

ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

УДК 577.32

Адаптация зеленых фотосинтезирующих бактерий к разной освещенности по данным спектроскопии хлоросом

А.Г. Яковлев* , А.С. Таисова, З.Г. Фетисова

НИИ физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского,
Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Россия, 119991, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 40

*e-mail: yakov@belozersky.msu.ru

Исследовали спектры поглощения и кругового дихроизма хлоросом, выделенных из зеленых фотосинтезирующих бактерий *Chloroflexus aurantiacus*, выращенных при разной освещенности. Обнаружили, что по мере уменьшения этой освещенности спектры сдвигаются в красную сторону и становятся уже и больше по амплитуде. Выполнили теоретическое моделирование полученных данных с помощью теории экситонов. Пришли к выводу о том, что количество молекул бактериохлорофилла *c* в линейных цепях, составляющих основу элементарных блоков хлоросом, становится больше по мере уменьшения интенсивности света, при котором выращиваются бактерии. Предположили, что данное явление увеличивает эффективность улавливания слабых световых потоков и тем самым повышает шансы на выживание бактерий в условиях дефицита солнечного света.

Ключевые слова: фотосинтез, зеленые бактерии *Chloroflexus aurantiacus*, хлоросома, спектроскопия, освещенность, адаптация

DOI: 10.55959/MSU0137-0952-16-78-2-2

Фотосинтез растений, водорослей и бактерий является основой жизни на Земле, создавая устойчивые химические соединения с помощью энергии солнечного света. Этот глобальный сложный процесс начинается с поглощения квантов света различными светособирающими комплексами. В зеленых бактериях такими комплексами являются хлоросомы, состоящие из 10^4 – 10^5 молекул бактериохлорофилла (БХл) *c/d/e* [1, 2]. Огромный размер хлоросом позволяет бактериям улавливать очень слабые световые потоки. Соседние молекулы БХл хлоросом притягиваются друг к другу за счет водородных связей и сил Ван-дер-Ваальса. Это притяжение приводит к олигомеризации БХл и образованию сложных пространственных структур, основу которых составляют квазилинейные цепи БХл [3–5]. Детальное строение хлоросом до сих пор не изучено до конца, однако в ряде работ показано, что линейные цепи БХл могут объединяться в полые цилиндрические структуры [6–9], цилиндрические рулоны [10], полуцилиндры или воронкообразные структуры [11], изогнутые плоскости [12, 13]. При поглощении света в олигомерах БХл образуются экситоны, которые мигрируют по хлоросоме и через несколько пикосекунд начинают проникать в мембранные структуры, непосредственно примыкающие к реакционному

центру [14–16]. В нем происходит первичное разделение зарядов, энергия которых используется в дальнейшей цепи биохимических превращений. Показано, что зеленые бактерии реагируют на изменение интенсивности света, увеличивая размеры хлоросом при его уменьшении, и наоборот [1, 17, 18]. В нашей работе мы выясняли, как влияет изменение интенсивности света, при котором культивируются зеленые бактерии *Chloroflexus aurantiacus*, на структуру их хлоросом. Для этого мы использовали стационарную спектроскопию поглощения и кругового дихроизма, а также теоретическое моделирование спектров. Оказалось, что не только размеры, но и структура хлоросом весьма чувствительны к изменениям интенсивности света. Увеличение размеров элементарных блоков хлоросом бактерий, выращенных на слабом свете, минимизирует снижение эффективности переноса энергии, неизбежное при увеличении общего размера хлоросом.

