УДК 57.017.82

ПОЛИЭКСТРЕМОФИЛЬНЫЕ ЭУКАРИОТЫ CYANIDIALES

Обзор

© 2022 И.Н. Стадничук^{1*}, И.В. Тропин²

¹ Институт физиологии растений имени К.А. Тимирязева РАН, 127726 Москва, Россия; электронная почта: stadnichuk@mail.ru

² Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, 11991 Москва, Россия

Поступила в редакцию 29.12.2021 После доработки 28.03.2022 Принята к публикации 24.04.2022

Красные микроводоросли Cyanidiales благодаря полиэкстремофилии, считавшейся невозможной для эукариот, получили название «водорослей-загадок». Cyanidiales обитают преимущественно в геотермальных серных источниках с рН 0—4, температурами до 56 °C, в присутствии растворенных тяжелых металлов, сочетая эукариотное строение клеток с особенностями, присущими лишь экстремофильным видам прокариот. Благодаря исключительности свойств и минимальным для эукариот размерам генома Cyanidiales стали одним из важнейших объектов исследований в клеточной физиологии, биохимии, молекулярной биологии, филогеномике и эволюционной биологии. Они играют важную роль в исследовании многих сторон окситенного фотосинтеза и вопросов его происхождения. Свойства полиэкстремофилии и соответствующие пути метаболизма были унаследованы Суапіdiales от архей и бактерий с помощью горизонтального переноса генов. Тем самым была открыта возможность передачи генов от прокариот к эукариотам, что стало новым этапом в понимании становления эукариотной организации клетки.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: термоацидофилия, микроводоросли, Cyanidiales, *Cyanidium caldarium*, *Cyanidioschyzon merolae*, *Galdieria sulphuraria*.

DOI: 10.31857/S0320972522050050, EDN: ATHDHC

Посвящается памяти О.Ю. Сенцовой

ВВЕДЕНИЕ

Микроводоросли Cvanidiales являются высокоспецифичной группой эукариотных фотосинтетиков в составе отдела Rhodophyta. Основные представители группы обитают в геотермальных серных источниках, ранее считавшихся недоступными для эукариот, и являются полиэкстремофилами, растущими при крайне низких значениях рН (0-4) и высокой температуре, вплоть до 56 °C, в присутствии токсичных ионов тяжелых металлов. Способность существовать при сочетании подобных условий известна лишь для ряда архей и бактерий, но не описана для какихлибо иных эукариотных организмов. Кроме того, виды, принадлежащие роду Galdieria в составе порядка Cyanidiales, способны наряду с автотрофией к гетеротрофному росту с использованием десятков органических субстратов, что

Принятые сокращения: $\Gamma\Pi\Gamma$ — горизонтальный перенос генов.

также не встречается у других оксигенных фотосинтетиков. Длительное время Cyanidiales служили лишь объектами исследований в области альгологии и экофизиологии [1]. К началу 90-х годов прошлого века было открыто несколько новых представителей этой группы, в чем немалую роль сыграли работы О.Ю. Сенцовой, расширившие видовой состав и биогеографию вулканических зон обитания этих уникальных микроорганизмов [2, 3]. Начавшиеся затем генетические, биохимические и молекулярно-биологические исследования Cyanidiales и иных красных водорослей пролили свет на ранние этапы происхождения оксигенного фотосинтеза, включая эндосимбиотическое происхождение хлоропластов и формирование супергруппы архепластид — красных, зеленых и глаукофитовых водорослей, имеющих двумембранные хлоропласты [4]. Изучение архепластид позволяет проследить последующее распространение оксигенного фотосинтеза среди остальных водорослевых фил и наземных растений. Секвенирование геномов у ряда видов Cyanidiales и других

^{*} Адресат для корреспонденции.

красных водорослей показало, что их эволюция сопровождалась утратой значительной доли генов, присутствовавших у общего фотосинтезирующего эукариотного предка [5]. Оказалось, что эволюционный прогресс может быть связан не только с увеличением разнообразия генов, но и с их элиминацией, ведущей к сокращению энергозатрат клетки на содержание генетического аппарата [4, 5]. Филогеномный анализ в сопоставлении с исследованием метаболических путей за последние годы позволили установить, что устойчивость к жестким стрессовым условиям унаследована представителями Cyanidiales от экстремофильных прокариот, благодаря чему был открыт горизонтальный перенос генов (ГПГ) между про- и эукариотами, известный ранее только для коэволюции архей и бактерий [5]. Эти полиэкстремофилы можно культивировать как в лабораторных условиях, так и в открытых водоемах, где любые иные микроводоросли подвергаются риску бактериального заражения. В настоящее время изучение видов, принадлежащих к Cyanidiales, с полностью секвенированными геномами является междисциплинарной областью биологии, имеющей прекрасные биотехнологические перспективы и позволяющей очертить адаптационные границы, в которых способны существовать эукариоты [6].

ИСТОРИЯ, СИСТЕМАТИКА, БИОГЕОГРАФИЯ

Микроорганизм синеватой окраски с неясной систематической принадлежностью был обнаружен в кислых термальных источниках Италии в первой половине XIX века (см. работу [7] и ссылки в ней). После уточнения особенностей морфологии и ряда переименований вид был в итоге идентифицирован как красная микроводоросль и получил название Cyanidium caldarium (см. [8] и ссылки). Многие годы *C. caldarium* считался уникальным видом, пока в 1981 г., также в Италии, не была найдена морфологически сходная с C. caldarium геотермальная микроводоросль Galdieria sulphuraria [9], а несколькими годами ранее – еще один представитель этой группы, Cyanidioschyzon merolae [10]. В начале 90-х годов О.Ю. Сенцовой [2, 3] род Galdieria был пополнен сразу тремя новыми видами: G. partita, G. daedala и G. maxima, найденными на Камчатке и Курильских островах. В дальнейшем эти фотосинтетики были обнаружены в гейзерах, фумаролах, серных источниках, сольфатарных участках и в сопровождающих горячие источники грязевых альго-бактериальных матах в различных районах Тихоокеанского вулканического огненного кольца (рис. 1). В Европе термоацидофилы, кроме Италии, были найдены в Исландии и на Азорских островах ([1, 6, 7] и рис. 1).

Эндолитные мезофильные разновидности Galdieria были найдены в разломах и расселинах скал, в порах рыхлых каменистых пород и в фотической зоне пещер, где они защищены от высыхания, перепадов температуры и действия ультрафиолета. Клетки водорослей образуют налеты-пленки, имеющие цвет от сине-зеленого до почти черного там, где возникает кислая среда обитания. Разновидности Galdieria, морфологически сходные с G. sulphuraria, обнаружены также при слабокислых и нейтральных рН (5-7) в карстовых пещерах Чили, Израиля, Турции и Франции [1, 6]. Еще один вид Galdieria, названный Galdieria phlegrea, найден в кислой, но не термальной среде обитания [1], а нахождение Galdieria в разогревающихся отвалах добычи каменного угля означает появление приспособленности к антропогенному ландшафту [11]. Классификация большого количества эндолитных штаммов остается неопределенной. Среди Cyanidiales имеются виды-космополиты (G. maxima, G. partita, G. sulphuraria и *C. caldarium*) и эндемики ряда районов. Филогеномные данные свидетельствуют, что наиболее ранними по происхождению стали не мезофилы, а геотермальные виды Cyanidiales, причем первой возникшей подгруппой этих микроводорослей является род Galdieria [7].

В настоящее время общепризнанными являются семь видов Cyanidiales: Cyanidioschyzon merolae De Luca, Cyanidium caldarium Geitler, Galdieria sulphuraria Merola, Galdieria maxima Sentsova, Galdieria partita Sentsova, Galdieria daedala Sentsova и Galdieria phlegrea Pinto [7, 11]. В отделе красных водорослей, или Rhodophyta, они образуют филу Cyanidiophytina, класс Cyanidiophyceae, порядок Cyanidiales и два семейства: Cyanidiaceae с родами Cyanidium (1 вид) и Cyanidioschyzon (1 вид) и Galdieraceae с одним родом *Galdieria*, содержащим 5 видов. В 2020 г. найден еще один вид, принадлежащий к Cyanidiales, для которого предложено название Cyanidiococcus yangmingshanensis [12]. По размеру клеток и ряду других морфологических признаков этот вид наиболее близок к *С. merolae* [12].

ЭВОЛЮЦИОННОЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ

Родоначальниками оксигенного фотосинтеза являются, как известно, возникшие 2,6—2,5 млрд лет назад цианобактерии. Около 1,9 млрд лет тому назад в результате эндосимбионтного поглощения цианобактерии, родствен-



Рис. 1. Геотермальные области обнаружения Cyanidiales (обозначены кружками по данным обзорных вулканологических карт)

ной нынешнему примитивному роду Gloeomargarita [11], неким эукариотным гетеротрофом сформировались хлоропласты и возник общий автотрофный эукариотный предок [10, 11]. Этот несохранившийся предковый ствол фотосинтетиков, не получивший определенного названия (возможное – Protoarchaeplastida), подвергся разновременной дивергенции на три эукариотные ветви (см. [11, 12] и ссылки). Согласно филогеномным данным, сначала, 1,7 млрд лет тому назад, от единого ствола отделились глаукофиты (синяя ветвь), спустя 100-200 млн лет от остававшегося общим для красных и зеленых водорослей предка возникли одноклеточные багрянки (красная ветвь) и, наконец, 1,1 млрд лет назад появились зеленые водоросли [11]. Три группы эукариот, названных архепластидами, имеют хлоропласты с двойной мембраной и вместе с цианобактериями сохраняются по настоящее время (рис. 2). В ходе последовавших событий вторичного и третичного эндосимбиоза зеленые и красные микроводоросли (но не Cyanidiales) дали начало водорослям с четырехмембранным и редуцированными трехмембранными хлоропластами, в результате чего появились новые водорослевые филы [13]. Высшие растения унаследовали от зеленых водорослей архепластидный тип хлоропластов [14].

В совокупности с тремя архепластидными таксонами в альгологической систематике насчитывается около 10 наиболее крупных водорослевых отделов. Среди них — отдел красные водоросли (багрянки, Rhodophyta) образован семью классами одно- и многоклеточных, в основном морских водорослей [15]. Cyanidiales образуют монофилетическую группу, отделившуюся 1,4 млрд лет назад от остальных красных водорослей. Поэтому наряду с глаукофитами Суапіdiales являются наиболее древними эукариотами-фотосинтетиками. Экстремофилия и раннее обособление стали причинами их отличия от других Rhodophyta [15].

