бактерий спорообразования до сих пор не наблюдали.

Зеленые серобактерии. Под названием зеленые серобактерии описано значительное число зеленых микроорганизмов, способных окислять сероводород, обычно с отложением серы в среде. В чистых и монокультурах выделены представители четырех родов: *Chlorobium*, *Chloropseudomonas*, *Pelodictyon* и *Prosthecochloris*.

Типичным представителем рода *Chlorobium* является *C. Umicola*, названная так Надсоном (1906). Кроме этого вида к роду *Chlorobium* относят: *C. limicola forma thiosulfatophilum*, *C. vibrioforme*, *C. vibrioforme forma thiosulfatophilum*, *C. phaeobacteroides* и *C. phaeovibrioides*. Все эти бактерии неподвижны, имеют форму палочек (0,3—0,8x1,0—3,0 мк) или изогнуты в виде вибриоидов. Часто образуют цепочки клеток. Кроме размеров и формы клеток, отдельные виды различаются некоторыми физиологическими признаками и составом пигментов. Поэтому культуры таких организмов, как *C. phaeobacteroides* и *C. phaeovibrioides*, имеют не зеленую, а коричневатую окраску.

Представители рода *Chloropseudomonas* отличаются от *Chlorobium* способностью к активному движению, а также особенностями физиологического порядка. Клетки палочковидные, до 1,5 мк в длину, движутся благодаря наличию одного латерально расположенного жгутика. Род представлен видом *Chi. ethylica*. Но недавно появилось предположение, что это симбиоз зеленых и десульфатирующих бактерий.

Зеленые бактерии, известные под названием *Pelodictyon*, долго не удавалось длительно культивировать в лабораторных условиях. К настоящему времени, однако, получены культуры *P. clathratiforme* и *P. luteolum*. Более детально изучен *P. clathratiforme*. Бактерии неподвижны, отдельные клетки палочковидные (0,7—1,2x1,5—2,5 мк); способны к ветвлению. После размножения клетки не расходятся, а образуют характерные сетчатые колонии. В отличие от *Chlorobium* и *Chloropseudomonas* у представителей рода *Pelodictyon*, если они растут при низкой температуре, можно наблюдать газовые вакуоли.

Недавно Горленко (1969) удалось выделить из соленых водоемов Крыма зеленую бактерию, имеющую своеобразную форму. Клетки этого микроорганизма сферические или эллипсоидные (0,5—0,7x1,0—1,2 мк), по поверхности имеют до 20 выростов — проростков, делятся в результате перетяжки, могут образовывать цепочки. По физиологическим свойствам близка *C. limicola*. Бактерии названы *Prosthecochloris aestuarii*.

Только в накопительных культурах наблюдали микроорганизмы, относящиеся к роду *Clathrochloris*. Согласно описаниям они имеют газовые вакуоли. Все перечисленные зеленые бактерии являются свободноживущими формами. Есть, однако, ряд данных о том, что некоторые зеленые бактерии могут развиваться в виде симбиоза с другими микроорганизмами. Такие консорциации описаны под названиями *Chlorochromatium aggregatum*, *Cylindrogloea bacterifera*, *Peiochromatium roseum* и некоторыми другими. Показано, что одним из компонентов *Chlorochromatium aggregatum* действительно являются зеленые бактерии, похожие на *Chlorobium*. К сожалению, культура этого микроорганизма, названного *Chlorobium chlorochromatii*, утрачена.

Заканчивая обзор систематики фотосинтезирующих бактерий, следует отметить, что за последние годы в этом отношении достигнуты определенные успехи. Они обусловлены выделением в чистых культурах ряда новых представителей пурпурных и зеленых бактерий, а также детальным изучением морфологии, строения и физиолого-биохимических свойств разных видов этих микроорганизмов.

Для того чтобы иметь представление о количестве изученных фотосинтезирующих бактерий, полезно привести список этих микроорганизмов (Pfennig а. Тгйрег, 1969). Он включает преимущественно виды, выделенные в чистых культурах с достаточно подробным описанием свойств. Кроме того, имеются некоторые сведения о других фотосинтезирующих бактериях, однако они весьма ограничены. Возможно, что некоторые из таких организмов относятся к перечисляемым родам и видам, но им были даны другие названия. В то же время есть основания полагать, что не все фотосинтезирующие бактерии, существующие в природе, уже описаны и выделены.

СПИСОК ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИХ БАКТЕРИЙ (Pfennig а. Тгйрег, 1969)

Семейство *Rhodospirillaceae* (несерные пурпурные бактерии)

Род I. *Rhodospirillum*

Виды: *Rhodospirillum rubrum*; *Rhodospirillum tenue*; *Rhodospirillum fulvum*; *Rhodospirillum Molischianum*; *Rhodospirillum photometricum*

Род II. *Rhodopseudomonas*

Виды: *Rhodopseudomonas palustris*; *Rhodopseudomonas viridis*; *Rhodopseudomonas acidophila*; *Rhodopseudomonas capsulate*; *Rhodopseudomonas spheroids*; *Rhodopseudomonas gelationosa*

Род III. *Rhodomicrobium*

Вид: *Rhodomicrobium vannielii*

Семейство *Chromatiaceae* (пурпурные серобактерии)

Род I. *Ectothiorhodospira*

Виды: *Ectothiorhodospira mobilis*; *Ectothiorhodospira shaposhnikovii*; *Ectothiorhodospira halophile*

Род II. *Thiospirillum*

Виды: *Thiospirillum sanguineum*; *Thiospirillum jenense*; *Thiospirillum rosenbergii*

Род III. *Chromatium*

Виды: *Chromatium okenii*; *Chromatium weissei*; *Chromatium warmingii*; *Chromatium buderi*; *Chromatium minus*; *Chromatium viotascens*; *Chromatium vinosum*; *Chromatium gracile*; *Chromatium minutissimum*

Род IV. *Thiocystis*

Виды: *Thiocystis violacea*; *Thiocystis gelatinosa*

Род V. *Thiosarcina*

Вид: *Thiosarcina rosea*

Род VI. *Thiocapsa*

Виды: *Thiocapsa roseopersicina*; *Thiocapsa pfennigii*

Род VII. *Lamprocystis*

Вид: *Lamprocystis roseopersicina*

Род VIII. *Thiodictyon*

Виды: *Thiodictyon elegans*; *Thiodictyon bacillosum*

Род IX. *Thiopedia*

Вид: *Thiopedia rosea*

Род X. *Amoebobacter*

Виды: *Amoebobacter roseus*; *Amoebobacter pendens*

Семейство *Chlorobiaceae* (зеленые серобактерии)

Род I. *Chloropseudomonas*

Вид: *Chloropseudomonas ethylica*

Род II. *Chlorobium*

Виды: *Chlorobium limicola*; *Chlorobium limicola forma thiosulfatophilum*; *Chlorobium vibrioforme*; *Chlorobium vibrioforme forma thiosulfatophilum*; *Chlorobium Phaeobacteroides*; *Chlorobium phaeovibriodes*.

Род III. *Prosthecochloris*

Вид: *Prosthecochloris aestuarii*

Род IV. *Pelodictyon*

Виды: *Pelodictyon clathratiforme*; *Pelodictyon luteolum*

Род V. *Clathrochloris*

Вид: *Clathrochloris sulfurica*

1.4 ФИЗИОЛОГИЯ ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИХ ОРГАНИЗМОВ.

Способность к автотрофии. Среди фотосинтезирующих бактерий есть формы, способные как к фотоавтотрофному, так и фотогетеротрофному образу жизни. К фотоавтотрофным с полным правом можно отнести пурпурные и зеленые серобактерии, которые растут на чисто минеральных средах, содержащих в качестве единственного источника углерода углекислоту (обычно в среду добавляют бикарбонат). Однако некоторые представители этих микроорганизмов нуждаются в готовом витамине В12. Такая потребность обнаружена у крупных видов *Chromatium* (*Chr. okenii*, *Chr. buderi*, *Chr. warmingii*, *Chr. weissei*), *Th. jenense*, *Ect. mobilis* и ряда зеленых серобактерий рода *Chlorobium*, а именно у некоторых штаммов *C. limicola*, *C. vibrioforme*, *C. phaeobacteroides*, а также у *Prosthecochloris aestuarii*.

К фотогетеротрофам относится большинство несерных пурпурных бактерий, поскольку для их роста необходимы органические субстраты.

Кроме того, многие представители этих микроорганизмов ауксотрофны в отношении витаминов. Так, *R. rubrum* обычно нуждается в биотине, *Rh. palustris* — в дарааминобензойной кислоте, *Rh. capsulata* — в тиамине, *Rh. gelatinosa* — в тиамине и биотине, *Rh. spheroides* — в тиамине, биотине и никотиновой кислоте.

Эта особенность была даже использована как один из диагностических признаков при определении видов, несерных пурпурных бактерий. Однако по последним данным у разных штаммов одного и того же вида несерных пурпурных бактерий потребность в витаминах не всегда одинакова. Кроме того, она может меняться в зависимости от условий их роста.

Так, например, оказалось, что при высоких температурах *Rh. palustris* нуждается в витамине В12. С другой стороны, показано, что *Rhodospirillum rubrum*, *Rh. acidophila* и *R. tenue* не требуют никаких витаминов. Более того, *Rh. acidophila* и *R. tenue* растут на минеральных средах.

Источники азота. В качестве источников азота все известные фотосинтезирующие бактерии используют соли аммония. Способность ассимилировать нитраты проявляется редко. Некоторые представители пурпурных и зеленых бактерий растут на средах с мочевиной и аминокислотами. Большими возможностями в отношении использования аминокислот обладают несерные пурпурные бактерии.

У ряда представителей пурпурных и зеленых бактерий, таких, как *R. rubrum*, *Rh. capsulata*, *Rhodospirillum rubrum*, *Rh. vanniellii*, *Chr. vinosum*, *Thiocystis violaceae*, *Ect. shaposhnikovii*, *C. limicola* форма *thiosulfatophilum*, *Chi. ethylica*, обнаружена способность к фиксации молекулярного азота. Однако у некоторых видов пурпурных серобактерий (*Chr. buderi*, *Chr. warmingii*, *Chr. weissei*, *Chr. okenii*, *Ect. mobilis*) такую возможность установить пока не удалось.

При исследовании продуктов, образующихся при кратковременной ассимиляции N₂ *R. rubrum*, *Chr. vinosum* и *C. limicola* с применением в опытах N15, наибольшее количество тяжелого изотопа азота, как и у азотобактера, было обнаружено во фракции аммония и глутаминовой кислоты.

Таким образом, пути усвоения этого источника азота различными микроорганизмами, видимо, имеют общие этапы и связаны с его восстановлением.

Следует также отметить, что среди других фотосинтезирующих организмов способность к азотфиксации проявляют только некоторые представители синезеленых водорослей. У эвкариотных фототрофов она не обнаружена.

Источники серы и потребность в других элементах. В качестве источника серы для синтеза серосодержащих соединений клеток несерные пурпурные бактерии, а также некоторые пурпурные серобактерии могут использовать сульфаты.

Такая способность обнаружена, например, у *Ect. shaposhnikovii*, некоторых *Chromatium* и *Thiocapsa roseopersicina*. Однако другие виды этих микроорганизмов не способны восстанавливать сульфаты и требуют в качестве источника серы соединения, содержащие ее восстановленную форму: сульфид, тиосульфат, цистеин.

Определение способности восстанавливать сульфаты у зеленых серобактерий, относящихся к родам *Chlorobium*, *Pelodictyon* и *Prosthecochloris*, также дало отрицательные результаты.

Поскольку фотосинтезирующие бактерии растут на простых синтетических средах, легко выявить и количественно определить потребность этих микроорганизмов в ионах таких металлов, как железо, магний, кальций, калий.

Железо, в частности, как и у растений, необходимо пурпурным и зеленым бактериям для синтеза их хлорофиллов.

Кроме названных элементов, в среды для культивирования фотосинтезирующих бактерий, если их готовят на дистиллированной воде, обычно добавляют соли таких элементов, как Со, Мп, Си, Zn, В, а иногда и других. Однако потребность в них у пурпурных и зеленых бактерий весьма невелика. Особенно обращает внимание тот факт, что фотосинтезирующие бактерии по сравнению с зелеными растениями проявляют крайне низкую потребность в марганце. Эта особенность, видимо,

имеет отношение к специфике их фотосинтеза, так как, по всем данным, марганец входит в состав ферментной системы, участвующей в выделении фотосинтезирующими растениями кислорода.

В связи с этим интересно отметить, что зеленые растения и фотосинтезирующие бактерии различаются по составу компонентов клеток, в которые входит марганец. Как показали Удельнова и Бойченко (1968), для растений характерно присутствие марганецсодержащих соединений с высоким окислительно-восстановительным потенциалом; у пурпурных и зеленых бактерий они не обнаружены.

Выше отмечалось, что фотосинтезирующие бактерии часто встречаются в соленых водоемах. Штаммы, выделенные из таких мест, как правило, требуют для роста присутствия в среде NaCl. Зеленые серобактерии и многие пурпурные серо-бактерии слабо галофильны. Благоприятная концентрация NaCl для их роста в лабораторных условиях составляет около 2%. При содержании NaCl более 10—11% зеленые бактерии не растут.

Однако среди пурпурных бактерий известны такие галофилы, как *Ect. halophila*, для которых оптимальная концентрация NaCl равна 14—22%, а расти они могут и при большем содержании хлористого натрия.

Значение pH. Оптимальное значение pH для роста многих видов пурпурных бактерий 7,0—7,5. Но есть организмы, для которых оптимальная величина pH ниже. При значениях pH около 6,5 хорошо растут, например, *Chr. okenii*, *Chr. weisselii*. Оптимальное значение pH для *Rhodospira rubra* равно 6,0, а для *Rh. acidophila* — 5,8. Наряду с этим есть пурпурные бактерии, для которых оптимальное значение pH равно 8,5—9,0. К числу их относятся некоторые штаммы *Ectothiorhodospira*.

Соответственно этому диапазон значений pH, при которых возможен рост тех или иных представителей пурпурных бактерий, различен. Но для группы в целом он составляет примерно pH от 4,8 до 11,0.

Все известные представители зеленых серобактерий, как в природных, так и в лабораторных условиях хорошо растут при значениях pH около 7,0. Диапазон изменения этого показателя, в котором возможен рост зеленых бактерий, примерно от 6,0 до 8,5. Оптимальное значение pH для роста фотосинтезирующих бактерий определяется не только особенностями организма, но в известной степени условиями среды, в частности концентрацией сульфида.

Температура. Оптимальная температура для роста многих представителей фотосинтезирующих бактерий равна 25—30°, иногда 35° С.

По имеющимся наблюдениям, более устойчивы к высокой температуре пурпурные бактерии. Недавно выделенный вид *Ect. halophila* имеет температурный оптимум около 47°.

В то же время следует отметить, что хотя по описаниям фотосинтезирующие бактерии растут в горячих источниках с температурой воды 60—80°, ни одного облигатно термофильного штамма этих микроорганизмов пока не выделено.

Зато установлено, что некоторые представители пурпурных и зеленых серобактерий имеют температурный оптимум около 20°; а довольно быстрый рост их наблюдается даже при 4—10°. К числу таких организмов относятся *Pelodictyon*, а также представители родов *Lamprocystis*, *Thiodictyon*, *Thiopedia*.

Свет. Отдельные представители фотосинтезирующих бактерий различаются в некоторых случаях между собой и по скорости роста в зависимости от интенсивности света. К организмам, хорошо растущим при слабом освещении (100—300 лк), относятся в основном те формы, которые имеют низкий оптимум температуры. Виды с температурным оптимумом 25—30° обычно лучше растут при освещении 700—2000 лк. Оптимальные условия освещения могут зависеть от состава среды, в частности от источника углерода, который используют фотосинтезирующие бактерии.

Учитывая различное отношение отдельных представителей фотосинтезирующих бактерий к температуре, интенсивности света, значению pH и концентрации сульфида, удастся получить преимущественное развитие в накопительных культурах тех или иных видов данных микроорганизмов. Это чрезвычайно помогло выделить за последнее время в чистых культурах ряд пурпурных и зеленых серобактерий (Pfennig, 1967), которые ранее не могли длительно выращивать в лабораторных условиях. Речь идет о таких формах, как крупные виды *Chromatium*, представители родов *Thiospirillum*, *Thiodictyon*, *Lamprocystis*, *Pelodictyon* и некоторых других.

Отношение к кислороду и рост в темноте. Большинство фотосинтезирующих бактерий относится к строгим анаэробам. Лишь некоторые представители пурпурных бактерий могут расти в аэробных условиях, хотя иногда только при низком парциальном давлении O₂. К числу факультативных аэробов относятся многие виды несерных пурпурных бактерий, такие, как *R. rubrum*, *Rh. palustris*, *Rh. capsulata*, *Rh. spheroides*, *Rh. acidophila*. Все эти бактерии при доступе воздуха растут не только при освещении, но и в темноте. Находясь в темноте, они получают необходимую энергию, окисляя органические соединения кислорода. Есть данные, что этот процесс у *R. rubrum*, как и у многих других микроорганизмов, способных к дыханию, связан с функционированием цикла трикарбоновых кислот и переносчиков электрона, включая цитохромы типа с и в, типичных для

дыхательной системы высших организмов. Однако только у *Rh. spheroides*, способных к росту в темноте в аэробных условиях, показано наличие цитохрома типа а. Такие цитохромы, как известно, у большинства организмов, способных к дыханию, выполняют функцию терминальной цитохромоксидазы.

Медленный рост в темноте в микроаэрофильных условиях в присутствии органических веществ недавно обнаружен у *R. molischiatum* и *Thiocapsa roseopersicina*.

Хроме того, в темноте в аэробных условиях оказался способным расти вид *Ect. shaposhnikovii*, который как и *77i. roseopersicina*, относится к пурпурным серобактериям. Другие представители пурпурных серобактерий и зеленые серобактерии, по имеющимся данным, растут только при освещении, хотя могут поглощать кислород и при аэрации культур довольно долго сохранять жизнеспособность. Показано также, что *Chr. vinosum* использует в темноте кислород для окисления некоторых экзогенных субстратов (малата, тиосульфата). В результате этого количество в клетках аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) несколько увеличивается. Причины, почему кислород подавляет рост этих микроорганизмов, пока неизвестны.

