

Фототрофные прокариоты

- **ФОТОТРОФНЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ**

- фотосинтезирующие микроорганизмы, используют энергию света для биосинтеза

компонентов клеток и др. энергозависимых процессов, что обеспечивает рост. Пурпурные и зелёные

бактерии, цианобактерии, прохлорофиты (Prochlorales), некоторые галобактерии (Halobacterium), а также мн.

эукариотные организмы из разных отделов водорослей (диатомовые, эвгленовые, пирофитовые, золотистые, жёлтозелёные и др.). Фотосинтез у всех Ф. м.

(исключение галобактерии), как и у высших растений, идёт с

участием хлорофиллов. У галобактерии аналогичную функцию выполняет белковый комплекс, наз.

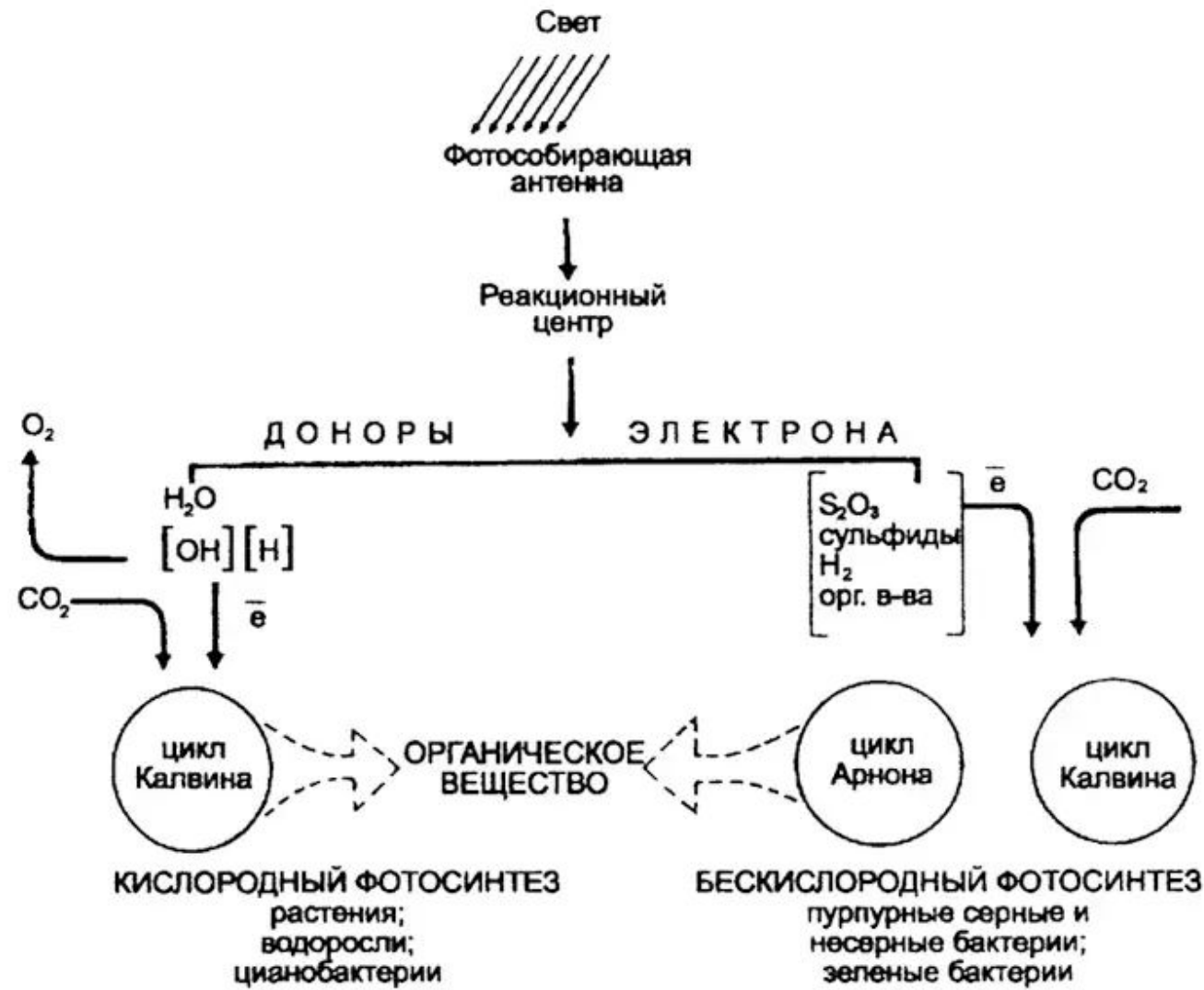
бактериородопсином. У цианобактерии и водорослей фотосинтез идёт с выделением O_2 . У остальных Ф. м.

при фотосинтезе O_2 не образуется, поскольку вместо H_2O в качестве доноров электронов они используют сульфиды, тиосульфат, H_2 , органич. вещества. Большинство Ф. м. — автотрофы. Но нек-

рые активно ассимилируют органич. соединения и даже нуждаются для роста в их присутствии (галобактерии, отдельные виды пурпурных бактерий). Мн.

фототрофные бактерии усваивают мол. азот. Ф. м. широко распространены в водоёмах. Активно участвуют в накоплении органич. веществ, а также в круговороте серы и азота в природе.

- *(Источник: «Биологический энциклопедический словарь.» Гл. ред. М. С. Гиляров; Редкол.: А. А. Бабанов, Г. Г. Винберг, Г. А. Заварзин и др. — ?*



Тип реакционного центра и тип светособирающей антенны – критерий биоразнообразия фототрофных бактерий и факторы, определяющие их экологическую нишу