ЦИТОЛОГИЯ И КАРИОЛОГИЯ

Клетки Cyanidiales имеют характерный сине-зеленый цвет и иногда могут быть собраны в гомогенный слизистый матрикс. В клетках присутствуют микротельца, есть один беспиреноидный стенкоположный хлоропласт с параллельно идущими тилакоидами. Митохондрия единственная, обычно вогнутой формы; толщина клеточной стенки не менее 40 нм, но у *C. merolae* стенка не сформирована. У всех, кроме *Galdieria*, отсутствует вакуоля. Общим свой-

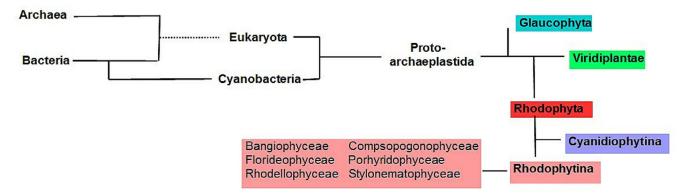


Рис. 2. Происхождение трех фил архепластидных фотосинтетиков (Glaucophyta, Viridiplantae и Rhodophyta). Длина отрезков, последовательно (слева направо) соединяющих группы организмов, условно пропорциональна срокам их появления. Фила Rhodophyta [15] состоит из рано обособившейся субфилы Cyanidiophytina (один класс Cyanidiophyceae с одним порядком Cyanidiales) и субфилы Rhodophytina, содержащей группы Bangiophyceae, Compsopogonophyceae, Floridiophyceae, Porphyridiophyceae, Rhodellophyceae, Stygnematophyceae

ством является использование аммония в качестве источника минерального азота.

Клетки C. caldarium и видов рода Galdieria обладают округлой формой. Их обычные размеры составляют 2-5 мкм. Самым крупными являются клетки G. maxima (штамм IPPAS-P507), диаметр которых равен 4,0–16,5 мкм [2, 3]. *С. тего*lae отличается от других водорослей наименьшими размерами (≤ 1,5–2,0 мкм) и овально-грушевидной формой клеток [16]. Размножение Cyanidiales бесполое, с помощью округлых или тетраэдрических эндоспор. Как правило, образуются 4 эндоспоры, но возможно уменьшение их числа до 2 или увеличение до 8 и даже до 32. У С. merolae размножение, при отсутствии клеточной стенки, происходит перетяжкой клетки надвое, но в геноме сохраняются гены белков, обслуживающих мейотическое деление [16, 17].

C. caldarium и G. sulphuraria нередко обитают совместно и морфологически очень сходны. Многие годы их наиболее ясным различием служила возможность гетеротрофии у G. sulphuraria. Определение хромосомных чисел вносит ясность в альгологическую систематику, особенно в случае подобных затруднений [18]. Водоросли семейства Galdieraceae (G. sulphuraria, G. partita и G. maxima) имеют минимальный для эукариот набор из двух хромосом, в то время как в ядре C. caldarium хромосомы меньше по размерам и их насчитывается пять, или, возможно, семь [19]. Для C. merolae разрешение хромосомных изображений в микроскопических препаратах оказалось недостаточным. Геномные исследования позволили установить, что ядро клеток C. merolae содержит 20 хромосом [20], чьи изображения в световом микроскопе накладываются друг на друга. Таким образом, все роды Cyanidiales имеют достоверные кариологические различия.

ОСОБЕННОСТИ ГЕНОМА

Особенности генома Cyanidiales определяются историей происхождения Rhodophyta, ранним отделением ветви Cyanidiales от основного эволюционного ствола красных водорослей, горизонтальным переносом генов (ГПГ) от прокариот, обусловливающим экстремофилию, и микроэволюцией видов внутри группы. Геномные проекты осуществлены для *С. merolae* и *G. sulphuraria*.

Транскриптомные и геномные данные для представителей 14 родов красных водорослей показали, что их клетки содержат не более 10 000 генов. Становление багрянок сопровождалось сокращением примерно 25% генома, который имелся у их общего с зелеными водорослями эукариотного предка [20, 21]. Были утрачены гены жгутиков, базальных телец, фитохромной системы, уреазы (гидролиз мочевины), специфичного для растений миозина, гены регуляции автофагии, часть генов сократительных белков цитокинеза и гены контактных белков плазмалеммы и мембранных ферментов [20, 21]. Альгологическая обособленность красных водорослей, включая Cyanidiales, проявляется также в общем с грибами кинурениновом, но не аспартатном пути катаболизма триптофана с его участием в *de novo* биосинтезе NAD^+ [22].

Дальнейшее сокращение генома произошло при отхождении ветви Cyanidiales от общего ствола красных водорослей. У Cyanidiales отсутствуют мейоз и часть связанных с мейозом генов. По сравнению с другими фотосинтетиками понижена доля генов, регулирующих образование вторичных метаболитов. У С. merolae утрачены гены клеточной стенки и гены транспорта многих углеводов. Ядерный геном содержит

5331 ген, в том числе 4474 белок-кодирующих генов, и является наименьшим из всех известных у фотосинтезирующих эукариот [20]. Гены имеют малое число повторов и минимум интронов (26 на весь геном), а удобство генетических трансформаций делает *С. merolae* модельным объектом геномики [6, 23].

В секвенированном геноме G. sulphuraria найдено 6623 гена. Сохраняются интроны и альтернативный сплайсинг, что необходимо для сложного аппарата построения клеточной стенки, а также транспорта и усвоения десятков органических субстратов при гетеротрофном и миксотрофном росте, возможном для Galdieria [21]. Появляющиеся адаптационные возможности, обеспечиваемые более широким набором генов и интронами [24], могут превалировать над выигрышем от сокращения энергозатрат на содержание генома, как в случае G. sulphuraria, либо отступать на второй план перед экономией энергорасходов клетки, как у C. merolae. He менее 30% генов G. sulphuraria не имеют ортологов в геноме *C. merolae* и наоборот, что указывает, согласно известному принципу конкурентного исключения, на занятие двумя видами различных микрониш в термально-ацидофильных биотопах.

Согласно филогеномному анализу, Cyanidiales благодаря ГПГ приобрели 5% своих белок-кодирующих генов от архей и бактерий. У G. sulphuraria идентифицировано по крайней мере 75 заимствований генов от экстремофильных прокариот [25]. От архей получены АТРазы, связанные с толерантностью клеток к повышенным температурам [20, 25], и гены биометилирования мышьяковистых производных [26]. Среди трансмембранных транспортных протеинов в плазмалемме преобладают белки, полученные благодаря ГПГ. Многочисленные сахарокиназы G. sulphuraria проявляют большее сходство с ферментами прокариот, чем с белками растений [27]. О некоторых белках, например, ферментах пути синтеза сахарозы у G. sulphuraria, нельзя сказать с определенностью, получены ли они с помощью ГПГ или унаследованы напрямую от общего предка зеленых и красных водорослей [20, 22, 25]. В совокупности белки, приобретенные с помощью ГПГ, необходимы для выработки устойчивости к температуре, тяжелым металлам, ацидофилии и для усвоения разнообразной органики. ГПГ-гены могут приобретаться не только *de novo* из-за их отсутствия у эукариот, но и для замены уже имевшихся на более успешные в условиях экстремофи-

Пластом и митохондриальный геном у Cyanidiales, как и у всех фотосинтетиков, харак-

теризуются эндоплазматической передачей генов в клеточное ядро. Пластомы G. sulphuraria и C. merolae сокращаются соответственно до 207 и 158 белок-кодирующих генов, которые имеют большое число межгенных петель. Отмечена компактность пластома C. merolae с перекрыванием 40% имеющихся генов. В пластоме найден ген субъединицы сульфатного транспортера, что, очевидно, коррелирует с обитанием этого организма в серных источниках. Набор митохондриальных генов, а именно, 18 у G. sulphuraria и 34 у *С. merolae*, является еще меньшим, и кольцевые геномы, как и в родопластах, не содержат интронов. В целом влияние экстремофилии на геномы органелл исследовано еще недостаточно (см. [28] и ссылки).

ТЕРМОФИЛИЯ

Верхняя температурная граница роста Cyanidiales находится на 50–56 °C, что является недостижимым пределом для иных микроводорослей (см. [29] и ссылки). У других эукариотных термофилов (немногие простейшие и грибы) лимит может находиться выше, в области 62–63 °C. Способность жить при температурах выше 80 °C считается гипертермофилией, возможной для архей и бактерий (рис. 3, *a*). Следует упомянуть, что максимальная температура роста, равная 122 °C, зафиксирована для метаногенной археи *Methanopyrus kandleri* [29].

Общим свойством термофилов является появление в цитоплазме протекторных соединений, например полиаминов. Также показано уменьшение числа двойных связей в составе жирных кислот и увеличение гидрофобности белков. В составе ДНК отмечается рост доли гуанина и цитозина, пара оснований которых более стабильна, чем пара аденин-урацил, и возрастание гидрофобности белков [29, 30].

Наиболее исследованным в этом плане у Cyanidiales является фотосинтетический белок С-фикоцианин, в молекуле которого дополнительные солевые мостики ведут к повышению температуры денатурации до 83 °C, что заведомо выше, чем для С-фикоцианина мезофилов [30, 31]. Показано, что у *G. phlegrea* переход от автотрофного к гетеротрофному типу питания ведет к увеличению термостабильности клеток [32]. В автотрофных клетках содержание С-фикоцианина снижается при подъеме температуры выше 30 °C, а гетеротрофные клетки, наоборот, имеют максимальное количество С-фикоцианина при 40–50 °C [32].

С понижением температуры до 40 °С при увеличении поверхности растекающихся сер-

ных источников Cyanidiales могут вытесняться умеренно термофильными и мезофильными, например, зелеными, микроводорослями [33]. При температуре 25–28 °C у G. sulphuraria и C. merolae падает активность фотосинтеза, расходуются запасы крахмала и изменяется экспрессия ядерных генов [34, 35]. Таким образом, обычный для мезофилов температурный режим вызывает у термофилов холодовой стресс. Сведения о проявлениях термофилии у клеток Cyanidiales остаются во многом феноменологическими.