Давно было замечено, что поглощение кислорода клетками пурпурных бактерий при освещении культур в той или иной степени тормозится, а при высокой интенсивности света иногда совсем прекращается.

Это доказывает, что дыхание и фотосинтез у бактерий — два «конкурирующих» процесса и при возможности выбора клетки предпочтительно используют энергию света. Однако механизм ингибиторного действия света до конца не выяснен. Много данных говорит о том, что регуляция осуществляется в цепи переноса электрона.

Кроме сведений о росте некоторых пурпурных бактерий в темноте в аэробных условиях, начиная с 1963 г. появилось несколько сообщений о том, что *R. rubrum* может развиваться при отсутствии света в анаэробных условиях," если среда содержит фруктозу или когда возможно окисление органических веществ при одновременном восстановлении нитратов. Недавно обнаружено, что медленно расти в темноте на органических средах в анаэробных условиях может не только *R. rubrum*, но также *Rh. palustris*, *Rh. spheroides* и *Rh. Viridis*. Аналогичную способность, по данным Успенской, проявляет *Ect. shaposhnikovii*, относящиеся к пурпурным серобактериям. Следовательно, эти микроорганизмы обладают возможностью осуществлять разные энергетические процессы, обеспечивающие их рост. Однако может ли их развитие в темноте в анаэробных условиях происходить длительное время, пока не установлено.

Имеются сведения о том, что и другие виды фотосинтезирующих бактерий, находясь в темноте в анаэробных условиях, сохраняют способность к разложению экзогенных органических веществ, а также использованию эндогенных запасных субстратов (полисахаридов, поли-р-оксималяной кислоты). Так, некоторые виды пурпурных серобактерий (в частности *Chromatium vinosum*) образуют в темноте сероводород, восстанавливая молекулярную серу за счет окисления, видимо полисахаридов до CO_2 и поли-р-оксибутирата.

Таким образом, и при отсутствии роста фотосинтезирующие бактерии в темноте в анаэробных условиях осуществляют реакции, которые, вероятно, имеют значение для сохранений жизнеспособности клеток.

Однако при всех отмеченных возможностях, даже для видов, растущих в темноте, лучшим источником энергии является свет.

Особенности фотосинтеза. Мысль о том, что пурпурные и зеленые бактерии способны к фотосинтезу, была высказана Энгельманом (Engelmann, 1882, 1883). Это предположение основывалось на том, что у пурпурных бактерий Энгельман первый обнаружил положительный фототаксис. Что касается зеленых бактерий, то их способность к фотосинтезу казалась вероятной, поскольку цвет культур этих микроорганизмов: похож на цвет зеленых водорослей. Затем стало известно, что основной пигмент зеленых бактерий близок по спектру поглощения к хлорофиллу растений. Кроме того, ряд авторов, в том числе Виноградский (1888), отмечал положительное влияние света на рост как зеленых, так и пурпурных бактерий.

Вместе с тем Виноградский показал, что пурпурные бактерии зависят в своем развитии от наличия сероводорода, который окисляет до серы и серной кислоты. С другой стороны, Молиш установил, что некоторые виды пурпурных бактерий растут только на органических средах, причем рост их возможен в темноте, хотя свет стимулирует развитие.

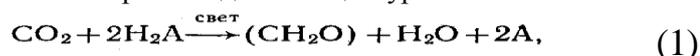
Были предприняты также попытки выяснить, способны ли пурпурные и зеленые бактерии выделять кислород. Большинство опытов дало отрицательные результаты. Это поставило под большое сомнение гипотезу Энгельмана, так как выделение кислорода при фотосинтезе считалось обязательным. Отмеченные факты долгое время не удавалось связать и объяснить, хотя различные предположения неоднократно высказывались.

Только в 1931 г. голландский исследователь ван Ниль (van Niel), впервые выделив в чистых культурах несколько представителей пурпурных и зеленых серобактерий, провел с ними опыты в

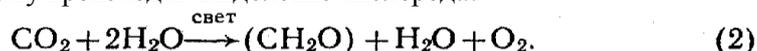
строго контролируемых условиях. В результате ван Ниль неоспоримо доказал, что эти микроорганизмы способны к фотосинтезу.

Было установлено также, что фотосинтез у бактерий в отличие от аналогичного процесса у растений требует присутствия в среде определенных окисляемых субстратов и не сопровождается выделением кислорода.

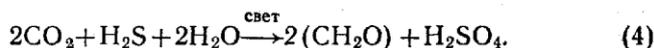
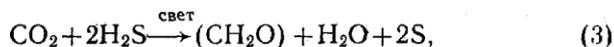
В результате сравнения фотосинтеза у растений и бактерий ван Ниль заключил, что итог этого процесса может быть выражен одним общим уравнением:



в котором (CH₂O) условно обозначает образуемые продукты, а H₂A — донор водорода (электрона), за счет которого происходит восстановление углекислоты. Такую роль у растений выполняет вода. Поэтому происходит выделение кислорода:



У фотосинтезирующих пурпурных и зеленых серобактерий донор водорода иной. Его функцию выполняет сероводород, окисление которого приводит к образованию элементарной Серы и сульфатов:



Таким образом, ван Ниль открыл не только особый тип фотосинтеза, но получил важные доказательства того, что кислород, выделяющийся при фотосинтезе растениями, происходит не из CO₂, как считали в то время, а из воды. Экспериментально это было подтверждено лишь спустя несколько лет,

ван Ниль, а затем другие исследователи установили также, что, кроме H₂S донорами водорода при бактериальном фотосинтезе могут быть другие соединения как неорганические, так и органические.

Окисление сероводорода и других соединений серы. Использование при фотосинтезе неорганических доноров водорода, а именно некоторых восстановленных соединений серы типично для пурпурных и зеленых серобактерий. При этом все известные виды данных микроорганизмов в отличие от несерных пурпурных бактерий способны окислять в присутствии света сероводород.

В лабораторных условиях фотосинтезирующие бактерии обычно культивируют на средах, содержащих сульфид натрия (Na₂S-9H₂O). Такие представители пурпурных и зеленых бактерий, как мелкие формы *Chromatium*, *Ectothiorhodospira*, *Chlorobium*, хорошо растут при концентрации Na₂S-9H₂O, 1—0,2%, а отдельные штаммы пурпурных бактерий, в частности *Ect. shaposhnikovii*, выдерживают концентрацию сульфида до 0,5%. Наряду с этим есть бактерии, растущие только при низком содержании сульфида (около 0,03—0,04%). К ним относятся такие организмы, как *Thiodictyon*, *Lamprocystis*, некоторые виды *Chromatium*, *Pelodictyon*, *Clathrochloris*.

Окисление пурпурными и зелеными бактериями сульфида обычно сопровождается образованием молекулярной серы, которая накапливается в клетках или среде. Однако редко, когда процесс этим завершается. В большинстве случаев окисление сероводорода приводит к образованию сульфатов, и накопившаяся сера исчезает. Особенно ускоряется образование сульфатов при снижении концентрации в среде сульфида.

Таким образом, очевидно, что пурпурные и зеленые серобактерии могут использовать в качестве донора электрона не только сероводород, но и элементарную серу. Это подтверждается тем, что при внесении в среду непосредственно серы она также окисляется до сульфатов:



Ряд фотосинтезирующих бактерий окисляет сульфат, тиосульфат, тетратионат, дитионит, а также тиогликолят.

Наиболее широко распространена способность окислять тиосульфат. Она установлена у некоторых представителей родов *Thiocapsa*, *Thiocystis*, *Amoebobacter*, *Chromatium*, *Ectothiorhodospira*, *Chlorobium*.

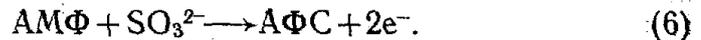
Интересно, что, кроме пурпурных и зеленых серобактерий, использовать тиосульфат в качестве донора электрона при фотовосстановлении углекислоты может один представитель несерных пурпурных бактерий — *Rh. palustris*.

У некоторых фотосинтезирующих бактерий, в частности у *Rh. palustris* и отдельных штаммов *Chromatium* sp., способность окислять тиосульфат проявляется только после предварительного выдерживания клеток определенное время в среде с этим субстратом.

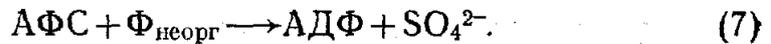
Пути окисления фотосинтезирующими бактериями различных соединений серы до конца не выяснены. Быстрое образование серы при использовании различными представителями пурпурных и

зеленых серобактерий сульфида, а также возможность ее окисления говорит за то, что это прямой продукт превращения сероводорода.

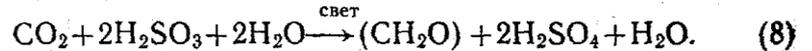
У разных видов пурпурных и зеленых серобактерий, как и у некоторых тионовых бактерий удалось обнаружить довольно высокую активность аденилсульфатредуктазы, при участии которой из аденозинмонофосфата (АМФ) и сульфита образуется аденозин-5'-фосфосульфат (АФС), иначе называемый аденилсульфатом:



Показано также присутствие у *Thiocapsa roseopersicina* сульфатаденилитрансферазы, катализирующей реакцию:

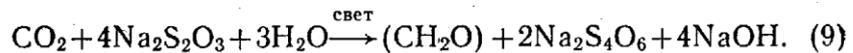


Отсюда следует, что окисление сероводорода до сульфатов может быть связано с образованием в качестве промежуточного продукта сульфита. Некоторые фотосинтезирующие серобактерии растут на среде с сульфитом и окисляют его до сульфатов:

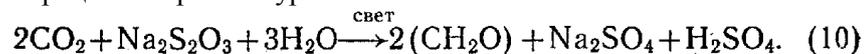


Однако во многих случаях сульфит не используется фотосинтезирующими бактериями. Предполагают, что экзогенный сульфит не может проникнуть в клетки. Интересно также отметить, что ни у одного исследованного представителя несерных пурпурных бактерий, включая *Rh. palustris*, способного окислять тиосульфат, образования аденилсульфатредуктазы не обнаружено. Кроме того, показано, что активность этого фермента резко снижается при выращивании пурпурных серобактерий не на минеральной среде с сульфидом, а на органических средах. Все это подтверждает значение сульфита как промежуточного продукта на пути окисления сероводорода. Однако полностью этот процесс не изучен. Нельзя даже сделать заключения, что у всех видов фотосинтезирующих бактерий окисление сероводорода происходит одинаково. Есть, в частности, указания, что окисление сульфида некоторыми штаммами *Chromatium* sp. сопровождается быстрым образованием продуктов типа полиглютионатов.

При использовании пурпурными бактериями тиосульфата в ряде случаев отмечали образование тетраглютионата. В основном эти наблюдения были сделаны в опытах с суспензиями клеток *Chromatium* sp., фиксирующих углекислоту:

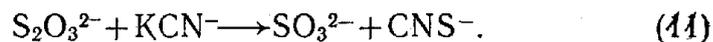


Более детальные исследования, проведенные с *Chr. vinosum* штамм D, показали, что окисление тиосульфата до тетраглютионата происходит в условиях, не благоприятных для роста бактерий (низкое рН). Если же повысить значение рН с 6,25 до 7,30, то тиосульфат окисляется этим микроорганизмом с образованием сульфата и накоплением в клетках серы. Опыты с применением тиосульфата, меченного S35, позволили установить, что радиоактивная сера появляется в клетках *Chromatium* sp. и *Thiocapsa roseopersicina*, когда окисляется тиосульфат, меченный следующим образом S35-S032~. Если же клетки используют тиосульфат с меткой в другом атоме серы (8-535Oз)2^с, то быстро обнаруживается радиоактивный сульфат. В дальнейшем сера может исчезать из клеток и Na2Sj03 полностью окисляется до сульфата. Прифик рапийи *Chromatium* sp. углекислоты конечные результаты процесса отражает уравнение:

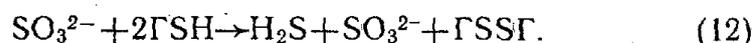


Быстрое образование серы и сульфатов при использовании пурпурными бактериями тиосульфата дает основание полагать, что его окисление должно начинаться с разрыва связи

S—S, как показано для ряда тионовых бактерий. Возможность этого подтверждается тем, что *Chr. vinosum* штамм D и другие фототрофные бактерии образуют родоназу, которая осуществляет следующую реакцию:



По последним данным, однако, у пурпурных бактерий действует тиосульфатредуктаза, возможно, связанная с-глутатионом:

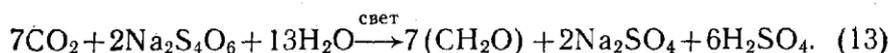


Следовательно, окисление тиосульфата может идти разными путями.

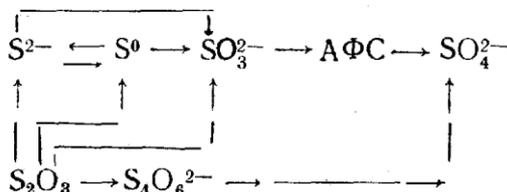
Такая способность имеет, вероятно, регуляторное значение. Она позволяет клеткам избежать сильного подкисления среды в результате образования серной кислоты, так как при снижении величины рН процесс направляется в сторону накопления тетраглютионата, который не используется клетками.

В отношении зеленых бактерий известно, что окисление ими тиосульфата не сопровождается появлением в среде тетрагидратата, а идет с накоплением сульфатов. Конечные результаты процесса могут соответствовать уравнению (10). Однако отдельные его этапы пока неизвестны.

В отличие от исследованных пурпурных серобактерий некоторые виды зеленых серобактерий окисляют тетрагидратат:



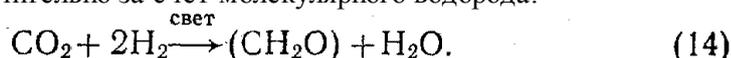
В целом возможные пути окисления фотосинтезирующими бактериями сульфида и других соединений серы представляют сейчас следующим образом:



Использование молекулярного водорода. Кроме неорганических соединений серы, ряд фотосинтезирующих бактерий окисляет молекулярный водород, восстанавливая при этом углекислоту или другие соединения.

Такой способностью обладают не только некоторые пурпурные и зеленые серобактерии, но и представители несерных пурпурных бактерий (*R. rubrum*, *R. tenue*, *Rh. capsulata*, *Rh. palustris*, *Rh. gelatinosa*, *Rh. acidophila*, *Rh. domica*, *Rh. vannielii*).

Для штаммов, использующих молекулярный водород, характерно присутствие гидрогеназы. Если, кроме того, фотосинтезирующие бактерии способны к редукции сульфатов, то они растут, восстанавливая CO_2 исключительно за счет молекулярного водорода:



Эта возможность показана для некоторых видов *Chromatium*, *Thiocapsa roseopersicina*, *Ect. shaposhnikovii*. Другие представители пурпурных серобактерий, а также зеленые серобактерии (*Chlorobium* sp.) растут, используя H_2 только при наличии восстановленных соединений серы (сульфида, тиосульфата, цистеина) в количествах, необходимых для конструктивных процессов.

Несерные пурпурные бактерии также могут расти, используя для восстановления CO_2 молекулярный водород. Наиболее быстрый рост в таких условиях наблюдали у некоторых штаммов *Rh. capsulata*. При этом к минеральной среде был добавлен только тиамин. Недавно показано, что такие виды несерных пурпурных бактерий, как *R. tenue* и *Rh. acidophila*, используя H_2 , могут расти и на чисто минеральных средах, содержащих углекислоту.

Использование органических соединений. Способность использовать органические соединения сначала считали характерной особенностью несерных пурпурных бактерий. Сейчас, однако, очевидно, что это свойство в той или иной форме, проявляется у всех фотосинтезирующих бактерий.

Круг органических соединений, используемых этими микроорганизмами в целом, довольно широк; он включает сахара, спирты, различные органические кислоты, аминокислоты и другие вещества. Однако возможности отдельных видов и штаммов в отношении использования органических веществ в некоторых случаях существенно различаются.

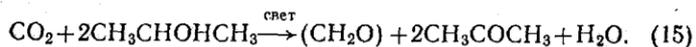
Кроме того, характер использования фотосинтезирующими бактериями органических субстратов бывает различным. Возможны следующие варианты.

1. Органическое соединение выполняет функцию донора электрона при фотоассимиляции углекислоты.
2. Органическое соединение используется при фотосинтезе в качестве источника углерода.
3. Органическое соединение служит при фотосинтезе донором электрона и одновременно источником углерода.
4. Органическое соединение окисляется с получением бактериями всей необходимой для роста энергии, а также является источником углерода. Четвертая возможность реализуется пурпурными бактериями, растущими в темноте. У других фотосинтезирующих бактерий, даже если и отмечается потребление некоторых органических субстратов в темноте, то этот процесс не обеспечивает их роста.

Использование органических соединений в присутствии света показано для всех исследованных представителей пурпурных и зеленых бактерий. Пути, по которым используются при фотосинтезе органические субстраты, зависят от особенностей организмов, природы соединений, а также условий, в которых находятся бактерии. Наглядными примерами использования органических

соединений при фотосинтезе в качестве доноров водорода являются некоторые случаи окисления пурпурными и зелеными бактериями спиртов.

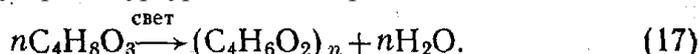
Так был выделен штамм *Rhodospseudomonas* sp., количественно окисляющий изопропанол в ацетон:



По такому же типу идет использование пропанола зелеными серобактериями, относящимися к роду *Chloropseudomonas*:



Одним из примеров использования органических соединений только в качестве источников углерода является фотоассимиляция зелеными бактериями рода *Chlorobium* ацетата. По имеющимся данным, этот субстрат ими не окисляется, но при добавлении в среду C14-ацетата, радиоактивный изотоп быстро обнаруживается в различных компонентах клеток, в том числе в белках. Аналогичным образом может происходить ассимиляция в определенных условиях ацетата и некоторых других кислот, в частности 0-оксибутирата, пурпурными бактериями:



По такому же принципу используются готовые витамины, но они необходимы для образования ограниченного числа и строго специфических соединений клеток, поэтому требуются в очень небольших количествах.

