

Лекция № 5

# **БАКТЕРИАЛЬНЫЙ ФОТОСИНТЕЗ**

У фотосинтетических бактерий - фотосинтетический процесс носит упрощенный характер, так как он, обладая системой фотоокисления воды, лишен фотосистемы II.

Цианобактерии (синезеленые водоросли) способны к фоторазложению воды. В этом отношении они близки к высшим зеленым растениям.

Нециклический транспорт электрона у бактерий осуществляется за счет использования доноров электрона, отдающих  $e^-$  более легко в сравнение с водой. Это соединения, которые имеют редокс-потенциалы в электроотрицательной области, т.е. первичные доноры являются восстановленными соединениями. Фотосинтетические бактерии в качестве окисляемых ими субстратов используют  $H_2S$ ,  $H_2$  и т.д.

Несерные пурпурные бактерии ведут **фотоорганогетеротрофный** образ жизни: они не могут использовать в качестве источника углерода  $CO_2$ , а питаются простыми органическими соединениями, потребляя в качестве доноров  $e^-$  восстановленные соединения серы, водород, тиосульфат.

Серобактерии относятся к **фотолитоавтотрофам**, которые могут использовать  $CO_2$  как источник углерода, а сульфид либо иные формы восстановленной серы ( $S_2$ , тиосульфат,  $H_2$ ) - в качестве доноров электрона.

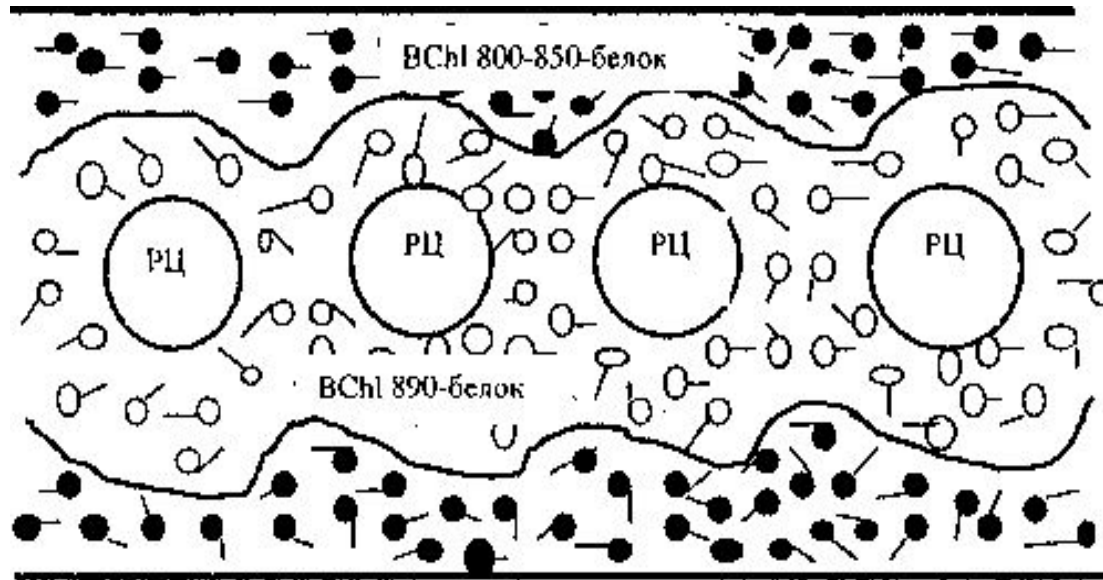
В процессе роста клеток пурпурных бактерий в цитоплазматической мембране образуются везикулы диаметром около 50 нм. Эти везикулы и представляют собой хроматофоры пурпурных бактерий.

Мембрана этого хроматофора - это упорядоченный двойной слой липидов, в него погружены белковые молекулы, нековалентными, гидрофобными связями объединенные с пигментом бактериохлорофиллом.

Светособирающий пигмент - белковый аппарат пурпурных бактерий - состоит из двух типов антенноидных комплексов, различающихся по максимумам поглощения бактериохлорофилла **VChl**: VChl 800-850-белок, VChl 890-белок.

Комплекс VChl 900-белок встречается почти у всех пурпурных бактерий. Кроме длинноволновой формы он содержит также VChl 875 и VChl 880.

Структурно и функционально этот комплекс связан с реакционными центрами (рис. 1).



*Рис. 1* Организация светособирающего комплекса в мембране *Rhodospirillum rubrum*

Комплекс BChl 800-850-белок - светособирающий комплекс; BChl 890-белок - светофокусирующий комплекс; РЦ - реакционный центр.

