

ФОТОТРОФНЫЕ БАКТЕРИИ

ГРУППЫ ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИХ ЭУБАКТЕРИИ

Известно 5 групп эубактерий, способных преобразовывать световую энергию в химическую с помощью хлорофилла. Фотосинтез, осуществляемый ими делится на 2 типа:

- не сопровождающийся выделением молекулярного кислорода (бескислородный фотосинтез)
- сопровождающийся выделением O_2 (кислородный фотосинтез).

В соответствии с этим все фотосинтезирующие эубактерии предложено разделить на две таксономические группы *Anoxygenobacteria* и *Oxygenobacteria*.

Anoxygenobacteria, на основании таких признаков, как пигментный состав и тонкое строение фотосинтетического аппарата, делятся на 3 группы:

- пурпурные бактерии,
- зеленые бактерии
- гелиобактерии.

Oxygenobacteria включают 2 группы организмов:

- цианобактерии
- прохлорофиты.

Пурпурные бактерии

Группа пурпурных бактерий, насчитывающая более 50 видов, представлена одноклеточными организмами разной морфологии. Длина их колеблется от 1 до 20 мкм, ширина — от 0,3 до 6 мкм. Некоторые виды образуют выросты.

Среди пурпурных бактерий есть неподвижные и подвижные формы. Все пурпурные бактерии окрашиваются отрицательно по Граму и, следовательно, имеют сложное строение клеточной стенки. Для клеток характерна хорошо развитая система внутрицитоплазматических фотосинтетических мембран, являющихся производными ЦПМ и сохранивших с ней отчетливо наблюдаемую связь. Мембраны имеют вид отдельных пузырьков, трубок или пластинок (ламелл), располагающихся по периферии клетки (см. сл. 14), и представляют вместе с ЦПМ единую систему. Подобно многим обитающим в толще воды зубактериям в клетках некоторых неподвижных пурпурных бактерий содержатся газовые вакуоли. В качестве запасных веществ обнаружены углевод типа гликогена и поли- β -оксимасляная кислота.

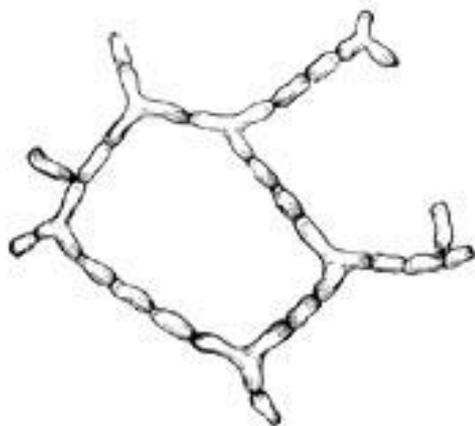
Группа пурпурных бактерий довольно гетерогенна в отношении нуклеотидного состава ДНК. Молярное содержание ГЦ-оснований колеблется от 45 до 73%, хотя у большинства представителей оно находится в пределах 61 — 73%.



*Chlorobium
limicola*



*Chlorobium
phaeovibrioides*



*Pelodictyon
clatriforme*



*Prosthecochloris
aestuarii*

Морфология разных представителей
пурпурных бактерий

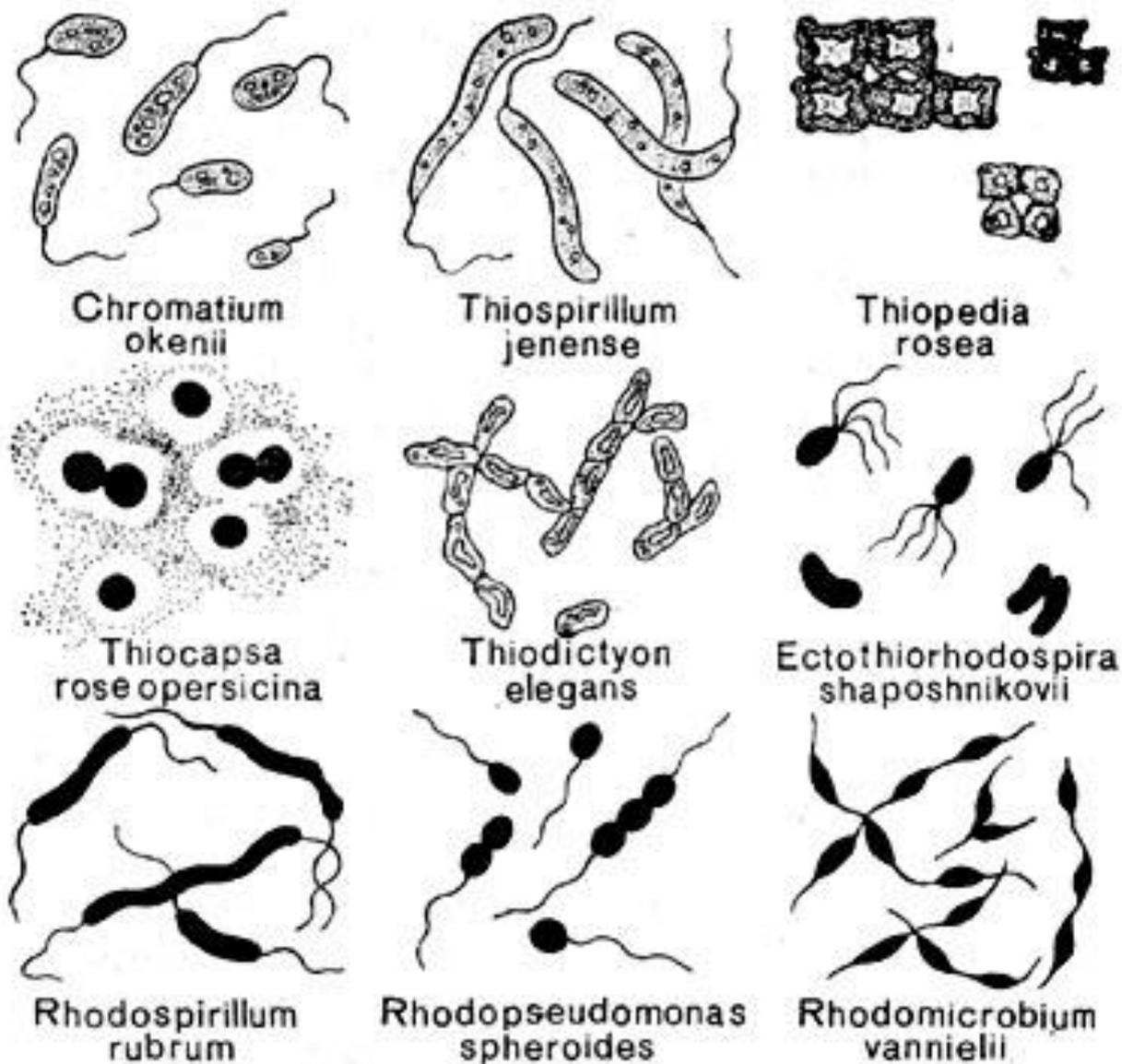


Рис. 2. Морфология разных представителей пурпурных и зеленых серобактерий.