Материалы и методы

Культуры зеленой бактерии *C. aurantiacus* (штамм Ok-70-fl) выращивали в анаэробных условиях при 55°C на стандартной среде [17] при постоянном перемешивании и двух разных интенсивностях света: низкой ($3 \text{ мкЭ/м}^2\text{с}$) и высокой

(60 мкЭ/м²с). В качестве источника света применяли лампы накаливания с вольфрамовой нитью. Световой поток варьировали изменением количества ламп, а также расстояния между лампами и емкостью с бактериальной культурой. Выделение хлоросом из клеток проводили, как описано ранее [19]. Свежие клетки осаждали из культуральной среды центрифугированием при 10000 г в течение 20 мин, двукратно промывали 10 мМ Трис-НСl-буфером (рН 8,0) и ресуспендировали в 20 мл 50 мМ Трис-НСl-буфера, содержащего 2 М тиоцианата натрия и 10 мМ аскорбата натрия (ТТА-буфер). Клетки гомогенизировали, добавляли кристаллическую ДНКазу (Sigma, Германия) до концентрации 50 мкг/мл и 100 мМ MgCl₂ · 6 Н₂O до 2 мМ. Суспензию инкубировали 15 мин в темноте при 4°C. Затем клетки разрушали путем трехкратного пропускания через пресс Френча при 20000 пси. После добавления этилендиаминтетрауксусной кислоты (ЭДТА), рН 7,0, до конечной концентрации 2 мМ, суспензию разрушенных клеток инкубировали 30 мин при слабом перемешивании в темноте при 4°C. Неразрушенные клетки и большие клеточные обломки отделяли центрифугированием при 20000 г в течение 25 мин. Полученный супернатант доводили до 24 мл ТТА-буфером и добавляли Triton-X100 до конечной концентрации 0,05 % (m/v). Непрерывный градиент сахарозы (от 55% до 20% m/v) в ТТА-буфере готовили непосредственно в центрифужных стаканчиках. На каждый градиент сахарозы наносили по 4 мл супернатанта. После центрифугирования в течение 20 ч при 135000 г при 4°C фракцию хлоросом отбирали в области 28–30% градиента сахарозы. Спектры поглощения хлоросом измеряли с помощью спектрофотометра Hitachi-557 (Hitachi, Япония). Спектры кругового дихроизма измеряли с помощью спектрометра Марк III (Jobin Ivon, Франция).

Теоретическое моделирование проводили в рамках стандартной теории экситонов [20] и цилиндрической модели элементарных блоков хлоросом [21, 22]. Энергия E_{ij} и дипольный момент D_{ij} экситонного состояния с индексами i, j вычислялись следующим образом (жирным шрифтом в формулах 1–6 обозначены векторы):

$$E_{ij} = E_0 + 2E_1 \cos \frac{i\pi}{N+1} + 2E_2 \cos \frac{j2\pi}{L}, \quad (1)$$

$$D_{ij} = \sum \sum C_{ki} C_{lj} d_{kl}, \quad (2)$$

$$i = 1, 2 \dots N,$$

$$j = 0, \pm 1, \pm 2 \dots L,$$

здесь электронная энергия мономера БХл $E_0 = 15083 \text{ см}^{-1}$ (663 нм), энергия экситонного взаимодействия соседних молекул из одной цепи $E_1 = -750 \text{ см}^{-1}$, энергия взаимодействия соседних

цепей $E_2 = -140 \text{ см}^{-1}$, d_{kl} – дипольный момент перехода молекулы с номером k из цепи с номером l , N – число молекул в цепи, L – число цепей в цилиндрическом агрегате. Коэффициенты C_{ki} и C_{lj} вычислялись следующим образом:

$$C_{ki} = \left(\frac{2}{N+1} \right)^{0.5} \sin \frac{ki\pi}{N+1}, \quad (3)$$

$$C_{lj} = L^{-0.5} \exp \frac{Ilj2\pi}{L}, \quad I^2 = -1. \quad (4)$$

Спектр поглощения цилиндрического агрегата A находился суммированием экситонных полос:

$$A \sim \omega \sum_{ij} |D_{ij}|^2 \exp \left(-4 \ln 2 \left(\frac{\hbar\omega - E_{ij}}{\Gamma_{ij}} \right)^2 \right), \quad (5)$$

$$\frac{\Gamma_{ij}}{2} \sqrt{\ln 2} = 260 \text{ см}^{-1}$$

Компоненты спектра кругового дихроизма (КД) вычислялись так:

$$KД_{ij} \sim \omega \sum_{k>l}^{NL} C_{ki} C_{lj} R_{kl} \cdot [d_{ik} \times d_{jl}], \quad (6)$$

здесь R_{kl} – радиус-вектор между молекулами с номерами k и l . Зависимость коэффициента преломления от ω не учитывалась. Ориентация дипольных моментов задавалась углом наклона к длинной оси цилиндра (35°) и углом между проекцией дипольного момента на поперечное сечение цилиндра и прямой, проведенной через центр этого сечения и данную молекулу (80°).

