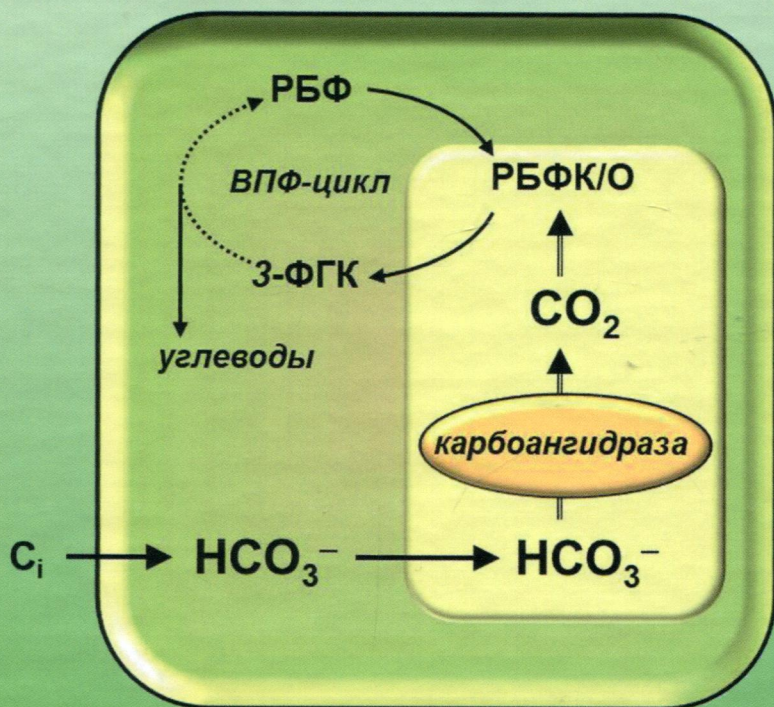


Н.А. Проница, Е.В. Куприянова



СО₂-КОНЦЕНТРИРУЮЩИЕ МЕХАНИЗМЫ ЦИАНОБАКТЕРИЙ И МИКРОВОДОРОСЛЕЙ



Timiryazev Institute of Plant Physiology
Russian Academy of Sciences

N.A. Pronina, E.V. Kupriyanova

**CO₂-CONCENTRATING
MECHANISMS
OF CYANOBACTERIA
AND MICROALGAE**

Moscow
Scientific World
2021

*Институт физиологии растений
им. К.А. Тимирязева
Российской академии наук*

Н.А. Прони́на, Е.В. Куприя́нова

**СО₂-КОНЦЕНТРИРУЮЩИЕ
МЕХАНИЗМЫ
ЦИАНОБАКТЕРИЙ
И МИКРОВОДОРОСЛЕЙ**

Москва
Научный мир
2021

УДК 581.1
ББК 28.159
П 78



Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 21-14-00006, не подлежит продаже.

Проница Н.А., Куприянова Е.В

П 78 CO₂-концентрирующие механизмы цианобактерий и микроводорослей. – М.: Научный мир, 2021. – 240 с: ил.

ISBN 978-5-91522-509-0

В книге рассмотрены молекулярные основы и структурная организация механизма, позволяющего клеткам микроводорослей и цианобактерий осуществлять эффективный фотосинтез в современных условиях, когда атмосферная концентрация CO₂ существенно ниже значений, необходимых для насыщения ключевого фермента фиксации углерода – рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы (РБФК/О). CO₂-концентрирующий механизм (ССМ, от англ. «CO₂-concentrating mechanism» или «carbon concentrating mechanism») является метаболической надстройкой к циклу Кальвина и позволяет поддерживать высокую концентрацию CO₂ вблизи активных сайтов РБФК/О, что приводит к значительному повышению эффективности реакции карбоксилирования. ССМ также является важным регуляторным звеном взаимодействия темновых и световых реакций фотосинтеза. Особый интерес вызывает разработка методик введения компонентов ССМ в клетки высших растений с целью повышения урожайности полевых культур. Анализ особенностей организации ССМ у *реликтовых* цианобактерий позволяет выдвинуть гипотезу о времени появлении этого механизма и путях его эволюции.