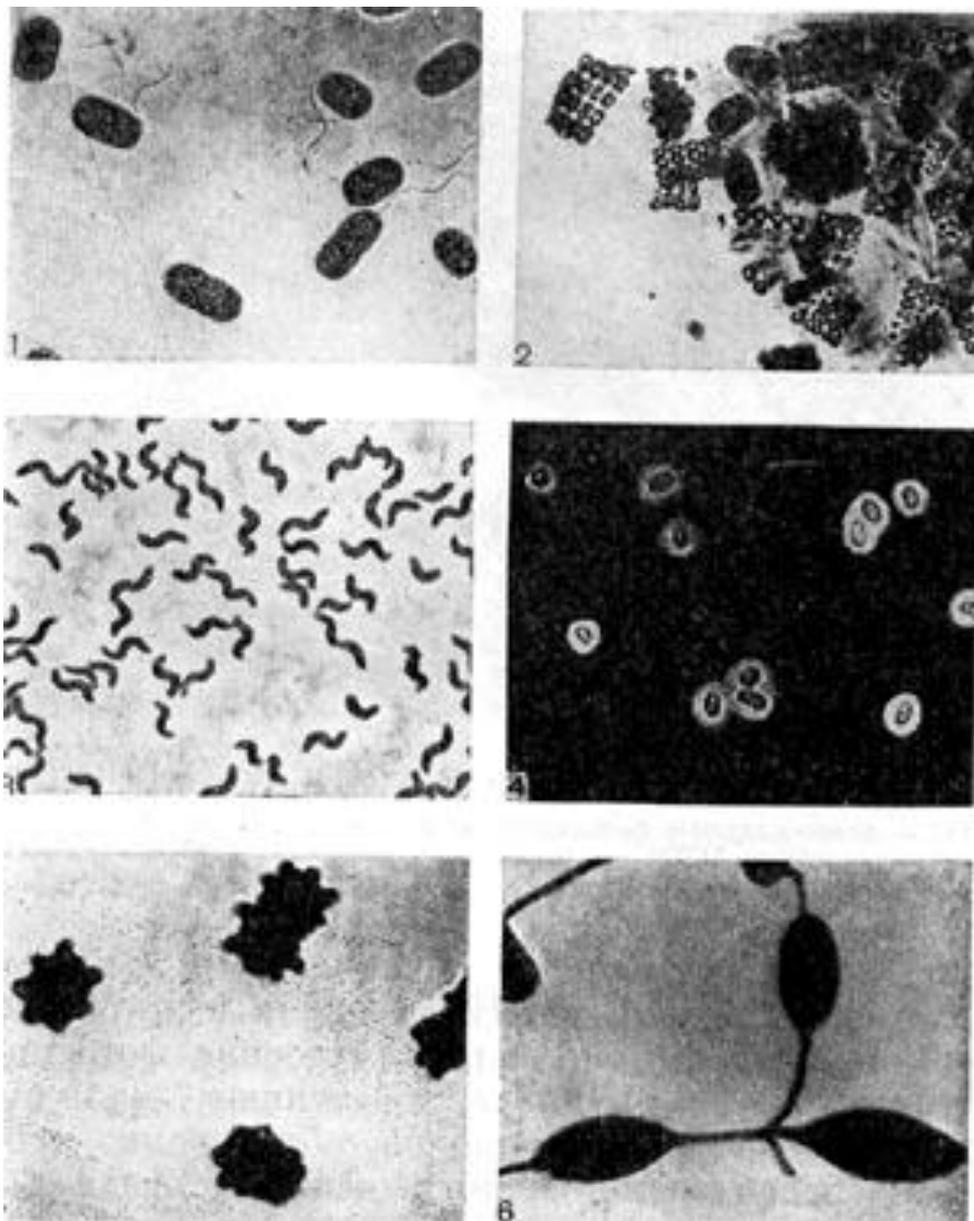


Рис. 3.
Микрофотографии
разных видов
фототрофных
бактерий. Снимки
1 — 4 сделаны в
световом
микроскопе, а
снимки 5 — 6 — в
электронном
микроскопе.

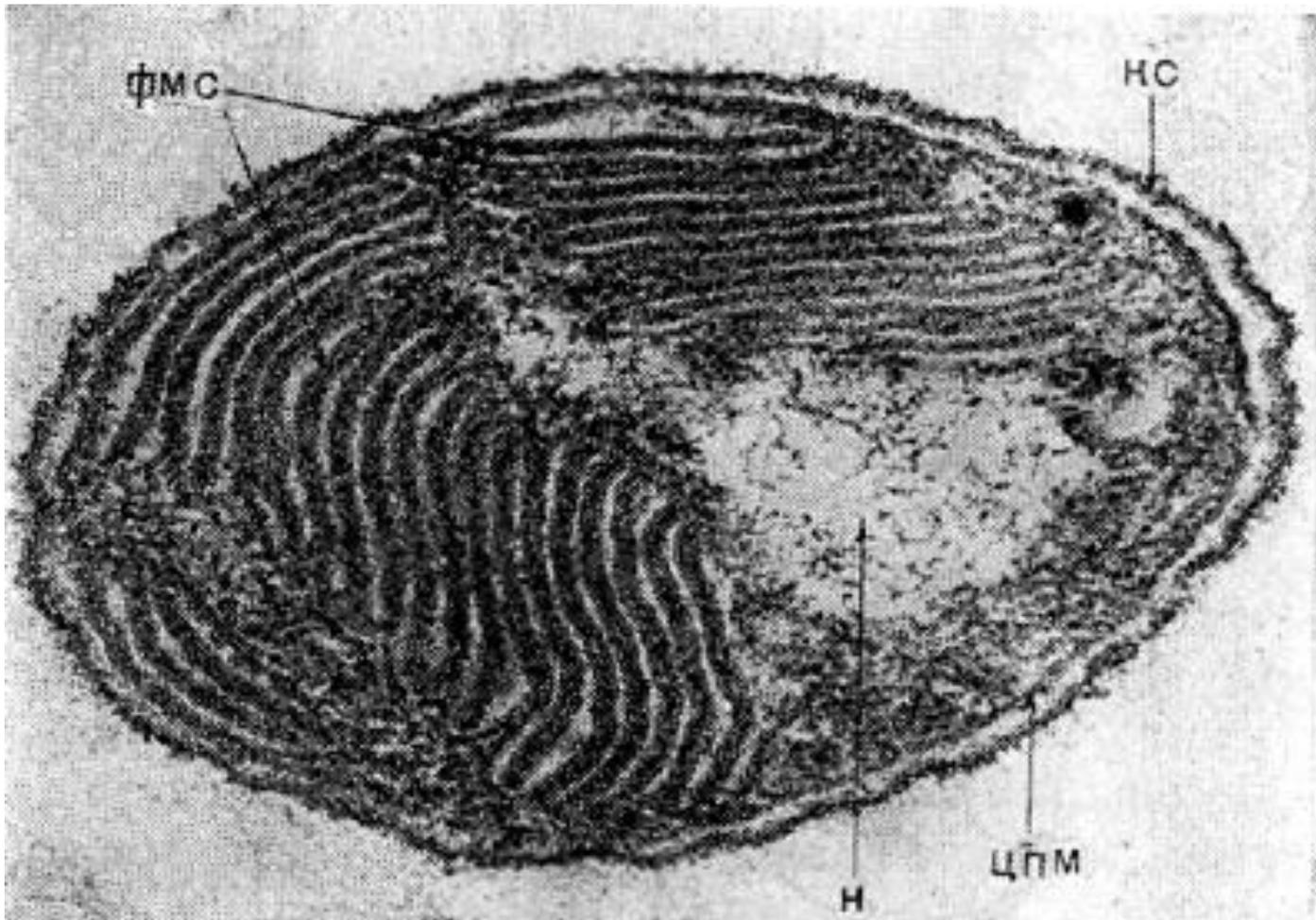


Рис. 125. Ультратонкие срезы клеток *Ectothiorhodospira shaposhnikovii*. КС — клеточная стенка, ЦПМ — цитоплазматическая мембрана, Н — нуклеоид, ФМС — фотосинтезирующие мембранные структуры. Увел. X 40 000.