Однако чаще органический субстрат одновременно выполняет при бактериальном фотосинтезе две функции, т. е. является и донором водорода, и источником углерода.

Способностью использовать органические соединения по двум указанным направлениям обладают различные представители несерных пурпурных бактерий.

Такая же возможность показана для пурпурных серобактерий, способных к сульфатредукции, а именно *Chr. vinosum*, *Chr. minutissimum*, а также представителей рода *Ectothiorhodospira*.

Большие возможности в отношении использования органических соединений проявляют несерные пурпурные бактерии. Однако лучшими субстратами для роста разных видов и штаммов этих микроорганизмов чаще всего являются дикарбоновые кислоты, а также пируват, лактат, ацетат. Такой организм, как *Rh. palustris*, использует формиат, а также бензонат и другие соединения ароматического ряда. *Rhodomicrobium vannielii* и *R. fulvum* хорошо растут на среде с этанолом. Обнаружены также представители *Rhodospseudomonas*, рост которых происходит при потреблении в присутствии света окиси углерода или метана. Вышеназванные пурпурные серобактерии преимущественно используют органические кислоты, в первую очередь такие, как уксусную и пировиноградную. Некоторые представители растут на средах с малатом, сукшлатом, пропионатом, бутиратом, а также отдельными сахарами и спиртами: глюкозой, фруктозой, глицерином.

Для роста на средах с органическими соединениями указанные микроорганизмы не требуют наличия неорганического донора водорода, а в некоторых случаях не нуждаются и в экзогенной углекислоте или фиксируют ее в небольших количествах. Это наблюдается обычно в тех случаях, когда пурпурные бактерии растут на средах с ацетатом, пируватом, малатом, фумаратом, т. е. соединениями, которые непосредственно могут включаться в конструктивные процессы клеток.

Способностью использовать при фотосинтезе органические соединения обладают и другие представители пурпурных серобактерий. Такие, как крупные виды *Chromatium* (*Chr. okeanii*, *Chr. buderii*, *Chr. warmingii*, *Chr. weissii*), *Lamprocystis roseopersicina*, *Thiospirillum jenense*, *Thiocystis violacea*, *Thiocapsa pfennigii*, *Thiodictyon elegans*, *Amoebobacter roseus*.

Однако органические соединения увеличивают урожай их клеток только при внесении в среду, содержащую бикарбонат и сульфид в концентрации, обеспечивающей его функцию как донора водорода. Кроме того, сульфид, очевидно, необходим как источник серы для конструктивных процессов, поскольку указанные представители пурпурных серобактерий не восстанавливают сульфаты.

Зеленых серобактерий по их отношению к органическим соединениям, как и пурпурных серобактерий, можно разделить на две подгруппы. Представители первой из них используют органические соединения в растущих культурах только при наличии бикарбоната, сульфида или тиосульфата. К ней относятся свободноживущие бактерии родов *Chlorobium*, *Pelodictyon* и *Prosthecochloris aestuarii*.

Число органических соединений, увеличивающих урожай клеток этих микроорганизмов, невелико. Наиболее заметное действие оказывает ацетат, используемый для построения различных веществ клеток *Chlorobium*.

Некоторый положительный эффект наблюдали при выращивании представителей рода *Chlorobium* в присутствии лактата, пирувата, пропионата, глюкозы, глутамина, пролина или

оксипролина. Такие органические соединения, как сукцинат и фумарат, увеличивают содержание в клетках этих бактерий хлорофильных пигментов.

Зеленые бактерии, относящиеся ко второй подгруппе, способны расти на средах с органическими соединениями при отсутствии субстратных концентраций сульфида или тиосульфата.

Такая возможность отмечена для зеленых бактерий, выделенных из симбиотического комплекса *Chlorochromatium aggregatum* и названного *Chlorobium chlorochromatii*. Однако детально его свойства не изучали.

Зато удалось выделить в чистых культурах других зеленых бактерий, обладающих способностью использовать при фотосинтезе органические соединения и как источники углерода, и как доноры водорода. К ним относится *Chloropseudomonas ethylica*. Эти бактерии растут на среде с этанолом, пируватом, глюкозой и другими сахарами. Отдельные штаммы используют формиат, ацетат, лактат, маннит, глицерин, пропанол.

Во всех случаях рост *Chl. ethylica* происходит только при наличии бикарбоната, углерод которого фиксируется ими в значительных количествах.

В данном отношении *Chl. ethylica* отличается от таких пурпурных бактерий, как *Chr. vinosum*, *Ect. shaposhnikovii*, у которых ассимиляция углерода углекислоты в присутствии некоторых органических соединений нередко составляет небольшую величину.

Таким образом, в метаболизме углерода у пурпурных и зеленых бактерий в целом, а также у отдельных представителей этих микроорганизмов, очевидно, имеются свои особенности.

Из рассмотренных выше данных видно также, что при наличии ряда особенностей у отдельных представителей фотосинтезирующих бактерий, даже относящихся к разным семействам, проявляется много общих физиологических свойств. Если раньше считали, что представители несерных пурпурных бактерий способны только к гетеротрофному росту, то сейчас этого сказать нельзя. С другой стороны, все известные виды пурпурных и зеленых серобактерий, относящиеся к автотрофам, могут использовать органические соединения. Среди них есть также формы, облигатно зависимые в своем росте от наличия готового витамина В. Показано, наконец, что среди пурпурных серобактерий существуют организмы, которые подобно некоторым несерным пурпурным бактериям растут в темноте. Следовательно, в физиологическом плане основным критерием, который дает основание подразделять пурпурных бактерий на серные и несерные, остается способность этих микроорганизмов окислять сероводород.

Глава II. Процесс фотосинтеза.

2.1 СТРОЕНИЕ ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩЕГО АППАРАТА

Особенности строения клеток фототрофных организмов, в первую очередь устройство ядерного аппарата, позволяют разделять их на прокариот и эукариот. К прокариотам, имеющим сравнительно более простой план организации, относятся синезеленые водоросли и фотосинтезирующие бактерии. К эукариотам принадлежат все остальные фотосинтезирующие организмы. Для эукариотных фототрофов наряду с ядром, окруженным мембраной, характерно наличие особых структур — хлоропластов, где осуществляются все стадии фотосинтеза, начиная от первых этапов и кончая образованием из углекислоты органических веществ.

Хлоропласты разных растений имеют общие черты организации, а именно являются дискретными образованиями с оболочкой из двух элементарных мембран и ламеллярным внутренним строением. Ламеллы хлоропластов возникают в результате разрастания (инвагинации) внутренней окружающей их мембраны, складки которой затем уплощаются. Такие образования Менке предложил называть тилакоидами (от греческого слова «тилакоидес», что значит мешковидный). Тилакоиды хлоропластов могут дифференцироваться, образуя ламеллы стромы и ламеллы гран, в которых концентрируется хлорофилл.

Проще устроен фотосинтезирующий аппарат синезеленых водорослей. Для них типично наличие в клетках ламеллярных структур, которые в отличие от хлоропластов не отделены от цитоплазмы оболочкой.

Эта же особенность проявляется в организации аналогичных по функциям органоидов у других прокариот, т. е. у фотосинтезирующих бактерий. В то же время бактерии отличаются значительным морфологическим разнообразием фотосинтезирующих структур. Поэтому они весьма интересны для изучения фотосинтезирующего аппарата с точки зрения его строения, возможных функций и эволюции.

Присутствие в клетках фотосинтезирующих бактерий особых образований, в которых локализируются пигменты, было показано Шахманом, Парди и Стеньером, исследовавших *R. rubrum*. В результате ультрацентрифугирования разрушенных клеток этих бактерий им удалось получить

фракцию окрашенных частиц, названных хромофорами. При электронной микроскопии они выглядели как дисковидные образования диаметром 600—1000 А.

В дальнейшем похожие структуры обнаружили на ультратонких срезах *R. rubrum* и ряда других пурпурных бактерий. Удалось также установить, что препараты хромофоров способны осуществлять начальные стадии фотосинтеза. Все это чрезвычайно стимулировало изучение в деталях фотосинтезирующего аппарата бактерий.

Показано, что в клетках этих микроорганизмов присутствуют мембранные структуры нескольких типов, причем у разных видов они могут быть различными. По этому признаку пурпурные бактерии подразделяются на следующие группы.

1. Бактерии, образующие мембранные структуры в виде трубочек и многочисленных пузырьков. Именно такие везикулярные структуры были названы хромофорами. Они обнаружены у *R. rubrum*, *Rh. spheroides*, *Rh. capsulata*, разных представителей родов *Thiocystis*, *Lamprocystis*, *Thiodictyon*, *Thiopedia*, *Amoebabacter*, *Chromatium* и *Thiocapsa roseopersicina*. У отдельных видов бактерий диаметр этих образований равен 200—1000 А. По имеющимся данным, в целых клетках хромофоры могут сохранять связь друг с другом, образуя развитую систему мембран. Кроме таких структур, у *Th. roseopersicina* и *Chr. vinosum* штамм D обнаружены концентрические системы, состоящие из параллельных парных мембран. Однако их функции неизвестны.

2. Для второй группы пурпурных бактерий характерно присутствие мембранных структур в виде трубочек, располагающихся параллельно или ветвящихся. Они обнаружены у представителя рода *Thiocapsa*, а именно у *Th. pfennigii*.

3. Бактерии, образующие листообразные тилакоиды в виде отдельных довольно редких выростов цитоплазматической мембраны. Такие структуры обнаружены у *R. gelatinosa* и *R. tenue*.

4. У четвертой группы пурпурных бактерий мембранные структуры представлены отдельными стопками ламелл. Такие дисковидные образования (длиной до 3000 А), расположенные по периферии клеток, обнаружены у *R. molischianum*, *R. fulvum*, *R. photometricum*. Похожие структуры имеются у представителей рода *Ectothiorodospira*: *Ect. shaposhnikovii*, *Ect. mobilis*, *Ect. halophila*. У этих микроорганизмов их количество в клетках варьирует от 3 до 10.

5. Известны также бактерии, у которых фотосинтезирующий аппарат представлен ламеллами, расположенными по периферии клеток соответственно их длинной оси. Такие структуры образуют *Rhodomic. vantiellii*, *Rh. palustris*, *Rh. viridis* и *Rh. acidophila*, т. е. почкующиеся формы пурпурных бактерий. При почковании тилакоид остается в материнской

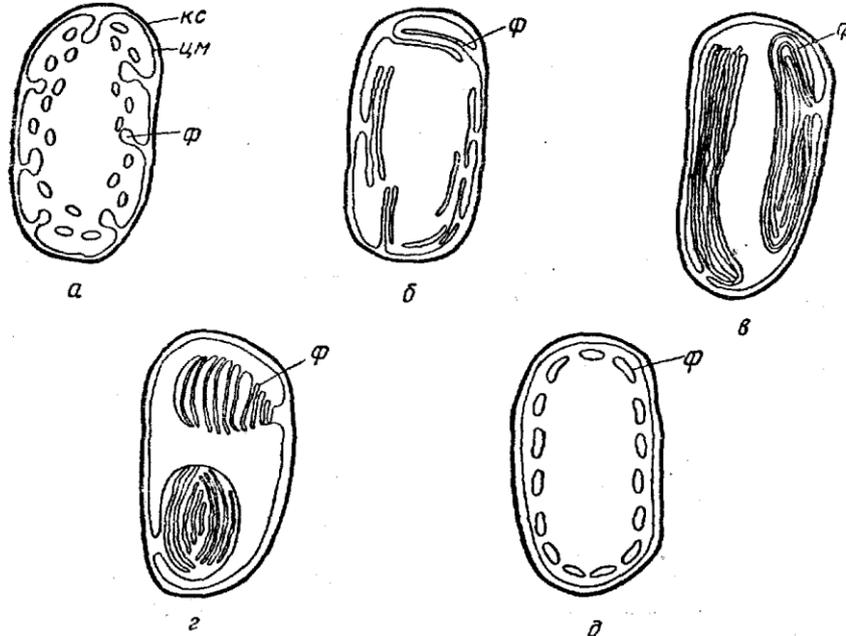


Рис. 3. Типы фотосинтезирующего аппарата у пурпурных и зеленых бактерий:

кс — клеточная стенка; цм — цитоплазматическая мембрана; ф — фотосинтезирующие структуры а—г у пурпурных бактерий; д — у зеленых бактерий (Echlin, 1970)

клетке, а в дочерних возникают новые ламеллы. Наиболее выражен такой тип фотосинтезирующего аппарата у *Rhodomic. vantiellii* (рис. 3, в). В клетках этой бактерии обнаруживаются парные ламеллы, идущие в несколько слоев вдоль цитоплазматической мембраны, но они не замыкаются, а имеют один или два свободных конца. Такие образования очень похожи на ламеллы некоторых синезеленых водорослей.

Сравнение тилакоидов разных видов пурпурных бактерий с хлоропластами растений позволяет выявить наличие сходных черт организации. Особенно близки к гранам хлоропластов ламеллярные структуры бактерий рода *Ectothiorhodospira* (рис. 3, г).

В то же время есть все основания считать, что тилакоиды пурпурных бактерий, как бы они ни различались морфологически, имеют единое происхождение, а именно возникают в результате инвагинации цитоплазматической мембраны, с которой в дальнейшем могут сохранять связь. Это удается выявить при просмотре ультратонких срезов клеток пурпурных бактерий, обладающих как везикулярными, так и ламеллярными мембранными структурами. Показано также сходство в составе цитоплазматической мембраны и внутренних мембран пурпурных бактерий, выполняющих, по всем данным, функцию фотосинтезирующего аппарата.

Таким образом, по способу образования фотосинтезирующий аппарат пурпурных бактерий отличается от хлоропластов, которые воспроизводятся делением.

По имеющимся данным, хлоропласты растений содержат специфические ДНК и РНК, что обуславливает их относительную генетическую автономность. У некоторых фотосинтезирующих бактерий удалось обнаружить сателлитную ДНК, однако ее связь с фракцией хроматофоров не выявлена.

В отличие от пурпурных бактерий у разных представителей зеленых серобактерий, относящихся к родам *Chlorobium*, *Chloropseudomonas*, *Pelodictyon* и *Prosthecochloris*, функцию фотосинтезирующего аппарата выполняют структуры одного и того же типа. У всех этих организмов обнаружены овальные везикулярные образования (300—400×1000—1500 Å), располагающиеся непосредственно около цитоплазматической мембраны. По данным ряда авторов, выявить их связь с цитоплазматической мембраной не удастся. Кроме того, отмечено, что мембрана, окружающая эти пузырьки, тоньше (до 30 Å), чем цитоплазматическая мембрана (<75 Å), а внутри их имеются фибриллярные образования.

Поэтому считают, что зеленые бактерии обладают особым типом фотосинтезирующего аппарата, отличным от аналогичных органоидов других прокариот. Однако вопрос этот окончательно не решен.

Кроме везикулярных структур, в клетках *Chlorobium* обнаружены образования, похожие на мезосомы некоторых нефотосинтезирующих бактерий, но их значение неизвестно.

Образование тилакоидов фотосинтезирующими бактериями зависит от условий их роста. Это особенно легко выявляется у видов, имеющих везикулярные структуры. Как правило, и пурпурные и зеленые бактерии, если они растут при низкой интенсивности света, образуют больше таких структур и синтезируют больше хлорофильных пигментов и каротиноидов, чем в условиях интенсивного освещения. У *R. rubrum* и *Rh. spheroides*, способных к росту в темноте за счет дыхания, при сильной аэрации синтез пигментов почти полностью подавляется, и тогда клетки не содержат или содержат лишь единичные хроматофоры, располагающиеся около цитоплазматической мембраны. С уменьшением аэрации образование пигментов и хроматофоров возобновляется, причем это происходит не только при освещении культур, но и в темноте даже в строго анаэробных условиях. По результатам проведенных анализов у *R. rubrum*, *Rh. spheroides* и *Chi. ethylica* увеличение содержания в клетках хлорофиллов обусловлено как увеличением числа тилакоидов, так и содержанием в этих структурах пигментов.

Все эти данные являются важным доказательством того, что описанные выше внутриклеточные мембранные структуры пурпурных и зеленых бактерий выполняют функцию их фотосинтезирующего аппарата.

Проведен также ряд работ по изучению состава тилакоидов, выделенных из клеток различных представителей фотосинтезирующих бактерий. Наиболее детальным исследованиям подвергались хроматофоры *Chr. vinosum* штамм Д, *Rh. spheroides* и *R. rubrum*.

По полученным данным, тилакоиды фотосинтезирующих бактерий представляют собой фосфолипидные структуры, содержащие пигменты и ряд переносчиков электрона. Кроме того, в хроматофорах локализуются ферменты, участвующие в синтезе бактериальных хлорофиллов. Установлена также связь с хроматофорами у некоторых пурпурных бактерий сукцинатдегидрогеназы, гидрогеназы и каталазы. В то же время в отличие от хлоропластов в них не обнаруживаются ферменты, ответственные за ассимиляцию углекислоты. Следует, однако, отметить, что изучение состава фотосинтезирующего аппарата бактерий сопряжено с рядом трудностей. Поскольку в целых клетках тилакоиды не дискретны, а могут быть связаны между собой и с цитоплазматической мембраной, даже для их высокоочищенных препаратов нет гарантии в том, что они полностью отделены от других структур бактерий, в первую очередь от цитоплазматической мембраны. С другой стороны, при получении очищенных препаратов тилакоидов они могут терять некоторые свои компоненты. Еще сложнее обстоит вопрос о том, какова организация тилакоидов бактерий. По существующим предположениям, они, как и тилакоиды хлоропластов, представляют собой полярные мембраны, в которых пигменты связаны с белками и фосфолипидами.

Хлорофилл-белковый комплекс выделен из *Chi. ethylica*, *C. limicola forma thiosulfatophilum* и *R. rubrum*.