Результаты и их обсуждение

На рис. 1 показаны спектры поглощения хлоросом двух культур бактерий *S. aurantiacus*, выращенных на слабом (3 мкЭ/м²с) и сильном (60 мкЭ/м²с) свету. Оба спектра состоят из красной полосы Q_y (центр при ~740 нм) и синей полосы Сорэ (центр при ~460 нм) молекул БХл c в агрегированном состоянии. Очень слабая полоса при 795 нм принадлежит переходу Q_y мономерных молекул БХл a базовой пластинки, соединяющей хлоросому с цитоплазматической мембраной [1]. При уменьшении интенсивности света, при котором выращивались культуры бактерий, в 20 раз происходит сдвиг полосы Q_y в красную сторону на несколько нанометров. Одновременно наблюдается увеличение амплитуды этой полосы более чем в 2 раза и ее небольшое сужение. На рис. 2 приведены спектры КД хлоросом двух культур бактерий *S. aurantiacus*, выращенных на слабом и сильном свету. Каждый спектр представляет собой разность спектров поглощения, измеренных с помощью левополяризованного и правополяризованного света. Форма спектров КД на рис. 2 характерна для олигомерных

агрегатов молекул. Известно, что спектры КД очень чувствительны к структурным изменениям объектов. При уменьшении интенсивности света, при котором культивировались бактерии в 20 раз наблюдается общий сдвиг спектра КД в красную сторону и увеличение амплитуд его положительных и отрицательных полос.

При теоретическом моделировании полученных данных мы опирались на стандартную теорию экситонов [20] и цилиндрическую модель хлоросом [21, 22]. Согласно этой модели, хлоросома *S. aurantiacus* состоит из 10–20 полых цилиндров диаметром ~ 5 нм и длиной ~ 100 нм, образованных линейными цепями молекул БХл *c*. Каждый цилиндр, в свою очередь, представляет собой цепочку из 15–30 одинаковых коротких цилиндров (элементарных блоков) длиной ~ 6 нм. Количество цепей молекул в цилиндрах и количество молекул

БХл *c* в каждой цепи являлись свободными параметрами, однако, исходя из размеров молекул и их общего числа в хлоросоме ($\sim 10^4$), мы предположили, что каждый элементарный блок состоит из 6 цепей, а каждая цепь в этом блоке состоит из нескольких молекул. Для упрощения расчетов мы приняли, что размер области экситонного взаимодействия молекул равен размеру элементарного блока. В качестве иллюстрации на рис. 3 представлена схема элементарного блока хлоросомы *S. aurantiacus*, состоящего из 36 молекул БХл *c* (6×6). Для имитации структурного беспорядка мы предположили, что в ансамбле хлоросом имеются хлоросомы с разным количеством молекул в цепях. При моделировании спектров мы учитывали эффект гиперхромизма, который приводит к дополнительному усилению полосы Q_y за счет ослабления полосы Sor_z [23].