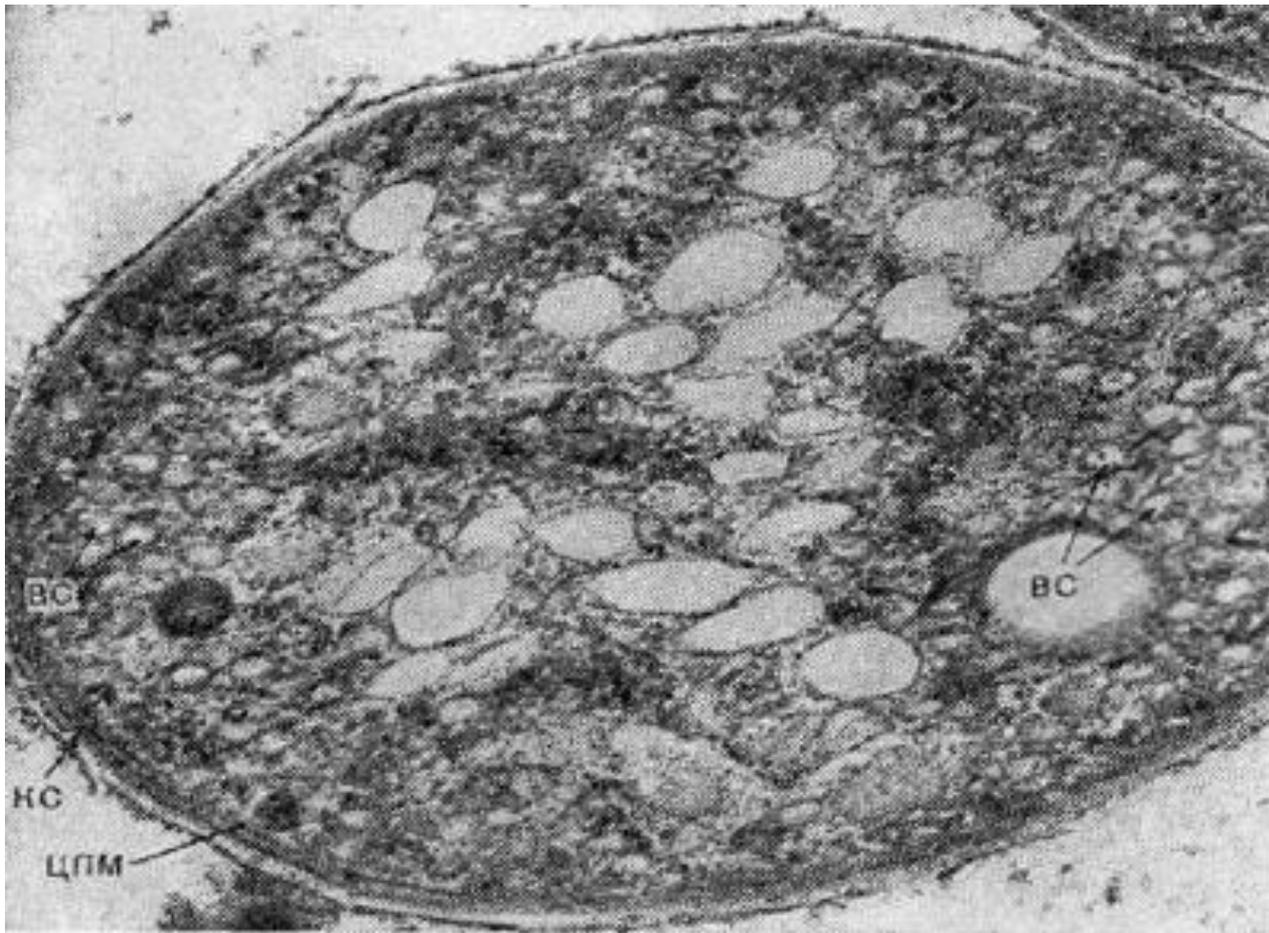


Рис. 126. Ультратонкие срезы клеток *Amoebobacter* sp. BG — везикулярные фотосинтезирующие структуры; КС — клеточная стенка; ЦПМ — цитоплазматическая мембрана. Увел. X 40 000.

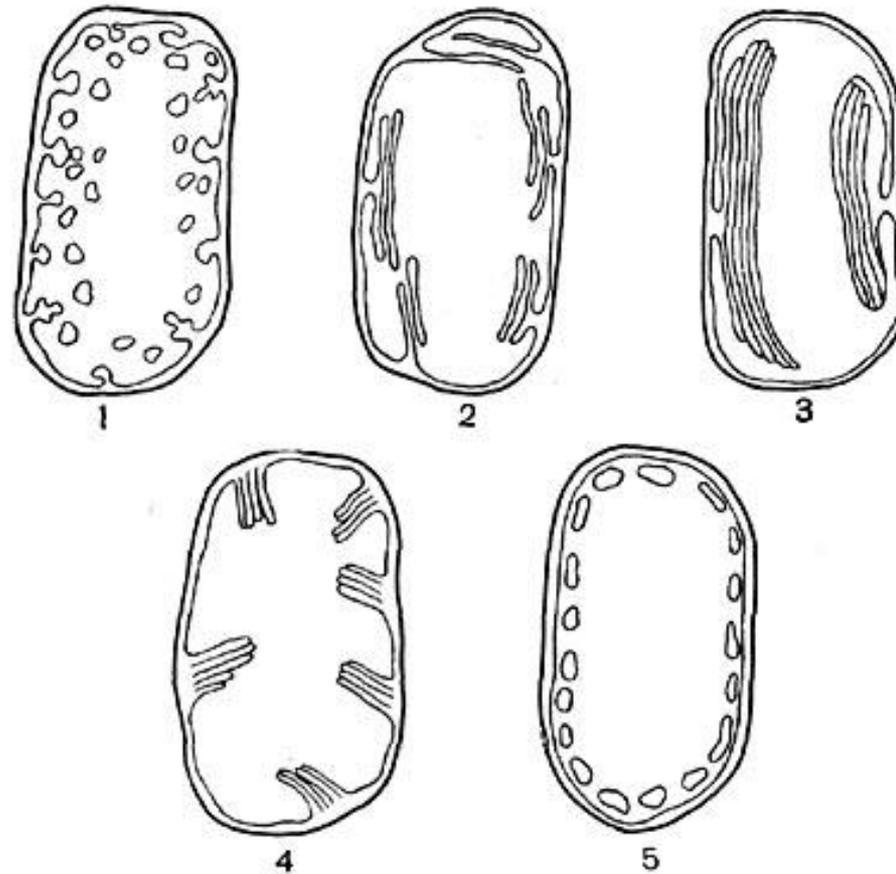


Рис. 127. Типы фотосинтезирующего аппарата у фототрофных бактерий: 1—4 — у пурпурных бактерий, 5 — у зеленых серобактерий.

Для пурпурных серобактерий основной способ существования — фотолитоавтотрофия.

Все представители этой группы могут расти при освещении в анаэробных условиях на среде с CO_2 в качестве единственного источника углерода, используя как донор электронов сульфид (H_2S). Многие виды могут использовать для этой цели молекулярную серу (S_0), сульфит (SO_3^{2-}), тиосульфат ($\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$), молекулярный водород. Сульфид окисляется последовательно до молекулярной серы или сульфата, при этом глобулы серы откладываются в периплазматическом пространстве и впячиваниях (инвагинатах) ЦПМ, которые также являются частью этого пространства. Исключение составляют виды рода *Ectothiorhodospira*, окисляющие сульфид и тиосульфат до молекулярной серы, но не накапливающие последнюю в пределах клетки. Представители этого рода выделяют серу в среду, а затем поглощают ее и окисляют до SO_4^{2-} . Ферменты, катализирующие окисление восстановленных соединений серы, локализованы в периплазматическом пространстве и на наружной поверхности ЦПМ.

Зеленые бактерии

В течение длительного времени зеленые бактерии принимали за зеленые или сине-зеленые водоросли (цианобактерии). Начало их изучения как бактерий связано с именами С. Н. Виноградского и К. ван Нилля. Эта небольшая группа эубактерий, осуществляющих фотосинтез бескислородного типа, разделена на две подгруппы:

1. Зеленые серобактерии — строгие анаэробы и облигатные фототрофы, способные расти на среде с H_2S или молекулярной серой в качестве единственного донора электронов; при окислении сульфида до молекулярной серы последняя всегда откладывается вне клетки.
2. В другую подгруппу выделены нитчатые, передвигающиеся скольжением формы, факультативные анаэробы, предпочитающие использовать органические соединения при фототрофном метаболизме.

Почти все зеленые серобактерии — грамотрицательные одноклеточные неподвижные формы. Клетки палочковидные, яйцеобразные или слегка изогнутые. При выращивании в чистой культуре часто образуют цепочки, клубки или сетчатые структуры. Размножаются бинарным делением. В качестве запасного вещества накапливают гликогенподобный полисахарид. Группа достаточно однородна по нуклеотидному составу ДНК: молярное содержание ГЦ-оснований колеблется от 48 до 58%.

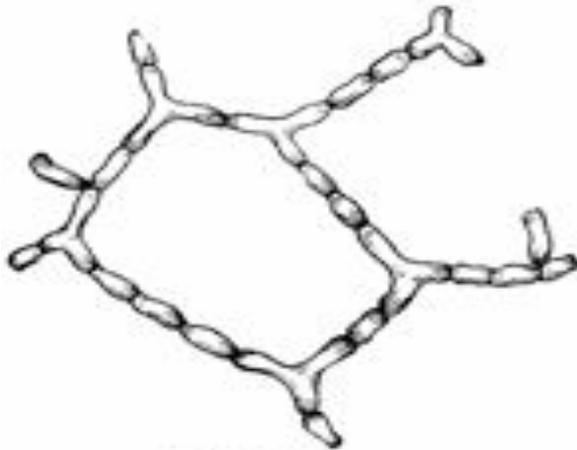
- Все зеленые серобактерии — облигатные фотолитоавтотрофы и строгие анаэробы (гораздо более строгие, чем пурпурные серобактерии). В присутствии O_2 они не растут. Основным источником углерода — углекислота. Как доноры электронов могут использовать только неорганические соединения: H_2S , S_0 , $Na_2S_2O_3$, H_2 . Окисление сульфида, происходящее в периплазматическом пространстве, на первом этапе приводит к образованию молекулярной серы, откладывающейся вне клетки. После исчерпания H_2S из среды S_0 поглощается клетками и в периплазматическом пространстве происходит ее последующее окисление до сульфата. Изучение локализации процесса образования молекулярной серы у разных групп фототрофных и хемотрофных H_2S -окисляющих эубактерий привело к заключению о его однотипности. Во всех случаях сера образуется в клеточном периплазматическом пространстве, но у одних организмов она потом выделяется в среду, у других остается в пределах клетки.