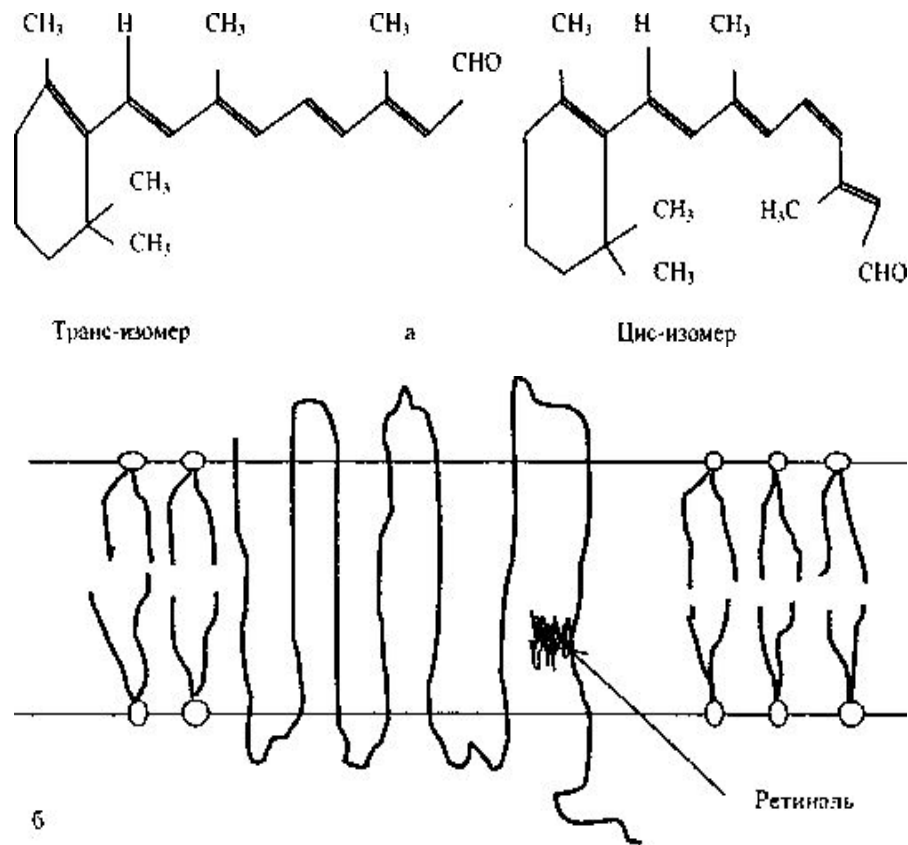
В результате определенной упорядоченности пигмент-белковых комплексов возникает структура, поддерживающая направленность, векторность миграции ЭВС к реакционному центру, комплекс BChl 880-белок в светособирающем аппарате называют светофокусирующим.

# Галобактерии и свойственные им фотопроцессы

В начале 70-х годов было обнаружено явление прямого превращения энергии света, поглощаемого пигментом бактериальной клетки, в энергию макроэргической связи АТФ.

Этот процесс способны осуществлять галофильные бактерии *Halobacterium halobium*, живущие в природных солевых водоемах. Эти бактерии можно выращивать в растворах NaCl с концентрацией 2 - 5,2 М.

Единственным пигментом, ответственным за бесхлорофильный фотосинтез у галобактерии, является бактериородопсин. Это хромопротеид с молекулярной массой около 27 000, состоящий из полипептидной цепи (248 аминокислотных остатков) и связанного с ней хромофора - C<sub>2</sub>O - каротиноида, *ретиная*.



**Рис. 2** Хромофор родопсин-1-цис-ретинаяль (а) и предполагаемая организация бактериородопсина в пурпурной мембране **(б)**.

Семь спиралей белка пронизывают мембрану, по обе стороны которой размещаются петли белковой молекулы.

Белковая часть бактериородопсина вмонтирована в цитоплазматическую мембрану, образуя семь пронизывающих мембрану тяжей.

Ретиналь, будучи связанным с лизином полипептида посредством *шиффо* основания ( $-N=CH-$ ), в темноте находится в протонированной форме ( $-N=CH$ ) и размещен параллельно мембране.

При поглощении кванта света изменяется конформация ретиналя (*цис*- переходит в *транс*-) и от шиффо основания отщепляется протон, который переходит во вне клеточное пространство.

Депротонированное шиффово основание вновь присоединяет протон, но уже из внутриклеточного пространства.

В результате функционирования такого механизма, получившего наименование **бактериородопсиновой протонной помпы**, возникает градиент протонов  $\Delta_{\mu_{H^+}}$ , и при участии протонной АТФ-синтетазы образуется **АТФ**.