АЦИДОФИЛИЯ

Высокая кислотность водных источников в зонах вулканической активности вызвана геохимическим образованием серной кислоты при атмосферном окислении выделяемого из кальдер гидротермального сероводорода, а также деятельностью серобактерий. Уровень кислотности в 0,1-1,0 ед. pH является границей для существующей земной жизни [33]. Ацидофилы, живущие при рН 1,0, хорошо известны и представлены хемолитотрофными и органотрофными археями и бактериями, но в местах своего обитания Cyanidiales являются доминирующими видами при рН ≥ 2,5. У эукариот ацидофилы, наряду с Cyanidiales, встречаются среди одноклеточных грибов, а также у эвгленовых, диатомовых, золотистых и зеленых нитчатых водорослей (рис. 3, δ). От Cyanidiales другие микроводоросли-ацидофилы отличаются более разнообразной экологией и более низкими температурами, например, в случае обитания в сфагновых болотах. Цианобактерии, имеющие сходный с Cyanidiales фотосинтетический аппарат, не способны выживать при рН ниже 4. Различие, вероятно, связано с появлением предковых цианобактерий в ходе эволюции в щелочных водоемах. С другой стороны, среди Cyanidiales нет алкалофильных видов, обычных среди цианобактерий.

Функционирование макромолекул, особенно белков, подразумевает нейтральные величины рН внутри клетки. При кислых рН ферменты теряют активность, а хлорофилл в тилакоидах превращается в феофитин. Внутриклеточный pH у Cyanidiales, как и у других ацидофилов, равен 6,6-6,7 [36]. При рН среды обитания 1-4 это означает, что концентрация протонов внутри и снаружи клетки разнится в 10^3-10^6 раз; таким образом, способность клеток к ацидофилии связана с поддержанием градиента протонов на плазмалемме [37]. Роль клеточной стенки как протонного барьера из-за наличия в ней водных пор вторична в качестве протонного барьера по отношению к плазмалемме, т.к. клетки С. merolae и подвижных ацидофилов у ряда других групп водорослей вообще не имеют стенки.

Имеющийся градиент концентрации создает постоянную диффузию протонов внутрь клетки, несмотря на то что число белковых каналов плазмалеммы, которые позволяли бы протонам проникать внутрь, минимизируется [25]. Нейтральность рН в клетках Cyanidiales обеспечива-

а Максимальная Температура

Cyanidiales (+56 °C)

Грибы, простейшие (+60 °C)

Цианобактерии, зеленые бактерии (+75 °C)

Органотрофные бактерии (+90 °C)

Анаэробные органотрофные археи, археи-метаногены (+100-120 °C)

б Минимальная кислотность

Cyanidiales (*C. caldarium*) и некоторые грибы (pH 0-0.5)

Археи (рН 1)

Харовые водоросли и сцеплянки (рН 2-3)

Synechococcus sp. (pH 4)

Диатомовые, золотистые и эвгленовые водоросли (pH 4)

Рис. 3. Верхние пределы температуры (a) и нижние пределы кислотности (δ), при которых возможен рост микроорганизмов и нитчатых водорослей ([29, 33] и ссылки в них)

ется активным обратным транспортом Н+ во внешнюю среду протонной мембранной помпой, что сопровождается удалением анионов с помощью АТРазы Р-типа, работа которой регулируется на уровне транскрипции Действие помпы дополняется связыванием проникающих протонов в буферной системе клетки и обменом протонов цитоплазмы на K⁺ и Na⁺ клеточной вакуоли [37, 38]. Буферная емкость протоплазмы и изоляция внутри вакуоли играют меньшую роль в сравнении с обратным мембранным транспортом. Согласно расчетам, на работу протонной АТРазы из-за активной диффузии протонов внутрь клетки расходуется до 50% всей клеточной АТР [37]. При этом положительный потенциал +10 мВ на плазмалемме, создаваемый выкачиваемыми протонами, служит препятствием для проникания внутрь катионов металлов [39].

УСТОЙЧИВОСТЬ К ТЯЖЕЛЫМ МЕТАЛЛАМ

Условия в районах вулканической активности гибельны для большинства организмов. Низкие значения рН геотермальных вод способствуют растворению горных пород и переводу металлов из минеральной кристаллической и гидратированной формы в ионную, наиболее токсичную. As, Cd, Cr, Hg, Pb как элементы, не участвующие в метаболизме, инактивируют белки, соединяясь с сульфгидрильными группами аминокислотных остатков, а также способствуют перекисному окислению липидов и образованию активных форм кислорода (АФК), участвующих в цикле Габера-Вейса, реакции Фентона, окислении пула глутатиона и др. В ответ в клетке активируется система антиоксидантной защиты, в результате чего ионы металлов связываются с хелатирующими агентами (фитохелатины, металлотионеины) и изолируются в вакуолях или удаляются наружу в виде металлоорганических производных цитратов, малатов и полифосфатов [40].

Си, Fe, Mn необходимы при фотосинтезе; гемовое и негемовое железо входит в состав многих белков; соединения Zn, Mo, Co и Ni в малых количествах также нужны клеткам, но с увеличением концентрации становятся токсичными. Устойчивость к металлам у клеток $C.\ caldarium\$ уменьшается в ряду Al > Cu > $Cr > Mn > Ni > Zn > Cd\$ [41].

Избыточное железо в клетках *Galdieria* депонируется в виде фосфатов, образующих в цитоплазме электронноплотные тельца размером 100—200 нм; формирование полифосфатов показано также для Al (III) и Mn (II) [41]. Инактива-

ция ртути происходит благодаря биосинтезу дисульфидов. Клетки Galdieria, образуя β-HgS, могут связать до 1000 ррв ртути, что в 20 раз превышает уровень растворенного металла в вулканических источниках. Нд-редуктаза, ген которой был получен от протеобактерий, переводит ионы Hg^{2+} в менее токсичную металлическую ртуть. Образование нерастворимых сульфидов отмечено также для Cd в клетках C. merolae [42, 43] при извлечении серы из цистеина под действием десульфогидразы. Мышьяк в клетках *C. merolae* переводится в малотоксичную биометильную форму благодаря метилтрансферазам (ArsM). Кроме того, найдены два гена управляемой мембранной мышьяковой помпы ArsB, ведущие происхождение от термоацидофильных бактерий [26]. Cyanidiales способны расти в присутствии 200 мМ алюминия [44]. Анализ генома G. sulphuraria показал [25], что в плазмалемме должны находиться ионные каналы, обеспечивающие селективный транспорт необходимых клетке катионов (рис. 4), благодаря чему Cyanidiales в своих местах обитания участвуют в биогеохимических циклах металлов.

УСВОЕНИЕ НЕОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА

Фиксация молекул углекислого газа у Cyanidiales, как у большинства фотосинтетиков, происходит по С3-пути с помощью рибулозобисфосфаткарбоксилазы (РБФК) [45]. При pH 1-4 буферное равновесие $CO_2 \leftrightarrow HCO_3^- \leftrightarrow$ \leftrightarrow CO₃² в серных источниках полностью смещено в сторону СО₂, но из-за повышенной температуры растворимость углекислоты является очень низкой. Тем не менее выраженное сродство к липидам ускоряет диффузию растворенного СО₂ сквозь клеточную мембрану. Вероятно, поэтому акваглицеропорины плазмалеммы и резус-протеин Rh1 пластидных мембран, которые облегчают проникание СО₂ сквозь липидный барьер у растений, у *С. merolae* не обнаружены [46].

Уровень CO_2 в воздухе составляет 0,04%, что у многих фотосинтетиков оказывается недостаточным для карбоксилазной активности РБФК как ключевого фермента цикла Кальвина, возникшего в обогащенной углекислым газом раней биосфере. CO_2 -Концентрирующий механизм (CCM) с помощью карбоангидразы позволяет вовлекать в усвоение углерода ионы HCO_3^- благодаря их диссоциации на OH^- с защелачиванием внешней или внутренней среды клетки и на используемый клетками CO_2 . У цианобактерий фермент локализован в карбоксисомах, у

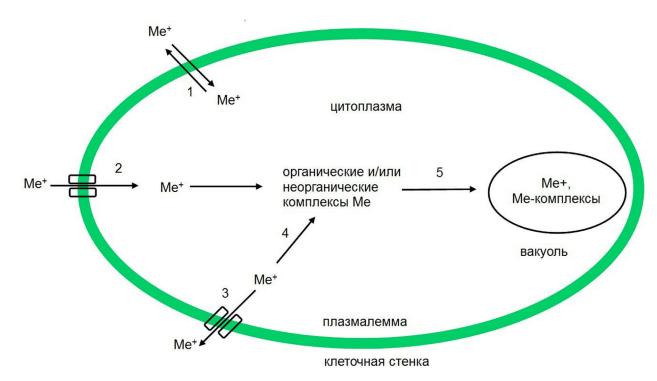


Рис. 4. Общепринятая схема поступления и распределения металлов (Me⁺ и их комплексы) в растительной клетке. 1 — Диффузия по градиенту концентрации; 2 — активный внутриклеточный транспорт с помощью переносчиков; 3 — активное удаление из клетки; 4 — образование комплексов металлов с органическими и неорганическими субстратами цитоплазмы; 5 — изоляция внутри вакуоли в виде свободных катионов и металлокомплексов

водорослей - в пиреноидах, хотя их наличие в хлоропластах не является однозначным свидетельством ССМ, и ряд зеленых, красных и хризофитовых водорослей могут обходиться только усвоением CO₂ [47]. У С. caldarium признаков ССМ не обнаружено; у С. merolae ингибиторы карбоангидразы не влияют на выделение O_2 , указывая, наряду с беспиреноидными хлоропластами, на требующее ряда дополнительных доказательств отсутствие ССМ [48], которое соответствует гидрохимически обусловленному отсутствию ионов НСО³⁻ в кислой среде [48]. Для улучшения фиксации CO₂ Cyanidiales используют форму РБФК, обладающую максимальной карбоксилазной активностью. Из четырех известных форм, IA, IB, IC, и ID, у Cyanidiales, как и у всех красных водорослей, присутствует форма ID, отличающаяся самым большим сродством к СО₂ [47]. Содержание углекислого газа в горячих источниках составляет 10 мкМ, а РБФК из C. caldarium и G. sulphuraria фиксирует СО2, начиная с концентрации $\hat{6}$ —7 мк \hat{M} , которая является наименьшей известной для эукариот [49].