*Chlorobium
limicola*



*Chlorobium
phaeovibrioides*

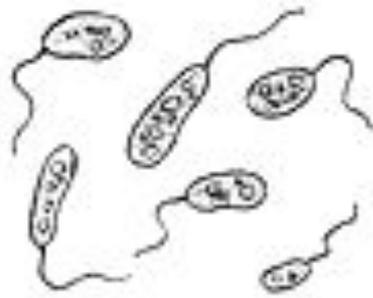


*Pelodictyon
clatriforme*



*Prosthecochloris
aestuarii*

Морфология разных представителей пурпурных бактерий.



Chromatium okenii



Thiospirillum jenense



Thiopedia rosea



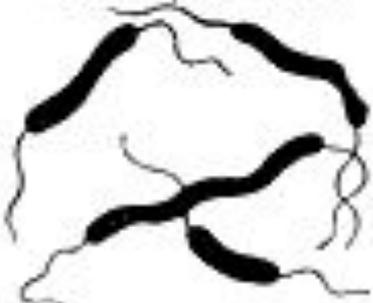
Thiocapsa roseopersicina



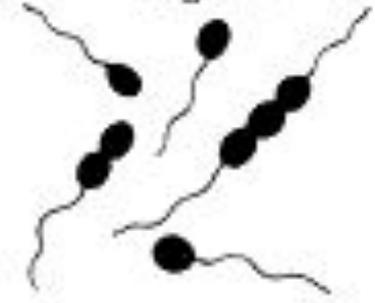
Thiodictyon elegans



Ectothiorhodospira shaposhnikovii



Rhodospirillum rubrum



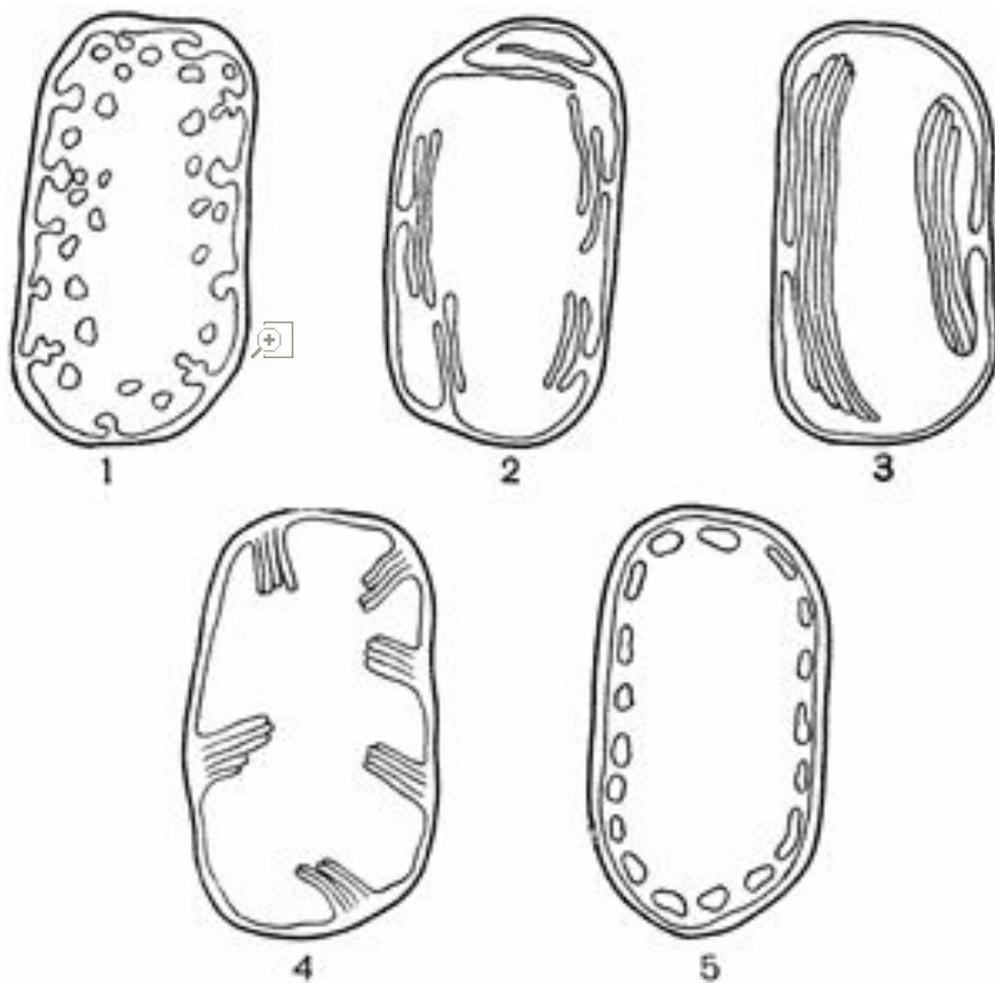
Rhodopseudomonas spheroides



Rhodomicrobium vannielii

Морфология разных представителей пурпурных и зеленых серобактерий.

- Пурпурные бактерии содержат развитую систему мембран, некоторые из них выполняют функцию фотосинтезирующего аппарата. У разных видов эти образования, называемые хроматофорами или тилакоидами, неодинаковы и могут иметь форму пузырьков, трубочек или пластинок, иногда правильных стопок.
- Для пурпурных бактерий показано, что хроматофоры возникают в результате разрастания внутрь клеток цитоплазматической мембраны и бывают с ней связаны. В отношении происхождения фотосинтезирующего аппарата зеленых бактерий столь четких данных нет. Образование и отчасти форма фотосинтезирующих структур зависят от условий роста бактерий, в первую очередь от наличия света и кислорода.
- В клетках некоторых пурпурных и зеленых бактерий (*Thiodictyon*, *Amoebobacter*, *Thiopedia*, *Pelodictyon*) имеются газовые вакуоли, иначе называемые аэросомами. Предполагают, что они помогают микроорганизмам находиться во взвешенном состоянии.
- Фототрофные бактерии могут накапливать полифосфаты, образующие особые гранулы. Кроме того, в клетках пурпурных бактерий часто обнаруживаются гранулы, состоящие из поли- β -оксимасляной кислоты, которая является запасным продуктом. При соответствующей окраске можно обнаружить также накопление запасных полисахаридов. Большинство пурпурных серобактерий способно откладывать в клетках серу в виде одной или нескольких капель.



Типы фотосинтезирующего аппарата у фототрофных бактерий: 1-4 — у пурпурных бактерий, 5 — у зеленых серобактерий.

Гелиобактерии

Недавно обнаружены строго анаэробные фототрофные бактерии, содержащие единственный бактериохлорофилл *g*, отсутствующий в других группах фотосинтезирующих эубактерий с бескислородным типом фотосинтеза.

Описаны два вида, различающиеся морфологически: *Heliobacterium chlorum* — одиночные длинные палочки (1x7–10 мкм), способные передвигаться скольжением, и *Heliobacillus mobilis* — короткие палочковидные формы с перитрихиально расположенными жгутиками.

Клеточная стенка грамотрицательного типа, но по нуклеотидной последовательности 16S рРНК и составу пептидогликана обе описанные гелиобактерии близки к грамположительным эубактериям *Bacillus subtilis*.

В клетках помимо необычного бактериохлорофилла *g* обнаружено небольшое количество каротиноидов. Пигменты локализованы в ЦПМ, развитой системы внутрицитоплазматических мембран и хлоросом нет.

Способ существования гелиобактерий — облигатная фототрофия. Рост возможен только на свету в анаэробных условиях. Источниками углерода могут служить некоторые органические кислоты: уксусная, молочная, пировиноградная, масляная. Показана также возможность функционирования путей автотрофной фиксации CO_2 (модифицированный и неполный восстановительный ЦТК).

Описанные гелиобактерии проявляют очень высокую чувствительность к молекулярному кислороду. Дыхательный метаболизм отсутствует. Обнаруженные виды — активные азотфиксаторы.