Бактериохлорофиллы

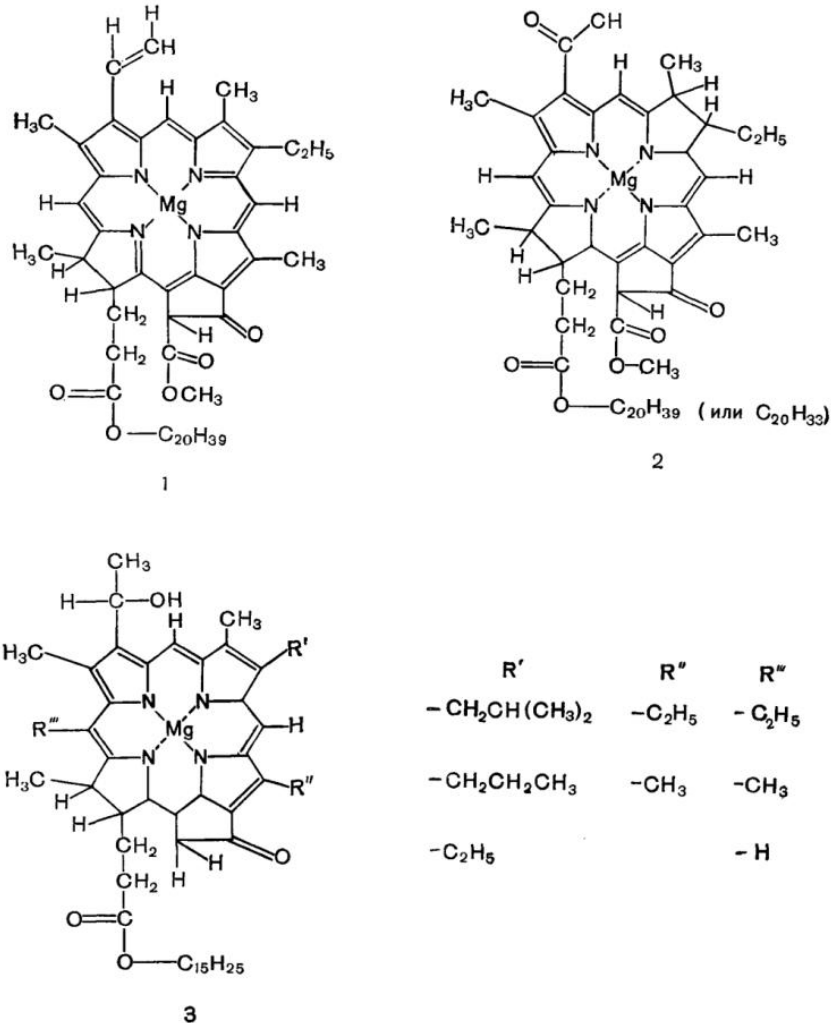
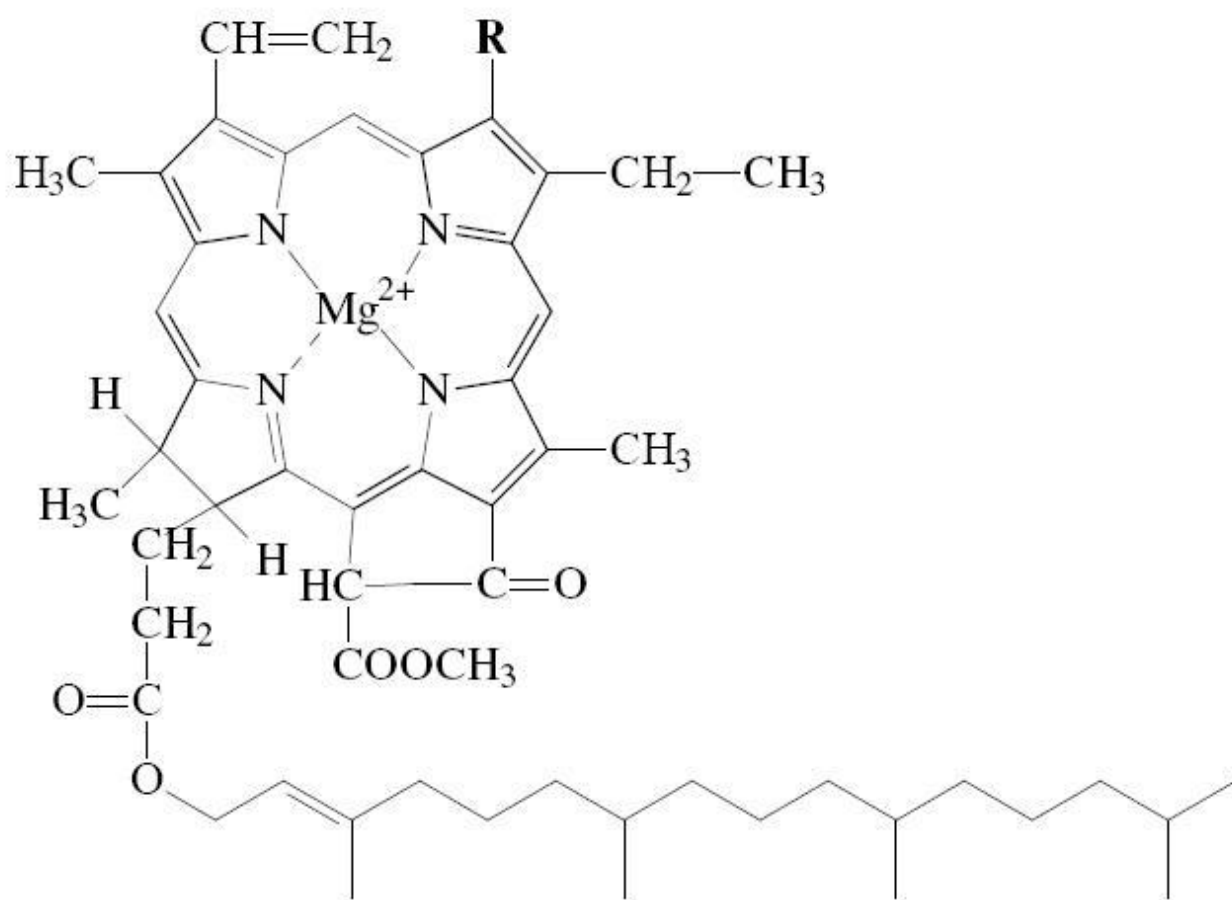


Рис. 129. Структурные формулы хлорофилла *a* и бактериохлорофиллов:
1 — хлорофилл растений; 2, 3 — бактериохлорофиллы.

- тетрапиррольные Mg-содержащие пигменты аноксигенных **фототрофных бактерий**, обеспечивающие (наряду с каротиноидами) их способность к **фотосинтезу**. Локализованы во внутрицитоплазматических мембранах. **Пурпурные бактерии** содержат Б. *a* или *b*, **зеленые** – Б. *a* вместе с Б. *c*, *d* или *e*. **Гелиобактерии** содержат Б. *g*, локализованный в цитоплазматической мембране. Каждый Б. в зависимости от хим. природы замещающих групп имеет характерный спектр поглощения в клетках с максимумами в длинноволновой области 710–740 нм, что отличает Б. от хлорофиллов (*a*, *b*, *c*, *d*) растений, водорослей и цианобактерий, имеющих максимумы поглощения *in vivo* в области 645–783 нм.

• (Источник: «Микробиология: словарь терминов», Фирсов Н.Н., М: Дрофа, 2006 г.)