The book reviews molecular and structural organization of the mechanism that allows microalgae and cyanobacteria to perform the efficient photosynthesis at the modern geological era, when atmospheric concentration of CO₂ is significantly lower than that required for saturation of the key enzyme of carbon fixation – ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RubisCO). The CO₂-concentrating mechanism (or “carbon concentrating mechanism”, CCM) serves as a metabolic supplement to the Calvin cycle, and it maintains high concentration of CO₂ near the active sites of RubisCO, thereby significantly promoting the carboxylation reaction. CCM also acts as an important regulatory element of light and dark reactions of photosynthesis. The employment of the CCM components in the biochemical pathways of higher plants to increase crops productivity is of special interest. Analysis of the specific features of CCM in *relict* cyanobacteria points to the possible time of its appearance on the planet and highlights the ways of its evolution.

Книга одобрена и рекомендована к изданию Ученым советом ИФР РАН.

ISBN 978-5-91522-509-0

© Проница Н.А., Куприянова Е.В., 2021

© Издательство «Научный мир», 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

Сокращения.....	13
ВВЕДЕНИЕ	15
ГЛАВА 1. ФОТОСИНТЕЗ	19
1.1. Структура фотосинтетического аппарата	22
1.2. Световая фаза фотосинтеза.....	24
1.2.1. Компоненты электрон-транспортной цепи.....	24
1.2.2. Трансмембранный электрохимический градиент ионов водорода	27
1.2.3. Влияние бикарбоната на скорость электронного транспорта («бикарбонатный эффект»)	28
1.3. Темновая фаза (фотосинтетическая фиксация CO ₂)....	31
1.4. Фотодыхание	36
ГЛАВА 2. CO₂-КОНЦЕНТРИРУЮЩИЕ МЕХАНИЗМЫ . 40	40
2.1. Типы CO ₂ -концентрирующих механизмов	41
2.2. CO ₂ -концентрирующие механизмы (ССМ) у цианобактерий и микроводорослей.....	42
2.2.1. Внутренние и внешние факторы, определившие необходимость функционирования ССМ.....	43
2.2.2. Краткая история открытия ССМ	45
ГЛАВА 3. ОБОБЩЕННАЯ СХЕМА ДЕЙСТВИЯ ССМ: ЭЛЕМЕНТЫ CO₂-КОНЦЕНТРИРУЮЩЕЙ СИСТЕМЫ.. 50	50
3.1. Экзогенные источники и системы поглощения неорганического углерода	52
3.2. Система карбоангидраз как элемент ССМ	53
3.2.1. История изучения карбоангидраз	53

3.2.2. Каталитический механизм работы карбоангидраз	58
3.2.3. Ингибиторы и активаторы карбоангидраз.....	61
3.2.4. Общая характеристика классов карбоангидраз, их распространение в живой природе и филогенез...	64
3.2.4.1. Карбоангидразы альфа-класса	68
3.2.4.2. Карбоангидразы бета-класса	69
3.2.4.3. Карбоангидразы гамма-класса.....	71
3.2.4.4. Карбоангидразы дельта-класса	73
3.2.4.5. Карбоангидразы дзета-класса	74
3.2.4.6. Карбоангидразы эта-класса.....	74
3.2.4.7. Карбоангидразы тета-класса	75
3.2.4.8. Карбоангидразо-подобные белки (CA-RPs)	76
3.3. РБФК/О как элемент ССМ	77
3.3.1. Молекулярные формы РБФК/О	78
3.3.2. Внутриклеточная локализация РБФК/О	81
3.3.2.1. Карбоксисомы цианобактерий.....	81
3.3.2.2. Пиреноиды микроводорослей.....	83
3.4. Адаптация клеток цианобактерий и микроводорослей к недостатку неорганического углерода.....	90
3.4.1. Первичный клеточный ответ на C_i -стресс	90
3.4.2. Адаптивные реакции стрессового ответа.....	92