Большой интерес к гелиобактериям связан с предположением, что они являются наиболее древними из существующих в настоящее время фотосинтезирующих эубактерий. Кроме того, на основании сходства между бактериохлорофиллом *g* и хлорофиллом *c* высказывается предположение о том, что гелиобактерии — предки пластид, содержащих хлорофилл *c*, имеющих в группах бурых, диатомовых, золотистых и других водорослей.

- Хлорофиллы эубактерий, осуществляющих бескислородный фотосинтез (пурпурные и зеленые бактерии, гелиобактерии) получили общее название бактериохлорофиллов. Идентифицировано 6 основных видов бактериохлорофиллов: *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *g*⁵³.
- Все пурпурные бактерии содержат какую-либо одну форму бактериохлорофилла: *a* или *b*. Небольшие различия в химическом строении приводят к существенным изменениям в спектральных свойствах этих пигментов. Пурпурные бактерии, содержащие бактериохлорофилл *a*, могут поглощать свет с длиной волны до 950 нм. У видов, имеющих бактериохлорофилл *b*, максимум поглощения в красной части спектра сдвинут в длинноволновую область больше чем на 100 нм и приходится на 1020 — 1030 нм, а граница поглощения продвинута до 1100 нм. Дальше бактериохлорофилла *b* не поглощает ни один известный фотосинтетический пигмент.
- Основными хлорофилльными пигментами зеленых бактерий являются бактериохлорофиллы *c*, *d* или *e*, незначительно различающиеся между собой по спектрам поглощения. Кроме них в клетках всех зеленых бактерий в небольшом количестве содержится бактериохлорофилл *a*. Наличие этих бактериохлорофиллов позволяет зеленым бактериям использовать свет с длиной волны до 840 нм.
- Необычный бактериохлорофилл *g* с максимумом поглощения 790 нм обнаружен у облигатно анаэробных фотосинтезирующих бактерий *Heliobacterium chlorum* и *Heliobacillus mobilis*, выделенных в группу гелиобактерий.

Цианобактерии

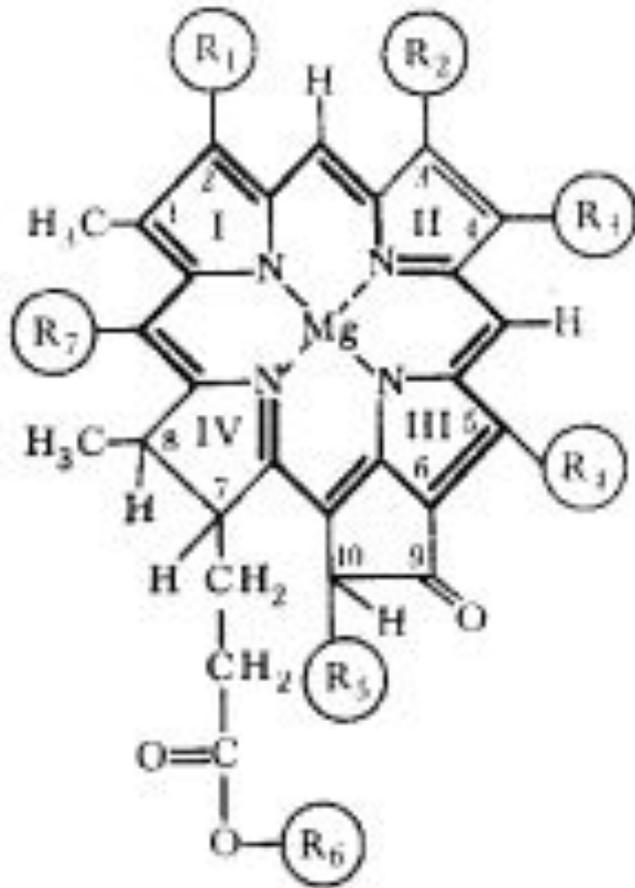
появились в Архее, не позднее чем 3.5 млрд. лет назад.

- "Изобретатели" фотосинтеза. Были основными производителями кислорода в древних океанах, вплоть до появления эукариотических водорослей.
- В Архее и Протерозое цианобактериальные пленки и "маты" покрывали значительные участки морского дна. В результате жизнедеятельности цианобактерий образовывались строматолиты - слоистые известковые постройки. В некоторых экстремальных биотопах (например, в прибрежных пересоленных лагунах в Австралии) строматолиты образуются и по сей день.
- Помимо цианобактерий, в Архее и Протерозое существовало огромное разнообразие других прокариотических организмов. Есть косвенные свидетельства, что огромные залежи железных руд в Протерозое сформировались благодаря деятельности железобактерий.



Ископаемые строматолиты (Южная Африка)

- Фотосинтезирующие бактерии обязательно содержат магнийпорфириновые пигменты — хлорофиллы. Известно больше десяти видов хлорофиллов, но все они поглощают свет видимой и инфракрасной частей спектра. фотосинтетические пигменты эубактерий обеспечивают поглощение света с длиной волны в области 300 — 1100 нм.
- Все фотосинтетические пигменты относятся к двум химическим классам соединений: 1) пигменты, в основе которых лежит тетрапиррольная структура (хлорофиллы, фикобилипротеины); 2) пигменты, основу которых составляют длинные полиизопреноидные цепи (каротиноиды).
- Особенность химического строения молекул всех фотосинтетических пигментов состоит в наличии системы сопряженных двойных связей, от количества которых зависит способность пигментов улавливать бедные энергией кванты света



- Эубактерии, фотосинтез которых сопровождается выделением молекулярного кислорода (цианобактерии и прохлорофиты), содержат хлорофиллы, характерные для фотосинтезирующих эукариотных организмов. У цианобактерий — это хлорофилл *a*, единственный вид хлорофилла, обнаруженный в этой группе; в клетках прохлорофит — хлорофиллы *a* и *b*. Присутствие этих пигментов обеспечивает поглощение света до 750 нм.
- Для всех хлорофиллов характерно наличие нескольких максимумов поглощения.

Фотосинтетический аппарат основных групп эубактерий организован по-разному. Это проявляется как в химической природе составляющих его компонентов (набор пигментов, состав переносчиков электронов), так и в структурной организации в клетке.

Фотосинтетический аппарат состоит из трех основных компонентов:

- 1) светособирающих пигментов, поглощающих энергию света и передающих ее в реакционные центры;
- 2) фотохимических реакционных центров, где происходит трансформация электромагнитной формы энергии в химическую;
- 3) фотосинтетических электронтранспортных систем, обеспечивающих перенос электронов, сопряженный с запасанием энергии в молекулах АТФ.

- Два компонента фотосинтетического аппарата — реакционные центры и электронтранспортные системы — всегда локализованы в клеточных мембранах, представленных ЦПМ и у большинства фотосинтезирующих эубактерий развитой системой внутрицитоплазматических мембран — производных ЦПМ.
- Локализация светособирающих пигментов в разных группах фотосинтезирующих эубактерий различна. У пурпурных бактерий, гелиобактерий и прохлорофит светособирающие пигменты в виде комплексов с белками интегрированы в мембраны. В клетках зеленых бактерий и цианобактерий основная масса светособирающих пигментов находится в особых структурах, прикрепленных к поверхности мембраны, но не являющихся ее компонентом. Это хлоросомы зеленых бактерий и фикобилисомы цианобактерий.
- В хлоросомах зеленых бактерий содержится весь бактериохлорофилл *c*, *d* или *e* (в зависимости от вида), а также небольшие количества бактериохлорофилла *a*, служащего промежуточным звеном при переносе энергии света от основного светособирающего бактериохлорофилла к бактериохлорофиллу *a*, локализованному в ЦПМ. С этой формы пигмента энергия света передается на модифицированную форму бактериохлорофилла *a* реакционного центра. Локализованные в хлоросомах светособирающие бактериохлорофиллы организованы в виде палочковидных структур диаметром 5 — 10 нм, расположенных параллельно длинной оси хлоросомы. Высокоупорядоченная их организация и упаковка осуществляется с помощью белковых молекул. В основании хлоросомы, примыкающей к ЦПМ, расположен слой молекул бактериохлорофилла *a*.

