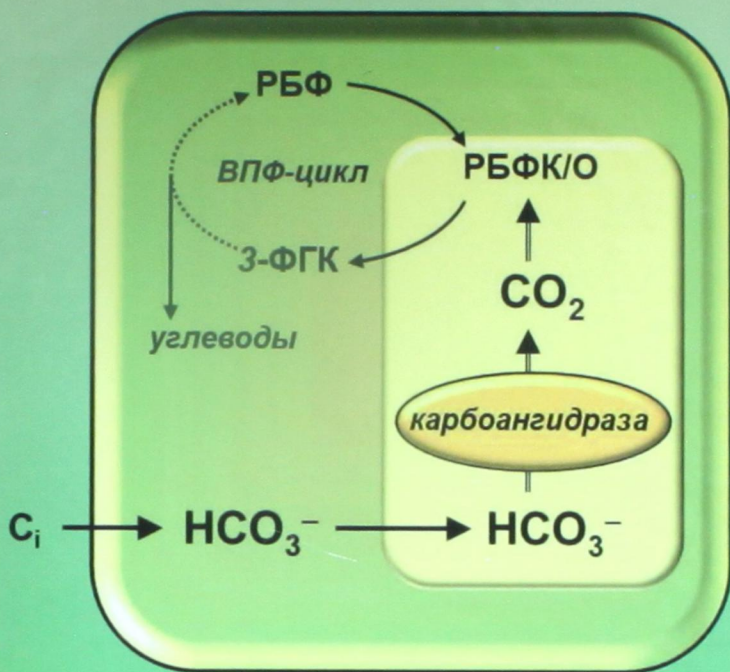


21-4383

НА ДОМ НЕ ВЫДАЕТСЯ

Н.А. Пронина, Е.В. Куприянова



СО₂-КОНЦЕНТРИРУЮЩИЕ МЕХАНИЗМЫ ЦИАНОБАКТЕРИЙ И МИКРОВОДОРОСЛЕЙ



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

Н.А. Пронина, Е.В. Куприянова

CO₂-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.

Пронина 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 (CCM, 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. CCM также является важным регуляторным звеном взаимодействий темновых и световых реакций фотосинтеза. Особый интерес вызывает разработка методов введения компонентов CCM в клетки высших растений с целью повышения урожайности полевых культур. Анализ особенностей организации CCM у реликтовых цианобактерий позволяет выдвинуть гипотезу о времени появления 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

© Пронина Н.А., Куприянова Е.В., 2021
Э 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	
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	
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. ВСТ1, высокоаффинный транспортер HCO_3^-	99
4.1.2. SbtA, высокоаффинный Na^+ -зависимый транспортер HCO_3^-	100
4.1.3. BicA, 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

4.4. Регуляция ССМ цианобактерий	113
4.4.1. Регуляция ССМ на уровне транскрипции.....	115
4.4.2. Посттранскрипционная регуляция ССМ.....	119

ГЛАВА 5. ОРГАНИЗАЦИЯ ССМ

У МИКРОВОДОРОСЛИ <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	120
5.1. Морфология клеток <i>C. reinhardtii</i>	122
5.2. Компоненты ССМ <i>C. reinhardtii</i>	126
5.3. Транспорт неорганического углерода	130
5.3.1. Системы переноса неорганического углерода через плазмалемму	133
5.3.1.1. LC11.....	134
5.3.1.2. HLA3.....	134
5.3.1.3. RHP1 и RHP2	135
5.3.2. Транспорт неорганического углерода в оболочке хлоропласта – LCIA	136
5.3.3. Комплекс LCIB/LCIC – система конверсии неорганического углерода в строме хлоропласта	138
5.3.4. Потенциальные транспортеры бикарбоната в тилакоидных мембранах	140
5.3.4.1. CIA8	140
5.3.4.2. BST1-3	141
5.3.5. Митохондриальные транспортеры неорганического углерода, CCP1 и CCP2	142
5.4. Карбоангидразы	143
5.4.1. Карбоангидразы периплазматического пространства	144
5.4.1.1. CAH1	144
5.4.1.2. CAH2.....	146
5.4.1.3. CAH7 и CAH8	147
5.4.2. Карбоангидразы цитоплазмы и митохондрий.....	147
5.4.2.1. CAH9.....	147
5.4.2.2. CAH4 и CAH5.....	148
5.4.2.3. CAG1, CAG2 и CAG3.....	149
5.4.3. Карбоангидразы хлоропласта	149
5.4.3.1. CAH3 – карбоангидраза люмена тилакоидов.....	149
5.4.3.2. LCIB/LCIC – потенциальные карбоангидразы стромы.....	151

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>C. 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