ГЛАВА 4. ОРГАНИЗАЦИЯ ССМ У ЦИАНОБАКТЕРИЙ 95

4.1. Транспорт неорганического углерода – первый элемент ССМ	97
4.1.1. <i>BCT1</i> , высокоаффинный транспортер HCO_3^-	99
4.1.2. <i>SbtA</i> , высокоаффинный Na^+ -зависимый транспортер HCO_3^-	100
4.1.3. <i>VisA</i> , низкоаффинный Na^+ -зависимый транспортер HCO_3^-	101
4.1.4. Фотосинтетический комплекс I и поглощение CO_2 ..	102
4.2. Карбоангидразы цианобактерий – второй элемент ССМ	106
4.2.1. Наружные карбоангидразы.....	106
4.2.2. Внутриклеточные карбоангидразы.....	108
4.3. Кооперация РБФК/О и карбоангидразы в карбоксисомах как центральный элемент ССМ. Роль карбоксисом в фиксации углерода	110

5.4.4. Карбоангидраза жгутиков <i>САН6</i>	152
5.5. Кооперация РБФК/О и карбоангидразы в пиреноиде как центральный элемент ССМ	153
5.6. Модель ССМ <i>S. reinhardtii</i>	158
5.7. Регуляция ССМ микроводорослей.....	165
5.7.1. Регуляция ССМ на уровне транскрипции	166
5.7.2. Регуляция ССМ на посттранскрипционном уровне.....	169
ГЛАВА 6. ОТКРЫТЫЕ ПРОБЛЕМЫ МОДЕЛЕЙ ССМ У МИКРОВОДОРОСЛЕЙ И ЦИАНОБАКТЕРИЙ.....	171
ГЛАВА 7. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ССМ.....	174
7.1. Особенности организации ССМ у реликтовых цианобактерий.....	175
7.2. Теории эволюционного происхождения ССМ у цианобактерий	180
ГЛАВА 8. ПОЛУЧЕНИЕ ТРАНСГЕННЫХ РАСТЕНИЙ, ЭКСПРЕССИРУЮЩИХ КОМПОНЕНТЫ ССМ	186
БЛАГОДАРНОСТИ.....	191
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	193

CONTENT

Abbreviations	13
INTRODUCTION	15
CHAPTER 1. PHOTOSYNTHESIS	19
1.1. Structure of the photosynthetic apparatus	22
1.2. Light-dependent reactions in photosynthesis.....	24
1.2.1. <i>Components of the electron transport chain</i>	24
1.2.2. <i>Transmembrane electrochemical gradient of protons</i>	27
1.2.3. <i>Bicarbonate stimulation of the electron transport rate (“bicarbonate effect”)</i>	28
1.3. Light-independent reactions (photosynthetic carbon fixation)	31
1.4. Photorespiration	36
CHAPTER 2. CO₂-CONCENTRATING MECHANISMS	40
2.1. Types of CO ₂ -concentrating mechanisms	41
2.2. CO ₂ -concentrating mechanisms (CCM) of cyanobacteria and microalgae	42
2.2.1. <i>Internal and external factors that determine the need for the CCM</i>	43
2.2.2. <i>A brief history of the CCM discovery</i>	45
CHAPTER 3. GENERAL SCHEME OF THE CCM: COMPONENTS OF CO₂-CONCENTRATING SYSTEM	50
3.1. Types of exogenous inorganic carbon and systems for its uptake	52
3.2. Carbonic anhydrase system as the CCM component.....	53
3.2.1. <i>The history of carbonic anhydrase studies</i>	53

3.2.2. Catalytic mechanism of carbonic anhydrases.....	58
3.2.3. The inhibitors and activators of carbonic anhydrases.....	61
3.2.4. CA classes, their distribution in nature and phylogeny ...	64
3.2.4.1. Alpha-class carbonic anhydrases.....	68
3.2.4.2. Beta-class carbonic anhydrases.....	69
3.2.4.3. Gamma-class carbonic anhydrases.....	71
3.2.4.4. Delta-class carbonic anhydrases	73
3.2.4.5. Zeta-class carbonic anhydrases.....	74
3.2.4.6. Eta-class carbonic anhydrases.....	74
3.2.4.7. Theta-class carbonic anhydrases	75
3.2.4.8. Carbonic anhydrase-related proteins (CA-RPs).....	76
3.3. RubisCO as the CCM component.....	77
3.3.1. Molecular types of RubisCO.....	78
3.3.2. Intracellular localization of RubisCO.....	81
3.3.2.1. Cyanobacterial carboxysomes.....	81
3.3.2.2. Microalgae pyrenoids	83
3.4. Adaptation of cyanobacteria and microalgae to inorganic carbon deficiency.....	90
3.4.1. Primary cell responses to C_i -stress.....	90
3.4.2. Adaptive stress response reactions	92