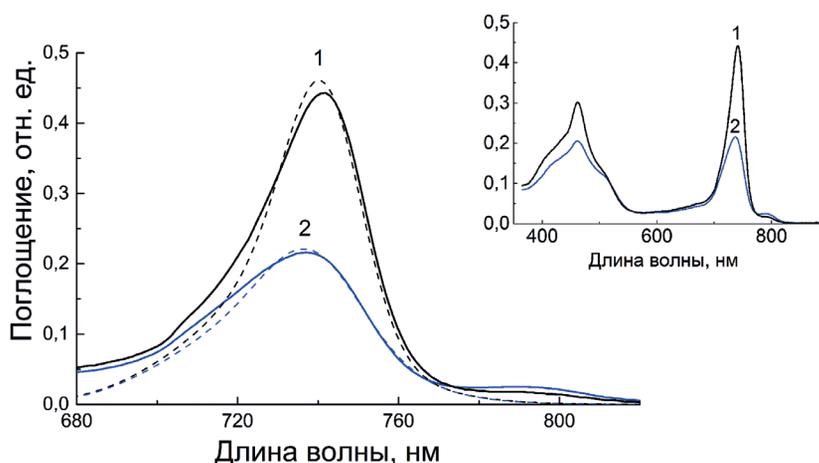


Рис. 1. Экспериментальные (сплошные линии) и теоретические (пунктир) спектры поглощения полосы Q_y хлоросом бактерий *S. aurantiacus*. Хлоросомы были выделены из культур, выращенных при интенсивности света $3 \text{ мкЭ/м}^2\text{с}$ (1) и $60 \text{ мкЭ/м}^2\text{с}$ (2). На врезке – полный спектр тех же хлоросом во всем видимом диапазоне. Теоретические спектры рассчитаны согласно цилиндрической модели хлоросом, элементарные блоки которых состоят из 6 линейных цепей по 3–6 (1) и 3–4 (2) молекул БХл *c* в каждой цепи. Подробности приведены в тексте.

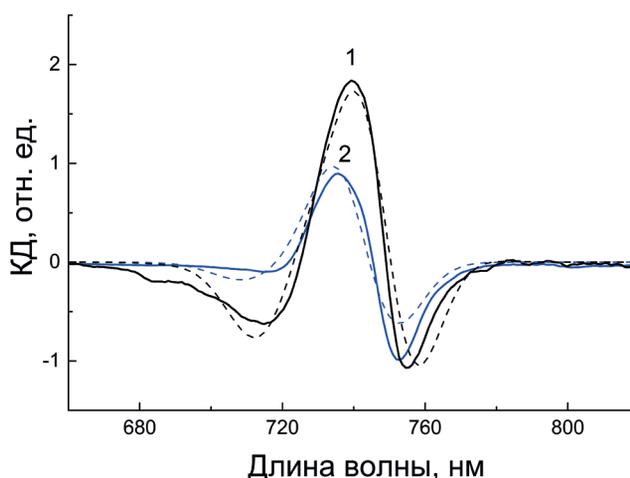


Рис. 2. Экспериментальные (сплошные линии) и теоретические (пунктир) спектры кругового дихроизма (КД) полосы Q_y хлоросом бактерий *S. aurantiacus*. Хлоросомы были выделены из культур, выращенных при интенсивности света $3 \text{ мкЭ/м}^2\text{с}$ (1) и $60 \text{ мкЭ/м}^2\text{с}$ (2). Теоретические спектры рассчитаны согласно цилиндрической модели хлоросом, элементарные блоки которых состоят из 6 линейных цепей по 3–6 (1) и 3–4 (2) молекул БХл *c* в каждой цепи. Подробности приведены в тексте.

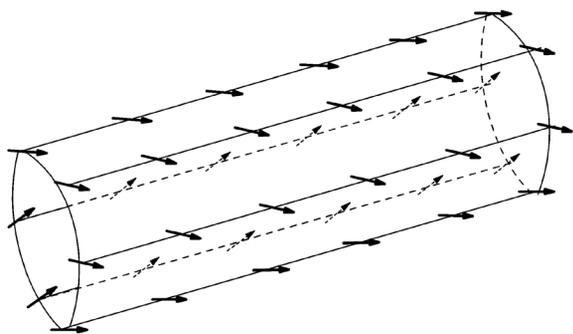


Рис. 3. Схема элементарного блока хлоросом, состоящего из 6 линейных цепей по 6 молекул БХл *c* в каждой цепи. Стрелками показаны векторы дипольных моментов переходов для полосы Q_y . Подробности приведены в тексте.