В активном центре РБФК возможно связывание как CO_2 , так и O_2 . Повышение освещенности приводит к дополнительному фотосинтетическому образованию O_2 и, соответственно, к

появлению токсичных активных форм кислорода (АФК). В этих условиях возрастает конкурентная по отношению к углекислому газу РБФКфиксация О2, что нейтрализует избыточный кислород, но приводит затем к появлению 3-фосфоглицеринового альдегида (3-ФГА) и 2-фосфогликолата (2ФГ), ингибирующего ряд клеточных ферментов. Поэтому 2ФГ утилизируется в реакциях фотодыхания, называемых также гликолатным циклом [50]. Цепь реакций последовательно осуществляется в трех органеллах: митохондриях, пероксисомах и хлоропластах. Согласно BLAST-анализу (генома), клетки С. merolae содержат ген каталазы и гены всех остальных белков, участвующих в фотодыхании у высших растений, указывая, что у *C. merolae* возможно фотодыхание [51]. Об этом, в частности, говорит и зависимость выделения O_2 у C. merolae от изменений углекислотного компенсационного пункта [48].

ГЕТЕРОТРОФИЯ И МИКСОТРОФИЯ

Виды рода *Galdieria* обладают способностью к темновой гетеротрофии. Выявлено 27 усвояемых углеводов и полиолов, и с учетом аминокислот и интермедиатов цикла Кребса — до

50 органических веществ, которые могут использоваться *Galdieria* для построения собственных органических соединений и как источник энергии [6, 7, 52]. При переходе от авто- к гетеротрофии размеры клеток *Galdieria* увеличиваются [52, 53], утончается клеточная стенка, облегчая поступление органики, возрастает число митохондрий, крупный хлоропласт разбивается на несколько мелких пропластид, теряются хлорофилл и фикобилины, утрачиваются многие ферменты фотосинтеза, в клетке увеличивается содержание гликогена, стеариновой и малеиновой кислот, мононенасыщенных жирных кислот и эргостерола [54].

Возможности культурального роста гетеротрофных клеток *G. sulphuraria* составляют 50–100 г/л в виде сухой биомассы, что сопоставимо с высокопродуктивными одноклеточными грибами, гетеротрофными бактериями и единичными видами микроводорослей других таксонов [55]. Лаг-фаза после добавления органики в ростовую среду может занимать от 1 до 45 суток [6, 52]. Наиболее быстро усваиваются глюкоза и другие гексозы (рис. 5).

В геноме *G. sulphuraria* выявлено 28 потенциальных мембранных переносчиков различных углеводов [27, 56]. Доля мембранных транспортеров в протеоме составляет 5,2%, что значительно больше, чем у фотоавтотрофных микроводорослей [25]. Все переносчики карбогидратов разбиваются на три группы: 1) группа глю-

козы и др. гексоз; 2) группа пентоз и 3) группа полиолов [27]. *G. sulphuraria* может расти, используя лишь чистый глицерин.

Превращение усвояемых полиолов в углеводы происходит с помощью дегидрогеназ. «Всеядностью» G. sulphuraria обязана наличию разнообразных ферментов. У G. sulphuraria обнаружены гены галактокиназы, глицерокиназы, ксилокиназы, рибокиназы, глюкокиназы, фруктокиназы и др. [57]. Манноза в форме манноза-6-фосфата токсична для высших растений, а у G. sulphuraria под действием глюкокиназы и изомеразы превращается в фруктозо-6-фосфат, что устраняет клеточный токсикоз [58]. Аналогичным образом метаболизируется токсичная галактоза. Пути использования углеводов и другие основные метаболические процессы в клетках Galdieria подробно рассмотрены в [57]. Вероятным источником усвояемой органики служат отмирающие собственные клетки и находящиеся в той же среде обитания нефотосинтезирующие бактерии.

С. merolae обладает значительно меньшим числом белков для транспорта аминокислот и углеводов по сравнению с G. sulphuraria [59, 60]. При содержании глицерина во внешней среде, равном 200 мкМ, преодолевается концентрационный клеточный барьер, делая возможным гетеротрофный рост, хотя и более медленный, чем при автотрофии. Гетеротрофия не возникает, однако, при добавке в среду глюкозы, янтарной

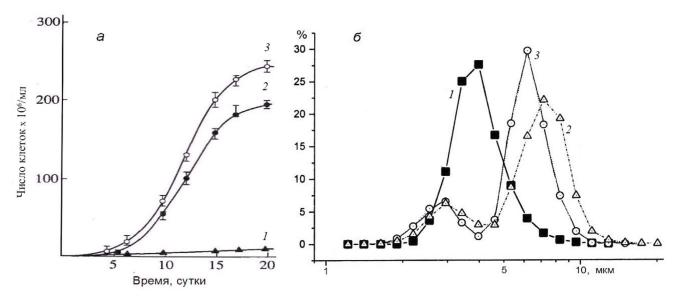


Рис. 5. Влияние добавления 1%-ной глюкозы на рост культуры и размеры клеток G. partita. a — Ростовые кривые клеток при фотоавтотрофном (I), хемогетеротрофном (I) и фотогетеротрофном (I) росте. Присутствие глюкозы в ростовой среде (I и I) приводит к многократному увеличению числа клеток; I0 — рефрактограмма размеров клеток I1, хемогетеротрофных (I2) и фотогетеротрофных (I3) условиях [I3]. Небольшое увеличение доли гетеротрофных клеток размером I3 мкм объясняется повышенным образованием микроспор, меньших по размеру, чем вегетативные клетки

или молочной кислот [60]. С экофизиологической точки, зрения *С. merola*е остается фотоавтотрофом, но встраивание одного из генов — переносчиков глюкозы из *G. sulphuraria* в геном *С. merolae* позволило и в этом случае осуществить гетеротрофный рост [56].

Виды рода *Galdieria* наряду с темновой гетеротрофией способны к миксотрофному (фотогетеротрофному) росту, который в разных биохимических вариантах метаболизма является успешной эволюционной стратегией, увеличивающей физиологическую активность ряда фотосинтетиков [61]. Взаимоотношение дыхательного и фотосинтетического процессов еще оставляет много неясных вопросов, которые подразумевают исследование миксотрофов, подобных *Galdieria*.

За *C. caldarium* сохраняется характеристика строгого фотоавтотрофа.

ЗАПАСНЫЕ ПОЛИСАХАРИДЫ

Багрянковый, или флоридный, крахмал Cyanidiales, как и у всех красных водорослей, накапливается в цитозоле, в отличие от биосинтеза крахмала в хлоропластах у зеленых водорослей и высших растений. Содержание запасных углеводов в клетках Cyanidiales невелико, их значительные количества синтезируются лишь при концентрации СО₂ в среде не ниже 1%, и у представителей Galdieria – при переходе к гетеротрофии. У гетеротрофно растущей *G. maxima* количество глюкана может возрастать с 5 до 80% сухого веса клетки [62]. В миксотрофных условиях накопление полисахаридов за счет суммарного поступления СО2 и органики идет более интенсивно, чем при темновой гетеротрофии [62, 63]. В условиях гетеротрофии углеводы среди запасных веществ составляют до 65%, бел- κ и — 25%, а липиды — лишь 10% [64]. У С. merolae, как и у других фотоавтотрофов, содержание запасных углеводов увеличивается при деградации белков, вызванной дефицитом азота [65, 66].

Ферменты синтеза глюканов у красных и зеленых водорослей имеют общее происхождение, что указывает на появление крахмала до эволюционного разделения этих двух ветвей архепластид [67]. Сборку полисахаридных цепей у глюканов ведут два фермента. Гликогенсинтаза увеличивает длину молекул глюкана за счет α-1,4-гликозидных связей между молекулами D-глюкозы, и одновременно ветвящий фермент создает боковые ответвления с помощью α-1,6-связей. Для фотосинтетиков характерны по-разному разветвленные глюканы. *G. sulphu*-

raria содержит ген, кодирующий гликогенсинтазу с дополнительным активным центром появления разветвлений, что приводит к большему числу боковых α-1,6 ковалентных связей. К настоящему времени не известен ни один организм среди про- или эукариот с подобными свойствами. Представители Galdieria синтезируют наиболее разветвленный из полиглюканов, который по частоте образования боковых цепей превосходит амилопектин высших растений, гликоген дрожжей, фитогликоген цианобактерий и крахмалы мезофильных красных водорослей [68]. Средняя длина неразветвленных участков полиглюкана у G. *maxima* составляет 6-7 остатков глюкозы [62], у G. sulphuraria их число равняется 9-10 [68]. Высокоразветвленные полисахариды быстрее других полиглюканов утилизируются как углеводный резерв.

Кроме багрянкового крахмала, красные водоросли синтезируют низкомолекулярные сахариды: флоридозид и, в меньшем количестве, изофлоридозид [69]. У Cyanidiales, если горячий источник является гипергалинным, эти соединения, наряду с быстрорастворимым крахмалом, выполняют роль осмопротекторов (в эксперименте до 1,2 М NaCl) [69]. Аналогичным образом эти два сахарида, вероятно, могут защищать от пересыхания эндолитные виды *Galdieria* [69].

КЛЕТОЧНАЯ СТЕНКА

Клеточная стенка служит водорослям и наземным растениям защитой от проникания инфекционных агентов и агрессивных веществ, от поедания гетеротрофами, а также является опорной структурой [70, 71]. В термоацидофильной среде обитания опасность поедания или инфекционного заражения для Cyanidiales минимальна, но клеточный каркас и защита от химических воздействий необходимы. У С. caldarium и G. sulphuraria стенки прочны настолько, что затрудняют механическое разрушение. Клетки С. merolae при малых размерах (2 мкм) обходятся без клеточной стенки, демонстрируя некоторую способность к фототаксису [72].