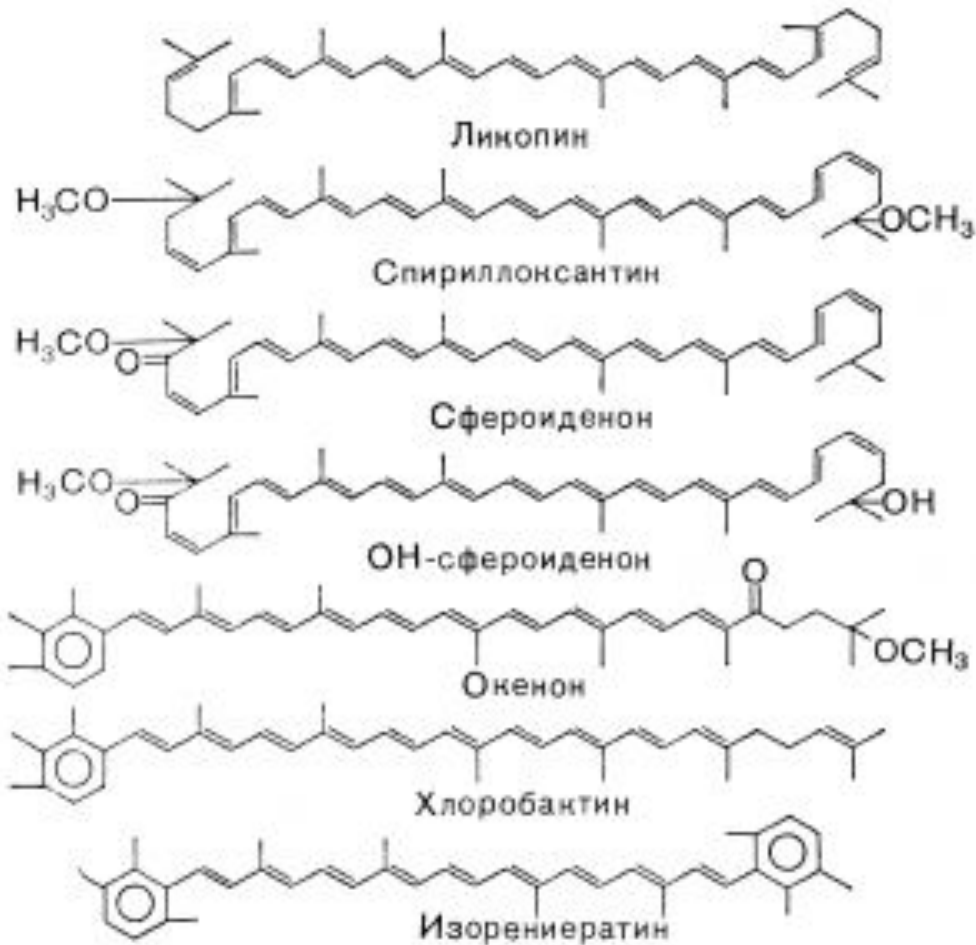


Хлорофилл а: $R = CH_3$

Хлорофилл b: $R = CHO$

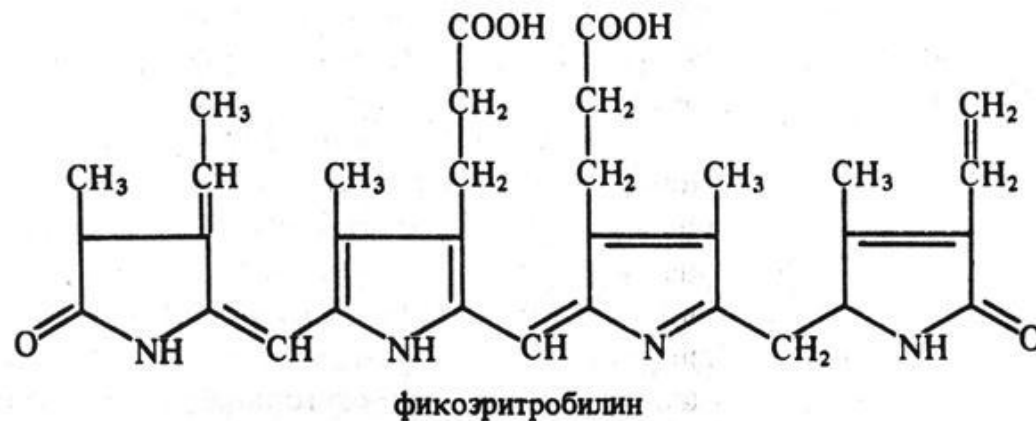
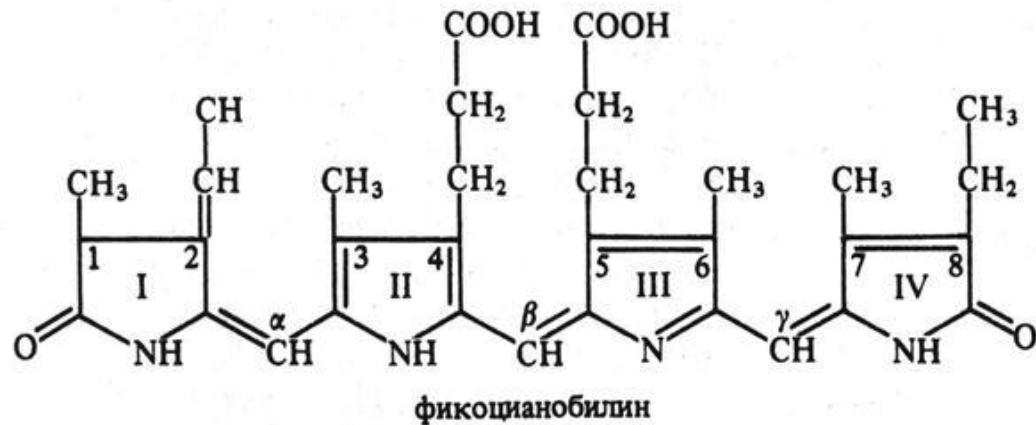
Пигмент	Химическая природа радикалов хлорофиллов							Основной максимум поглощения в клетке, нм	
	R_1	R_2	R_3	R_4	R_5	R_6	R_7		
Хлорофилл	<i>a</i>	- $CH=CH_2$	$-CH_2$	- C_2H_5	$-CH_3$	- $CO-$ $O-$ CH_3	фитол	-H	680-685
	<i>b</i>	"	- COH	"	"	"	"	"	650-660
Бактерио-хлорофилл	<i>a</i>	$-CO-$ CH_3	$-CH_3$	"	"	"	фитол или геранил- гераниол	"	830-890
	<i>b</i>	"	$-CH_3$	$=CH-$ CH_3	"	"	"	"	1020-1030
	<i>c</i>	$-CHOH-$ CH_3	"	- C_2H_5 - C_3H_7 - C_4H_9	- C_2H_5 - CH_3	-H	фитол, фарнезол и др.	- CH_3	750-760
	<i>d</i>	"	"	"	"	"	фарнезол	-H	720-740
	<i>e</i>	"	- COH	"	- C_2H_5	"	"	- CH_3	710-720
	<i>g</i>	- $CH=CH_2$	$-CH_3$	$=CH-$ CH_3	$-CH_3$	- $CO-$ $O-$ CH_3	"	-H	770-790

Каротиноиды



- Состав и содержание отдельных каротиноидов определяют в основном цвет культур пурпурных бактерий, который бывает розовым, красным, фиолетовым, желтым или почти коричневым. В какой-то степени от состава каротиноидов зависит окраска зеленых бактерий. Она может быть не только зеленой, но желтоватой или коричневой. Показано, что каротиноиды у фототрофных бактерий могут выполнять следующие функции:
 - 1) участвовать в фотосинтезе, поглощая свет в пределах 400-550 нм и передавая энергию возбужденных состояний молекулам бактериохлорофилла;
 - 2) вызывать фототаксис;
 - 3) защищать клетки от фотосенсибилизированного окисления кислородом.