Результаты расчетов показаны пунктиром на рис. 1 (спектры поглощения) и рис. 2 (спектры КД). Теоретические спектры являются результатом сложения многих экситонных полос [22]. Гладкая форма спектров достигается за счет спектрального перекрытия этих полос. Хорошее совпадение теоретических и экспериментальных спектров хлоросом, полученных на сильном свете, получается, если в ансамбле имеется 60% хлоросом, элементарные цепи которых состоят из 3 молекул БХл *c*, и 40% хлоросом с 4 молекулами в каждой цепи. Среднее число молекул в элементарном блоке, состоящем из 6 одинаковых цепей, для такого ансамбля составит ~ 20 . Для спектров хлоросом, выращенных на слабом свете, теория и эксперимент согласуются, если цепи молекул в ансамбле состоят из 6 (50%), 4 (20%) и 3 (30%) молекул БХл *c*. Для этого ансамбля среднее число молекул в элементарном блоке, состоящем из 6 цепей, составит ~ 28 . Таким образом, уменьшение интенсивности света, при котором культивируются бактерии, приводит к увеличению доли бактерий с хлоросомами, состоящими из элементарных блоков с большим числом молекул. Именно увеличение среднего числа молекул в каждой элементарном блоке хлоросом от 20 до 28 приводит к сдвигу спектров поглощения и КД в красную сторону, а также к увеличению их амплитуды и некоторому уменьшению ширины. Причиной такой трансформации спектров является экситонное взаимодействие всех молекул в элементарном блоке, которое зависит от числа молекул, охваченных этим взаимодействием [20, 23]. Подчеркнем, что известное увеличение общего размера хлоросом при понижении освещенности [1, 5, 24, 25] не приведет к изменению спектров, если структура хлоросом останется неизменной. Отметим, что увеличение числа молекул в каждом элементарном блоке в 1,4 (28/20) раза в нашей работе не означает увеличения размеров всей хлоросомы в такое же число раз. Известно, что хлоросомы бактерий *C. aurantiacus*, выращенных на очень

сильном свете, имеют размеры $12 \times 34 \times 96$ нм и содержат ~ 3400 молекул БХл *c*, а хлоросомы, полученные на очень слабом свете, имеют размеры $19 \times 38 \times 108$ нм и состоят из ~ 12000 молекул БХл *c* [26]. Нетрудно подсчитать, что в первом случае каждая молекула БХл *c* занимает объем $\sim 11,5$ нм³, а во втором случае этот объем составляет $\sim 6,5$ нм³, то есть имеет место заметное уплотнение хлоросом.

Теоретически показано, что увеличение размеров светособирающей антенны при ее неизменной пространственной организации неизменно приводит к уменьшению квантового выхода переноса энергии, то есть эффективности функционирования, за счет увеличения потерь энергии [5, 21]. На качественном уровне понятно, что чем больше светособирающая антенна, тем больше среднее время, которое проводит экситон, мигрируя по антенне и теряя часть своей энергии каждую единицу времени. С другой стороны, увеличение размеров хлоросомы совершенно необходимо для улавливания слабых потоков света. Природа снимает это противоречие за счет увеличения размеров элементарного блока хлоросом и повышения плотности упаковки молекул. В результате эффективность переноса энергии в хлоросомах бактерий с очень разными размерами достигает 90% [5, 24, 25]. Отметим, что существуют и другие способы повышения эффективности работы хлоросом. Например, хлоросомы зеленой серной бактерии *Chlorobaculum tepidum* состоят из $2,5 \times 10^5$ молекул БХл разных видов (*c/d/e*), что более чем на порядок больше, чем в хлоросоме *C. aurantiacus* [1]. Однако эффективность переноса энергии в хлоросомах *C. tepidum* так же высока, как и в хлоросомах меньшего размера других фотосинтезирующих бактерий. Совокупность различных экспериментальных и теоретических исследований этих рекордно больших хлоросом указывает на большое разнообразие структур агрегатов БХл в сочетании с очень плотной упаковкой молекул в каждом агрегате [11, 12, 27, 28]. Агрегаты БХл в хлоросомах *C. tepidum* могут иметь форму соосных цилиндров, вложенных один в другой, трехмерных спиралей различной формы или многослойных изогнутых плоскостей. Каждый агрегат может состоять из нескольких десятков квазилинейных цепей молекул БХл, а длина этих цепей может быть сравнима с размерами хлоросомы [29]. Гетерогенность форм агрегатов БХл может проявляться как между различными хлоросомами, так и внутри каждой хлоросомы. Спектроскопия одиночных хлоросом *C. tepidum* также указывает на значительную разницу их спектров, которая является следствием структурной гетерогенности [27, 30, 31]. Вероятно, именно структурное разнообразие хлоросом позволяет бактериям *C. tepidum* улавливать предельно слабые световые потоки, исчисляемые несколькими квантами