С учетом внутреннего или наружного положения относительно плазмалеммы и других особенностей различают пять (типы I-V) базовых типов клеточной стенки [71]. Красные водоросли, включая Cyanidiales, вместе с высшими растениями и зелеными водорослями относятся к типу III с внутренним расположением клеточной мембраны [70]. Сходство целлюлозных и других полимерных волокон у разных по срокам

происхождения групп водорослей является следствием очень раннего параллельного переноса генов их биосинтеза от бактерий к эукариотам [73]. У красных водорослей мономерами фибриллярных цепей полисахаридов служат (1-3)(1-4)- β -D-глюканы; скреплять волокна стенки могут агар, каррагинан и лигнин [71]. Клеточная стенка C. caldarium, имея толщину 50 нм, содержит 12–14% гемицеллюлозы, 3–4% целлюлозы и 2% липидов; 55% массы стенки составляют кислотоустойчивые белки [74]. Пути биосинтеза компонентов стенки у красных водорослей остаются неясными, но в геноме G. sulphuraria идентифицированы гены фукозил-, галактозил-, маннозил- и гликозилтрансфераз [75]. Средствами защиты клеточной стенки и клетки в целом от АФК служат пероксидазы. Из десяти генов пероксидаз, найденных у G. sulphuraria, три кодируют пероксидазы класса III, которые участвуют в формировании лигнина, сшивающего микрофибриллы гемицеллюлоз [75]. Предполагается, что способность Galdieria выживать месяцами в полной темноте при отсутствии органики связана с лигнизацией и закупоркой на этот период стеночных пор для разобщения с внешней средой [75].

При переходе от автотрофии к гетеротрофному питанию клеточная стенка *G. sulphuraria*, как упоминалось, заметно истончается [54]. Отсутствие стенки у *C. merolae*, непроницаемость стенки у *C. caldarium* для органических веществ и изменение толщины стенки у *G. sulphuraria* служат указанием на лабильность и эволюционные изменения этой структуры у эукариот.

ЛИПИДНЫЙ СОСТАВ МЕМБРАН

К основным мембранным липидам *C. merolae* и *G. sulphuraria* относятся моно- и дигалактозилглицеролы, сульфолипиды, фосфатидилглицерол, фосфатидилхолин, фосфатидилэтаноламин, фосфатидилинозитол, хотя разнообразие жирных кислот в липидах невелико: их представляют пальмитиновая, олеиновая, линоленовая и линолевая. Липиды Cyanidiales, согласно биохимическому анализу, сходны с липидами растений и других групп водорослей [76, 77].

Ацилированные липиды пластидных мембран у растений и водорослей содержат полиеновые жирные кислоты, в биосинтезе которых используются прокариотный и эукариотный пути, локализованные соответственно в хлоропластах и эндоплазматическом ретикулуме (ЭПР). Кислоты 16:0 и 18:0 синтезируются в пластидах, а их элонгация и десатурация происходят в цитоплазме. Биосинтез линолевой кислоты, име-

ющей две двойные связи и входящей в состав фосфатидилхолина, полностью осуществляется в цитоплазме. Обычные для других эукариот полиеновые жирные кислоты с тремя двойными связями, за исключением линоленовой, у Cyanidiales отсутствуют. Десатурация жирных кислот в составе липидов ведет к увеличению текучести мембран, необходимой при низких и средних температурах, в чем не нуждаются организмы-термофилы. По-видимому, по этой причине, как следует из геномного анализа, *C. merolae* не содержит десатураз цианобактериального (пластидного) происхождения, которые катализируют образование двойных связей в жирных кислотах растений [78]. При образовании моногалактозилдиацилглицерола используется сочетанный биосинтез с использованием пальмитиновой кислоты, поступающей из хлоропласта, и линолевой кислоты, синтезируемой в ЭПР [78]. Тонкая биохимическая регулировка состава мембранных липидов достигается образованием изомеров имеющихся в них жирных кислот в зависимости от изменений рН среды [79]. При кислых значениях рН в серных источниках фосфаты очень плохо растворимы, отчего фосфорное голодание привело у Cyanidiales к замене фосфолипидов на бетаинлипиды. Десятки выявленных у G. sulphuraria разновидностей бетаинлипидов разделяются на 14 классов [79]. Данные сравнительной геномики в сопоставлении со схемами метаболических путей показывают, что в геноме C. merolae активность 121 гена связана с участием в биосинтезе жирных кислот и липидов [58, 78].

При переходе от автотрофного к гетеротрофному росту у *G. sulphuraria* содержание липидов в пересчете на сухой вес клеток меняется незначительно, т.к. основным запасаемым полимером служит багрянковый крахмал, а не масла [64]. Имеются данные о наличии у *G. sulphuraria* генов синтеза липида A, который является составной частью липополисахаридов у грамотрицательных бактерий, где они обеспечивают структурную целостность и защиту клеточной мембраны от агрессивных воздействий окружающей среды [58], что полностью соответствует условиям существования Cyanidiales.

ПИГМЕНТНЫЙ АППАРАТ ФОТОСИНТЕЗА

Монофилетическое происхождение хлоропластов от цианобактерий позволяет сопоставлять результаты, полученные при исследовании фотосинтеза у представителей разных растительных таксонов. Пигментный аппарат оксигенного фотосинтеза универсален и состоит из макрокомплексов фотосистем 1 и 2 (ФС 1 и ФС 2), которые отличаются консервативностью, и дополняющей светосбор вариабельной светособирающей антенны. Фикобилисомная антенна цианобактерий сохранилась у всех красных и глаукофитовых водорослей, в то время как в зеленой линии архепластид она сменилась хлорофилл a/b-содержащей антенной, а у хромофит была заменена на хлорофилл a/c-содержащие протеины [80].

Коровые комплексы цианобактериальной ФС 2 состоят из 3 гидрофильных и 17 трансмембранных полипептидов, образуя в тилакоидной мембране димеры общей массой 700 кДа. Выявленные различия ФС 2 в хлоропластах разных таксонов касаются водоокисляющего Mn₄CaO₅-содержащего кластера. У цианобактерий кластер состоит из трех белковых субъединиц, PsbO, PsbU и PsbV. Для C. caldarium в 2016 г. был получен первый среди эукариотных фотосинтетиков кристаллический препарат ФС 2 [81]. Как оказалось, к трем перечисленным полипептидам для стабилизации формы кластера добавляется полипептид PsbQ', имеющий участки гомологии с подобным ему полипептидом PsbQ зеленых водорослей и растений [81].

Коровый комплекс ФС 1 у цианобактерий содержит 12 полипептидов и образует в тилакоидной мембране мономеры и тримеры; у растений число полипептидов ФС 1 возрастает до 15, и комплекс находится в тилакоидах только в виде мономеров массой 600 кДа. Кристаллические структуры комплексов ФС 1, полученных из С. merolae, из цианобактерии Synechocystis sp. PCC 6803 и из растений (*Pisum sativum*), характеризуются совпадением в размещении молекул антенного хлорофилла в апопротеинах [82]. У C. merolae сохранилась имеющаяся у цианобактерий PsaM субъединица комплекса ФС 1, утраченная растениями [83]. Поэтому не исключено, что полипептид PsaM участвует в контакте Φ С 1 с фикобилисомной антенной. У *C. merolae*, как и у растений, в составе ФС 1 появляется PsaO-полипептид, но отсутствуют приобретенные растениями PsaG и PsaH полипептиды. PsaL-полипептид у C. merolae утратил α -спиральный сегмент, необходимый для тримеризации ФС 1 у цианобактерий [83], что коррелирует с отсутствием тримеров ФС 1 у красных водорослей и появлением у них антенных Lhcr-полипептидов, содержащих по 13–15 хлорофилльных молекул. Lhcr-полипептиды, от трех у C. merolae до 5-9-v G. sulphuraria, полупоясом охватывают в плоскости мембраны мономер ФС 1, увеличивая его светопоглощение [82]. Такое строение аналогично присутствию LHC-антенны, примыкающей к мономерам ФС 1 у зеленых водорослей и растений. Содержание Φ C 1 у красных водорослей, как и у цианобактерий, в несколько раз превышает содержание Φ C 2, отличаясь от соотношения 1 : 1 у растений, что, очевидно, связано с разными долями линейного и циклического электронного транспорта. Донором электрона для Φ C 1 у Cyanidiales и, вероятно, у других красных водорослей, служит цитохром c_6 , в то время как у растений донором является пластоцианин, а у цианобактерий имеются оба донора [82, 83].

В фикобилисомах макрофитных красных водорослей присутствует красный пигмент фикоэритрин (B- или R-), цвет которого определяет окраску клеток. У Cyanidiales, рано обособившихся от остальных багрянок, фикоэритрина нет, а С-фикоцианин и аллофикоцианин, находящиеся в полудисковидных фикобилисомах [84], в сочетании с хлорофиллом придают клеткам сине-зеленую окраску, подобную окраске цианобактерий. Как у всех оксигенных фотосинтетиков, у Cyanidiales имеется молекулярный механизм светового баланса двух фотосистем, называемый обратимым переходом из Состояния 1 в Состояние 2 [85], но отсутствует цианобактериальный механизм нефотохимического тушения фикобилисом за счет светозащитного оранжевого каротиноид-протеина [86].

СИГНАЛЬНЫЕ И РЕГУЛЯТОРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ

Регуляторами и сенсорами биохимических и физиологических процессов у растений служат фитогормоны, фоторецепторные белки, глюкозо-гексокиназная система, активные формы кислорода, ионы Са²⁺, различные липиды и жирные кислоты, сахароза, мелатонин, метилглиоксаль, олигопептиды и другие соединения. Например, трипептид глютатион, как показано для *С. merolae* [87], является сенсором изменений редокс-состояния клеток. Глюкоза, оставаясь основой энергетического обмена, выполняет у Galdieria регуляторные функции, связанные с координацией фотосинтеза и дыхательных процессов [88]. В частности, глюкоза ингибирует биосинтез фотосинтетических пигментов (рис. 6).