# Фитохромная регуляторная система

Проявление фитохромной регуляторной системы заключается в том, что светозависимые процессы растения индуцируются светом с  $\lambda=660$  нм (красный свет), но прекращаются при действии  $\lambda=730$  нм (дальний красный свет).

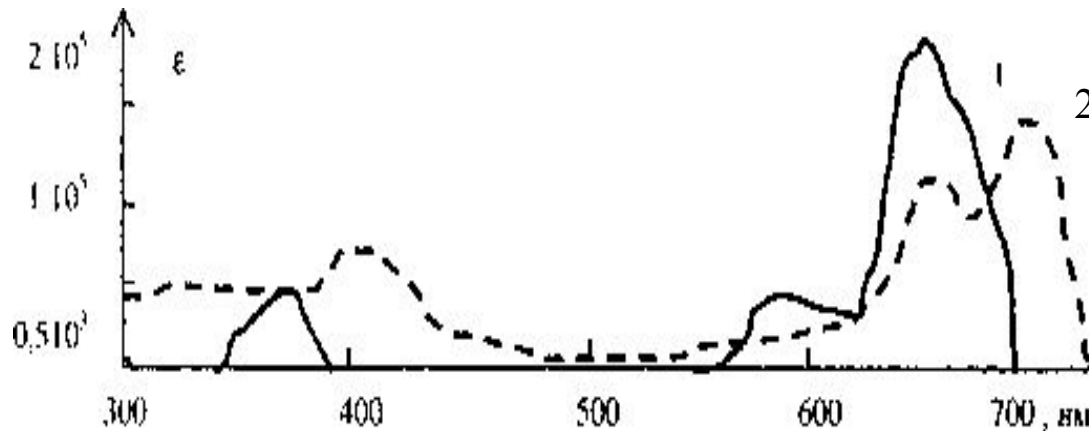
Фитохромная система действует как низкоэнергетическая система, что означает необходимость поглощения совсем малых количеств энергии для проявления реакции.

Фитохромная система является обратимой в том смысле, что сигнал красного света может быть полностью аннулирован воздействием красного света, если промежуток времени между импульсами красного и дальнего красного света не превышает определенной величины, называемой временем убегания.

При межсветовых интервалах времени, меньших времени убегания, чередовать красный и дальний красный свет можно много раз, причем качество последнего импульса света полностью определяет состояние фитохромной системы и проявление соответствующей физиологической реакции.



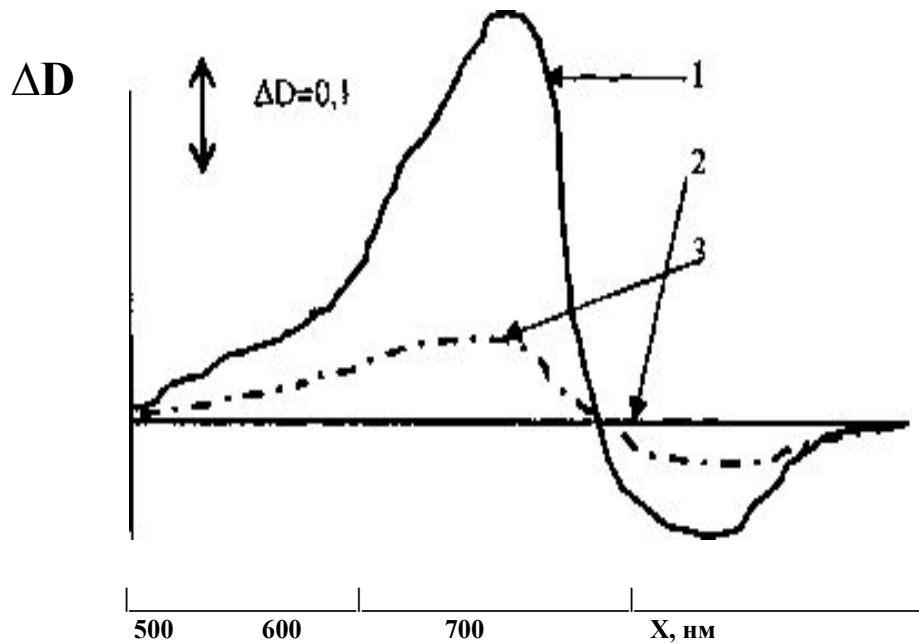
Фитохром выделен из многих растительных объектов. Он представляет собой хромопротеин сине-зеленого света, существующий в двух взаимобратимых формах: поглощающей красный свет 660 нм -  $\Phi_{\text{кк}}$  и дальний красный свет 730 нм -  $\Phi_{\text{дкк}}$ .