в час. Отметим, что зависимость степени агрегации молекул пигмента от интенсивности света присуща и другим видам фотосинтезирующих бактерий, которые не имеют хлоросом. Например, элементарный блок светособирающего комплекса LH-2 пурпурной бактерии *Rhodospseudomonas palustris* обычно состоит из одного мономера В-800 и одного димера В-850, однако на слабом свете количество агрегированных молекул БХл *a* в нем возрастает до 4 [32].

Таким образом, спектроскопия хлоросом, выделенных из зеленых фотосинтезирующих бактерий *S. aurantiacus*, показала зависимость спектров поглощения и кругового дихроизма от интенсивности света, при котором культивировались эти бактерии. Теоретическое моделирование показало, что экситонное взаимодействие молекул БХл *c* полностью объясняет полученные данные. Выяснилось, что количество молекул БХл *c* в линейных

цепях, составляющих основу элементарных блоков хлоросом, становится больше по мере уменьшения интенсивности света, при котором выращиваются бактерии. При этом увеличивается эффективность улавливания слабых световых потоков и тем самым повышаются шансы на выживание бактерий в условиях дефицита солнечного света. Данное явление отражает фундаментальную особенность живых организмов адаптироваться к изменению внешних условий.

Авторы благодарят А.М. Арутюняна за помощь в измерении спектров КД. Работа выполнена за счет средств госзадания «Фотобиофизика преобразования солнечной энергии в живых системах» (№ АААА-А17-117120540070-0). Исследования проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Oelze J., Golecki J. Membranes and chlorosomes of green bacteria: structure, composition and development. *Anoxygenic photosynthetic bacteria*. Eds. R.E. Blankenship, M.T. Madigan, and C.E. Bauer. Amsterdam: Kluwer Academic Publishers; 1995:259–278.
- Frigaard N.-U., Bryant D. Chlorosomes: antenna organelles in green photosynthetic bacteria. *Complex intracellular structures in prokaryotes. Microbiology monographs, vol. 2*. Ed. J.M. Shively. Berlin: Springer; 2006. P. 79–114.
- Krasnovsky A., Bystrova M. Self-assembly of chlorophyll aggregated structures. *BioSystems*. 1980;12(3):181–194.
- Smith K., Kehres L., Fajer J. Aggregation of bacteriochlorophylls *c*, *d* or *e*. Models for the antenna chlorophylls of green and brown photosynthetic bacteria. *J. Am. Chem. Soc.* 1983;105(5):1387–1389.
- Фетисова З.Г., Фок М.В. Пути оптимизации преобразования световой энергии в первичных актах фотосинтеза. 1. Необходимость оптимизации структуры фотосинтетической единицы и метод расчета ее эффективности. *Мол. биол.* 1984;18(6):1354–1359.
- Staelin L., Golecki J., Fuller R., Drews G. Visualization of the supramolecular architecture of chlorosomes (*Chlorobium* type vesicles) in freeze-fractured cells of *Chloroflexus aurantiacus*. *Arch. Microbiol.* 1978;119(3):269–277.