Важнейшими являются механизмы световой и гормональной регуляции клеток, наиболее полно исследованные у цветковых растений. К белкам-фоторецепторам относятся криптохром/фотолиазы, фитохромы, фототропины, белки семейства ZEITLUPE и рецептор УФ-В света [89]. В частности, у Arabidopsis thaliana известно 14 фоторецепторов: пять фитохромов,

три криптохрома, два фототропина, три белка ZEITLUPE и один УФ-В рецептор UVR8. Фоторецепцию водорослей исследуют, прежде всего используя сравнение их геномных данных с данными для A. thaliana. В геноме C. merolae не найдено иных фоторецепторных генов, кроме пяти криптохром/фотолиазной системы [90, 91], что делает клетки *С. merolae* прекрасным объектом изучения криптохромной рецепции. Как показывает транскриптомный анализ, синий и красный свет влияют на активность 35% генома у данного вида. Синий свет регулирует транскрипцию генов белкового синтеза, красный – генов управления фотосинтезом и генов репарации ДНК. Совместно под контролем синего и красного участков спектра находятся реакции углеродного метаболизма и биосинтеза фотосинтетических пигментов. Поскольку криптохромы поглощают лишь синий свет, для объяснения эффекта в красном световом диапазоне предложена небесспорная в этом случае гипотеза ретроградного сигналинга между хлоропластом, функционирующим при красном свете, и ядром клетки [91, 92]. Синхронизация деления клеток C. merolae чередованием белого света и темноты [93] также подразумевает наличие клеточных сигналов от образующихся продуктов фотосинтеза.

У цветковых растений, для которых гормональная регуляция исследована наиболее полно, известно шесть групп фитогормонов: абсцизовая кислота (АБК), ауксины, брассиностероиды, гиббереллины, цитокинины и этилен. Список может быть расширен за счет соединений, проявляющих сходную с гормонами активность, таких как жасмоновая и салициловая кислоты, олигопептиды глютатион и мелатонин и др. [94]. Многообразная система гормонов, как и обилие фоторецепторов, по-видимому, не нужны в столь полном объеме микроводорослям как одноклеточным организмам. В геноме C. merolae идентифицированы лишь гены синтеза АБК с рецепторным протеином RCAR/PYR. Такие гормоны, как АБК являются универсальными, появляясь в эволюции уже у цианобактерий. Содержание АБК в клетках C. merolae уступает цветковым растениям и возрастает в ответ на солевой стресс. АБК у C. merolae замедляет репликацию ДНК и увеличивает время клеточного цикла, подобно тому, как это наблюдается у A. thaliana [95].

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В БИОТЕХНОЛОГИИ

У микроводорослей метаболические пути, скорость нарастания биомассы и выработка клеточных продуктов изменяются в зависимос-

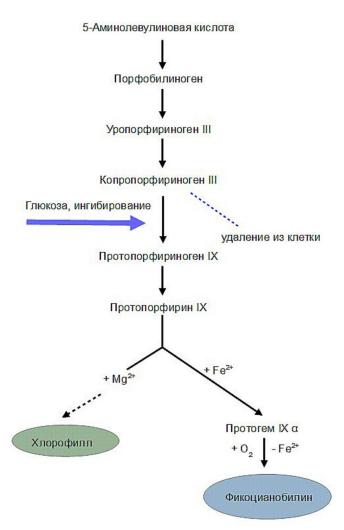


Рис. 6. Ингибирование биосинтеза пигментов фотосинтеза, хлорофилла и фикоцианобилина при гетеротрофном росте *G. partita*. Добавление 1%-ной глюкозы в ростовую среду приводит к подавлению образования протопорфириногена IX с удалением кислоторастворимого предшественника, копропорфириногена III, в ростовую среду [88]

ти от светового режима, модификаций генома и химического состава культивационной среды в более широких пределах, чем возможно для высших растений. Использование микроводорослей регламентируется доходностью производства, стоимостью фотобиореакторов, переходом от лабораторных разработок к промышленному внедрению патентов и возможностями открытого культивирования. Биотехнологическими направлениями использования Cyanidiales являются: 1) получение ценных водорослевых метаболитов; 2) генноинженерные модификации клеток; 3) биоремедиация; 4) извлечение редкоземельных элементов из промышленных отходов; 5) наработка биодизельного топлива.

К возможным перспективным метаболитам Galdieria относится С-фикоцианин, синий пиг-

мент фикобилисом, который получают из цианобактерии Arthrospira platensis для нужд фармацевтики, косметологии и в качестве пищевого красителя [96]. Меньшее в сравнении с цианобактериями содержание С-фикоцианина в гетеротрофной культуре G. sulphuraria 074G может компенсироваться более высокой суточной продуктивностью биомассы и большей термоустойчивостью. Немаловажным является также использование дешевых ферментеров вместо дорогих фотобиореакторов. Разнообразие видов Galdieria и модификации штаммов предполагают создание дополнительной конкуренции продукту A. platensis [97].

C. merolae как вид с полностью расшифрованным геномом относится к лучшим возможным объектам «зеленой» биотехнологии. Минимальный гаплоидный ядерный геном, почти полная утрата интронов, отсутствие клеточной стенки, облегчающее выделение ДНК и РНК, и знание, наряду с ядерным, хлоропластного и митохондриального геномов делают C. merolae заманчивым генноинженерным объектом. Перспективной для наработки определенных ферментов является возможность пластомной трансформации С. merolae [98]. Ведутся успешные работы по включению в ДНК С. merolae генов транспортных белков из G. sulphuraria, что, по имеющимся оценкам [99], позволит создаваемым штаммам C. merolae усваивать и нарабатывать десятки органических соединений, создавая потенциал для их дальнейшего использования [99].

Биоремедиация при повышенных температурах бытовых и промышленных сточных вод, содержащих токсичную органику, служит одним из направлений работ с Cyanidiales, где эти микроорганизмы используются для извлечения азота и фосфора. Формирование водорослевых матов *G. sulphuraria* в горячих источниках указывает на возможность иммобилизации культуры для этих целей в очистных сооружениях [99].

Выживание в природе в присутствии растворенных тяжелых металлов и способность роста Cyanidiales в агрессивной кислой среде подразумевают еще одно технологическое направление: извлечение сохраняющих высокую ценность редкоземельных элементов из отвалов горнорудных пород [99].

Глицерин, на котором в качестве органического субстрата растет *Galdieria*, является значительным продуктом отхода в производстве биодизельного топлива из других растений. Перспективной в дальнейшем является сверхэкспрессия двух глицерол-3-фосфаттрансфераз, CmGPAT1 и CmGPAT2, при которой в клетках мутанта *С. merolae* 10D аккумулируется в 50 раз большее количество триацилглицеридов, чем в диком штамме [100].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экстремофилией называется обитание в условиях внешней среды, угнетающих жизнедеятельность большинства земных организмов и приводящих к стрессовым состояниям вплоть до гибели. Cyanidiales подвергаются различным экстремальным физико-химическим воздействиям, к которым относятся высокая температура и выраженная кислотность среды, биоцидное действие растворенных тяжелых металлов и необходимость длительного выживания фотосинтезирующих клеток в отсутствие освещения (гетеротрофия у Galdieria). Экстремофилия достаточно широко распространена у прокариот, как у архей, так и у бактерий, но у эукариот встречается относительно редко. Она известна у немногих видов из различных эукариотных систематических групп, но, как правило, ограничивается приспособлением к какому-либо одному ограничивающему фактору. Особенностью Cyanidiales является полиэкстремофилия. В условиях одновременного воздействия нескольких отрицательных абиотических факторов, совокупность которых является гибельной для подавляющего числа эукариотных (микро)организмов, в случае Cyanidiales создалась возможность использования биотопов, где произошло высвобождение из-под пресса иной биоты. Для этих микроводорослей отсутствует прямая конкуренция с другими микро- и макрофотосинтетиками, они избавлены от опасности поедания хищниками и воздействия инфекционных агентов. Отсутствие нежелательных биологических воздействий превысило отрицательную роль агрессивных физико-химических факторов и стало условием успеха в геотермальной среде обитания и затем, для части видов – в мезофильных средах.

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема N 121040800153-1).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм. Настоящая статья не содержит описания исследований, выполненных авторами с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Seckbach, J. (2010) Overview of Cyanidian Biology, in *Red Algae in the Genomic Age* (Seckbach, J., and Chapman, D. J. eds.) Springer, N.Y., pp. 345-356.
- Sentsova, O. Yu. (1991) On the diversity of acido-ther-mophilic unicellular algae of the genus *Galdieria* (Rhodophyta, Cyanidiophyceae), *Botanichesky J.*, 76, 69-79.
- 3. Sentsova, O. Yu. (1994) The Study of Cyanidiophyceae in Russia. Algae of Genus *Galdieria*: Diversity, Characterization and Occurrence in Mixed Populations with *Cyanidium caldarium*, in *Evolutionary Pathways and Enigmatic Algae: Cyanidium caldarium (Rhodophyta) and Related Cells* (Seckbach, J., ed.) Kluwer, Dordrecht, pp. 167-174.
- Стадничук И. Н., Кузнецов В. В. (2021) Эндосимбиотическое происхождждение хлоропластов в эволюции растительной клетки, Физиол. Раст., 68, 3-19.
- Bhattacharya, D., Qiu, H., Lee, J. M., Yoon, H. S., Weber, A. P. N., et al. (2018) When less is more: *Red algae* as models for studying gene loss and genome evolution in eukaryotes, *Crit. Rev. Plant Sci.*, 37, 81-99.
- Miyagishima, S., and Tanaka, K. (2021) The unicellular red alga *Cyanidioschyzon merolae* – the simplest model of a photosynthetic eukaryote, *Plant Cell Physiol.*, 62, 926-941.
- 7. Pinto, G., Ciniglia, C., Cascone, C., and Pollio, A. (2007) Species Composition of Cyanidiales Assemblages in Pisciarelli (Campi Flegrei, Italy) and Description of Galdieria phlegrea sp. nov., in Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments (Seckbach, J., ed.) pp. 488-501.
- 8. Allen, M. A. (1959) Studies with *Cyanidium caldarium*, an anomalously pigmented chlorophyte, *Arch. Mikrobiol.*, **32**, 270-277.
- 9. Merola, A., Castaldo, R., De Luca, P., Gambardella, R., Musachio, A., et al. (1981) Revision of *Cyanidium caldarium*. Three species of acidophilic algae, *Giorn. Bot. Ital.*, **115**, 189-195.
- 10. De Luca, P., Taddei, R., and Varano, L. (1978) 'Cyanidioschyzon merolae': A new alga of thermal acidic environments, Webbia, 33, 37-44.
- 11. Barcytė, D., Nedbalová, L., Culka, A., Košek, F., and Jehlička, J. (2018) Burning coal spoil heaps as a new habitat for the extremophilic red alga *Galdieria sulphuraria*, *Fottea (Olomouc)*, **18**, 19-29.
- Fottea (Olomouc), 18, 19-29.