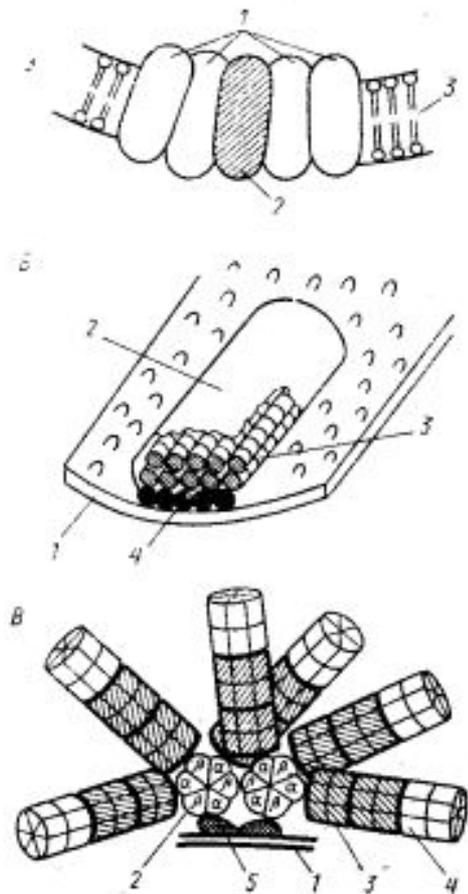
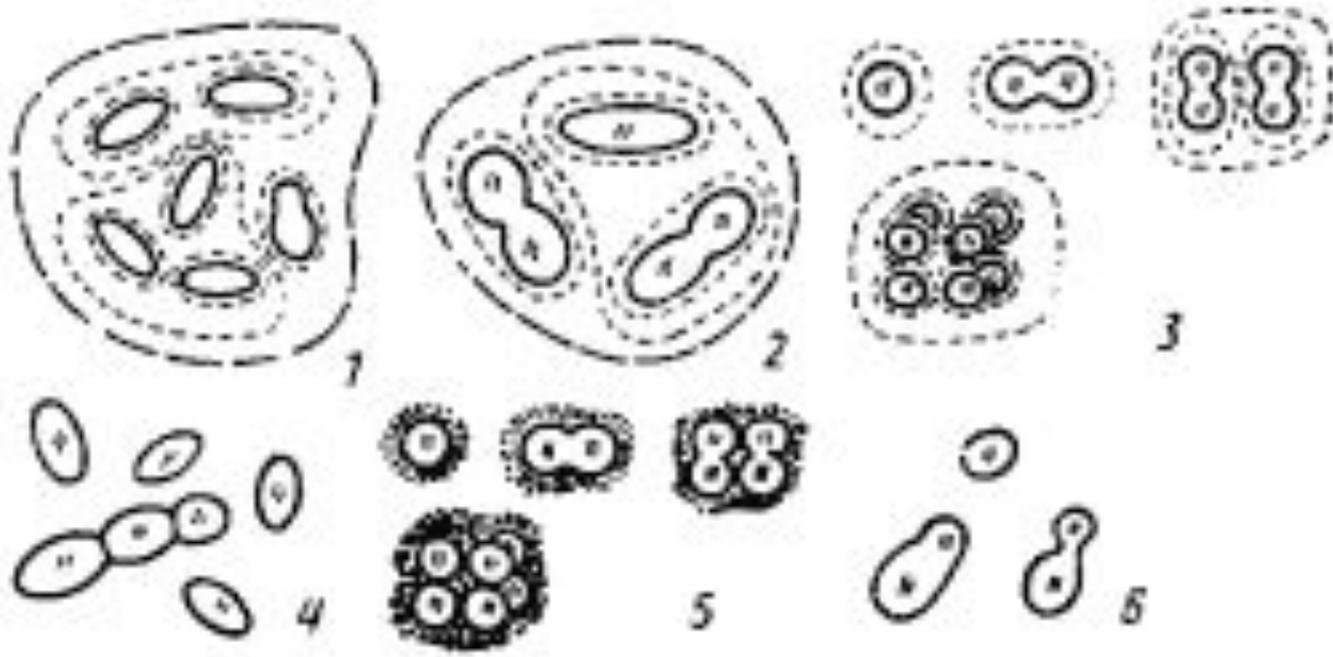
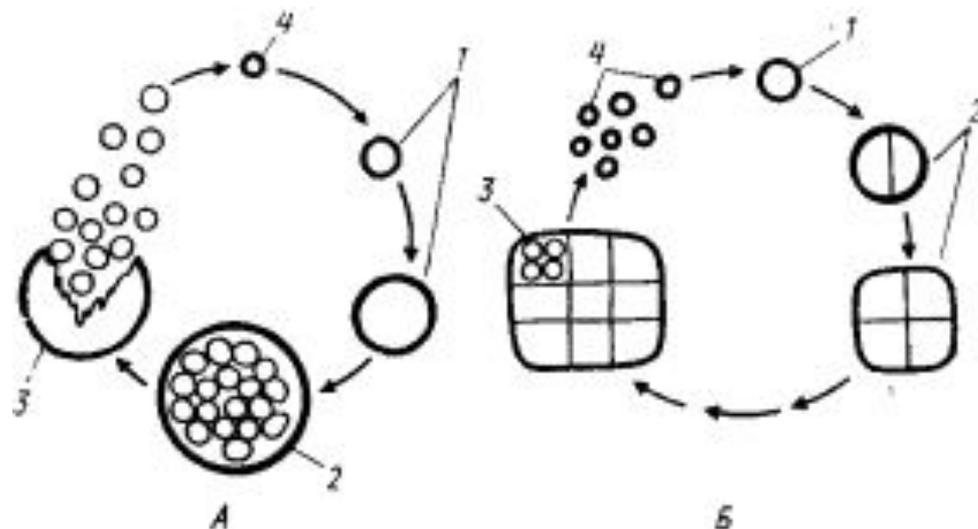


РИС 1. Структурная организация и локализация светособирающих пигментов в разных группах фотосинтезирующих эубактерий: *A* — локализованные в мембране свет- собирающие комплексы пурпурных бактерий: *1* — светособирающие пигмент-белковые комплексы; *2* — реакционный центр; *3* — мембрана; *B* — модель хлоросомы зеленых бактерий: *1* — ЦПМ; *2* — хлоросома; *3* — палочковидные структуры, образованные молекулами бактериохлорофилла *c*, *d* или *e*; *4* — слой молекул бактериохлорофилла *a*; *B* — модель типичной фикобилисомы цианобактерий: *1* — мембрана тилакоида; *2* — аллофикоцианиновое ядро; *3* — фикоцианин; *4* — фикоэритрин; *5* — белок, обеспечивающий прикрепление фикобилисомы к тилакоидной мембране



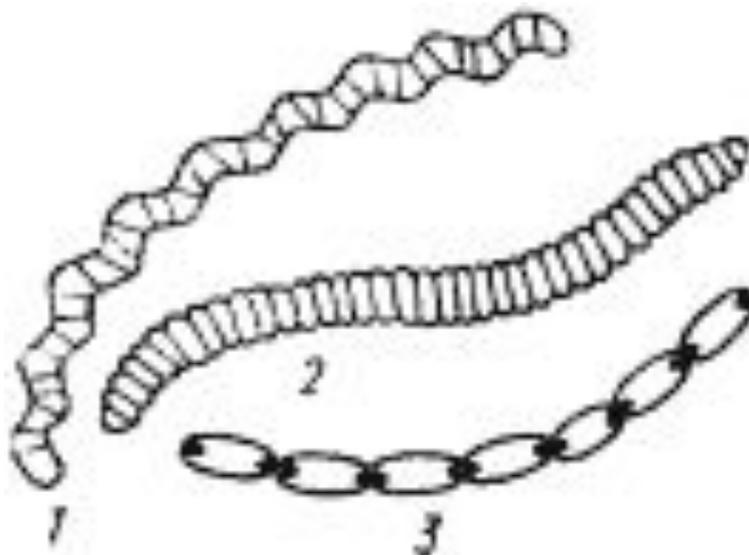
Цианобактерии, отнесенные к порядку Chroococcales: 1 — *Gloeobacter*; 2 — *Gloeothese*; 3 — *Gloeocapsa*; 4 — *Synecococcus*; 5 — *Synecocystis*; 6 — *Chamaesiphon*.
 Прерывистой линией обозначены чехлы, точками — капсулы, черточками — тилакоиды

Одноклеточные формы: одиночные клетки или колонии		Многоклеточные формы: нитчатые		
Пор. Chroococcales	Пор. Pleurocapsales	Пор. Oscillatoriales	Пор. Nostocales	Пор. Stigoneomatales
Размножение бинарным делением в одной или более плоскостях или почкованием	Размножение множественным делением или чередованием бинарного и множественного деления	Трихомы неветвящиеся, состоят из одного ряда только вегетативных клеток. Рост трихома — делением клеток в одной плоскости	В неветвящихся однорядных трихомах помимо вегетативных образуются дифференцированные клетки: гетероцисты и иногда акинеты. Рост трихома — делением клеток в одной плоскости	Те же признаки, что и у представителей пор. Nostocales. Отличительный признак: способность вегетативных клеток трихома к делению более чем в одной плоскости, приводящему к появлению многорядных трихомов или трихомов с истинным ветвлением