**Рис. 3** Спектры поглощения красной (1) и дальней красной формы Фитохрома (2)

Молекулярная масса мономера фитохрома - 124 000.

Хромафорная группа его - **линейный терапиррол**, который связан с полипептидной цепью через кислород и серу.



**Рис. 4** Дифференциальный спектр раствора фитохрома, выделенного из листьев проростков ячменя, выращенного в темноте:

- 1** - дальний красный свет;
  - 2** - красный свет;
  - 3** - темнота;
- $\Delta D$**  - дифференциальная оптическая плотность

Фитохром очень похож по структуре на пигмент антенны цианобактерий - С-фикоцианин, у которого в билитриеновом хромофоре в IV пирольном остатке при С-18 вместо виниловой группы в качестве заместителя выступает этил – (-CH<sub>2</sub>- CH<sub>3</sub>).

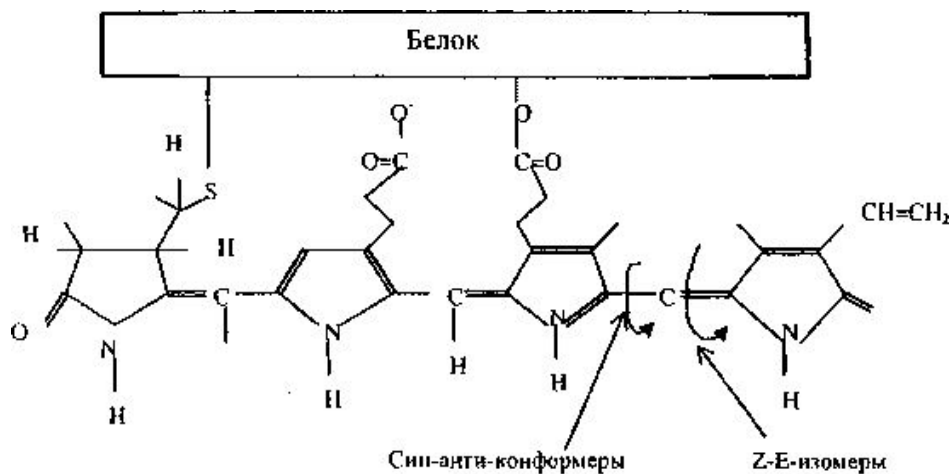
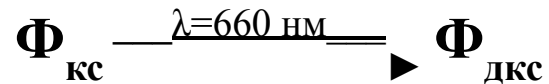


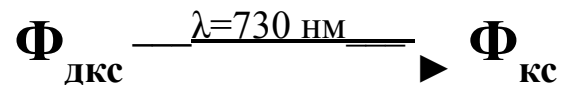
Рис. 14 Молекула фитохрома

Билитриеновые хромофоры могут иметь порфириноподобную спирально свернутую или развернутую структуру, возникающую в результате вращения вокруг одиночной метановой связи у **С-15** либо вокруг двойной метановой связи. В первом случае возникают синантиконформеры, во втором - Z-E-изомеры. При возникновении того или иного конформера или изомера изменяется и конформация протеиновой части молекулы - апопротеина. Конформационные изменения апопротеина следуют за конформационными изменениями билитриена с некоторым запаздыванием.

При поглощении света фитохромом происходит его **Z-E**-изомеризация, в чем и выражается фотообратимость изменений форм этого пигмента. При действии на фитохром красного света происходит реакция:



под влиянием дальних красных лучей происходит реакция:



Спектры действия фотохимической конверсии  $\Phi_{\text{кc}}$  и  $\Phi_{\text{дкс}}$  отражают характер этих реакций. Превращение  $\Phi_{\text{дкс}}$  в  $\Phi_{\text{кc}}$  может происходить также в темноте.

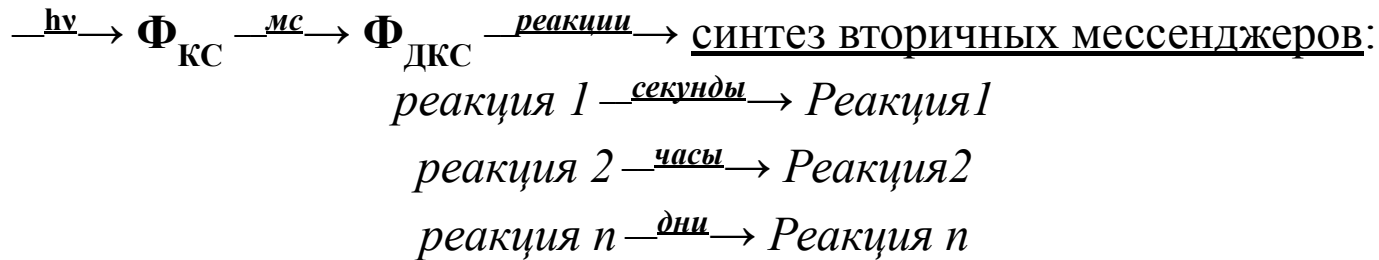
Фототрансформация форм фитохрома осуществляется через промежуточные интермедиаты - **I**, среди которых непосредственным предшественником  $\Phi_{\text{дкс}}$  является обесцвеченная форма  $1_{\text{обс}}$ .