 12. Liu, S.-L., Chiang, Y.-R., Yoon, H. S., and Fu, H.-Y. (2020) Comparative genome analysis reveals *Cyanidiococcus* gen. nov., a new extremophilic red algal genus sister to *Cyanidioschyzon* (Cyanidioschyzonaceae, Rhodophyta), *J. Phycol.*, 56, 1428-1442.
- Sánchez-Baracaldo, P., Raven, J. A., Pisani, D., Knoll, A. H. (2017) Early photosynthetic eukaryotes inhabited low-salinity habitats, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 114, e7737.
- 14. Donoghue, P., and Paps, J. (2020) Plant evolution: Assembling land plants, *Curr. Biol.*, **30**, R81-R83.
- Yoon, H. S., Müller, K. M., Sheath, R. G., Ott, F. D., and Bhattacharya, D. (2006) Defining the major lineages of red algae (Rhodophyta), J. Phycol., 42, 482-492.
- Jong, L. W., Fujiwara, T., Hirooka, S., and Miyagishima, S. Y. (2021) Cell size for commitment to cell division and number of successive cell divisions in cyanidialean red algae, *Protoplasma*, doi: 10.1007/s00709-021-01628-v.
- 17. Guo, L., and Yang, G. (2015) Predicting the reproduction strategies of several microalgae through their genome sequences, *J. Ocean Univ. China*, **14**, 491-502.
- Седова Т. В. (1996) Кариология водорослей, Наука, СПб., 386 с.
- Muravenko, O., Selyakh, I., Kononenko, N., and Stadnichuk, I. (2001) Chromosome numbers and nuclear

- DNA contents in the red microalgae *Cyanidium caldarium* and three *Galdieria* species, *Eur. J. Phycol.*, **36**, 227-232.
- Nozaki, H., Takano, H., Misumi, O., Terasawa, K., Matsuzaki, M., et al. (2007) A 100%-complete sequence reveals unusually simple genomic features in the hot-spring red alga *Cyanidioschyzon merolae*, *BMC Biol.*, 5, 28, doi: 10.1186/1741-7007-5-28.
- 21. Qiu, H., Price, D. C., Yang, E. C., Yoon, H. S., and Bhattacharya, D. (2015) Evidence of ancient genome reduction in red algae (Rhodophyta), *J. Phycol.*, **51**, 624-636.
- 22. Ternes, C. M., and Schönknecht, G. (2014) Gene transfers shaped the evolution of *de novo* NAD⁺ biosynthesis in eukaryotes, *Genome Biol. Evol.*, **6**, 2335-2349.
- Ohnuma, M., Misumi, O., Fujiwara, T., Watanabe, S., Tanaka, K., et al. (2009) Transient gene suppression in a red alga, *Cyanidioschyzon merolae* 10D, *Protoplasma*, 236, 107-112.
- Поверенная И. В., Ройтберг М. А. (2020) Сплайсосомные интроны: свойства, функции и эволюция, Биохимия, 85, 851-862.
- Schönknecht, G., Weber, A. P. M., and Lercher, M. J. (2014) Horizontal gene acquisition by eukaryotes as drives of adaptive evolution, *BioEssays*, 36, 9-20.
- 26. Ye, J., Rensing, C., Rosen, B. P., and Zhu, Y.-G. (2017) Arsenic biomethylation by photosynthetic organisms, *Trends Plant Sci.*, 17, 155-161.
- 27. Barbier, G., Oesterhelt, C., Larson, M. D., Halgren, R. G., Wilkerson, C., et al. (2005) Comparative genomics of two closely related unicellular thermo-acidophilic red algae, *Galdieria sulphuraria* and *Cyanidioschyzon merolae*, reveals the molecular basis of the metabolic flexibility of *Galdieria sulphuraria* and significant differences in carbohydrate metabolism of both algae, *Plant Physiol.*, 137, 460-474.
- 28. Jain, K., Krause, K., Grewe, F., Gaven, F., Nelson, G. F., et al. (2015) Extreme features of the *Galdieria sulphuraria* organellar genomes: A consequence of polyextremophily? *Genome Biol. Evol.*, 7, 367-380.
- Takai, K., Nakamura, K., Toki, T., Tsunogai, U., Miyazaki, M., et al. (2008) Cell proliferation at 122 °C and isotopically heavy methane under high-pressure cultivation, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105, 10949-10954.
- 30. Rahman, D. Y., Sarian, F. D., van Wijk, A., Martinez-Garcia, M., van der Maarel, M. J. E. C. (2016) Thermostable phycocyanin from the red microalga *Cyanidioschyzon merolae*, a new natural blue food colorant, *J. Appl. Phycol.*, **29**, 1233-1239.
- 31. Ferraro, G., Imbimbo, P., Marseglia, A., Lucignano, R., Monti, D. M., et al. (2020) X-ray structure of C-phycocyanin from *Galdieria phlegrea*: Determinants of thermostability and comparison with a C-phycocyanin in the entire phycobilisome, *Biochim. Biophys. Acta*, **1861**, 148236, doi: 10.1016/j.bbabio.2020.148236.
- 32. Carfagna, S., Landi, V., Coraggio, F., Salbitani, G., Vona, V., et al. (2018) Different characteristics of C-phycocyanin (C-PC) in two strains of the extremophilic *Galdieria phlegrea*, *Algal Res.*, 31, 406-412.
- 33. Ferris, M. J., Sheehan, B., Kühl, M., Cooksey, K., Wigglesworth-Cooksey, B., et al. (2005) Algal species and light microenvironment in a low-pH, geothermal microbial mat community, *Appl. Environ. Microbiol.*, **71**, 7164-7171.
- 34. Nikolova, D., Weber, D., Scholz, M., Bald, T., Scharsack, J. P., et al. (2017) Temperature induced remodeling of the photosynthetic machinery tunes photosynthesis in a thermophyllic alga, *Plant Physiol.*, **174**, 35-46.

- Rossoni, A. W., Schönknecht, G., Lee, H. J., and Lupp, R. L. (2019) Cold acclimation of the thermoacidophilic red alga *Galdieria sulphuraria* – changes in gene expression and involvement of horizontally acquired genes, *Plant Cell Physiol.*, 60, 702-712.
- 36. Beardal, J., and Entwisle, L. (1984) Internal pH of the obligate acidophile *Cyanidium caldarium* Geitler (Rhodophyta?), *Phycologia*, **23**, 397-399.
- 37. Bethmann, B., Schönknecht, G. (2009) pH regulation in an acidophilic green alga a quantitative analysis, *New Phytologist*, **183**, 327-339.
- 38. Raven, J. A., and Beardall, J. (2020) Energizing the plasmalemma of marine photosynthetic organisms: the role of primary active transport, *J. Mar. Biol. Ass.UK*, **100**, 333-346.
- Gimmler H. (2001) Acidophilic and Acidotolerant Algae, in *Algal adaptation to Environmental Stresses* (Rai, L. C., et al., eds.) Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 259-290.
- Kaplan, D. (2013) Absorption and Adsorption of Heavy Metals by Microalgae, in *Handbook of Microalgal Culture:* Applied Phycology and Biotechnology (Richmond, A., and Hu, Q., eds.) Blackwell Publishing Ltd, Second Edn., pp. 602-611.
- Nagasaka, S., Nishizawa, N. K., Watanabe, T., Mori, S., and Yoshimura, E. (2004) Metal metabolism in the red alga *Cyanidium caldarium* and its relationship to metal tolerance, *Biometals*, 17, 177-181.
- Edwards, C. D., Beatty, J. C., Loiselle, J. B., Vlassov, K. A., and Lefebvre, D. D. (2013) Aerobic transformation of cadmium through metal sulfide biosynthesis in photosynthetic microorganisms, *BMC Microbiol.*, 13, 161, doi: 10.1186/1471-2180-13-161.
- Wang, C., Maratukulam, P., Lum, A., Clark, D., and Keasling, J. (2000) Metabolic engineering of an aerobic sulfate reduction pathway and its application to precipitation of cadmium on the cell surface, *Appl. Environ. Microbiol.*, 66, 4497-4502.
- Yoshimura, E., Nagasaka, S., Satake, K., and Mori, S. (2000) Mechanism of aluminium tolerance in *Cyanidium caldarium*, *Hydrobiologia*, 433, 57-60.
- Padisák, J., and Naselli-Flores, L. (2021) Phytoplankton in extreme environments: importance and consequences of habitat permanency, *Hydrobiologia*, 848, 157-176.
- Matsuzaki, M., Misumi, O., Shin-I, T., Maruyama, S., Takahara, M., et al., (2004) Genome sequence of the ultrasmall unicellular red alga *Cyanidioschyzon merolae* 10D, *Nature*, 428, 653-657.
- 47. Raven, J. A., Ball, L. A., Beardall, J., Giordano, M., and Maberly, S. C. (2005) Algae lacking carbon-concentrating mechanisms, *Can. J. Bot.*, **83**, 879-890.
- 48. Parys, E., Krupnik, T., Kułak, I., Kania, K., and Romanowska, E. (2021) Photosynthesis of the *Cyanidioschyzon merolae* cells in blue, red, and white light, *Photosynth. Res.*, **147**, 61-73.
- Uemura, K., Anwaruzzaman, Miyachi, S., and Yokota, A. (1997) Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase from thermophilic red algae with a strong specificity for CO₂ fixation, *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 233, 568-571.
- Eisenhut, M., Hocken, N., and Weber, A. P. M. (2015) Plastidial metabolite transporters integrate photorespiration with carbon, nitrogen, and sulfur metabolism, *Cell Calcium*, 58, 98-104.
- 51. Rademacher, N., Kern, R., Fujiwara, T., Mettler-Altmann, T., Miyagishima, S.-Ya., et al. (2016) Photorespiratory glycolate oxidase is essential for the survival of the red alga *Cyanidioschyzon merolae* under ambient CO₂ conditions, *J. Exp. Bot.*, **67**, 3165-3175.