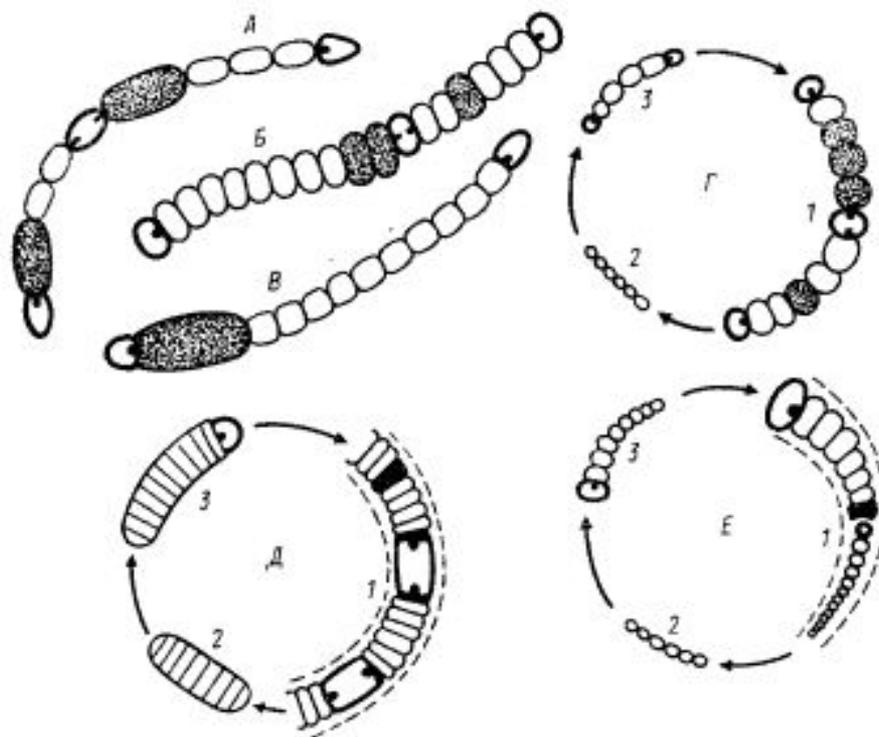


Циклы развития некоторых цианобактерий, включенных в порядок Pleurocapsales. *А* — цикл развития цианобактерий рода *Dermocarpa*: 1 — увеличение объема бaeоцита до размеров вегетативной клетки; 2 — множественное деление, приводящее к образованию бaeоцитов; 3 — разрыв материнской клетки и освобождение подвижных бaeоцитов; 4 — синтез внешнего слоя клеточной стенки и потеря бaeоцитом подвижности. *Б* — цикл развития цианобактерий рода *Chroococcidiopsis*: 1 — увеличение объема бaeоцита до размеров вегетативной клетки; 2 — серия бинарных делений больше чем в одной плоскости; 3 — множественное деление части клеток колонии; 4 — освобожденные неподвижные бaeоциты. Подвижные бaeоциты обведены сплошной тонкой линией; неподвижные — сплошной жирной линией. Объяснения см. в тексте

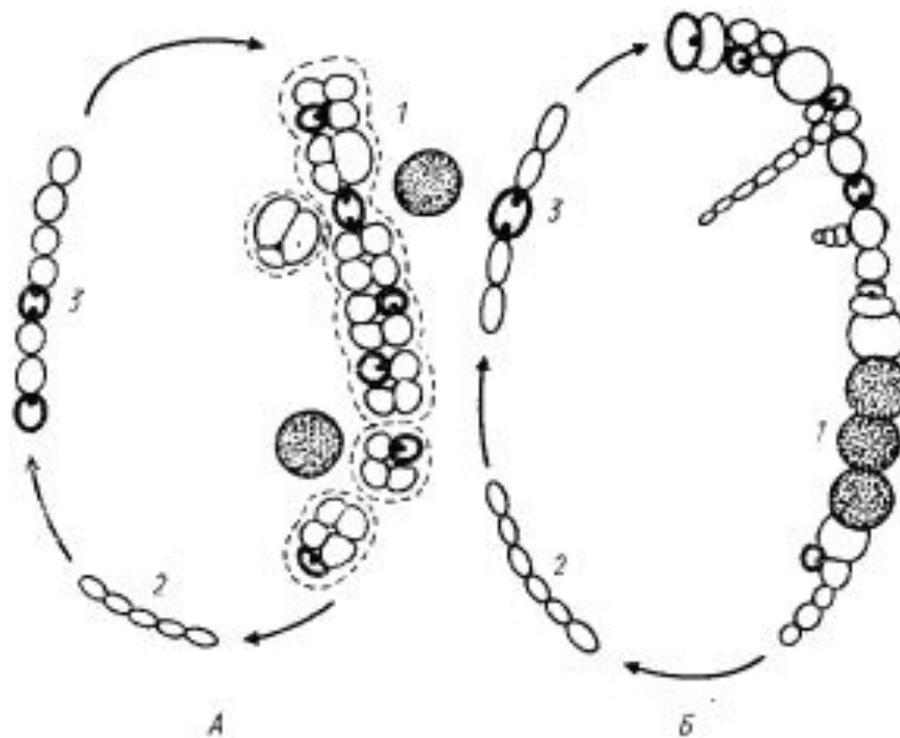
Рис. 82. Цианобактерии, включенные в порядок Oscillatoriales:
1 — *Spirulina*; 2 — *Oscillatoria*; 3 — *Pseudoanabaena*



Цианобактерии, отнесенные к порядку Nostocales: А — *Anabaena*; Б — *Nodularia*; В — *Cylindrospermum*; Г — *Nostoc*; Д, — *Scytonema*; Е — *Calothrix*: 1 — трихом в зрелом состоянии; 2 — гормогоний; 3 — молодой трихом. Гетероцисты изображены в виде клеток с толстой клеточной стенкой и полярными гранулами; акинеты — в виде темных клеток. Прерывистой линией вдоль трихома обозначен чехол



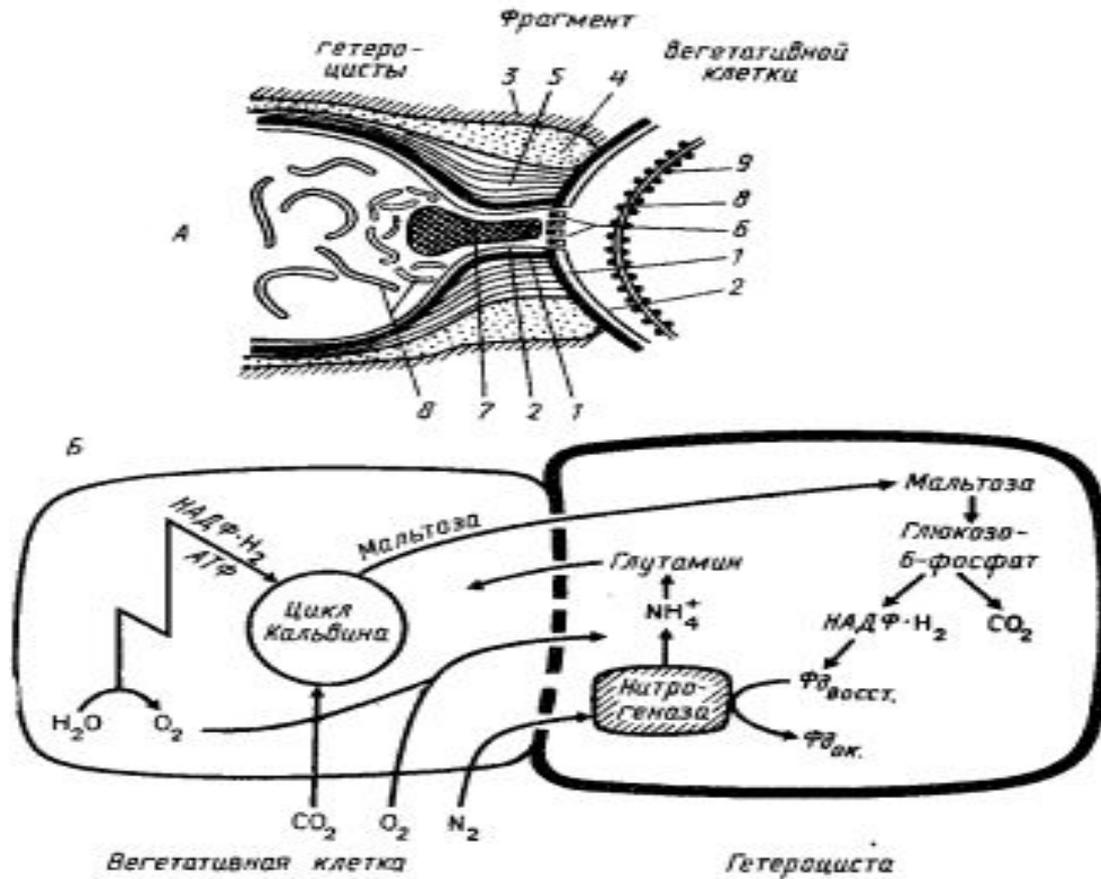
Цианобактерии порядка Stigonematales: *A* — *Chlorogloeopsis*; *B* — *Fischerella*: 1 — зрелый трихом; 2 — гормогоний; 3 — молодой трихом.
Обозначение гетероцист, акинет и чехла см. на рис. 83