Показано также наличие на одной из поверхностей тилакоидов ряда пурпурных бактерий (*R. rubrum*, *Rh. uiridis*, *Ect. mobilis*) повторяющихся субъединиц (80—135 Å в диаметре), похожих на

грибовидные образования на кристах митохондрий, на мембранных структурах *Micrococcus lysodeikticus* и других нефотосинтезирующих бактерий.

Кроме того, известно, что способность к фотохимическим реакциям проявляют не только препараты целых хроматофоров, но отдельные их фракции. Разделение фотосинтезирующих структур пурпурных бактерий на фрагменты можно достичь при обработке их поверхностно активными веществами, например тритоном X-100 и другими способами.

2.2 ПИГМЕНТЫ ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИХ ОРГАНИЗМОВ.

Бактериальные хлорофиллы. Способность различных организмов к фотосинтезу обусловлена наличием у них порфириновых пигментов, называемых хлорофиллами. Соединения, основу которых составляют порфирины, как известно, имеют широкое распространение и участвуют в различных биологических процессах, но только в состав хлорофиллов входит магний.

Хлорофиллов известно несколько. Для всех растений характерно наличие хлорофилла а. У синезеленых водорослей, а также отдельных представителей красных водорослей это единственный тип хлорофилла. У остальных растительных форм, кроме хлорофилла а обычно присутствует другой хлорофилл. Высшие растения и зеленые водоросли содержат хлорофилл б. Значительно реже хлорофиллу а сопутствуют хлорофиллы с, d или е.

Фотосинтезирующие бактерии содержат особые хлорофиллы, называемые бактериохлорофиллами. Долгое время считали, что все пурпурные бактерии образуют один и тот же хлорофилл, который сейчас предлагается называть бактериохлорофиллом а. Этот пигмент отличается от хлорофилла а растений тем, что содержит в положении 2 в первом пиррольном кольце ацетильную группу вместо винильной, а второе пиррольное кольцо его восстановлено. Лишь недавно было обнаружено, что *Rh. viridis*, а также *Thiocapsa pfennigii* (*Thiococcus* sp.) содержат хлорофилл, отличающийся по спектру поглощения от бактериохлорофилла а. Формула этого пигмента, получившего название бактериохлорофилла б, еще не установлена.

Основной хлорофильный пигмент зеленых бактерий сначала называли бактериовиридином. Затем Ларсен переименовал его в хлоробиум-хлорофилл. После этого было установлено, что у различных штаммов *Chlorobium* хлоробиум-хлорофилл встречается в двух модификациях, несколько различающихся по спектрам поглощения. Один из этих пигментов получил название хлоробиум-хлорофилл-660, а другой — хлоробиум-хлорофилл-650, соответственно основным максимумам поглощения в серном эфире. В последнее время их чаще называют бактериохлорофиллами с и d. Оба эти пигмента существенно отличаются по своим свойствам от других хлорофиллов.

По данным Холта (Holt, 1966), сравнительно с хлорофиллом а отличия этих пигментов заключаются в следующем:

- 1) бактериохлорофиллы с и d не содержат при С-10 карбок-сильной группы;
- 2) вместо фигола (С₂₀Н₃₉ОН) этерифицированы транс-транс-фарнезолом (С₁₅Н₂₅ОН);
- 3) имеют в положении 2 оксиэтильную группу;
- 4) каждый из пигментов состоит из шести соединений, различающихся радикалами в положениях 4, 5 и 6.

Последний вывод сделан на основании того, что из бактериохлорофиллов с и d были получены феофорбиды, каждый из которых при хроматографии разделится на шесть фракций. Однако при хроматографии самого бактериохлорофилла d он разделится всего на три полосы, причем различий в спектральных свойствах эти пигменты не имели. Не удалось также разделить на шесть фракций бактериохлорофилл с.

Поэтому вопрос о том, действительно ли в клетках зеленых бактерий содержится несколько бактериохлорофиллов типа с и d, остается открытым. Отдельные представители зеленых бактерий содержат либо бактериохлорофилл с, либо бактериохлорофилл d, причем у разных штаммов, относящихся к одному виду, может присутствовать тот или другой пигмент.

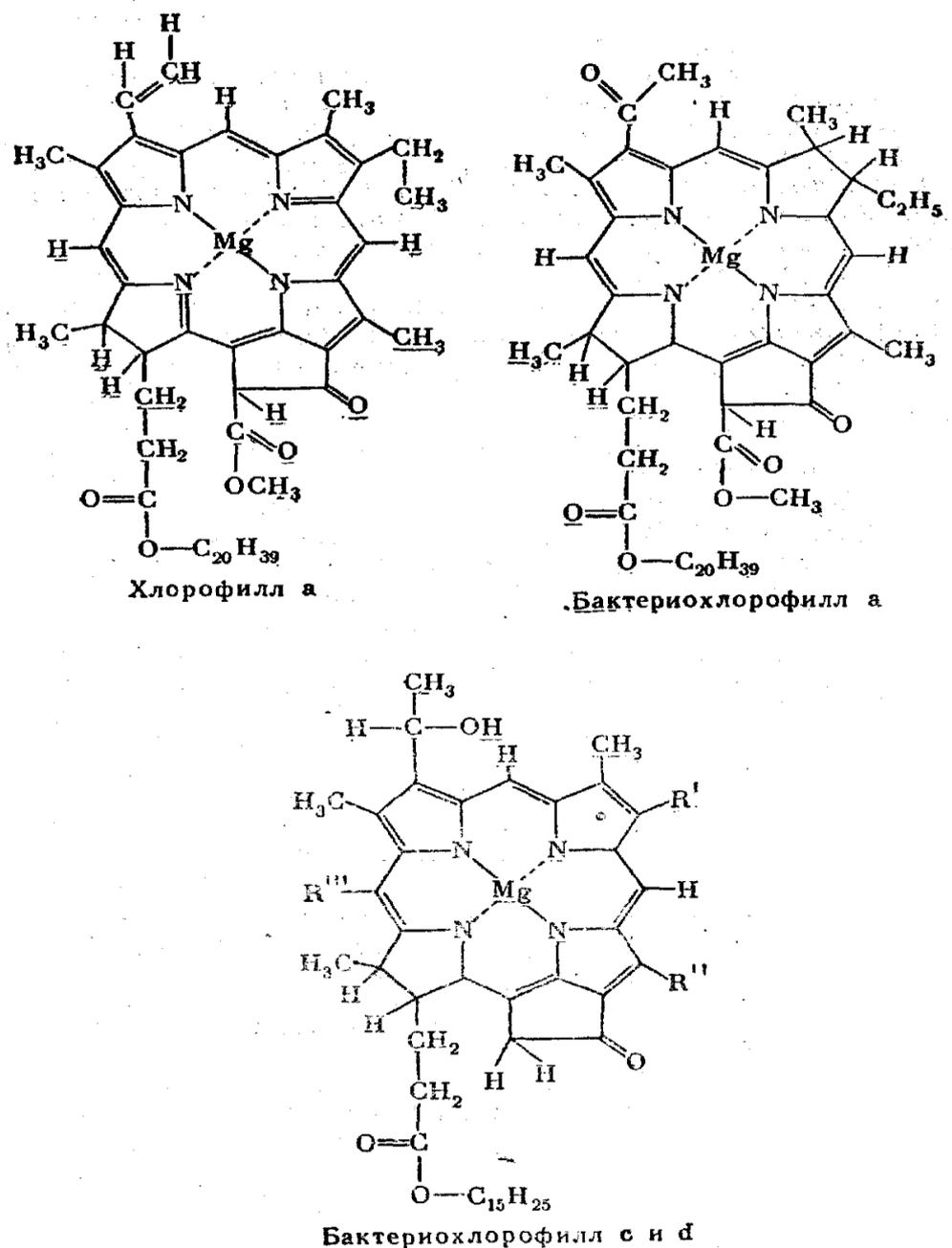


Рис. 4. Структурные формулы хлорофиллов. У бактериохлорофиллов с и d R' $\text{CH}_2\text{CH}(\text{CH}_3)_2$, $\text{CH}_2\text{CH}_2\text{CH}_3$ или C_2H_5 ; R'' C_2H_5 или CH_3 ; R''' у бактериохлорофилла с C_6H_5 или CH_3 , у бактериохлорофилла d H (Holt, 1965)

Чаще встречается бактериохлорофилл с. Он обнаружен у многих штаммов *C. limicola*, *C. limicola forma thiosulfatophilum*, *Chi. ethylica*, *Prosthecochloris aestuarii*, *Pelodictyon clathratiforme* и *P. luteolum*.

Бактериохлорофилл d содержат большинство штаммов *C. vibrioforme*, *C. phaeobacteroides* и *C. phaeovibrioides*.

Кроме бактериохлорофилла с или d, у зеленых бактерий показано присутствие небольшого количества бактериохлорофилла а. Этот пигмент (в количестве от 5 до 10% от общего содержания всех хлорофиллов) обнаружен у таких организмов, как *C. limicola*, *C. limicola forma thiosulfatophilum*, *C. phaeobacteroides*, *C. phaeovibrioides*, *Chi. ethylica*, *P. clathratiforme* и *P. luteolum*. Наличие его у других представителей зеленых бактерий не проверяли.

Факт присутствия у зеленых бактерий бактериохлорофилла а весьма важен. Во-первых, он подтверждает филогенетическое родство зеленых и пурпурных бактерий. Во-вторых, можно предполагать, что его роль в бактериальном фотосинтезе столь же важна, как хлорофилла а у растений.

Особенности строения бактериальных хлорофиллов отражаются на их спектральных и химических свойствах.

По сравнению с хлорофиллом а наибольшие различия в спектрах поглощения отмечаются у бактериохлорофиллов а и Б. Если хлорофилл а в органических растворителях имеет максимум поглощения в красной области около 660 нм, то у бактериохлорофилла а в зависимости от растворителя он приходится на 770—780 нм. Соответственно полоса флуоресценции этого пигмента в растворах наблюдается около 800 нм.

Еще больше сдвинут в длинноволновую область максимум поглощения бактериохлорофилла Б. В растворах ацетона он приходится на 795 нм. Дальше этого пигмента не поглощает ни один хлорофилл.

Как отмечалось выше, у бактериохлорофилла с зеленых бактерий длинноволновый максимум поглощения в серном эфире приходится на 660 нм, а у бактериохлорофилла d — на 650 нм. Имеются различия и в других максимумах поглощения этих пигментов. Но в общем их спектры поглощения, особенно бактериохлорофилла с, ближе к хлорофиллу а, чем у бактериохлорофиллов а и Б.

Максимумы флуоресценции бактериохлорофиллов с и d в серном эфире наблюдаются соответственно при 663 и 653 нм. Различия в спектрах поглощения растительных и бактериальных хлорофиллов *in vivo* заметно увеличиваются.

У растений хлорофилл обуславливает поглощение света до 700—740 нм. Зеленые бактерии используют свет до 840 нм. Пурпурные бактерии, содержащие бактериохлорофилл а, абсорбируют свет немногим дальше 900 нм, а виды, синтезирующие бактериохлорофилл Б, примерно до 1100 нм.

Таким образом, бактерии, в первую очередь пурпурные, могут расти при наличии только невидимых инфракрасных лучей. В лабораторных условиях их часто выращивают при освещении лампами накаливания, значительная часть радиации которых приходится на область спектра с длиной волн больше 800 нм.

Разница в спектрах поглощения растений и фотосинтезирующих бактерий, очевидно, имеет экологическое значение, так как позволяет бактериям расти в неглубоких водоемах под слоем водорослей.

С этой же позиции важны различия в спектрах поглощения самих фотосинтезирующих ; бактерий, так как в некоторых случаях они, видимо, дают возможность разным видам расти в одних и тех же местах.

С другой стороны, для разделения пурпурных и зеленых бактерий в накопительных т культурах иногда применяют фильтры с максимумом пропускания дальше 800 нм. В результате создаются условия, в которых возможен рост только пурпурных бактерий. Используя этот принцип, удалось также получить культуры фотосинтезирующих бактерий, содержащих бактериохлорофилл Б.

Кроме того, что *in vivo* максимумы поглощения различных хлорофиллов по сравнению с растворами смещаются в длинноволновую область спектра, они обуславливают здесь обычно не один, а несколько максимумов поглощения. Особенно они выражены у пурпурных бактерий, содержащих бактериохлорофилл а.

Максимумы поглощения данного пигмента в клетках наблюдаются около 375, 590, 800—805, 820—850 и 870—890 нм, а максимум флуоресценции приходится на 900—920 нм. Соответственно длинноволновым максимумам поглощения *in vivo* различают разные формы бактериохлорофиллов - Бхл 800, Бхл 850, Бхл 870, пурпурных и зеленых бактерий Бхл 890. У разных видов ЭТИХ *Rhodospseudomonas spheroides* WO 500 600 700 800 900 WOO нм микроорганизмов количество, положение и соотношение максимумов поглощения бактериохлорофилла а в длинноволновой области могут различаться. В некоторых случаях это помогает при определении видовой принадлежности исследуемых пурпурных бактерий. Однако следует учитывать, что спектр поглощения клеток иногда несколько меняется в зависимости от возраста культур и условий их роста,

У пурпурных бактерий, содержащих бактериохлорофилл Б, длинноволновый максимум поглощения его в клетках приходится на 1020—1040 нм, а максимум флуоресценции — на 1044 нм.

Бактериохлорофиллы с и d зеленых бактерий в клетках; имеют основные максимумы поглощения в длинноволновой области соответственно при 730-740 и 745—755 нм, а основной максимум флуоресценции около 770 нм. Кроме того, различные представители зеленых бактерий

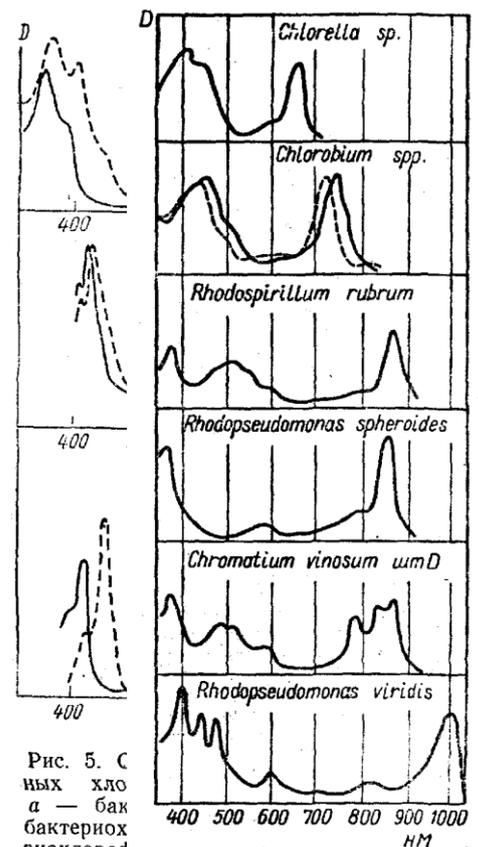


Рис. 5. Спектры поглощения хлорофилла а — бактериохлорофилла d

Рис. 6. Спектры поглощения клеток некоторых водорослей, пурпурных и зеленых бактерий

обладают небольшим максимумом абсорбции около 805—810 нм. За этот максимум ответствен, в основном, по-видимому, бактериохлорофилл а, содержащийся у них в небольшом количестве. Применение дифференциальной спектрофотометрии выявило также наличие у *Chl. ethylica* и *S. limicola* максимум поглощения при 840 нм.

Спектры поглощения хлорофиллов и других пигментов фотосинтезирующих бактерий, характерные для целых клеток, сохраняются почти без изменений в препаратах тилакоидов;

Вопрос о том, почему в естественном состоянии максимумы поглощения хлорофиллов растений и бактерий по сравнению с растворами сдвинуты в длинноволновую область спектра, давно интересует исследователей.

Работы, проведенные под руководством Красновского и Литвина, показали, что главная причина заключается во взаимодействии молекул хлорофилла между собой, в результате чего образуются разные формы его агрегации, обуславливающие разные максимумы поглощения в длинноволновой области. Эти формы удается воспроизвести в модельных системах. В то же время ряд данных свидетельствует о том, что взаимодействие молекул хлорофилла *in vivo* определяется структурой и конформацией белков, с которыми они связаны. Не исключено влияние и других компонентов фотосинтезирующего аппарата.

Изменение спектров поглощения различных хлорофиллов в клетках по сравнению с растворами, очевидно, имеет биологическое значение, так как позволяет фотосинтезирующим организмам использовать свет в более широкой области спектра. Кванты света с большей длиной волны, чем поглощает в клетках бактериохлорофилл Б, видимо, не эффективны для фотосинтеза, так как содержат недостаточно энергии.

Каротиноиды. Наряду с хлорофиллами фототрофные организмы образуют так называемые дополнительные или вспомогательные пигменты. К ним относятся каротиноиды, часть хлорофиллов и фикобилины. Последние, однако, обнаружены только у синезеленых водорослей, а также некоторых представителей красных водорослей, тогда как каротиноиды синтезируют все фотосинтезирующие формы, включая бактерии. Каротиноиды, как и хлорофиллы, локализируются в фотосинтезирующем аппарате клеток, хотя у растений они могут находиться и в нефотосинтезирующих тканях.

Для растений в целом характерна способность к синтезу и наличию в фотосинтезирующих тканях каротиноидов типа а- и р-каротина, а также образование каротиноидов с эпоксидными группами. Очень широкое распространение имеет каротин, а наиболее разнообразен состав каротиноидов у водорослей.

По составу каротиноидов фотосинтезирующие бактерии существенно отличаются от водорослей и высших растений, причем общий набор этих пигментов у них довольно велик; Среди обнаруженных у фотосинтезирующих бактерий каротиноидов некоторые ранее не были известны. Более разнообразны каротиноиды, и в большем количестве они содержатся у пурпурных бактерий.

Состав и содержание отдельных каротиноидов определяют в основном цвет этих микроорганизмов. Культуры пурпурных бактерий бывают коричневые, желтые, фиолетовые, розовые и разных оттенков красного цвета.