Фикобилины

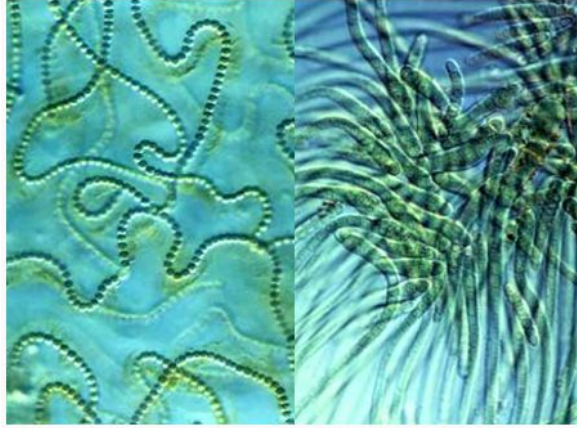


- **ФИКОБИЛИНЫ**
пигменты красных водорослей и циано бактерий (фикоэритрины — красные, фикоцианины — синие). По химич. природе — белки из группы хромопротеидов, в состав небелковой части к-рых входят хромосомы-билины — аналоги жёлчных к-т. В клетках локализованы в особых частицах — фикобилиносоммах. Поглощают излучение в зелёной области спектра, где поглощение хлорофиллом незначительно. Участвуют в фотосинтезе в качестве сопровождающих пигментов, доставляя поглощённую энергию света к молекулами хлорофилла.

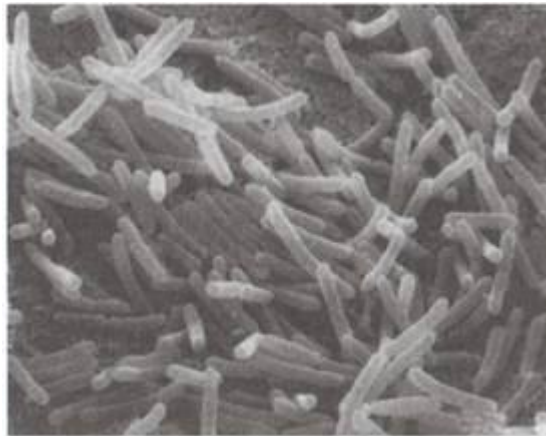
Локализация фотосинтетического аппарата в клетках разных групп эубактерий

Группы фотосинтезирующих эубактерий	Компоненты фотосинтетического аппарата	
	светособирающие пигменты	фотохимические реакционные центры и электронтранспортные системы
Пурпурные бактерии	ЦПМ и ее производные	ЦПМ и ее производные
Зеленые бактерии	ЦПМ и хлоросомы*	ЦПМ
Гелиобактерии	ЦПМ	ЦПМ
Цианобактерии	фикобилисомы и тилакоиды**	тилакоиды**
Прохлорофиты	тилакоиды	тилакоиды

Группы фототрофных прокариот



1. Цианобактерии
2. Прохлорофиты
3. Зеленые бактерии
4. Пурпурные бактерии
5. Гелиобактерии



Пурпурные бактерии

Группа фототрофных бактерий.

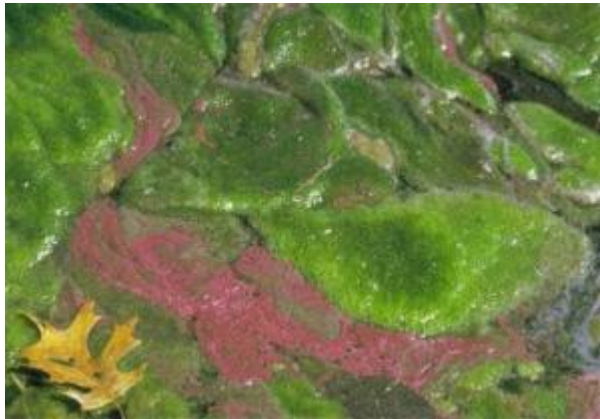
По морфологии – кокки, палочки и извитые формы, неподвижные и подвижные за счет жгутиков, грамотрицательные. Размножаются делением и почкованием.

Содержат **бактериохлорофилл *a***, реже – бактериохлорофилл *b*, **каротиноиды** (ликопин, спириллоксантин и др.). Культуры Б. п. имеют обычно розовую, кроваво-красную окраску, за счет чего получили свое название.

Осуществляют **аноксигенный фотосинтез**, в качестве донора электронов используют преимущественно органические соединения (пурпурные несерные бактерии) или сероводород, тиосульфат, сульфит, серу, водород (пурпурные серные бактерии).

Ассимилируют на свету углекислоту через **цикл Кальвина**, а также ацетат, пируват и др. органические соединения. Пурпурные серные бактерии (сем. *Chromatiaceae* и *Ectothiorhodaceae*) хорошо растут в **фотоавтотрофных** условиях, пурпурные несерные (сем. *Rhodospirillaceae*) предпочитают **фотогетеротрофные** условия. **Анаэробы** и **факультативные анаэробы**.

Многие виды фиксируют молекулярный азот и выделяют водород. Некоторые растут в темноте. Известно более 5° видов Б. п. Распространены в пресных и соленых водоемах, некоторые виды – экстремальные **галофилы**. Роль в природе – создание органического вещества, участие в биогеохим. циклах серы, азота, углерода. Широко используются для изучения механизмов **фотосинтеза**.