Способы получения энергии в группе цианобактерий

Способ получения энергии	Донор электронов	Акцептор электронов	Распространенность и физиологический эффект
Фотосинтез кислородного типа	H_2O	НАДФ ⁺ , ферредоксин	обеспечивает рост всех цианобактерий
Фотосинтез бескислородного типа	H_2S , $Na_2S_2O_3$, H_2 , органические соединения	НАДФ ⁺ ферредоксин	обеспечивает рост некоторых изученных видов; у большинства — снабжает энергией, необходимой для поддержания жизнедеятельности
Дыхание	НАД(Ф)- H_2	O_2	обеспечивает рост факультативно фототрофных цианобактерий и поддержание жизнедеятельности облигатно фототрофных видов
	H_2^*	O_2	может быть связано с получением энергии
Анаэробное дыхание	НАД(Ф)- H_2	S^0	поддерживает жизнедеятельность некоторых цианобактерий, способных к бескислородному фотосинтезу
Брожение	эндогенные или экзогенные сахара	пируват	обнаружено у некоторых факультативно анаэробных цианобактерий; активность недостаточна для поддержания жизнедеятельности**

Схема строения гетероцисты (А) и обмена углеродными и азотными соединениями между гетероцистой и вегетативной клеткой (Б): 1 — клеточная стенка; 2 — ЦПМ; 3 — фибриллярный слой; 4 — гомогенный слой; 5 — пластинчатый слой оболочки гетероцисты; 6 — микроплазмодесмы; 7 — полярная цианофициновая гранула; 8 — тилакоиды; 9 — фикобилизомы



ФОТОТРОФНЫЕ ЭУБАКТЕРИИ В ПРИРОДЕ

Три основных фактора определяют распространение фототрофных эубактерий в природе: свет, молекулярный кислород и питательные вещества. Потребности в разных частях солнечного спектра для фотосинтеза определяются набором светособирающих пигментов. Эубактерии с кислородным типом фотосинтеза поглощают свет в том же диапазоне длин волн, что водоросли и высшие растения

Пурпурные и зеленые бактерии часто развиваются в водоемах под более или менее плотным поверхностным слоем, состоящим из цианобактерий и водорослей, эффективно поглощающих свет до 750 нм. Фотосинтез пурпурных и зеленых бактерий в этих условиях связан со способностью бактериохлорофиллов поглощать свет в красной и инфракрасной областях спектра за пределами поглощения хлорофиллов. Крайняя граница этой части спектра определяется способностью бактериохлорофилла *b* некоторых пурпурных бактерий поглощать свет с длиной волны до 1100 нм. Некоторые фотосинтезирующие эубактерий могут расти в водоемах на глубине до 20–30 м, что осуществляется за счет активности другой группы пигментов — каротиноидов. Известно, что различные лучи солнечного спектра поглощаются водой с разной интенсивностью. Глубже всего проникает свет голубой и зеленой частей спектра (450–550 нм), сильнее поглощается ультрафиолет и красный свет. Содержащиеся в клетках некоторых фототрофных эубактерий каротиноиды активно поглощают свет с длиной волны в области 460 нм, обеспечивая этим бактериям рост на значительных глубинах, куда проникает только свет этой части спектра.

- В отношении к молекулярному кислороду среди фототрофных эубактерий на одном полюсе располагаются строгие анаэробы, на другом — организмы, у которых O_2 образуется внутриклеточно. Многие виды — факультативные анаэробы, есть аэротолерантные формы и микроаэрофилы. У фотосинтезирующих эубактерий молекулярный кислород часто выступает как могучий фактор, регулирующий их метаболизм: в аэробных условиях у пурпурных и зеленых бактерий репрессируется синтез фотосинтетических пигментов и тем самым уничтожается основа для фототрофного способа существования.
- Значительны различия в питательных веществах, необходимых для построения веществ клетки, и донорах электронов. Диапазон — от облигатной зависимости от органических соединений, характерной для гелиобактерий и некоторых пурпурных бактерий, до способности расти на минеральной среде, свойственной цианобактериям и несимбиотическим прохлорофитам. К другим факторам внешней среды, определяющим рост фототрофных эубактерий, относятся pH, температура, концентрация солей.

- Пурпурные и зеленые серобактерии, характеризующиеся близкими потребностями в факторах среды, часто сосуществуют вместе в освещенных анаэробных водных средах (пресных или соленых), богатых сульфидом. Пурпурные несерные бактерии имеют свою экологическую нишу. Как правило, они не развиваются в зонах активного роста фототрофных серобактерий. Благоприятные условия для роста несерных пурпурных бактерий, более чувствительных к сульфиду, но менее чувствительных к O₂, создаются в местах, богатых органическими веществами.
- Первый представитель зеленых нитчатых бактерий *Chloroflexus aurantiacus* был выделен из термального источника, где рос, формируя пленку толщиной несколько миллиметров. Позднее термофильные штаммы этого вида были найдены во многих нейтральных и щелочных горячих источниках с температурой от 45 до 75°, где условия, как правило, микроаэробные. Часто *Chloroflexus* образует смешанные популяции с термофильными цианобактериями рода *Synechococcus*. Вскоре из природных слоев пресных озер были выделены мезофильные аналоги *Chloroflexus* с оптимальной температурой роста 20–25°.

- В группе цианобактерий достигнуто наибольшее среди фототрофных эубактерий приспособление к широкому диапазону внешних условий, определившее их почти повсеместное распространение. Эти организмы встречаются во льдах и горячих источниках с температурой до 70–80°, обитают в пресных водоемах разного типа, морях и океанах, в почвах и пустынях. В экономическую проблему выросло наблюдаемое в ряде водоемов чрезмерное массовое развитие цианобактерий, поскольку виды, доминирующие в этом процессе, токсичны для беспозвоночных, рыб и домашних животных. Подобные явления описаны для ряда внутренних водоемов нашей страны и других стран мира.
- Некоторые фототрофные эубактерий существуют в ассоциациях с другими организмами. Таковы ассоциации ряда зеленых серобактерий с хемоорганотрофными бактериями, прохлорофит с асцидиями, цианобактерий с грибами, мхами, папоротниками, водорослями, высшими растениями. Если в симбиозах один из компонентов — азотфиксирующие цианобактерий, они в первую очередь снабжают партнера связанным азотом. В других случаях конкретная природа связей между симбионтами неясна.
- Фототрофные эубактерий, особенно цианобактерий, играют значительную роль в круговороте углерода и азота, а серобактерии — и серы. Сделаны определенные шаги на пути практического использования фототрофных эубактерий, например, применения азотфиксирующих цианобактерий для повышения плодородия рисовых полей, культивирования пурпурных бактерий и цианобактерий в промышленных масштабах для получения кормового белка и перспективного источника энергии — молекулярного водорода.

- В научном плане фототрофные эубактерии представляют интерес для изучения механизма фотосинтеза и азотфиксации. На прокариотном уровне сформировался тип фотосинтеза, сопровождающийся выделением в атмосферу O_2 . С этого момента начался новый этап в эволюции жизни, решающим фактором в котором явился молекулярный кислород.

"Разорванный" ЦТК у цианобактерий. Обведены продукты метаболизма экзогенного ацетата. Пунктирными линиями изображены реакции глиоксилатного шунта