К настоящему времени из различных видов пурпурных бактерий выделено более двадцати окрашенных каротиноидов.

Для большинства пурпурных бактерий характерно образование исключительно алифатических каротиноидов, содержащих гидроксильные, метоксильные группы и кетогруппы. У некоторых видов пурпурных бактерий недавно обнаружены каротиноиды с ароматическим кольцом. Однако только у *Rhodospirillum vannielii* наряду с алифатическими каротиноидами установлено присутствие в небольших количествах 3-каротина.

Значительное число представителей серных и несерных пурпурных бактерий образуют каротиноиды так называемой нормальной серии спириллоксантина. В эту группу (1) входят; ациклические пигменты, образующиеся в процессе биосинтеза из ликопина, спириллоксантина, а именно: родопин (ОН-ликопин), дигидродопин, ангидродовибрин, родовибрин, монодеметилированный спириллоксантин и сам спириллоксантин. К бактериям, образующим все или некоторые из этих пигментов, относятся представители рода *Rhodospirillum*, *Rh. palustris*, отдельные виды *Chromatium* (в частности *Chr. minutissimum*, *Chr. vinosum*), *Ect. mobilis*, *Ect. shaposhnikovii*, *Th. jenense*, *Thocapsa roseopersicina*, *Amoeba bacter roseus*, *A. pendens*. Каротиноиды этой серии присутствуют и у *Rhodospirillum vannielii*.

У таких несерных пурпурных бактерий, как *Rh. sphaeroides*, *Rh. gelatinosa*, *Rh. capsulata*, при росте в анаэробных условиях образуются два специфических каротиноида: сфероиден и ОН-сфероиден, которые в присутствии кислорода подвергаются оксигенизации. В результате образуются два пигмента, содержащие кетогруппы: сфероиденон и ОН-сфероиденон (рис. 7), что сопровождается изменением окраски культур. Вместо коричневатой-желтой она становится красной. Кроме этих каротиноидов, указанные бактерии могут синтезировать спириллоксантин и близкие ему пигменты, в частности 2-кето-спириллоксантин (пигмент-512), но их образование идет не через ликопин, а через

его предшественника — нейроспорин. В целом их обозначают как пигменты группы 2, или альтернативной серии спириллоксантина. Недавно показано, однако, что у *R. rubrum* возможен такой же путь синтеза спириллоксантина.

К группе 3 относят кетокаротиноиды, обнаруженные у таких представителей пурпурных серобактерий, как *Chr. okenii*, *Chr. weissei*, *Chr. minus*, *Thiocystis getatinosa*. Главным из этих пигментов является окенон. Это метоксилированный кетокаротиноид с арильной концевой группой.

К 4 группе каротиноидов пурпурных бактерий относят кетокаротиноиды серии родопинала (названного сначала вармингоном). Такие пигменты синтезируют *Chr. warmingii*, *Thiocystis violacea*, *Thiodictyon elegans*, *Th. bacillosum*, *Thiopedia rosea*, культуры которых имеют фиолетовую или фиолетово-красную окраску.

Каротиноиды, видимо, относящиеся к этой серии, образует и *Lamprocystis roseopersicina*. Главным из них является новый каротиноид — ликопиол.

Кроме каротиноидов серии родопинала, у ряда содержащих их бактерий обнаружены ликопин, ликопиол и родопиол.

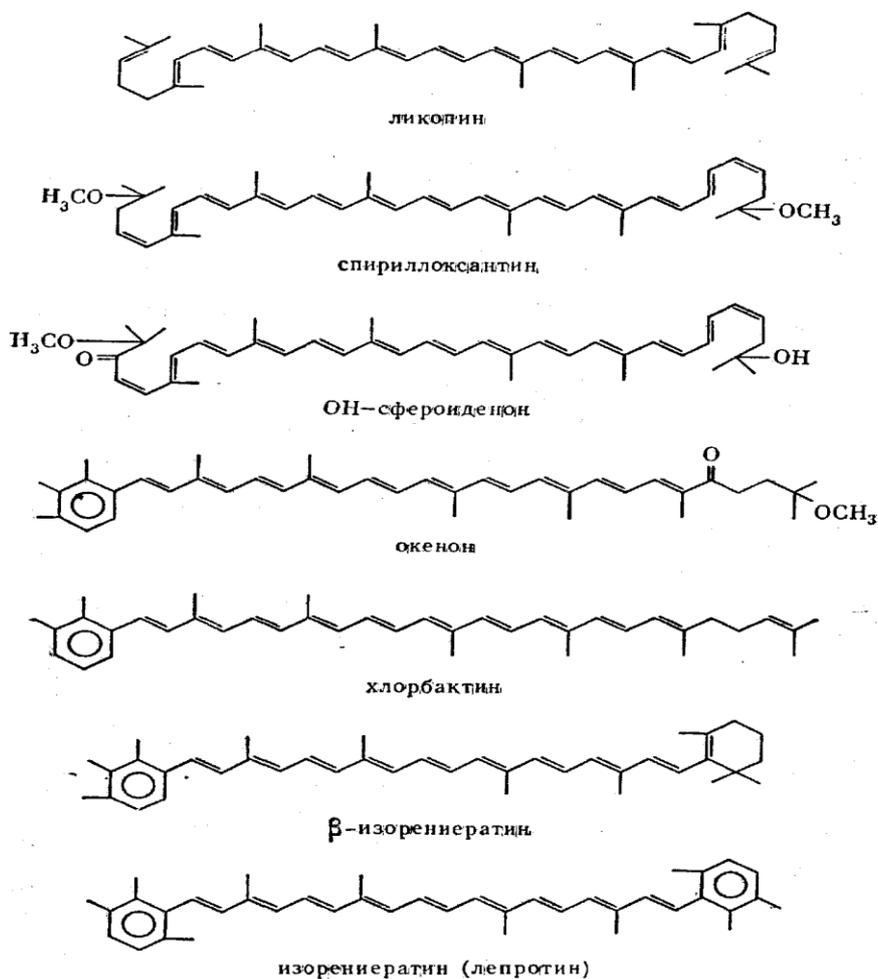


Рис. 7. Структурные формулы некоторых каротиноидов фотосинтезирующих бактерий (Pienig, 1967)

Этим, однако, не заканчивается перечень каротиноидов пурпурных бактерий. Совсем недавно установлено, что *Thiocapsa pfennigii*, для которых характерно образование бактериохлорофилла Б, синтезируют особый каротиноид, представляющий, видимо, собой, 3, 4, 3', 4'-тетраоксиспириллоксантин. Тетраоксиспириллоксантин образует также *Rh. viridis*. Ранее эти пигменты известны не были.

Состав каротиноидов у зеленых серобактерий иной, чем у всех исследованных пурпурных бактерий. Сначала считали, что для этих организмов характерно наличие в качестве основного пигмента Y-каротина, представляющего собой моноциклический каротиноид.

В настоящее время установлено, что у таких видов, как *Cl. ethylica*, *Chlorobium limicola* forma *thiosulfatophilum*, *C. limicola* и *C. vibrioforme*, основным каротиноидом является моноциклическое соединение с ароматическим кольцом. Этот каротиноид получил название хлоробактина. В небольших количествах указанные зеленые бактерии содержат также ОН-хлоробактин, а *Chi.*

ethyHca, кроме того, следы γ -каротина, ликопина и родопина. У *S. phaeobacteroides* и *S. rhodovibrioideis*, культуры которых имеют коричневую окраску, основным каротиноидом является β -изорениератин (лепротин), представляющий собой диарильное соединение. Кроме этого пигмента, оба коричневых вида *Chlo-robium* синтезируют β -изорениератин и в следовых количествах α -каротин, а также хлоробактин. Каротиноиды, встречающиеся у зеленых бактерий, объединяют в группу 5.

Одно время казалось, что состав каротиноидов фотосинтезирующих бактерий может являться очень важным таксономическим признаком. Однако на основании имеющихся данных этот критерий не представляется столь обнадеживающим, поскольку бактерии, принадлежащие к одному роду, например *Chromatium*, образуют каротиноиды относящиеся к разным группам. И с другой стороны, пурпурные бактерии разных родов могут синтезировать одни и те же каротиноиды. Тем не менее при изучении новых штаммов этих микроорганизмов знать состав их каротиноидов, безусловно, необходимо. Во-первых, в некоторых случаях это помогает определить видовую принадлежность бактерий. Во-вторых, в результате исследований каротиноидов фотосинтезирующих бактерий были обнаружены ранее неизвестные пигменты. Кроме того, большой интерес вызывает вопрос о том, каковы функции каротиноидов фототрофных организмов. Для его решения определение состава каротиноидов и точного строения также необходимо.

Согласно имеющимся данным каротиноиды у фотосинтезирующих организмов могут выполнять несколько функций. Во-первых, они поглощают свет коротковолновой видимой области спектра (400-550 нм) и передают энергию электронного возбужденного состояния на хлорофилл. Такая возможность показана и для растений, и для бактерий (пурпурных и зеленых), так как при освещении их клеток светом, который поглощают каротиноиды, наблюдается люминесценция хлорофилла в длинноволновой области спектра. Эффективность передачи энергии от каротиноидов хлорофиллу у разных видов фотосинтезирующих бактерий составляет от 30 до 90 %. Эта функция каротиноидов, видимо, особенно важна при росте бактерий у дна глубоких водоемов, куда доходит лишь коротковолновая радиация.

Во-вторых, известно, что свет, поглощаемый каротиноидами, активен для фототаксиса.

Кроме того, есть предположения об участии каротиноидов в выделении растениями кислорода. По мнению Сапожникова, в этом процессе участвуют каротиноиды с эпоксидными группами, имеющимися у растений.

Наконец, существует теория о том, что каротиноиды выполняют защитные функции, предохраняя клетки от разрушения в результате фотосенсибилизированного действия кислорода. В пользу этой точки зрения свидетельствуют результаты опытов с мутантами пурпурных бактерий, утративших способность к синтезу окрашенных каротиноидов. Такие мутанты *Rh. spheroides* растут или в анаэробных условиях при освещении, или в аэробных условиях в темноте. Однако если аэробные культуры поместить на свет, то клетки быстро теряют жизнеспособность. В отличие от этого исходный штамм бактерий, содержащий каротиноиды, в таких условиях не погибает и может расти. Теория о защитных функциях каротиноидов находит подтверждение в опытах с нефотосинтезирующими организмами.

В то же время из данных, полученных при изучении бескаротиноидных мутантов пурпурных бактерий, следует, что наличие таких пигментов не обязательно для осуществления этими микроорганизмами нормального процесса фотосинтеза, если они находятся в анаэробных условиях.

Таким образом, в настоящее время трудно еще сказать, в чем состоит основная функция каротиноидов и у всех ли фотосинтезирующих организмов она одинакова. Однако несомненно, что изучение этих пигментов весьма интересно с различных точек зрения.

2.3 КОМПОНЕНТЫ ЭЛЕКТРОНТРАНСПОРТНОЙ ЦЕПИ

Наряду с хлорофиллами в преобразовании энергии света в энергию химических связей у всех фотосинтезирующих организмов участвует ряд соединений, образующих электрон-транспортную цепь.

По составу соединений, которые могут участвовать в переносе водорода и электронов, фотосинтезирующие бактерии во многом сходны с аэробными организмами, осуществляющими дыхание. У всех исследованных пурпурных и зеленых бактерий помимо никотинамидадениндинуклеотидов установлено присутствие флавинов, хинонов и цитохрома В. Для некоторых пурпурных бактерий показано, что эти соединения содержатся в хроматофорах. Наличие цитохромов констатировано также в фотосинтезирующих структурах зеленых бактерий.

Не исключено, что, кроме названных соединений, в фотосинтезирующем аппарате пурпурных и зеленых бактерий локализируются и другие переносчики электрона, но при выделении его из клеток возможна их частичная или даже полная потеря.

Цитохромы. Наибольшее число работ к настоящему времени посвящено изучению состава и функции цитохромов фотосинтезирующих бактерий.

Присутствие в клетках фотосинтезирующих бактерий таких компонентов было открыто в 1953 г. Верноном (Vernon), Изучившим состав клеток факультативно-анаэробной бактерии *R. rubrum*. Выделенное соединение получило название цитохрома с₂. Вскоре после этого цитохромы обнаружили у таких строгих анаэробов, как *Chromatium* и *Chlorobium*. Это было еще более неожиданным, так как считали, что цитохромы характерны только для аэробных организмов, энергетический обмен которых связан с использованием кислорода. Однако почти одновременно цитохромы нашли у сульфатредуцирующих бактерий (*Desulfovibrio desulfuricans*), также растущий только в строго анаэробных условиях.

Уже отсюда можно было заключить, что роль цитохромов у бактерий не ограничивается участием в передаче электрона на молекулярный кислород.

С другой стороны, исследование хлоропластов показало наличие в их составе цитохромов типов с(f) и b. Таким образом, стало очевидным, что присутствие цитохромов также характерно для фотосинтезирующего аппарата растений и бактерий, как наличие в нем хлорофильных пигментов. Те и другие представляют собой тетрапиррольные соединения.

У всех исследованных пурпурных и зеленых бактерий установлено наличие цитохромов типа с, у большинства видов обнаруживаются два или даже три таких компонента, разливающихся по спектрам поглощения и другими свойствами.

Цитохромы фотосинтезирующих бактерий обычно называют соответственно максимумам поглощения в а-полосе. Например, цитохромы с *Chr. vinosum* штамм D известны под названиями цитохромов с₅₅₂ и с₅₅₅. Цитохром с₂ *R. rubrum* называют также цитохромом с₅₅₀.

Цитохромы с ряда фотосинтезирующих бактерий, в частности *R. rubrum*, *Rh. palustris*, *Chromatium* sp., получены в кристаллическом виде. Кроме цитохромов типа с, у некоторых пурпурных бактерий, относящихся к факультативным аэробам (*R. rubrum*, *Rh. spheroides* и других), установлено присутствие цитохромов типа b и его варианта — цитохрома o.

Особые гемопротеиды, называемые RHP (*Rhodospirillum rubrum hemoproteide*) цитохромоидами или цитохромами с' и сс', обнаружены у *R. rubrum*, *R. molischianum*, *Chr. vinosum* штамм D, *Rh. spheroides*, *Rh. palustris*, *Rh. gelatinosa*.

Цитохром с' содержит один гем, а цитохром сс' — два. Они отличаются от других цитохромов по спектрам поглощения, имеют сравнительно низкий окислительно-восстановительный потенциал (рН 7,0; 0—100 мВ), но реагируют с кислородом, а также образуют комплексы с окисью углерода и азота.

Выше отмечалось, что хотя ряд представителей пурпурных бактерий растет в темноте, используя в энергетическом метаболизме кислород, однако, за исключением *Rh. spheroides*, присутствия в их клетках цитохромов типа a не установлено.

Существуют предположения, что функцию цитохромоксидазы у этих микроорганизмов выполняет цитохром b или его вариант цитохром o.

В то же время очевидно, что цитохромы с и u бактерий и у растений являются обязательными компонентами фото-синтетической системы и, по-видимому, могут непосредственно реагировать с хлорофиллами.

Доказательством участия цитохромов в фотосинтезе является их быстрое и обратимое фотоокисление, т. е. переход в окисленное состояние при освещении клеток в анаэробных условиях светом, активным для фотосинтеза. Впервые это было установлено для *R. rubrum* с помощью использования дифференциального спектрофотометра.

Затем аналогичную реакцию на свет цитохромов установили в опытах с другими фотосинтезирующими организмами.

Способность к фотоокислению отдельных цитохромов типа с в клетках и хроматофорах таких пурпурных бактерий, как *Chr. vinosum* штамм D, *Rh. palustris* и ряда других видов, сохраняется при температуре жидкого азота (т. е. при 77° К или —196°С). Это подтверждает тесную взаимосвязь их с пигментами, ответственными за фотохимический процесс.

Квантовый расход при фотоокислении цитохрома с у *Chromatium* sp., а также у некоторых других бактерий близок к единице, что свидетельствует о высокой эффективности процесса.

Кроме цитохромов типа с, в переносе электрона при фотосинтезе у ряда фотосинтезирующих бактерий, возможно участвуют и другие гемопротеиды. Однако данных в этом отношении пока мало.

Следует также указать, что помимо перечисленных выше с гемопротеидов пурпурные бактерии образуют каталазу и пероксидазу. Присутствие каталазы обнаружено недавно и у зеленых бактерий.

Хиноны. Весьма интересными и, видимо, важными компонентами электротранспортных систем пурпурных и зеленых бактерий являются хиноны.

Для различных представителей пурпурных бактерий характерно наличие одного или нескольких убихинонов (УХ), относящихся к бензохинонам. В зависимости от числа изопреноидных цепочек их называют УХ 7, УХ 8 и т. д. У многих несерных пурпурных бактерий найден УХ 0.

Кроме таких соединений, у данных микроорганизмов констатировано присутствие и других хинонов. Так, у *R. rubrum* наряду с УХ7 и УХ10 установлено наличие родохинона, который отличается от УХ тем, что вместо метоксильной группы в положении 2 содержит аминогруппу. В клетках *Chr. vinosum* штамм D обнаружен УХ7 и витамин К_г (менахинон). Зеленые бактерии (*S. limicola forma thiosulfatophilum* и *Chl. ethylica*) образуют менахинон-7, Г-оксименахинон-7 и винил-1,4-нафтохинон, называемый хлоробиумхиноном. У других организмов это соединение пока не обнаружено.