Пурпурные бактерии

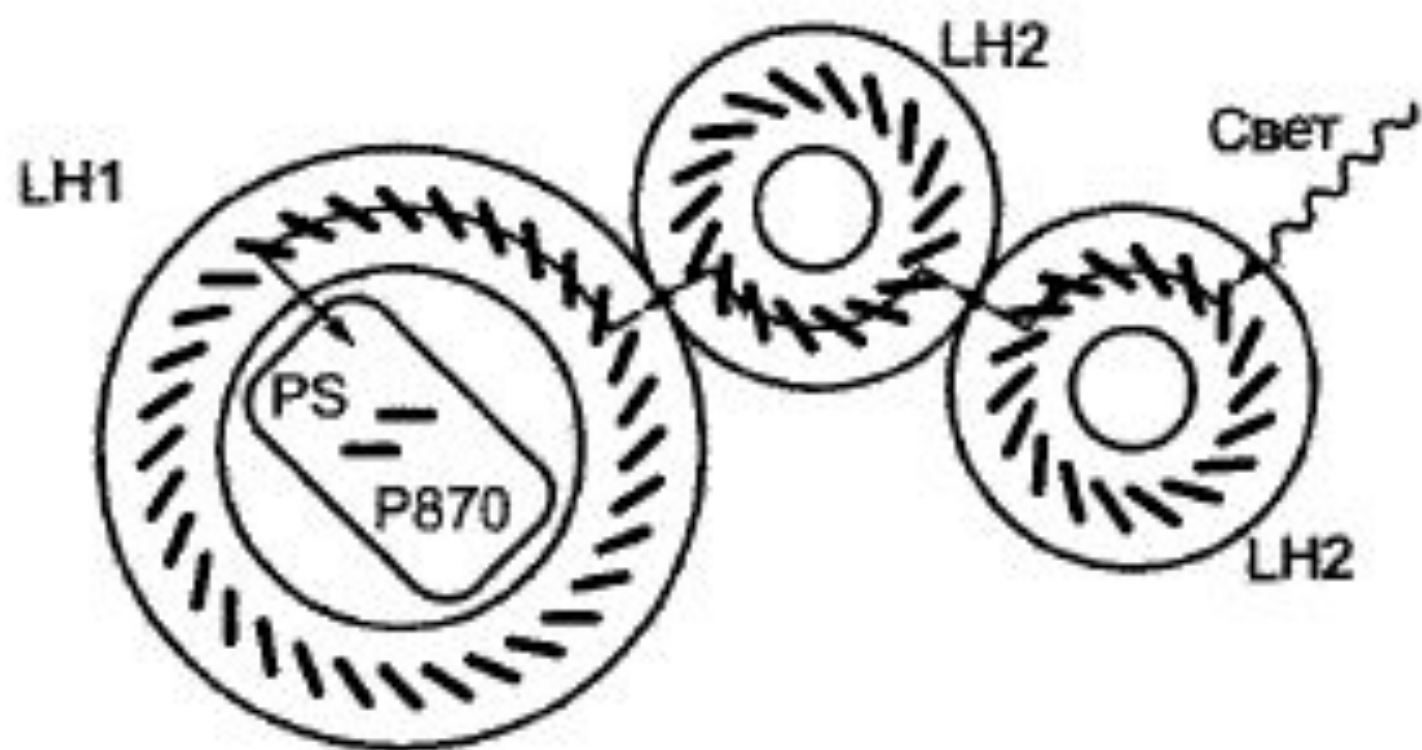
Сферич., палочковидные, извитые (0,5—6,0 X 1,0—15 мкм и более), неподвижные и подвижные (имеют жгутики), грамотрицательные. Размножаются делением надвое или почкованием. Содержат бактериохлорофилл а, реже в, каротиноиды (ликопин, спириллоксантин и др.).

Фотосинтез без выделения O₂, т. к. в качестве восстановителя (донора электронов) используют сероводород, тиосульфат, сульфит, серу, водород, органич. вещества. Кроме CO₂, фотоассимилируют ацетат, пируват и др. органич. соединения. Мн. виды фиксируют и выделяют H₂. Анаэробы и факультативные анаэробы. Некоторые растут в темноте. Выделено более 50 видов П. б., входящих в 3 сем. Пурпурные серобактерии, составляющие сем.

(Chromatiaceae и Ectothiorhodaceae), хорошо растут в фотоавтотрофных условиях. Пурпурные несерные бактерии (сем. Rhodospirillaceae) предпочитают фотогетеротрофные условия. Распространены в пресных и солёных водоёмах. Некоторые виды — экстремальные галофилы. Пурпурные серные бактерии часто образуют видимые скопления. Участвуют в биогеохимич. циклах серы, азота, углерода. Широко используются для изучения механизмов фотосинтеза.

• *(Источник: «Биологический энциклопедический словарь.» Гл. ред. М. С. Гиляро*

- Пурпурные бактерии имеют одну фотосистему, во многом близкую к фотосистеме II цианобактерий и высших растений. Вокруг данной фотосистемы расположены светособирающие комплексы: на периферии — LH2 и вблизи реакционного центра — LH1 ^[12]. На белках комплексов располагаются молекулы бактериохлорофилла и каротиноидов. При этом для внешних комплексов LH2 характерны более коротковолновые формы пигментов (800 - 850 нм), а для внутреннего комплекса LH1 более длинноволновые (около 880 нм). Бактериохлорофилл реакционного центра (РЦ) имеет ещё более длинноволновый максимум поглощения. Подобное строение обеспечивает поглощение фотонов в LH2 и направленную миграцию через LH1 на РЦ. Для пурпурных бактерий характерны мультисубъединичные ССК с круговой организацией. В состав комплексов, как правило, входят два типа полипептидов: α- и β-субъединицы. Обе субъединицы — небольшие белки, состоящие из гидрофильных участков (цитоплазматического и периплазматического), а также трансмембранного домена. Организация белков и расположение пигментов в РЦ и ССК изучается с помощью метода рентгеновской кристаллографии ^[12].
- Для *Rhodobacter sphaeroides* показана (с разрешением в 8 Å) димерная организация комплекса (LH1 - РЦ - PufX) ₂ ^[13]. В состав димера входят два белка PufX, формирующих разрывы в круговых антеннах LH1, через который от РЦ выходит восстановленный убихинон. Кроме того, данный белок отвечает за димеризацию. Аналогичный димерный комплекс обнаружен с помощью электронной микроскопии в мембранах бактерии *Rhodobaca bogoriensis*.
- У *Rhodospseudomonas palustris* описано строение комплекса LH1 - РЦ - белок W (с разрешением 4,8 Å). Белок W по аналогии с PufX образует разрыв в круговой антенне LH1. Разрыв в LH1 обеспечивает доступ подвижного переносчика убихинона к РЦ.
- С наибольшим разрешением (3 Å) описано строение мономерного комплекса LH1 - РЦ у термофильной бактерии *Thermochromatium tepidum*. В данном случае LH1 полностью окружает РЦ и не имеет разрывов; путь для транспорта убихинона обеспечивает специальный канал в антенне. Кроме того, с С-конца субъединиц LH1 имеются сайты связывания катионов кальция; предполагается, что связывание кальция увеличивает термостабильность комплекса.