CHAPTER 4. CCM ORGANIZATION IN CYANOBACTERIA 95

4.1. Inorganic carbon transport – the first component of the CCM.....	97
4.1.1. BCT1, high-affinity transporter of HCO_3^-	99
4.1.2. SbtA, high-affinity Na^+ -dependent transporter HCO_3^-	100
4.1.3. BicA, low-affinity Na^+ - dependent transporter HCO_3^-	101
4.1.4. Photosynthetic complex I and CO_2 uptake.....	102
4.2. Carbonic anhydrases of cyanobacteria – the second component of the CCM.....	106
4.2.1. Extracellular carbonic anhydrases.....	106
4.2.2. Intracellular carbonic anhydrases	108
4.3. The cooperation of RubisCO and carbonic anhydrase in carboxysomes as a central component of the CCM. The role of carboxysomes in carbon fixation	110
4.4. Regulation of the cyanobacterial CCM.....	113
4.4.1. Transcriptional regulation of the CCM	115
4.4.2. Post-transcriptional regulation of the CCM.....	119

CHAPTER 5. CCM ORGANIZATION	
IN THE MICROALGA, <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	120
5.1. Cell morphology of <i>C. reinhardtii</i>	122
5.2. CCM components in <i>C. reinhardtii</i>	126
5.3. Inorganic carbon transport	130
5.3.1. Inorganic carbon transfer systems through the cytoplasmic membrane.....	133
5.3.1.1. LC11.....	134
5.3.1.2. HLA3.....	134
5.3.1.3. RHP1 u RHP2.....	135
5.3.2. Inorganic carbon transporter in chloroplast membrane – LCIA	136
5.3.3. Complex LCIB/LCIC – inorganic carbon conversion system in the chloroplast stroma.....	138
5.3.4. Potential bicarbonate transporters in thylakoid membranes.....	140
5.3.4.1. CIA8	140
5.3.4.1. BST1-3.....	141
5.3.5. Mitochondrial inorganic carbon transporters, CCP1 and CCP2	142
5.4. Carbonic anhydrases	143
5.4.1. Carbonic anhydrases in periplasmic space.....	144
5.4.1.1. CAH1.....	144
5.4.1.2. CAH2.....	146
5.4.1.3. CAH7 u CAH8	147
5.4.2. Cytoplasmic and mitochondrial carbonic anhydrases	147
5.4.2.1. CAH9.....	147
5.4.2.2. CAH4 u CAH5.....	148
5.4.2.3. CAG1, CAG2 u CAG3.....	149
5.4.3. Carbonic anhydrases in chloroplasts	149
5.4.3.1. CAH3 – thylakoid lumen carbonic anhydrase	149
5.4.3.2. LCIB/LCIC – potential stromal carbonic anhydrases	151
5.4.4. Flagella carbonic anhydrase CAH6.....	152
5.5. Cooperation of RubisCO and carbonic anhydrase in pyrenoid as a central element of the CCM.....	153
5.6. The model of <i>C. reinhardtii</i> CCM	158
5.7. CCM regulation in microalgae.....	165

5.7.1. <i>Transcriptional regulation of the CCM</i>	166
5.7.2. <i>Post-transcriptional regulation of the CCM</i>	169
CHAPTER 6. OPEN PROBLEMS OF CCM MODELS OF MICROALGAE AND CYANOBACTERIA	171
CHAPTER 7. ORIGIN AND EVOLUTION OF THE CCM ...	174
7.1. Features of the CCM organization in relict cyanobacteria	175
7.2. Hypotheses of the evolutionary origin of the cyanobacterial CCM.....	180
CHAPTER 8. CONSTRUCTION OF TRANSGENIC PLANTS EXPRESSING CCM COMPONENTS	186
ACKNOWLEDGEMENTS	191
REFERENCES	193