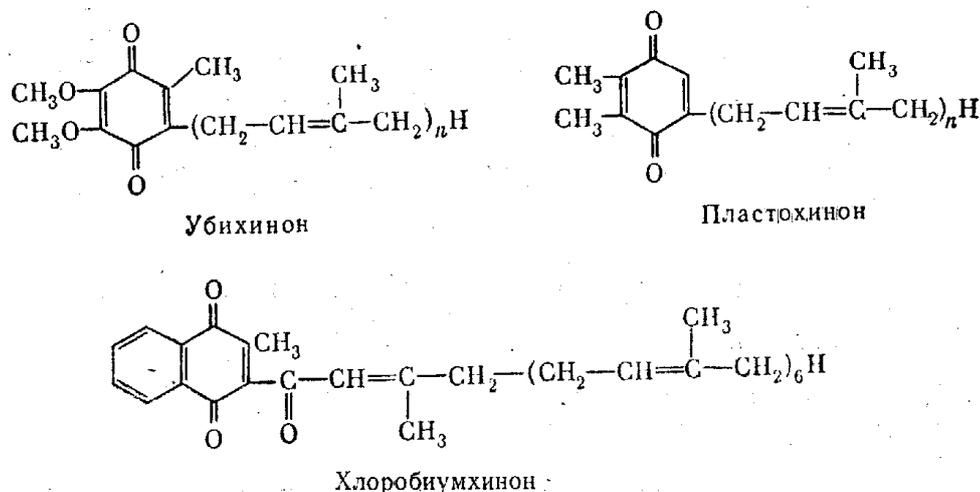


Рис. 8. Хиноны, типичные для различных фотосинтезирующих организмов

Таким образом, по составу хинонов отдельные представители фотосинтезирующих бактерий могут различаться между собой. В то же время следует отметить, что у них не обнаружены пластохиноны, присутствие которых выявлено у многих зеленых растений.

Содержание отдельных хинонов у *Chl. ethylica* существенно меняется в зависимости от того, на минеральной или органической среде растут эти бактерии.

Показано также, что количество хинонов в клетках *R. rubrum* и других несерных пурпурных бактерий больше, если их выращивать при освещении. Это служит указанием на то, что данные соединения участвуют в процессе бактериального фотосинтеза. Кроме того, обнаружено, что экстракция хинонов из хромофоров *R. rubrum* изооктаном резко снижает скорость фосфорилирования, которая, однако, восстанавливается при добавлении в систему УХю.

Наконец, известно, что освещение хромофоров *R. rubrum*, *Rh. spheroides*, *Chromatium sp.* в присутствии донора электрона, каким может быть дитохром с животных, вызывает быстрое восстановление хинонов (УХг, УХб), что констатируют по изменению (уменьшению) их поглощения в области 270—280 нм. Наблюдали также фотовосстановление в хромофорах пурпурных бактерий эндогенных хинонов, сочетаемое с фотоокислением цитохромов. Однако в опытах с целыми клетками *R. rubrum* и *Chr. vinosum* при их освещении в разных условиях отмечали и окисление и восстановление эндогенных хинонов. Это свидетельствует о возможности участия отдельных фондов хинонов в различных окислительно-восстановительных реакциях.

Флавины. Флавины фотосинтезирующих бактерий в основном находятся в форме флавинадениндинуклеотида (ФАД) и флавиномононуклеотида (ФМН) и, по-видимому, могут входить в состав разных ферментных комплексов (цитохромредуктазу, никотинамидадениндинуклеотидредуктазу, сукцинатдегидрогеназу, гидрогеназу).

Для таких пурпурных бактерий, как *R. rubrum* и *Chromatium sp.*, установлено, что перечисленные ферменты локализируются в хромофорах.

Никотинамидадениндинуклеогиды. Химические анализы показывают, что пурпурные бактерии (*R. rubrum*, *Rh. palustris*) содержат как никотинамидадениндинуклеотид (НАД), так и никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ), но количества НАД больше. В клетках зеленых бактерий *S. limicola forma thiosulfatophilum* удалось определить только НАД.

В опытах с различными видами пурпурных бактерий показано, что освещение клеток светом, который поглощает бактериохлорофилл, вызывает быстрое увеличение их поглощения в области 340 нм, что характерно для восстановленной формы НАД(Ф).

Еще более чувствительный флуориметрический метод подтвердил, что в таких случаях происходит образование восстановленного НАД или НАДФ, так как наблюдается типичное увеличение люминесценции клеток с максимумом в области 440 нм.

Судя по интенсивности люминесценции клеток пурпурных бактерий в этой области, фотовосстановление НАД(Ф) зависит от наличия в среде доноров водорода, из которых наиболее эффективны сульфид и тиосульфат. При высокой же концентрации углекислоты увеличение

люминесценции этих бактерий при 440 нм становится меньше. Аналогичные данные получены недавно для зеленых бактерий (*S. limicola*). Кроме того, установлено, что хроматофоры *R. rubrum* и некоторых других фотосинтезирующих бактерий способны к фотовосстановлению НАД в присутствии, например, такого донора электрона, как сукцинат.

Все это свидетельствует о том, что НАД участвует в бактериальном фотосинтезе. Однако механизм его восстановления окончательно не выяснен и в настоящее время интенсивно изучается.

Обращает внимание, что хроматофоры фотосинтезирующих бактерий в отличие от хлоропластов восстанавливают обычно не НАД(Ф), а НАД.

У ряда пурпурных бактерий показано, однако, наличие трансгидрогеназной активности, в результате чего может происходить передача водорода от НАДН на НАД(Ф). Реакция энергозависима.

Негемовые железопротеиды. Кроме перечисленных компонентов фотосинтезирующие бактерии содержат негемовые железопротеиды двух типов. Первые из них, имеющие, низкий окислительно-восстановительный потенциал ($E_0' \text{ pH } 7,0 = 420\text{—}490 \text{ мВ}$), названы ферредоксинами. Соединения такого типа содержатся также в хлоропластах растений и у некоторых анаэробных бактерий, например у представителей рода *Clostridium*.

Второй тип негемовых железопротеидов характеризуется высоким окислительно-восстановительным потенциалом ($E_0' \text{ pH } 7,0 = 300\text{—}350 \text{ мВ}$). Железопротеиды обоих типов имеют низкий молекулярный вес (6000—13 000).

Ферредоксины выделены из пурпурных и зеленых серобактерий. Негемовые железопротеиды с высоким потенциалом обнаружены у двух представителей пурпурных бактерий: *Chromatium* sp. и *Rh. gelatinosa*. Недавно появилось также сообщение о наличии у зеленых бактерий особого негемового железосодержащего белка, названного рубредоксином ($E_0' \text{ pH } 7,0 = 61 \text{ мВ}$). Роль его в клетках, как и железопротеидов с высоким потенциалом, обнаруженных у пурпурных бактерий, неизвестна. Что касается ферредоксинов, то их возможное значение в бактериальном фотосинтезе будет рассмотрено ниже.

Птеридины. Согласно некоторым данным в процессе бактериального фотосинтеза в качестве переносчика электрона могут участвовать такие соединения, как птеридины, которые образуют и пурпурные, и зеленые бактерии. Присутствие птеридинов установлено в фотосинтезирующем аппарате нескольких пурпурных бактерий. Показано также, что при ингибции синтеза птеридинов тормозится фотофосфорилирование и фиксация пурпурными бактериями углекислоты.

2.4 НАЧАЛЬНЫЕ СТАДИИ ФОТОСИНТЕЗА

Фотосинтез подразделяется на ряд этапов, имеющих фотофизическую, фотохимическую и биохимическую природу. Отдельные стадии этого процесса протекают с разной скоростью

И сопровождаются образованием продуктов с разным временем жизни.

Фотофизическая стадия. Началом фотосинтеза является поглощение квантов света (фотонов) непосредственно хлорофиллами и связанными с ними в единый комплекс другими пигментами (каротиноидами и фикобилинами).

В результате электрон в молекуле пигмента, поглотившей квант света, переходит на новую орбиту с увеличением энергии, сообщенной фотоном. В возбужденном состоянии молекула может находиться очень короткое время. В случае хлорофилла или бактериохлорофилла время жизни (τ) их молекул на синглетном энергетическом уровне 10^{-10} сек, после чего они возвращаются к исходному стабильному состоянию. Этот переход сопровождается потерей энергии в виде тепла, флуоресценции и фосфоресценции. Последняя происходит в том случае, когда возбужденная молекула переходит в основное состояние через так называемый триплетный уровень. На триплетном (или метастабильном) уровне запас энергии в молекуле пигмента меньше, чем на синглетном, но время жизни больше.

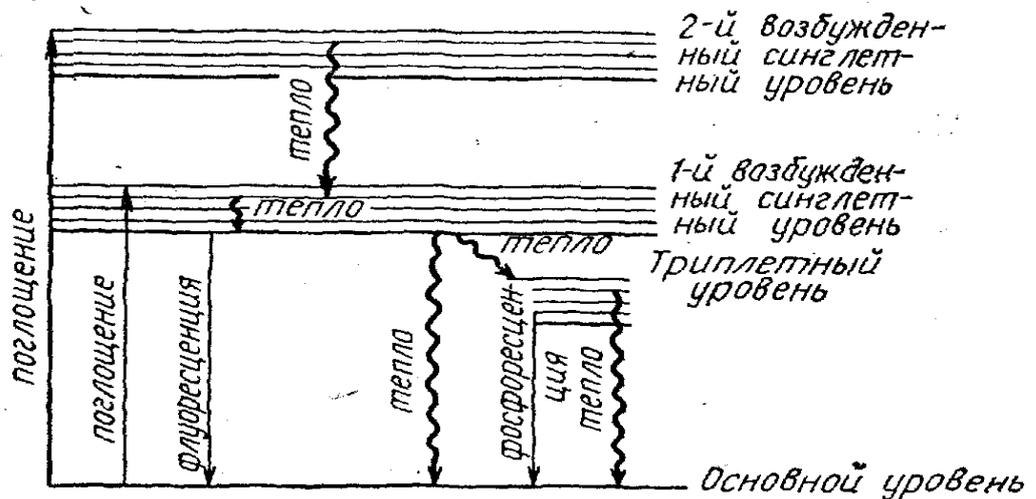


Рис. 9. Энергетические уровни молекул хлорофилла и переходы между ними (Литвин, 1968)

Находясь в возбужденном состоянии, молекулы могут также передавать энергию поглощенных квантов света соседним молекулам пигментов. Осуществляется это, по-видимому, на синглетном уровне.

Миграция энергии электронных возбужденных состояний возможна как от дополнительных пигментов к хлорофиллу (бактериохлорофиллу), так и между молекулами самих хлорофильных пигментов и направлена в сторону пигментов, поглощающих свет в длинноволновой области.

Реакционные центры и фотосинтетическая единица. В результате миграции часть поглощенной световой энергии достигает так называемых реакционных фотохимических центров, переводя входящий в их состав пигмент в возбужденное состояние.

В фотохимические центры у растений, по всем данным, входит хлорофилл а, а у пурпурных и зеленых бактерий соответствующие бактериохлорофиллы. Их принято обозначать буквой П с указанием примерно той длины волны, где наблюдается фотоиндуцированное изменение абсорбции пигмента. Для растений это П700(П705) и, возможно, П680; у пурпурных бактерий, содержащих бактериохлорофилл а, в зависимости от вида микроорганизма, П890 или П870. Сейчас, однако, чаще применяют одно обозначение П890. У пурпурных бактерий, содержащих бактериохлорофилл б, реакционный центр называют П985, а у зеленых бактерий П840.

Используя специальные методы обработки клеток, удается удалить основную массу бактериохлорофилла, не затрагивая ту его часть, которая входит в реакционный центр. Исследования состава реакционных центров, выделенных из *R. rubrum*, показывают, что в одном из них ассоциируются молекулы бактериохлорофилла П890 и П800, а во втором только П890. У некоторых же видов бактерий обнаружены реакционные центры лишь одного типа.

"По сравнению со всем хлорофиллом, который содержит организм, количество его, входящее в реакционные центры, невелико. Расчеты показывают, что у растений на одну молекулу пигмента реакционного центра приходится около 250—400 молекул хлорофилла. У бактерий это соотношение примерно 1:25—50. Таким образом, далеко не все молекулы хлорофиллов у растений и бактерий равнозначны. Большинство их выполняет только функцию «собирателей» световой энергии, а за переход ее в энергию химических связей ответственны специализированные молекулы этих пигментов.

В литературе последних лет часто встречается название квантосома, или голохрома. Под этим понимают элементарную автономную фотосинтетическую единицу, содержащую один реакционный центр и способную осуществлять начальные стадии фотосинтеза. Однако исследования, проведенные с пурпурными и зелеными бактериями, говорят в пользу того, что скорее существуют комплексы, содержащие несколько реакционных центров. Такая «статистическая фотосинтетическая единица» в энергетическом отношении выгоднее, поскольку при подобной организации фотосинтезирующего аппарата больше энергии от поглощенных квантов света достигает реакционных центров.

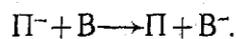
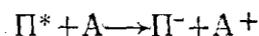
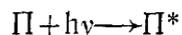
Особенность хлорофилла (бактериохлорофилла), входящего в реакционные центры, видимо, состоит в том, что он определенным образом связан с теми соединениями, которые участвуют в фотосинтетической электронтранспортной цепи. В первую очередь с непосредственным акцептором электрона и его донором. Поэтому только в реакционном центре возможна фотохимическая реакция.

Она осуществляется в том случае, когда молекулы пигмента, входящие в реакционные центры, находятся в возбужденном состоянии. Если организм утрачивает способность к образованию таких центров, он теряет способность к фотосинтезу. Это наглядно продемонстрировано в опытах с мутантом *Rh. spheroides*, который содержит бактериохлорофилл,

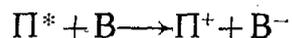
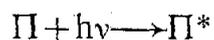
однако растет только при наличии кислорода. Никаких реакций, характерных для начальных стадий фотосинтеза, в частности фотоиндуцированного окисления цитохромов, выявить у него не удалось.

Фотохимическая реакция. Поскольку хлорофиллы растений и бактерий способны к фотовосстановлению и к фотоокислению, рассматривают две возможности фотохимической реакции, происходящей в реакционном центре.

1. Восстановление возбужденной молекулы этого пигмента (П) за счет первичного донора электрона с последующей передачей электрона на какой-то акцептор:



2. Окисление пигмента реакционного центра с последующим быстрым восстановлением:



Вторая схема во всяком случае в отношении бактерий подтверждается большим числом экспериментальных фактов.

Однако полностью возможность первой из приведенных схем фотохимического процесса, особенно если речь идет о фотосинтезе у растений, пока не исключают. Известно, что растения способны осуществлять две фотохимические реакции. Некоторые авторы полагают, что в одной из них хлорофилл сначала окисляется, а затем восстанавливается, а в другой — наоборот.

Пути переноса электрона и фотофосфорилирование. В любом случае значение фотохимической реакции состоит в том, что она обуславливает начало транспорта электрона по цепи переносчиков, включающей соединения разной природы и с разными окислительно-восстановительными потенциалами. Цепь может быть замкнутой и открытой. При циклическом переносе электрона в конечном счете возвращается к исходному донору. В нециклической системе этого не происходит, так как электрон уходит из нее. Для восполнения потери электрона необходим экзогенный донор.

Циклический и нециклический транспорт электрона имеет место при фотосинтезе растений. В первом случае перенос электрона, как и в дыхательной цепочке, сопряжен с образованием АТФ. Во втором случае происходит также образование восстановленного ферредоксина и НАДФ.

Экзогенным донором электрона у растений служит вода. Поэтому растительный фотосинтез сопровождается выделением кислорода.

Большинство данных свидетельствует о том, что использование электрона воды на восстановление НАДФ возможно в результате осуществления растениями двух фотохимических реакций. Энергии, получаемой от одного кванта света, для этого недостаточно, поскольку разница окислительно-восстановительных потенциалов воды и акцептора электрона, передающего его на НАДФ, слишком велика (от +815 до —420 мВ).

Из предлагаемых схем первичных стадий фотосинтеза у растений наиболее обоснованной и распространенной в настоящее время является схема, согласно которой две фотохимические реакции сопряжены последовательно.

Обе они, видимо, осуществляются при участии хлорофилла а, но входящего в разные реакционные центры, связанные с пигментами, поглощающими свет нескольких различных областей спектра. Различают первую и вторую пигментные системы. Во вторую, или коротковолновую, пигментную систему по имеющимся данным входят формы хлорофилла а, поглощающие свет до=680 нм, хлорофилл б, каротиноиды, а у синезеленых водорослей и фикобилины.

Энергия света, поглощенного этими пигментами, передается на реакционный центр, где осуществляется фотохимическая реакция, ответственная за окисление воды, что сопровождается выделением кислорода.

Расположение реакционного центра этой системы, как указывалось выше, не установлено. Воз можно, он находится при 680 нм (П680).

Хл—хлорфилл; Фд — ферредоксин; НАД(Ф)-никотинамидадениндинуклеотид (фосфат); ФП — флавопротеид; Пх — пластохион; Пц — пластоцианин; Цит — цитохром; X и Z — неизвестные переносчика электрона; АТФ — аденозинтрифосфат

Главным участником первой, или длинноволновой, пигментной системы является хлорофилл а, поглощающий свет $\lambda > 680$ нм. Реакционным центром этой системы служит П700 (П705). Здесь осуществляется фотохимическая реакция, в результате которой электрон, донируемый второй пигментной системой, становится способным восстанавливать ферредоксин ($E' / pH 7,0 = 420$ мв), а по некоторым данным, соединении с Потенциалом — 600 мв или даже ниже. Но природа его не установлена. От такого первичного акцептора электрон передается на ферредоксин, а с него при посредстве флавопротеида на НАДФ.

В фотосинтетический транспорт электрона у растений включены также цитохромы fab, пластацианин, представляющий собой медьсодержащий белок, и пластохионы. Однако точное расположение их в цепи транспорта электрона не установлено.

В переносе электрона при бактериальном фотосинтезе участвует, видимо, ряд соединений, свойства которых рассматривались выше. По своей природе некоторые из этих переносчиков близки к компонентам электронтранспортной системы, функционирующей в хлоропластах растений.

Несомненно, что в число их входят цитохромы. Некоторые из цитохромов типа с, видимо, непосредственно реагируют с окисленным бактериохлорофиллом реакционного центра, отдавая ему электрон. Сложнее обстоит вопрос о природе первичного акцептора электрона, участвующего в фотохимической реакции.

По мнению одних исследователей, эту функцию выполняют хиноны. По предположению других, природа первичного акцептора электрона иная и не ясна, но как и у растений, это соединение может передавать электрон на ферредоксин.