- Sprague S., Staelin L., DiBartolomeis M., Fuller R. Isolation and development of chlorosomes in the green bacterium *Chloroflexus aurantiacus*. *J. Bacteriol.* 1981;147(3):1021–1031.
- Saga Y., Tamiaki H. Transmission electron microscopic study on supramolecular nanostructures of bacteriochlorophyll self-aggregates in chlorosomes of green photosynthetic bacteria. *J. Biosc. Bioeng.* 2006;102(2):18–23.
- Egawa A., Fujiwara T., Mizoguchi T., Kakitani Y., Koyama Y., Akutsu H. Structure of the light-harvesting bacteriochlorophyll *c* assembly in chlorosomes from *Chlorobium limicola* determined by solid-state NMR. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2007;104(3):790–795.
- Ganapathy S., Oostergetel G., Wawrzyniak P., Reus M., Gomez Maqueo Chew A., Buda F., Boekema E., Bryant D., Holzwarth A., de Groot H. Alternating syn-anti bacteriochlorophylls form concentric helical nanotubes in chlorosomes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2009;106(21):8525–8530.
- Günther L., Jendry M., Bloemsma E., Tank M., Oostergetel G., Bryant D., Knoester J., Köhler J. Structure of light-harvesting aggregates in individual chlorosomes. *J. Phys. Chem. B*. 2016;120(24):5367–5376.
- Pšenčík J., Ikonen T., Laurinmäki P., Merckel M., Butcher S., Serimaa R., Tuma R. Lamellar organization of pigments in chlorosomes, the light harvesting system of green bacteria. *Biophys. J.* 2004;87(2):1165–1172.
- Pšenčík J., Torkkeli M., Zupčanová A., Vácha F., Serimaa R., Tuma R. The lamellar spacing in self-assembling bacteriochlorophyll aggregates is proportional to the length of the esterifying alcohol. *Photosynth. Res.* 2010;104(2):211–219.
- Van Dorssen R.J., Vasmel H., Amez J. Pigment organization and energy transfer in the green photosynthetic bacterium *Chloroflexus aurantiacus*. II. The chlorosome. *Photosynth. Res.* 1986;9(1):33–45.
- Novoderezhkin V., Taisova A., Fetisova Z., Blankenship R., Savikhin S., Buck D., Struve W. Energy transfers in the B808-866 antenna from the green bacterium *Chloroflexus aurantiacus*. *Biophys. J.* 1998;74(4):2069–2075.
- Linnanto J., Korppi-Tommola J. Exciton description of chlorosome to baseplate excitation energy transfer in filamentous anoxygenic phototrophs and green sulfur bacteria. *J. Phys. Chem. B*. 2013;117(38):11144–11161.
- Pierson B., Castenholz R. Studies of pigments and growth in *Chloroflexus aurantiacus*, a phototrophic filamentous bacterium. *Arch. Microbiol.* 1974;100(1):283–305.
- Schmidt K., Maarzahl M., Mayer F. Development and pigmentation of chlorosomes in *Chloroflexus aurantiacus* Ok-70-fl. *Arch. Microbiol.* 1980;127(2):87–97.
- Taisova A., Keppen O., Lukashev E., Arutyunyan A., Fetisova Z. Study of the chlorosomal antenna of the green mesophilic filamentous bacterium *Oscillochloris trichoides*. *Photosynth. Res.* 2002;74(1):73–85.
- Давыдов А.С. *Теория молекулярных экситонов*. М.: Наука; 1968: 296 с.

