

7. Бактериальный фотосинтез

7.1. Классификация фотосинтезирующих бактерий

Фотосинтезирующие бактерии — это типичные водные микроорганизмы; они обитают в пресной и морской воде, во влажной и илистой почве, в прудах и озерах со стоячей водой, в серных источниках и т. д. Они подразделяются на три семейства:

1. *Зеленые серные бактерии* (Chlorobiaceae). Эти организмы живут, используя в качестве донора электронов сероводород или в некоторых случаях тиосульфат. Типичный представитель — род *Chlorobium*.

2. *Пурпурные серные бактерии* (Chromatiaceae). Способны использовать сероводород в качестве донора электронов. Типичный представитель — род *Chromatium*.

3. *Пурпурные несерные бактерии* (Rhodospirillaceae). Эти организмы не могут расти в присутствии только сероводорода, для роста им необходимы простые органические соединения, например спирты и кислоты, которые в данном случае играют роль доноров электронов. Типичные представители — *Rhodomicrobium*, *Rhodopseudomonas*, *Rhodospirillum*.

При использовании для роста энергии, накапливаемой в процессе фотосинтеза, все перечисленные бактерии ведут себя как строгие анаэробы, т. е. могут расти лишь при полном отсутствии кислорода. Бактерии не способны использовать воду в качестве субстрата для фотосинтеза и не выделяют при фотосинтезе кислород.

7.2. Фотосинтетические пигменты и фотосинтетический аппарат

Пигментные системы фотосинтезирующих бактерий несколько отличаются от пигментных систем растений и водорослей. Хлорофиллоподобные пигменты бактерий называют *бактериохлорофиллами* (БХЛ). В настоящее время охарактеризованы пять типов бактериохлорофилла — БХЛа, БХЛb, БХЛc, БХЛd, БХЛе. По своей

структуре эти пигменты подобны хлорофиллам *a* и *b*, отличаясь от них лишь природой боковых цепей при 2, 3, 4, 5, 7 и 10-м атомах углерода (положение этих атомов показано в формуле хлорофилла на рис. 3.8). Кроме того, в реакционных центрах всех бактерий обнаружен бактериофеофитин, который отличается от бактериохлорофилла заменой центрального атома магния на два атома водорода. Основные каротиноидные пигменты бактерий также несколько отличаются от каротиноидов водорослей. В табл. 7.1 перечислены некоторые из пигментов фотосинтезирующих бактерий; указаны условия роста этих организмов и другие их характеристики. Типичные спектры поглощения двух бактерий приведены на рис. 7.1.

Морфология фотосинтетического аппарата различна у пурпурных и зеленых бактерий и отличается от морфологии хлоропластов. Спектры возбуждения флуоресценции бактериохлорофилла у пурпурных бактерий показывают, что энергия света, поглощенного каротиноидами и коротковолновыми пигментными формами бактериохлорофилла, передается на самые длинноволновые его формы, поглощающие при 870 и 890 нм, и только

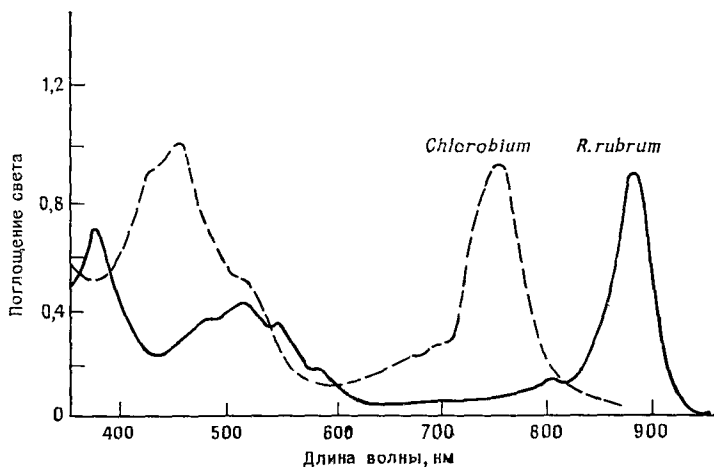


Рис. 7.1. Спектры поглощения зеленых фотосинтезирующих бактерий *Chlorobium* и пурпурных фотосинтезирующих бактерий *Rhodospirillum rubrum*.