В опытах с зелеными бактериями (*C. limicola forma thio- subfatophilum*) удалось показать, что для образования в присутствии света восстановленного НАД (и НАДФ) препаратами, содержащими пигменты этого микроорганизма, требуется наличие ферредоксина, донора электрона, а также

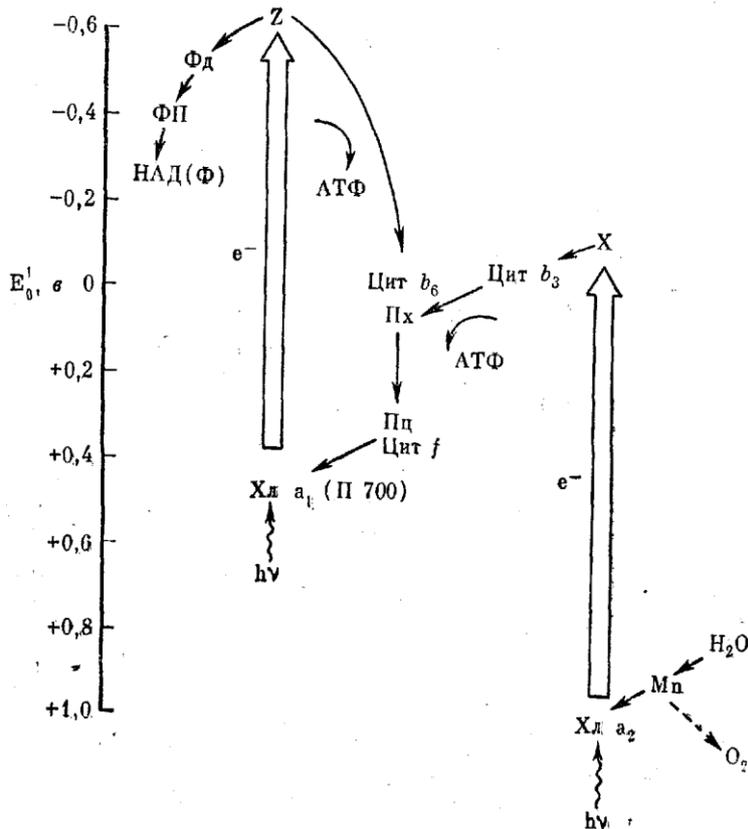


Рис. 10. Схема переноса электрона при фотосинтезе у растений: Хл — хлорфилл; Фд — ферредоксин; НАД(Ф) — никотинамидадениндинуклеотид (фосфат); ФП — флавопротеид; Пх — пластохион; Пц — пластоцианин; Цит — цитохром; X и Z — неизвестные переносчика электрона; АТФ — аденозинтрифосфат

фермента, содержащегося в растворимой фракции клеток. Последний может быть заменен НАДФ-редуктазой из хлоропластов шпината.

Однако на фотовосстановление НАД хроматофорами пурпурных бактерий ферредоксин стимулирующего действия не оказывал.

По некоторым данным роли первичного акцептора электрона и у бактерий, и у растений могут выполнять птерицины, окислительно-восстановительный потенциал которых ниже, чем у ферредоксина.

Вместе с тем по приведенным расчетам, возбужденный бактериохлорофилл а не может эффективно восстанавливать соединение с таким низким окислительно-восстановительным потенциалом, какой имеет ферредоксин, а следовательно, и птерицины.

Таким образом, вопрос о первичном акцепторе электрона при бактериальном фотосинтезе не решен. Пока на его место в схемах ставят какое-то еще неидентифицированное соединение.

В отношении других участников электронтранспортной цепи бактерий и

особенно их расположения данных также довольно мало, причем большинство сведений касается двух видов пурпурных бактерий: *Chr. vinosum* и *R. rubrum*.

Результаты всех исследований убедительно говорят о том, что у фотосинтезирующих бактерий функционирует циклический путь переноса электрона, сопряженный с образованием АТФ.

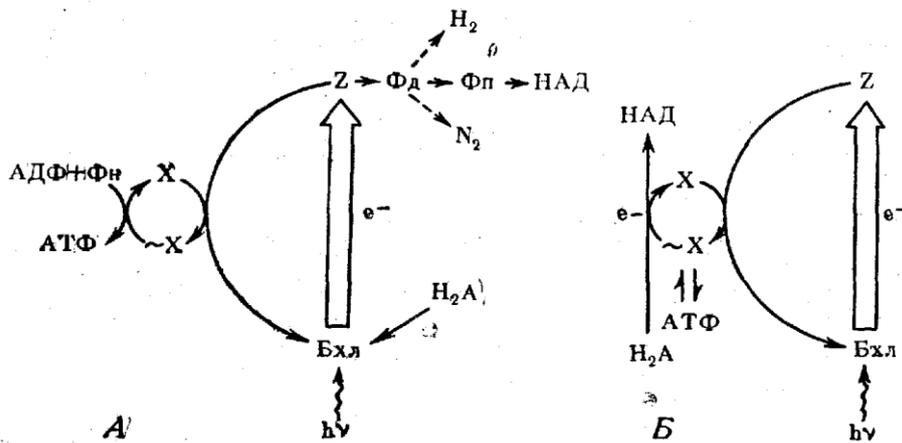


Рис. 11. Возможные пути переноса электрона и образование восстановленного НАД при бактериальном фотосинтезе:
 Бхл — бактериохлорофилл Фд — ферредоксин; Фп — флавопротеид; НАД — никотинамидадениндинуклеотид; Фн — фосфат неорганический; АДФ — аденозиндифосфат; АТФ — аденозинтрифосфат; $\sim X$ — неизвестное макроэргическое соединение; H_2A — экзогенный донор электрона (водорода); Z — неидентифицированный переносчик электрона

включающая бактериохлорофилл и ведущая к образованию восстановленного ферредоксина, а также НАД. Поскольку бактерии в отличие от растений используют в качестве доноров электрона не воду, а более восстановленные субстраты, полагают, что образование указанных восстановленных соединений может происходить в результате одной фотохимической реакции и соответственно при участии одной пигментной системы, аналогичной по функциям первой пигментной системе растений.

Бхл — бактериохлорофилл Фд — ферредоксин; Фп — флавопротеид; НАД — никотинамидадениндинуклеотид; Фн — фосфат неорганический; АДФ — аденозиндифосфат; АТФ — аденозинтрифосфат; X — неизвестное макроэргическое соединение; H_2A — экзогенный донор электрона (водорода); Z — неидентифицированный переносчик электрона.

Тот факт, что квантовый расход при восстановлении CO_2 у растений и бактерий примерно одинаков (8-10), объясняют тем, что нециклический транспорт электрона при бактериальном фотосинтезе не сопряжен с фосфорилированием.

Более того, считают, что образование бактериями АТФ или восстановителя в результате соответственно циклического и нециклического транспорта электрона — два «конкурирующих» процесса.

Таким образом, поскольку для ассимиляции CO_2 необходим не только восстановитель, но также АТФ, квантовый выход этого процесса у бактерий и растений оказывается одинаковым. Кроме того, одинаковый квантовый расход при бактериальном и растительном фотосинтезе может быть связан с разницей в уровне восстановленности продуктов ассимиляции CO_2 .

Вторая теория относительно способа образования восстановителя при бактериальном фотосинтезе исходит из того, что этот процесс не связан непосредственно с фотохимической реакцией, а осуществляется в результате транспорта электрона от исходного донора против термодинамического градиента (так называемый обратный или обращенный перенос электрона) за счет энергии АТФ или предшествующего макроэргического продукта, образование которых сопряжено с циклическим транспортом электрона.

Возможность обратного переноса электрона, как известно, было обнаружено впервые на митохондриях, а затем у некоторых хемоавтотрофных бактерий, в частности у *Thiobacillus ferrooxidans*, окисляющего двухвалентное железо.

Исследования, проведенные на хроматофорах *R. rubrum* и *Rh. capsulata*, показали, что восстановление НАД может происходить в темноте, если к препаратам добавить АТФ или неорганический пиррофосфат и такой донор электрона, как, например, сукцинат, который непосредственно НАД не восстанавливает. Помимо отмеченных возможностей, и пурпурные и зеленые бактерии способны в некоторых случаях к образованию восстановленного НАД и ферредоксина без всякого участия фотосинтетической электронтранспортной системы. Показано, например, что хроматофоры *Chromatium* и *Chlorobium* восстанавливают в темноте НАД в присутствии ферредоксина за счет молекулярного водорода. Образование бактериями НАДН может происходить и в результате разложения органических субстратов. Некоторые виды пурпурных и зеленых бактерий восстанавливают ферредоксин при окислении пирувата или формиата.

Все это позволяет предполагать, что способ образования и характер восстановителя при бактериальном фотосинтезе может быть различным. Потребность в нем также может сильно варьировать в зависимости от источника углерода. Она больше, когда бактерии восстанавливают CO_2 и меньше в случаях ассимиляции ими органических субстратов.

Что касается наличия у данных микроорганизмов нециклического пути переноса электрона, обусловленного фотохимической реакцией, то этот вопрос сейчас широко обсуждается. В этой связи рассматривают различные способы образования бактериями восстановленного НАД.

Согласно одной из точек зрения, у бактерий, как и у растений, функционирует нециклическая цепь транспорта электрона,

Отдельные реакции бактериального фотосинтеза вообще не требуют восстановителя. Примером является фотоассимиляция пурпурными бактериями р-оксибутирата с образованием поли-р-оксимасляной кислоты. Для этого процесса необходима только АТФ. Однако, естественно, что для растущих культур фотосинтезирующих бактерий необходимо образование не только АТФ, но и восстановителя, используемого в конструктивных процессах.

До недавнего времени считали, что бактерии в отличие от растений осуществляют одну фотохимическую реакцию. Однако детально этим вопросом стали заниматься лишь в самые последние годы. Наряду с фракционированием хромофоров, изучением состава и фотохимической активности их субъединиц, выделением реакционных центров, было проведено определение спектров действия фотоокисления отдельных цитохромов у *Chr. vinosum* штамм D и *R. rubrum*. Оказалось, что они имеют некоторые различия. Эти данные вместе с другими наблюдениями позволили предположить, что у пурпурных бактерий может функционировать не один, а два или даже три реакционных центра, связанные с разными электронтранспортными цепями.

Таким образом, казалось бы, имеется большая аналогия с фотосинтезом у растений. Однако у растений две фотохимические реакции согласно большинству данных связаны между собой определенной последовательностью, тогда как у бактерий они могут осуществляться параллельно. Полагают, например, что одна фотохимическая реакция у бактерий обеспечивает циклический транспорт электрона, а другая нециклический. Происходят они в разных реакционных центрах, которые спектрально могут не различаться. Такая схема фотосинтеза была предложена Хиндом и

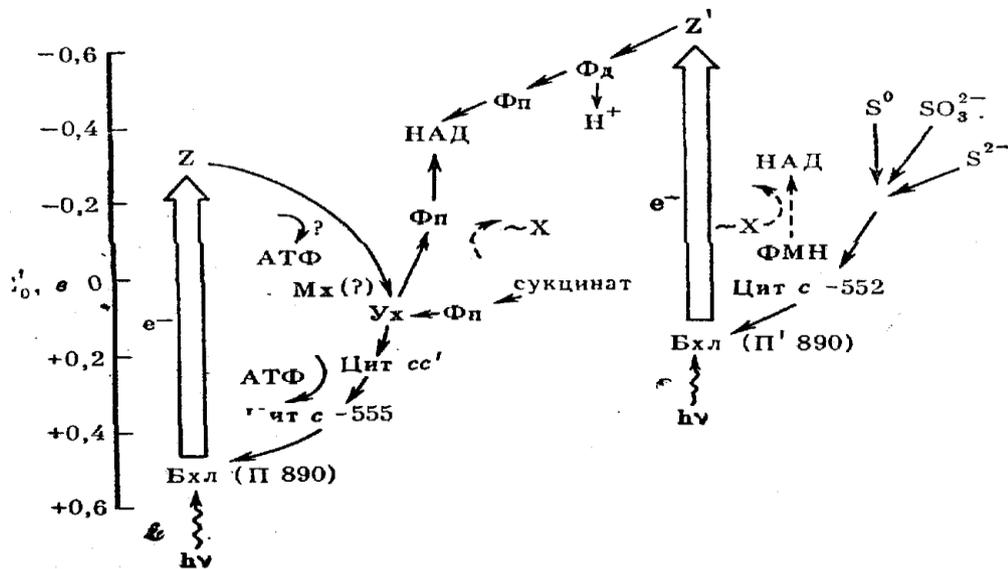


Рис. 12. Схема переноса электрона при фотосинтезе у пурпурных серобактерий *Chromatium vinosum* штамм D (Hind a. Olson, 1968): Бхл — бактериохлорофилл; П — пигмент (бактериохлорофилл), входящий в реакционный центр; Фд — ферредоксин; Фп — флавопротеид; ФМН — флавиномононуклеотид; НАД — никотинамидадениндинуклеотид; Ух — убихинон; Мх — менахион; Цит — цитохром; АТФ — аденозинтрифосфат; ~X — неизвестное макроэргическое соединение; Z и Z' — неизвестные переносчики электрона

Олсоном для *Chr. vinosum* штамм D.

Но столь же вероятно наличие у бактерий одного фотохимического реакционного центра, обеспечивающего и циклический, и нециклический перенос электрона. Какая из гипотез правильна и приложима ли одна и та же схема фотосинтеза к разным фототрофным бактериям, покажут дальнейшие исследования.

В то же время очевидно, что и у растений, и у бактерий фотохимические реакции и последующий транспорт электрона приводят к трансформации энергии света в энергию химических связей АТФ и образованию сильных восстановителей (восстановленного ферредоксина, НАДН и НАДФН). Эти первые стабильные продукты фотосинтеза иногда называют «ассимиляционной силой».

Согласно имеющимся данным в фотосинтетической цепи переноса электрона у бактерий имеются по крайней мере два участка, сопряженные с образованием АТФ. Так же, как при транспорте электрона в дыхательной цепи, видимо, сначала происходит образование нефосфорилированного макроэргического соединения (X). Затем оно фосфорилируется, давая комплекс X-ФН. После этого происходит его реакция с АДФ, в результате чего образуется АТФ. В случаях, когда АДФ не хватает или процесс синтеза АТФ блокирован (Например, олигомицином), возможно образование другого соединения, содержащего макроэргическую связь, а именно неорганического пирофосфата (ФФН), что показано недавно в опытах с хромофорами *R. rubrum*.

2.5 ПУТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПЕРВИЧНЫХ СТАБИЛЬНЫХ ПРОДУКТОВ ФОТОСИНТЕЗА

Еще не так давно фотосинтез часто определяли как процесс синтеза из углекислоты углеводов за счет использования энергии света. В настоящее время очевидно, что такое определение, особенно применительно к бактериям, далеко не отражает действительности.

Несомненно, что использование световой энергии, преобразованной в АТФ и сильный восстановитель, может происходить в более широком плане, а у бактерий удовлетворяет все их энергетические потребности. Это, однако, не противоречит тому, что у большинства фототрофных организмов первичные продукты фотосинтеза расходуются в значительной степени на ассимиляцию углерода углекислоты.

Необходимо также отметить следующее. Хотя АТФ является главным продуктом первых этапов фотосинтеза, в некоторых энергозависимых реакциях возможно использование других макроэргических соединений, образуемых в этом процессе. Так, показано, что обратный перенос электрона в хроматофорах пурпурных бактерий может происходить не только за счет использования энергии АТФ, но также неорганического пирофосфата или предшествующего им макроэргического соединения. Видимо, такой же продукт образуется из АТФ и пирофосфата и непосредственно участвует в обратном переносе электрона. Макроэргическое соединение, предшествующее АТФ, используется также в трансгидрогеназной реакции, при которой водород от НАДН передается на НАДФ. Вероятно, его участие в транспорте некоторых веществ через мембрану хроматофоров и хлоропластов, а также в их конформационных изменениях. Однако по сравнению с АТФ роль других макроэргических соединений в энергозависимых процессах у фототрофных организмов не велика.

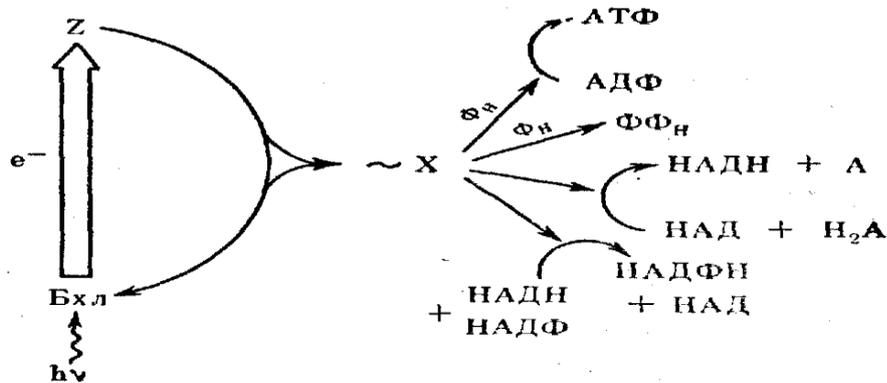


Рис. 13. Возможные пути использования фотосинтезирующими бактериями первичного макроэргического соединения, образуемого сопряженно с переносом электрона при фотосинтезе: Бхл — бактериохлорофилл; НАД(Ф) — никотинамидениндинуклеотид (фосфат); Φ_n — фосфат неорганический; $\Phi\Phi_n$ — пирофосфат; АДФ — аденозинтрифосфат; $\sim X$ — макроэргическое соединение (неизвестное); Z — неидентифицированный переносчик электрона

Главными потребителями АТФ и восстановителей, образуемых на первых стадиях бактериального фотосинтеза, являются процессы образования различных веществ клеток из CO_2 или простых органических соединений.

Ассимиляция углерода углекислоты. Основным механизмом ассимиляции углекислоты растениями является пентозный восстановительный цикл Кальвина. До недавнего времени это был единственный известный путь автотрофной фиксации углекислоты. Цикл Кальвина был установлен сначала у зеленых водорослей, а затем у высших растений. Имеются также доказательства функционирования этого цикла или его вариантов у разных хемосинтезирующих и ряда фотосинтезирующих бактерий.