Скорости превращения промежуточных форм неодинаковы, различаются на **1 - 2** порядка, что видно из схемы этого процесса (рис. 6).



# Механизмы фитохромной системы

Фотохимические и физиологические этапы формирования конечных результатов фоторегуляторного действия фитохромной системы во многом еще не раскрыты. Допускают, что имеется несколько каналов связи между быстрыми реакциями фотоконверсии фитохрома и механизмами исполняющих систем, завершающими фоторегуляцию. Общая схема, поясняющая функционирование фитохромной системы, такова:

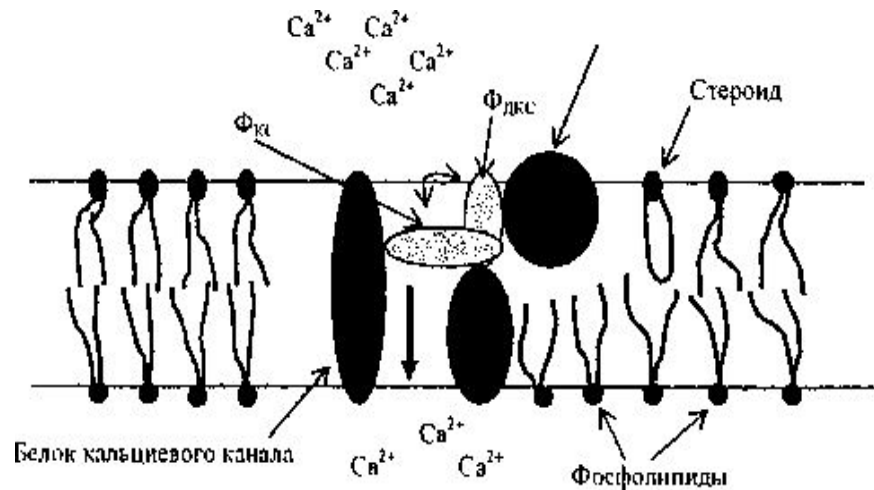


Реакции функционального фитохрома распространяются на мембранные явления, что сопряжено с формированием определенных передатчиков сигналов, вторичных мессенджеров, природа которых в последнее время интенсивно изучается. Выделяют два класса вторичных мессенджеров: связанных непосредственно с отдельными системами мембран или метаболизма и действующих на генетические управляющие системы клетки.

Быстрые реакции, контролируемые фитохромной системой и связанные с изменением трансмембранного потенциала и ионных потоков, можно объяснить светоиндуцированными изменениями конформации в области ионных каналов (рис. 7).

Фитохром взаимодействует с рецепторным участком у белка, входящего в состав ионного канала. При **Z-E**-изомеризации фитохрома канал открывается, что сказывается на диффузии ионов.

Полагают, что рассмотренный или сходный мембранный процесс, осуществляемый функциональным фитохромом, составляет общее звено большей части фоторегуляторных эффектов фитохромной системы.



**Рис. 7** Схема действия фитохрома, включенного в состав кальциевого ионного канала.

При изменении конформации молекулы пигмента, сопровождающего переход  $\Phi_{КЗ}$  в  $\Phi_{ДКС}$ , канал открывается, и ионы  $Ca^{2+}$  проходят через мембрану.

В частности, фотоактивированный фитохром, несомненно, оказывает большое влияние на интенсивность трансмембранного переноса ионов  $Ca^{2+}$ .

# Криптохром

У ряда высших растений, грибов, водорослей и микроорганизмов фоторегуляция обусловлена восприятием синего света.

Природа фоторецепторов систем, чувствительных к синему свету, исследована еще слабо. Вследствие того, что эти системы обнаружены у криптогамных растений и сами пигменты имеют скрытую природу, фоторецепторы синего света называли *криптохромами*.

По спектрам действия физиологические реакции на синий свет напоминают спектр поглощения флавинов и каротиноидов, характеризующийся наличием максимумов поглощения в области **370** и **450** нм.



**Спасибо за внимания.**