Таблица 7.1. Характеристики фотосинтезирующих бактерий

Группа	Фотосинтетические пигменты	Доноры электронов (субстраты для роста)	Условия роста и другие особенности	Типичные представители семейств
Зеленые бактерии (Chlorobiaceae)	БХЛа вместе с БХЛс, БХЛд или БХЛе Каротиноиды Реакционный центр Р ₈₄₀	H ₂ S Na ₂ S ₂ O ₃ H ₂	Автотрофный рост на свету, строго анаэробные условия; клетки неподвижны; фотосинтетический аппарат: хлоробиум-везикулы и связанные с ними мембраны	<i>Chlorobium limicola</i> , <i>Ch. thiosulfatophilum</i> , <i>Prosthecochloris aestuarii</i>
Пурпурные серные бактерии (Chromatiaceae)	БХЛа или БХЛб Каротиноиды Реакционный центр Р ₈₇₀ или Р ₈₉₀	H ₂ S, Na ₂ S ₂ O ₃ , H ₂ . Органические субстраты, например ацетат	Автотрофный и гетеротрофный рост на свету, строго анаэробные условия; фотосинтетический аппарат: хроматофоры	<i>Chromatium D.</i> , <i>Thiocapsa roseopersicina</i>
Пурпурные несерные бактерии (Rhodospirillaceae)	БХЛа или БХЛб Каротиноиды Реакционный центр Р ₈₇₀	Органические субстраты, например, сукцинат малат. H ₂	Гетеротрофный или автотрофный рост на свету в анаэробных условиях. Способны к гетеротрофному росту в аэробных условиях в темноте	<i>Rhodospirillum rubrum</i> , <i>Rhodopseudomonas</i>

после этого используется для фотосинтеза. Клейтон (Clayton) провел опыты по ассимиляции субстрата (углерода) и по фотофосфорилированию в суспензиях клеток пурпурных бактерий под действием вспышек света и выяснил, что фотосинтетическая единица бактерий состоит из 30—50 молекул бактериохлорофилла. При разрушении клеток бактерий высвобождаются субклеточные частицы, содержащие все фотосинтетические пигменты. Эти пигментированные частицы можно отделить от других компонентов клетки с помощью дифференциального центрифугирования. Под электронным микроскопом их можно увидеть после специального окрашивания. Они имеют сферическую форму и размеры от 30 до 100 нм. Такие частицы называют хроматофорами. Каждый хроматофор содержит несколько фотосинтетических единиц. Возможно, что хроматофоры образуются при инвагинации (выпячивании внутрь клетки) цитоплазматической мембраны.

В 1952 г. Дюйзенс показал, что под действием света у пурпурных бактерий происходят обратимые изменения спектра поглощения бактериохлорофилла. Эти изменения проявляются главным образом в выцветании (связанном с окислением) длинноволновой полосы поглощения бактериохлорофилла, расположенной при 890 нм в спектре поглощения у *Rhodospirillum rubrum* и *Chromatium* и при 870 нм у *Rhodopseudomonas sphaeroides*.

При обработке хроматофоров *Rps. sphaeroides* детергентами и последующем освещении их в присутствии кислорода можно разрушить светособирающие молекулы бактериохлорофилла, не нарушая того фотоактивного компонента, поглощение которого под действием света изменяется. Полоса поглощения 870 нм таких хроматофоров при освещении обратимо выцветает. Фотоактивный (окисляющийся) компонент хроматофоров *Rps. sphaeroides* называют P_{870} ; его роль подобна роли P_{700} в хлоропластах. Аналогичные компоненты хроматофоров *R. rubrum* и *Chromatium* обозначают как P_{890} ¹. На 40 молекул светособирающего бактериохлорофилла, составляющих одну фотосинтетическую единицу

¹ Полоса поглощения P_{870} (P_{890}) принадлежит бактериохлорофиллу реакционного центра. — Прим. перев..

(рис. 7.2), приходится примерно одна «молекула» P_{870} или P_{890} . Исследования, проведенные методом дифференциальной спектрофотометрии (см. гл. 4), показали, что при индуцированном светом окислении и восстановлении P_{870} обратимо изменяются и окислительно-восстановительные состояния хинона (например, убихинона) и цитохрома.



Рис. 7.2. Схематическое изображение фотосинтетической единицы у пурпурных бактерий. Квант света взаимодействует с ансамблем из 40 молекул бактериохлорофилла (БХЛ), содержащим один реакционный центр P_{890} .

В последние годы благодаря развитию методов выделения бактериальных реакционных центров и применению импульсных спектрофотометров с пикосекундными (10^{-12} с) лазерами удалось подробно изучить большинство реакций световой фазы бактериального фотосинтеза. Энергия света поглощается молекулами бактериохлорофилла и каротиноидов, а затем (путем миграции электронного возбуждения) передается реакционному центру, содержащему небольшое число (2 или 4) особым образом упакованных молекул бактериохлорофилла¹. Разделенные заряды переносятся через мембрану молекул этих бактериохлорофиллов, запуская электронный транспорт, обуславливающий образование АТФ, NADH или восстановленного ферредоксина.

¹ Принято считать, что в состав реакционного центра входят 4 молекулы бактериохлорофилла и 2 молекулы бактериофеофитина (БФ). В реакции разделения зарядов участвует электрон, принадлежащий «специальной паре» (БХЛ)₂. Он передается на молекулу БФ быстрее чем за 10^{-11} с; квантовый выход этой реакции равен практически 100%. — *Прим. перев.*