Большинство данных о функционировании пентозного восстановительного цикла основано на определении характера радиоактивных продуктов, образуемых при фиксации бактериями C1402 в кратковременных опытах, кинетики их появления, а также определении наличия и активности ключевых ферментов цикла, в первую очередь рибулезо-1,5-дифосфат-карбоксилазы (карбоксидисмутазы).

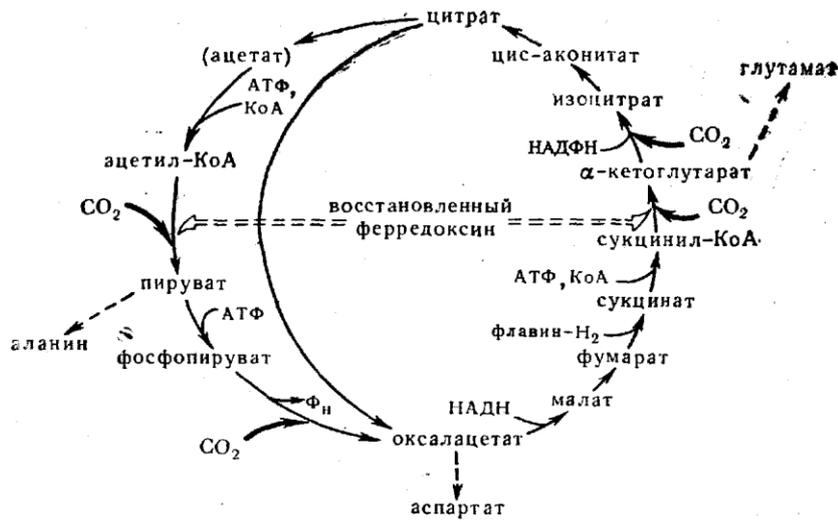
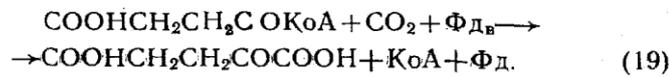


Рис. 15. Восстановительный цикл карбоновых кислот (Evans et al., 1966)



Возможен и второй вариант цикла, представляющий собой обращенный цикл трикарбоновых кислот, идущий с затратой энергии. В этом варианте цикла за один его оборот фиксируется две молекулы углекислоты с образованием молекулы ацетата. По всем данным такой же цикл функционирует у *Chl. ethytica*, так как три фиксации этими бактериями C^{14}O_2 метка раньше всего обнаруживается в глутамате, аспартате и дикарбоновых кислотах цикла Кребса. Интересно, что у *Chr. vinosum* также установлена возможность синтеза пирувата согласно уравнению (18), а у *R. rubrum* показано наличие всех ферментов цикла Арнона. Поэтому полагают, что у некоторых пурпурных бактерий, как и у *Chlorobium* spp., одновременно могут функционировать и цикл Кальвина, и цикл "Арнона, причем первый обеспечивает клетки в основном углеводами, а второй — аминокислотами.

Кроме рассмотренных возможностей фиксации углекислоты фотосинтезирующие бактерии проявляют способность и к другим реакциям карбоксилирования. Например, для *R. rubrum* показано образование из пропионил-КоА и CO_2 метил-малоната и сукцината. *Chr. vinosum* оказался способным к синтезу из тех же соединений в присутствии восстановленного ферредоксина ссчкетобутирата по аналогии с реакциями образования пирувата и а-кетоглутарата (уравнения 18 и 19).

За последнее время в результате исследования метаболизма некоторых растений, в первую очередь сахарного тростника, показано, что ассимиляция ими CO_2 происходит при участии особого короткого цикла, в котором в качестве акцептора углекислоты выступает фосфоенолпируват. В результате происходит образование щавелевоуксусной и яблочной кислот. От дикарбоновых кислот CO_2 может передаваться, видимо, на рибулезодифосфат, что приводит к образованию 3-фосфоглицериновой кислоты и регенерации фосфоенолпирувата. О возможности такого пути ассимиляции углекислоты бактериями данных пока нет. В то же время интересно, что *R. rubrum* при фиксации SiO_2 в присутствии малата, подобно некоторым водорослям, быстро образует меченую гликолевую кислоту. Механизм процесса остается невыясненным.

Ассимиляция органических соединений. Выше отмечалось, что фотосинтезирующие бактерии наряду с углекислотой могут использовать в качестве источников углерода готовые органические соединения, причем в отдельных случаях они почти полностью заменяют углекислоту. К числу органических соединений, ассимилируемых бактериями в процессе фотосинтеза, относятся ацетат, пируват, малат и другие органические кислоты.

Усвоение органических соединений, в частности ацетата, некоторыми пурпурными бактериями может быть связано с функционированием полного или неполного цикла трикарбоновых кислот и глиоксилатного цикла. Первая возможность показана для *R. rubrum*, тогда как у *Chr. vinosum* и *Chr. okenii* цикл трикарбоновых кислот не замкнут из-за отсутствия «кетоглутаратдегидрогеназы, а у *Chr. vinosum* и малатдегидрогеназы. Однако оба эти вида *Chromatium* в отличие от *R. rubrum* обладают специфическими ферментами глиоксилатного шунга. Ассимиляция фототрофными бактериями

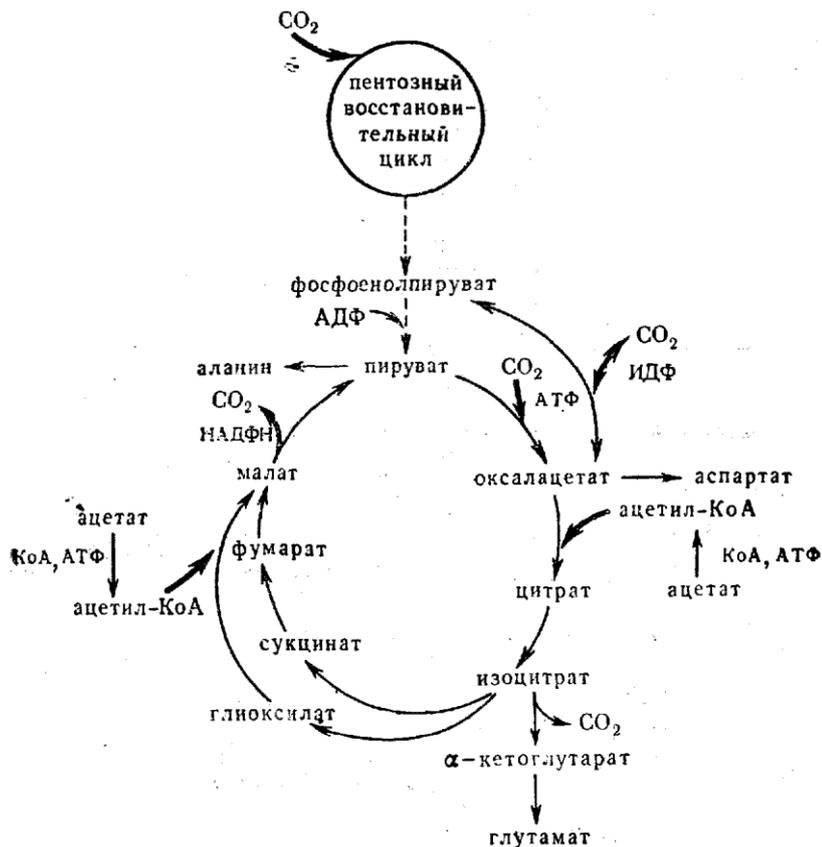


Рис. 16. Начальные пути ассимиляции CO₂ и других соединений углерода у *Chromatium vinosum* штамм D (Fuller, 1969)

органических соединений может также быть связана с реакциями карбоксилирования, в частности отдельными реакциями цикла Арнона, например, образованием из ацетил-КоА и СОг пирувата, а затем других важных метаболитов. Такая возможность имеется у зеленых и некоторых пурпурных бактерий. Синтез фотосинтезирующими бактериями аминокислот происходит в результате прямого восстановительного аминирования кетокислот, в первую очередь а-кетоглутарата, различных реакций переаминирования и превращения одних соединений в другие. В условиях недостатка азота и пурпурные и зеленые бактерии могут накапливать в клетках запасные продукты. Особенно в значительных количествах они образуются при использовании готовых органических соединений. В зависимости от характера органического субстрата, а также наличия или отсутствия СОг пурпурные бактерии накапливают преимущественно либо поли-(3-оксибутират, либо гликогенподобный полисахарид. Первое обычно имеет место при использовании этими микроорганизмами ацетата, бутирата или р-оксибутирата, причем синтез поли-р-оксибутирата из ацетата начинается с конденсации двух молекул ацетил-КоА. Образование пурпурными бактериями больших количеств полисахарида происходит при использовании таких соединений как сукцинат, пропионат или при наличии ацетата и углекислоты.

У зеленых бактерий (*Chl. ethylica*) выявлена способность к накоплению в клетках только гликогенподобного полисахарида. В наибольшем количестве он образуется в тех случаях, когда бактерии используют пируват или двууглеродные субстраты (ацетат, этанол) в присутствии СО₂.

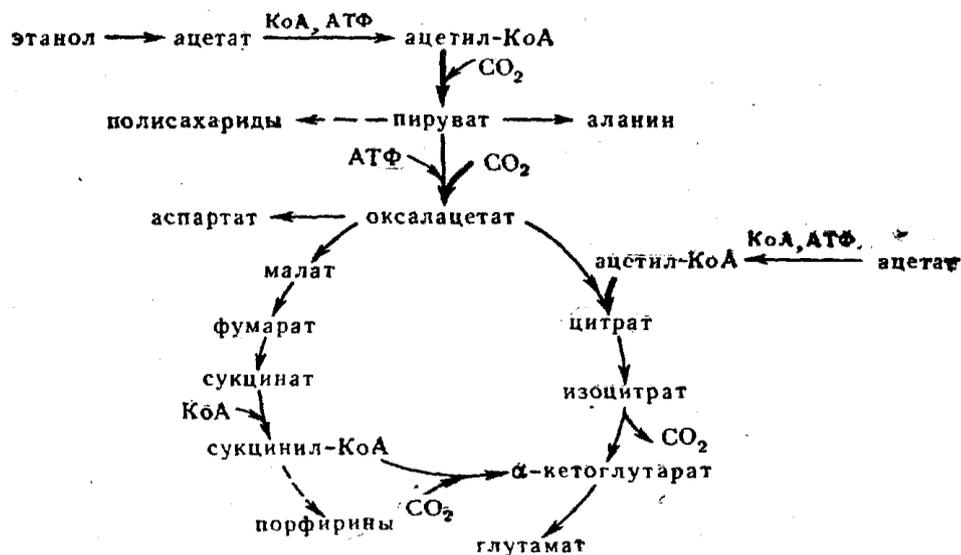
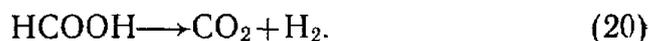


Рис. 17. Начальные пути ассимиляции некоторых органических соединений у *Chloropseudomonas ethylica*

Ассимиляция молекулярного азота. Способность к фиксации молекулярного азота, как указывалось выше, проявляют многие представители фотосинтезирующих бактерий. Процесс этот, как правило, идет значительно более интенсивно в присутствии света или только при освещении. Свет может быть необходим либо для образования АТФ, либо также восстановителя. Кроме того, в процессе фотосинтеза могут образовываться органические субстраты (кетокислоты), на которых акцептируется продукт азотфиксации — аммоний, что ведет к синтезу важнейших аминокислот.

Необходимость АТФ и восстановленного ферредоксина для ассимиляции N_2 подтверждена в опытах с препаратами нитрогеназы, полученными из клеток *Chr. vinosum* штамм D, а также *R. rubrum* и *Chi. ethylica*.

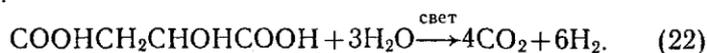
Выделение водорода. Способность к выделению молекулярного водорода проявляют представители фотосинтезирующих бактерий, образующие соответствующую гидрогеназу. В некоторых случаях этот процесс не зависит от света и, более того, интенсивнее идет в темноте в результате разложения формиата или пирувата. Такой возможностью обладают *R. rubrum* и *Chr. vinosum* штамм D. При этом формиат разлагается до CO и H_2 при участии ферментного комплекса — формиатгидрогеназы:



Пируват подвергается фосфороклаетическому превращению с участием ферредоксина, КоА и неорганического фос-фата:



В ряде случаев, однако, выделение водорода пурпурными бактериями наблюдается только при освещении клеток. Например, когда субстратами служат дикарбоновые кислоты. В опытах с *R. rubrum* показано, что ацетат и дикарбоновые кислоты, в частности яблочная, могут полностью разлагаться клетками до CO_2 и H_2 .



Процесс связан с функционированием в анаэробных условиях цикла трикарбоновых кислот. Однако в результате функционирования только этого механизма выделение водорода происходить не может. Необходимо подъем электрона до более высокого энергетического уровня. Это может происходить либо в результате нециклического его транспорта в хромофорах с участием бактериохлорофилла, либо за счет обратного переноса электрона при использовании энергии АТФ или предшествующего макроэргического соединения. Эти же объяснения приложимы к случаям фотовыделения водорода пурпурными бактериями при использовании тиосульфата. Такая возможность показана для *Chr. vinosum* штамм D и *Ect. shaposhnikovii*.

Какое из них правильное, окончательно не выяснено. Но очевидно, что выделение бактериями водорода тесно связано в некоторых случаях с фотохимическим процессом. Значение фотовыделения водорода фотосинтезирующими бактериями может состоять в том, что таким путем удаляется избыток электронов, когда синтетические процессы не обеспечивают их потребление.

Поэтому изучение механизма образования молекулярного водорода бактериями представляет большой интерес в связи с исследованием начальных стадий бактериального фотосинтеза и метаболизма этих микроорганизмов в целом.

Кроме фотосинтезирующих бактерий, способность к выделению молекулярного водорода обнаруживают синезеленые и некоторые зеленые водоросли, однако для этого необходима их адаптация в атмосфере H_2 , что ведет к образованию гидроген азы.

Помимо перечисленных путей использования начальных продуктов фотосинтеза, возможны и другие. Так, показано, что в редукции нитратов и сульфатов хлоропластами, идущей в присутствии света, на определенных стадиях (восстановление нитрита и сульфита) участвуют восстановленный ферродоксин. Способность к фотоовосстановлению сульфатов проявляют хроматофоры некоторых пурпурных бактерий.

Наконец, известно, что в процессе фотосинтеза бактерии и водоросли могут образовывать большие количества полифосфатов, представляющих собой неорганические полимерные соединения с микроэргическими связями.

ИСПОЛЬЗУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Холл Д., Рао К. Фотосинтез: Пер. с англ. — М.: Мир, 1983.
2. Физиология растений / под ред. проф. Ермакова И. П. — М.: Академия, 2007
3. Молекулярная биология клетки / Альбертис Б., Брей Д. и др. В 3 тт. — М.: Мир, 1994
4. Рубин А. Б. Биофизика. В 2 тт. — М.: Изд. Московского университета и Наука, 2004.
5. Чернавская Н. М., Чернавский Д. С. Туннельный транспорт электронов в фотосинтезе. М., 1977.
6. В. Любименко. Влияние света на усвоение органических веществ зелеными растениями. Известия Императорской Академии наук. VI серия. — 1907. — № 12. — С. 395—426, с 6 табл.
7. Медведев С. С. Физиология растений — СПб.: СПбГУ, 2004
8. Климов В. В. Фотосинтетическое окисление воды // Фотобиология растений и фотосинтез: Годневские чтения VII. Мн., 2001. С. 5–21.
9. Фотосинтез и продукционный процесс. Отв. ред. А. А. Ничипорович. М.: Наука, 1988. 278 с.
10. Юрин В. М., Кахнович Л. В., Ермоленко Г. Л. Физиологическая экология растений: Учеб. пособие. Ч. 1. Мн., 1995.
11. Андрианов, Ю.Е. Хлорофилл и продуктивность растений / Ю.Е. Андрианов, И.А. Тарчевский – М.: Наука, 2000
12. Рубин А.Б. Принципы организации и регуляции первичных процессов фотосинтеза Тимирязевские чтения LV (1995). Пушкино ОНТИ ПНЦ РАН, 38 с.
13. Венедиктов П.С., Казимирко Ю.В., Кренделева Т.Е., Кукарских Г.П., Макарова В.В., Погосян С.И., Яковлева О.В., Рубин А.Б. (2000) Экология, 5, 338-342.
14. Кононенко А.А., Нокс П.П., Чаморовский С.К., Рубин А.Б., Лихтенштейн Г.И., Крупянский Ю. Ф., Суздальев И.П., Гольданский В.И. (1986) Химическая физика, 5, 795—803
15. Чиков, В.И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов / В.И.Чиков. – М.: Наука, 1987
16. Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. С.-Петербург: изд-во С. Петербургского государственного университета, 2002. 244 с.
17. Ермаков Е.П. Физиология растений. М.: изд-во Академия, 2005. 640 с.
18. Якушкина Н., Бахтенко Е. Физиология растений. М.: 2005.
19. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. М.: Высшая школа, 2005. 736 с.
6. Юсупов А.Г. Лекции по эволюции физиологии растений, 2000.

Министерство высшего и среднего образования Республики Узбекистан.
 Национальный Университет Узбекистана им. М.Улугбека.
 Биолого-почвенный факультет.

КУРСОВАЯ РАБОТА

По предмету: Биофизика фотобиологических процессов.

На тему: **БАКТЕРИАЛЬНЫЙ ФОТОСИНТЕЗ. ГАЛЛОБАКТЕРИИ И
СВОЙСТВЕННЫЕ ИМ ФОТОПРОЦЕССЫ.**

Выполнила: магистр 1-го курса

Специальность: Биофизика

Нигматуллина Дания.

Приняла: доцент Курбанназарова Р.Ш.

ТАШКЕНТ-2014