Пурпурные серные бактерии

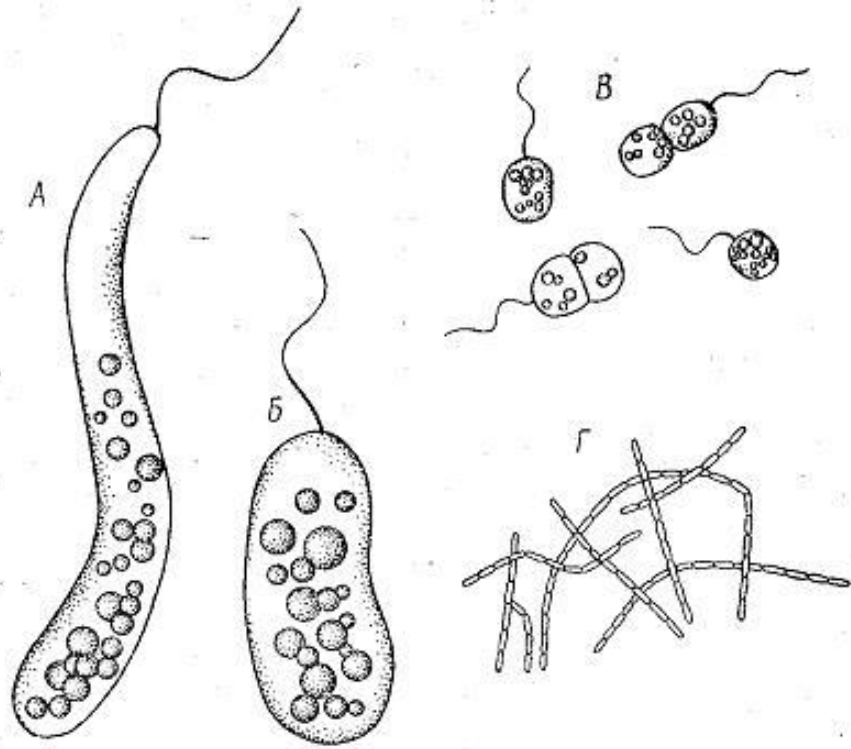


Рис. 46. Пурпурные серные бактерии. А — *Thiospirillum jenense*; Б — *Chromatium okenii*; В — *Thiocystis violaceae*; Г — *Thiodictyon*

Пурпурные несерные бактерии

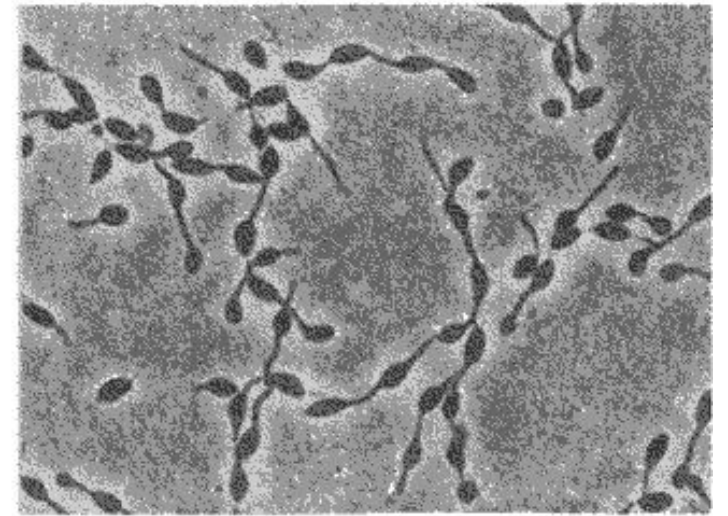


Рис. 12.5. *Rhodomicrobium vannielii* — несерная пурпурная бактерия, размножающаяся почкованием и образующая гифоподобные нити. Снимок в светлом поле; $\times \sim 1200$. (Фото N. Pfennig.)

Зеленые бактерии

ЗЕЛЁНЫЕ БАКТЕРИИ

группа фотосинтезирующих бактерий. Грамотрицательны, размножаются делением. Два сем.:

Chlorobiaceae

— одноклеточные бактерии в виде палочек, вибрионов или с простеками (0,3—1,0 X 1,2—2,6 мкм), нек-рые образуют цепочки клеток или сетчатые колонии, неподвижны, строгие анаэробы и облигатные фотоавтотрофы;

Chloroflexaceae — нитчатые формы, образуют трихомы и способны к скольжению. З. б. содержат бактериохлорофилл а (в небольшом кол-ве), свойственный мн. пурпурным бактериям, а также бактериохлорофиллы с, d или e, к-рые находятся в особых гранулах (хлоросомах), хлоробактерин или др. арильные каротиноиды (Chlorobiaceae), S и у-каротины (Chloroflexaceae).

Фотосинтез без выделения O₂, т. к.

используют при ассимиляции CO₂ и др. процессах в качестве доноров электронов H₂S, S, H₂, тиосульфат.

(Chloroflexus aurantiacus), видимо, окисляет и органич. соединения. При окислении H₂S образуют серу, к-рая

накапливается в среде и может окисляться до сульфатов. Фотоассимиляция CO₂, как показано для (Chlorobium limicola), происходит в результате действия восстановит. цикла трикарбоновых к-т. Нек-рые З. б. фиксируют

N₂. Распространены в пресных и солёных водоёмах, содержащих H₂S. З. б. часто образуют массовые скопления. Участвуют в круговороте серы.

- *(Источник: «Биологический энциклопедический словарь.» Гл. ред. М. С. Гиляров; Редкол.: А. А. Бабаев, Г. Г. Винберг, Г. А. Заварзин и др. — 2-е изд., исправл. — М.: Сов. Энциклопедия, 1986.)*