21. Fetisova Z., Freiberg A., Mauring K., Novoderezhkin V., Taisova A., Timpmann K. Excitation energy transfer in chlorosomes of green bacteria: Theoretical and experimental studies. *Biophys. J.* 1996;71(2):995–1010.
22. Mauring K., Novoderezhkin V., Taisova A., Fetisova Z. Exciton levels structure of antenna bacteriochlorophyll *c* aggregates in the green bacterium *Chloroflexus aurantiacus* as probed by 1.8–293 K fluorescence spectroscopy. *FEBS Lett.* 1999;456(2):239–242.
23. Gülen D. Significance of the excitonic intensity borrowing in the J-/H-aggregates of bacteriochlorophylls/chlorophylls. *Photosynth. Res.* 2006;87(2):205–214.
24. Oostergetel G., van Amerongen H., Boekema E. The chlorosome: a prototype for efficient light harvesting in photosynthesis. *Photosynth. Res.* 2010;104(2):245–255.
25. Scholes G.D., Fleming G.R., Alexandra Olaya-Castro A., van Grondelle R. Lessons from nature about solar light harvesting. *Nat. Chem.* 2011;3(10):763–774.
26. Golecki J., Oelze J. Quantitative relationship between bacteriochlorophyll content, cytoplasmic membrane structure and chlorosome size in *Chloroflexus aurantiacus*. *Arch. Microbiol.* 1987;148(3):236–241.
27. Furumaki S., Vacha F., Habuchi S., Tsukatani Y., Bryant D., Vacha M. Absorption linear dichroism measured directly on a single light-harvesting system: the role of disorder in chlorosomes of green photosynthetic bacteria. *J. Am. Chem. Soc.* 2011;133(17):6703–6710.
28. Linnanto J., Korppi-Tommola J. Investigation on chlorosomal antenna geometries: tube, lamella and spiral-type self-aggregates. *Photosynth. Res.* 2008;96(3):227–245.
29. Prokhorenko V.I., Steensgaard D.B., Holzwarth A.R. Exciton dynamics in the chlorosomal antennae of the green bacteria *Chloroflexus aurantiacus* and *Chlorobium tepidum*. *Biophys. J.* 2000;79(4):2105–2120.
30. Furumaki S., Yabiku Y., Habuchi S., Tsukatani Y., Bryant D., Vacha M. Circular dichroism measured on single chlorosomal light-harvesting complexes of green photosynthetic bacteria. *J. Phys. Chem. Lett.* 2012;3(23):3545–3549.
31. Jendryn M., Aartsma T., Köhler J. Insights into the excitonic states of individual chlorosomes from *Chlorobaculum tepidum*. *Biophys. J.* 2014;106(9):1921–1927.
32. Hartigan N., Tharia H., Sweeney F., Lawless A., Papiz M. The 7.5-Å electron density and spectroscopic properties of a novel low-light B800 LH2 from *Rhodospirillum rubrum*. *Biophys. J.* 2002;82(2):963–977.

Поступила в редакцию 27.02.2023

После доработки 17.04.2023

Принята в печать 26.04.2023

RESEARCH ARTICLE

Adaptation of green photosynthetic bacteria to different illumination intensity according to spectroscopy data on chlorosomes

A.G. Yakovlev* , A.S. Taisova, Z.G. Fetisova

*Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology, Lomonosov Moscow State University,
1–40 Leninskie Gory, Moscow, 119991, Russia
e-mail: yakov@belozersky.msu.ru

The absorption and circular dichroism spectra of chlorosomes isolated from green photosynthetic bacteria *Chloroflexus aurantiacus* grown under different illumination were studied. It was found that as the intensity of the growth light decreases, the spectra shift to the red side and become narrower and larger in amplitude. Theoretical modeling of the data obtained was performed using the theory of excitons. The conclusion was formulated that the number of bacteriochlorophyll *c* molecules in linear chains, which form the basis of the elementary blocks of chlorosomes, become greater as the intensity of light at which bacteria are grown decreases. It was suggested that this phenomenon increases the efficiency of capturing weak light fluxes and thereby increases the chances of bacterial survival in conditions of sunlight deficiency.

Keywords: *photosynthesis, green bacteria Chloroflexus aurantiacus, chlorosome, spectroscopy, illumination, adaptation*

Funding: The work was financed by the state contract of the Russian Federation № AAAA-A17-117120540070-0, “Photobiophysics of solar energy conversion in living systems.”

Сведения об авторах

Яковлев Андрей Георгиевич — докт. физ.-мат. наук, ст. науч. сотр. отдела фотобиофизики НИИ ФХБ им. А.Н. Белозерского МГУ. Тел.: 8-495-939-5363; e-mail: yakov@belozersky.msu.ru; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0107-619X>

Тайсова Александра Семеновна — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. отдела фотосинтеза и флуоресцентных методов исследований НИИ ФХБ им. А.Н. Белозерского МГУ. Тел.: 8-495-939-5413; e-mail: taisova@belozersky.msu.ru

Фетисова Зоя Григорьевна — докт. физ.-мат. наук, гл. спец. отдела фотобиофизики НИИ ФХБ им. А.Н. Белозерского МГУ. Тел.: 8-495-939-5363; e-mail: zfetisova@belozersky.msu.ru