Зеленые серные бактерии

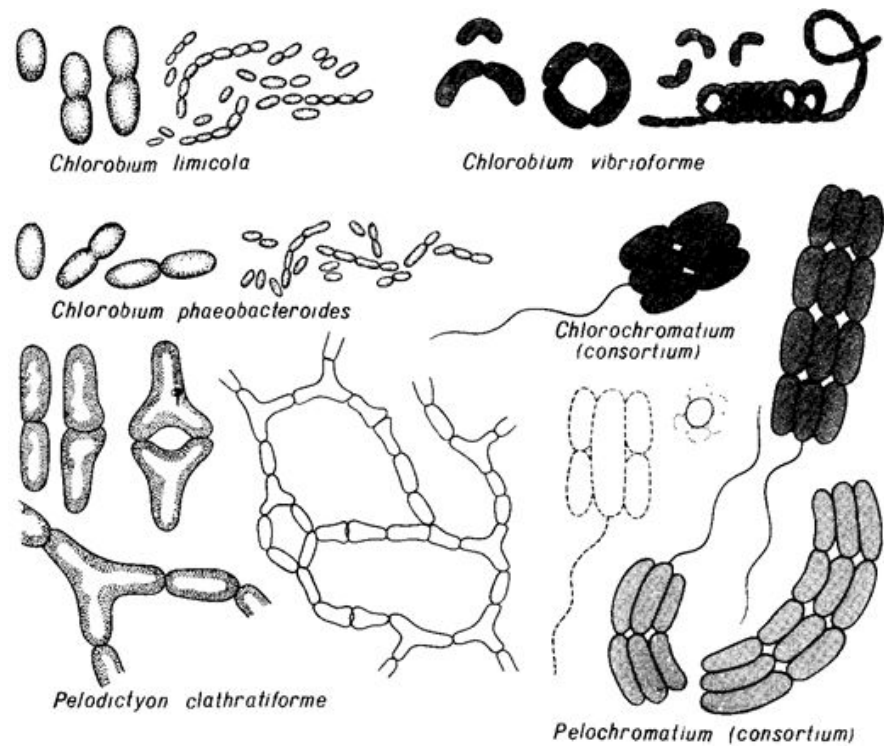
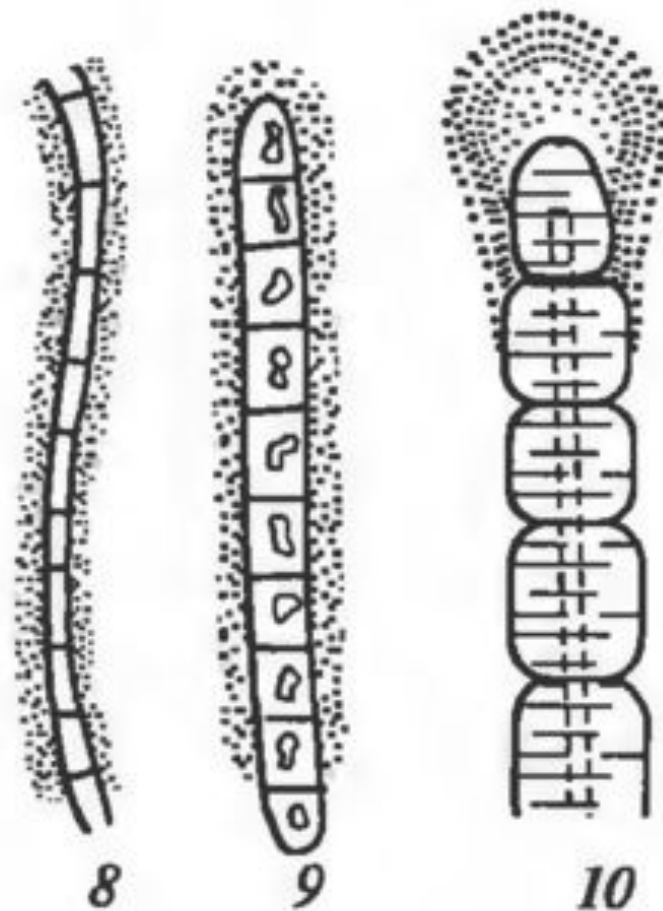
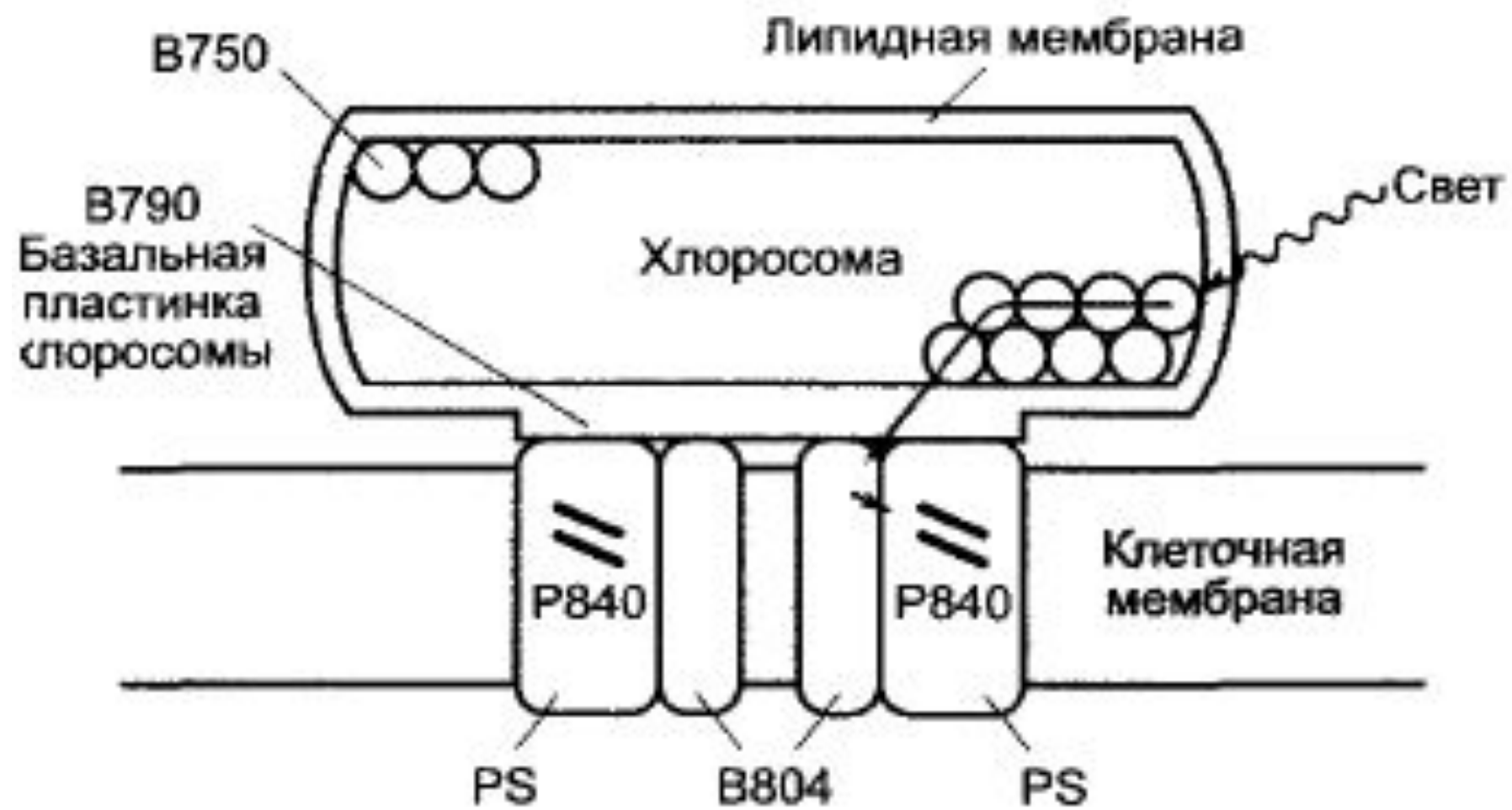


Рис. 12.6. Фототрофные зеленые серобактерии (Chlorobiaceae).

Зеленые несерные бактерии



В хлоросомах зеленых серобактерий светособирающий комплекс располагается на цитоплазматической стороне мембраны и состоит из приблизительно 10000 молекул бактериохлорофилла (преимущественно [бактериохлорофилла c](#)), связанных с белками. Они окружены липидными мембранами и своим основанием (в основании комплексов находится бактериохлорофилл a) контактируют со встроенным в мембрану светособирающим комплексом, окружающим реакционный центр. Перенос электронов происходит от бактериохлорофилла c, который поглощает при длине волны около 750 нм (B750) через молекулы бактериохлорофилла a, находящиеся в основании (B790), к бактериохлорофиллу a интегрированного в мембрану светопоглощающего комплекса (B804) и, наконец, к бактериохлорофиллу a реакционного центра (P840).



Гелиобактерии

Строго анаэробные **фототрофные бактерии**, содержащие специфический и единственный бактериохлорофилл *g*, отсутствующий у других фотосинтезирующих бактерий.

Клеточная стенка Г. сочетает признаки грамположительных и грамотрицательных бактерий. Наряду с бактериохлорофиллом *g* Г. содержат небольшое количество каротиноидов, которые локализируются непосредственно в цитоплазматической мембране.

В качестве источника углерода могут использовать некоторые органические кислоты, усвоение CO_2 возможно через неполный восстановительный ЦТК ([цикл Арнона](#)).

Способны к **азотфиксации**.

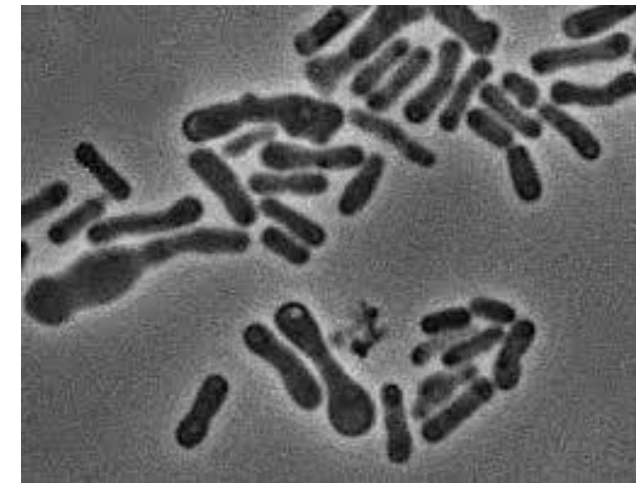
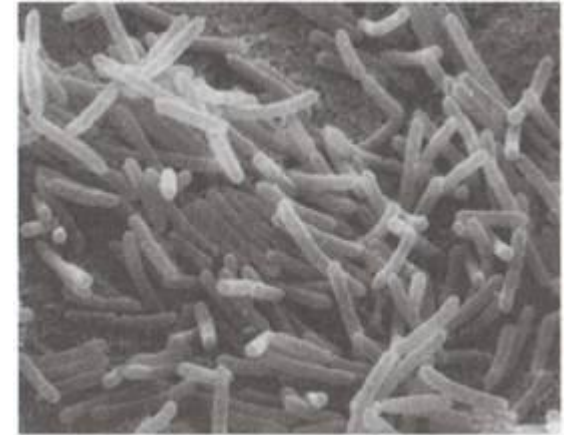
В наст.

время описаны виды *Heliobacterium chlorum* и *Heliobacillus mobilis*.

Предполагается, что Г.

– древнейшие из фототрофных бактерий, высказывалось мнение, что они являются предками пластид ряда **водорослей**, содержащих хлорофилл *c* (бурые, диатомовые, золотистые и др.).

- (Источник: «Микробиология: словарь терминов», Фирсов Н.Н., М: Дрофа, 2006 г.)



Цианобактерии

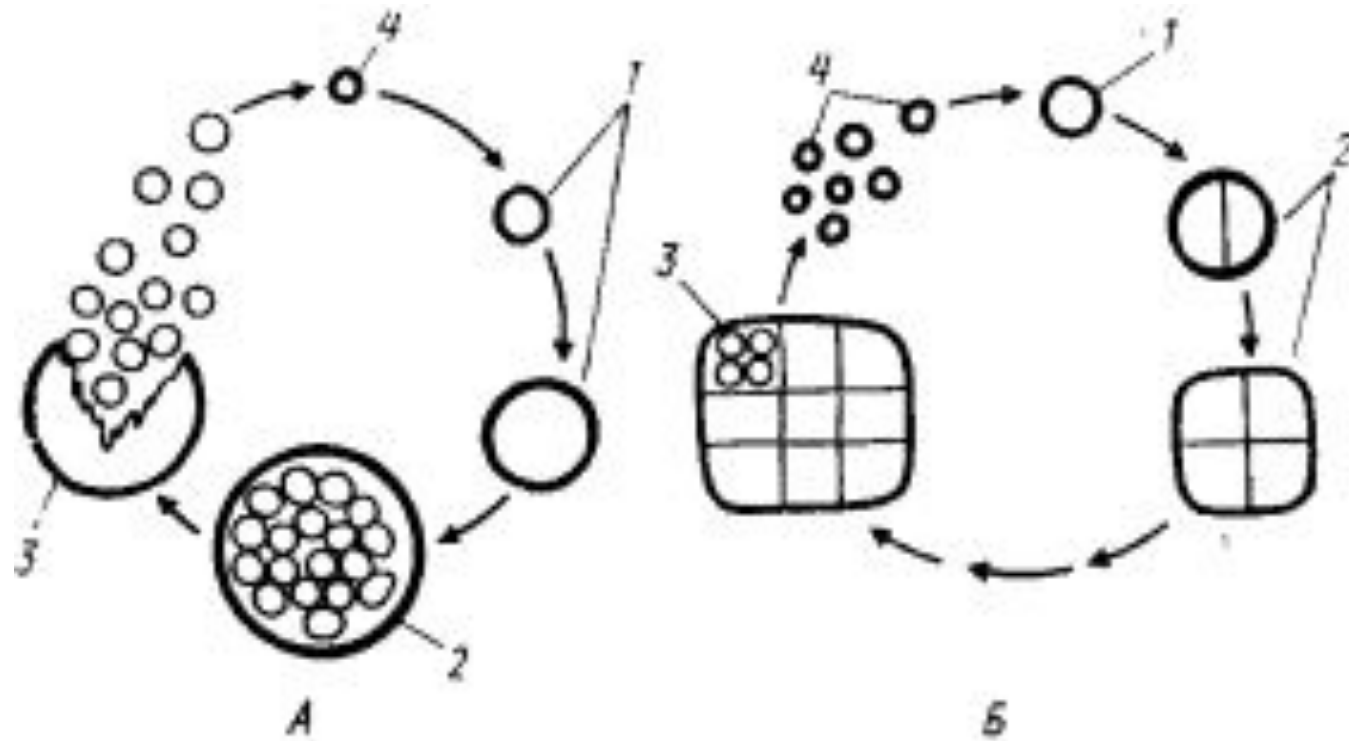
- Пор. Croococcales
- Пор. Pleurocapsales
- Пор. Oscillatoriales
- Пор. Stigoneomatales



Цианобактериальные маты



Беоциты



Прохлорофит



- *Прохлорофиты* образуют очень маленькую группу кислородных прокариот - из морского симбиотического Prochloron и свободноживущего Prochlorothrix, внешне похожего на осцилляторию, за которую он и был принят сначала. В море распространен Prochlorococcus, ответственный за значительную часть первичной продукции в олиготрофном океане. Поэтому они вызвали большой интерес как возможные предшественники зеленых водорослей и были выделены в таксон высокого ранга. Однако теперь на основании анализа гена 16S рДНК они отнесены к цианобактериям.
- *Прохлорофиты* привлекают к себе большое внимание в связи с проблемами эволюции фотосинтетического аппарата и возникновения фотосинтезирующих эукариот.
- *Прохлорофиты* рассматриваются в качестве возможных эндосимбионтов, последующая эволюция которых привела к возникновению хлоропластов зеленых водорослей и высших растений.