- 52. Gross, W., and Schnarrenberger, C. (1995) Heterotrophic growth of two strains of the acido-thermophilic red alga *Galdieria sulphuraria*, *Plant Cell Physiol.*, **36**, 633-648.
- 53. Стадничук И. Н., Семенова Л. Р., Рахимбердиева М. Г., Тропин И. В., Усов А. И. (2006) Регуляторная роль глюкозы и света в гетеротрофном росте термоацидофильной красной микроводоросли *Galdieria*. II международный симпозиум «Сигнальные системы клеток растений: роль в адаптации и иммунитете», Казань, стр. 113-114.
- 54. Tischendorf, G., Oesterhelt, C., Hoffmann, S., Girnus, J., Schnarrenberger, C., et al. (2007) Ultrastructure and enzyme complement of proplastids from heterotrophically grown cells of the red alga *Galdieria sulphuraria*, *Eur. J. Phycol.*, **42**, 243-251.
- 55. Graverholt, O. S., Eriksen, N. T. (2007) Heterotrophic high-cell-density fed-batch and continuous-flow cultures of *Galdieria sulphuraria* and production of phycocyanin, *Appl Microbiol. Biotechnol.*, 77, 69-75.
- 56. Fujiwara, T., Hirooka, S., Mukai, M., Ohbayashi, R., Kanesaki, Yu, et al. (2019) Integration of a *Galdieria* plasma membrane sugar transporter enables heterotrophic growth of the obligate photoautotrophic red alga *Cynanidioschyzon merolae*, *Plant Direct*, 3, e00134, doi: 10.1002/pld3.134.
- Ternes, C. M. (2015) Metabolic evolution in Galdieria sulphuraria, Dissertation for the Degree of Dr. Philosophy. Oklahoma Univ. USA.
- 58. Weber, A. P. M., Oesterhelt, C., Gross, W., Bräutigam, A., Imboden, L. A., et al. (2004) EST-analysis of the thermoacidophilic red microalga *Galdieria sulphuraria* reveals potential for lipid A biosynthesis and unveils the pathway of carbon export from rhodoplasts, *Plant Mol. Biol.*, 55, 17-32.
- Lee, J., Ghosh, S., and Saier, Jr, M. H. (2017) Comparative genomic analyses of transport proteins encoded within the red algae *Chondrus crispus*, *Galdieria* sulphuraria and *Cyanidioschyzon merolae*, J. Phycol., 53, 503-521.
- Moriyama, T., Mori, N., and Sato, N. (2015) Activation of oxidative carbon metabolism by nutritional enrichment by photosynthesis and exogenous organic compounds in the red alga *Cyanidioschyzon merolae*: Evidence for heterotrophic growth, *SpringerPlus*, 4, 559, doi: 10.1186/ s40064-015-1365-0.
- 61. Selosse, M.-A., Charpin, M., and Not, F. (2017) Mixotrophy everywhere on land and in water: the grand ücart hypothesis, *Ecol. Lett.*, **20**, 246-263.
- 62. Стадничук И. Н., Семенова Л. Р., Смирнова Г. П., Усов А. И. (2007) Высокоразветвленный запасной полиглюкан в клетках термоацидофильной красной микроводоросли *Galdieria maxima*, *Прикл. Биохим. Микробиол.*, **43**, 88-93.
- Sakurai, T., Aoki, M., Ju, X., Ueda, T., Nakamura, Y., et al. (2016) Profiling of lipid and glycogen accumulations under different growth conditions in the sulfothermophilic red alga Galdieria sulphuraria, Biores. Technol., 200, 861-866.
- 64. Graziani, G., Schiavo, S., and Nicolai, M. A. (2013) Microalgae as human food: Chemical and nutritional characteristics of the thermo-acidophilic microalga *Galdieria* sulphuraria, Food Funct., 1, 144-152.
- 65. Sinetova, M. P., Markelova, A. G., and Los, A. D. (2006) The effect of nitrogen starvation on the ultrastructure and pigment composition of chloroplasts in the acidothermophilic microalga *Galdieria sulphuraria*, *Rus. J. Plant Physiol.*, **53**, 153-162.
- Takusagawa, M., Nakajima, Y., Saito, T., and Misumi, O. (2016) Primitive red alga *Cyanidioschyzon merolae* accumulates storage glucan and triacylglycerol under nitrogen depletion, *J. Gen. Appl. Microbiol.*, 62, 111-117.

- 67. Patron, N. J., Keeling, P. J. (2005) Common evolutionary origin of starch biosynthetic enzymes in green and red algae, *J. Phycol.*, **41**, 1131-1141.
- 68. Martinez-Garcia, M., Stuart, M. C. A., and Van der Maarel, M. J. E. C. (2016) Characterization of the highly branched glycogen from the thermoacidophilic red microalga *Galdieria sulphuraria* and comparison with other glycogens, *Int. J. Biol. Macromol.*, **89**, 12-18.
- Pade, N., Linka, N., Ruth, W., Weber, A. P., and Hagemann, M. (2015) Floridoside and isofloridoside are synthesized by trehalose 6-phosphate synthase-like enzymes in the red alga *Galdieria sulphuraria*, *New Phytol.*, 205, 1227-1238.
- 70. Горшкова Т. А. (2007) Растительная клеточная стенка как динамичная система, Наука, Москва, 426 с.
- Popper, Z. A., Michel, G., Herve, C., Domozych, D. S., Willats, W. G. T., et al. (2011) Evolution and diversity of plant cell walls: from algae to flowering plants, *Ann. Rev. Plant Biol.*, 62, 567-590.
- Ohnuma, M., Misumi, O., and Kuroiwa, T. (2011) Phototaxis in the unicellular red algae *Cyanidioschyzon* merolae and *Cyanidium caldarium*, *Cytologia*, 76, 295-300.
- 73. Niklas, K. J. (2004) The cell walls that bind the tree of life, *BioScience*, **54**, 831-841.
- Bailey, R. W. (1968) The chemical composition of isolated cell walls of *Cyanidium caldarium*, *J. Gen. Microbiol.*, 54, 269-276.
- 75. Oesterhelt, C., Vogelbein, S., Shrestha, R. P., Stanke, M., and Weber, A. P. M. (2008) The genome of the thermoacidophilic red microalga *Galdieria sulphuraria* encodes a small family of secreted class III peroxidases that might be involved in cell wall modification, *Planta*, 227, 353-362.
- Allen, C. F., Good, P., and Holton, R. W. (1970) Lipid composition of *Cyanidium*, *Plant Physiol.*, 46, 748-751.
- 77. Lang, I., Hodac, L., Friedl, T., and Feussner, I. (2011) Fatty acid profiles and their distribution patterns in microalgae: a comprehensive analysis of more than 2000 strains from the SAG culture collection, *BMC Plant Biol.*, 11, 124, doi: 10.1186/1471-2229-11-124.
- Sato, N., and Moriyama, T. (2007) Genomic and biochemical analysis of lipid biosynthesis in the unicellular rhodophyte *Cyanidioschyzon merolae*: lack of a plastidic desaturation pathway results in the coupled pathway of galactolipid synthesis, *Eukaryotic Cell*, 6, 1006-1017.
- Vitová, M., Goecke, F., Sigler, R., and Řezanka, T. (2016) Lipidomic analysis of the extremophilic red alga *Galdieria* sulphuraria in response to changes in pH, Algal Res., 13, 218-226.
- Bendall, D. S., Howe, C. J., Nisbet, E. G., and Nisbet, R. E. (2008) Photosynthetic and atmospheric evolution, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 363, 2625-2628.
- Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 363, 2625-2628.
 81. Ago, H., Adachi, H., Umena, Y., Tashiro, T., Kewakami, K., et al. (2016) Novel features of eukaryotic photosystem II revealed by its crystal structure analysis from a red alga, J. Biol. Chem., 291, 5676-5687.
- Antoshvili, M., Caspy, I., Hippler, M., and Nelson, N. (2019) Structure and function of photosystem I in Cyanidioschyzon merolae, Photosynth. Res., 139, 499-508.
- 83. Vanselow, C., and Weber, A. P. M., Krause, K., and Fromme, P. (2009) Genetic analysis of the photosystem I subunits from the red alga, *Galdieria sulphuraria*, *Biochim. Biophys. Acta*, **1787**, 46-59.
- 84. Marquardt, J. (1998) Effects of carotenoid-depletion on the photosynthetic apparatus of a *Galdieria sulphuraria* (Rhodophyta) strain that retains its photosynthetic apparatus in the dark, *J. Plant Physiol.*, **152**, 372-380.
- 85. Болычевцева Ю. В., Тропин И. В., Стадничук И. Н. (2021) Состояния 1 и 2 в фотосинтетическом аппарате

- красных микроводорослей и цианобактерий, Биохимия, **86**, 1055-1066.
- 86. Stadnichuk, I. N., Bulychev, A. A., Lukashev, E. P., Sinetova, M. P., Khristin, M. S., et al. (2011) Far-red light-regulated efficient energy transfer from phycobilisomes to photosystem I in the red microalga *Galdieria sulphuraria* and photosystems-related heterogeneity of phycobilisome population, *Biochim. Biophys. Acta*, **1807**, 227-235.
- 87. Salbitani, G., Bottone, C., and Carfagna, C. (2017) Determination of reduced and total glutathione content in extremophilic microalga *Galdieria phlegrea*, *Bioprotocol*, 7, e2372, doi: 10.21769/BioProtoc.2372.
- 88. Stadnichuk, I. N., Rakhimberdieva, M. G., Bolychevtseva, Yu. V., Yurina, N. P., Karapetyan, N. V., et al. (1998) Inhibition by glucose of chlorophyll *a* and phycocyanobilin biosynthesis in the unicellular red alga *Galdieria partita* at the stage of coproporphyrinogen III formation, *Plant Sci.*, 136, 11-23.
- Войцеховская О. В. (2019) Фитохромы и другие (фото)рецепторы информации у растений, Физиол. Раст., 66, 163-177.
- 90. Asimgil, H., and Kavakli, I. (2012) Purification and characterization of five members of photolyase/cryptochrome family from *Cyanidioschyzon merolae*, *Plant Sci.*, **185-186**, 190-198, doi: 10.1016/j.plantsci.2011.10.005.
- 91. Tardu, M., Dikbas, U. M., Baris, I., and Kavakli, I. H. (2016) RNA-seq analysis of the transcriptional response to blue and red light in the extremophilic red alga, *Cyanidioschyzon merolae*, *Funct. Integr. Genomics*, **16**, 657-669.
- 92. Mishra, S., and Khurana, J. P. (2017) Emerging roles and new paradigms in signaling mechanisms of plant cryptochromes, *Crit. Rev. Plant Sci.*, **36**, 1-27.
- 93. Nishida, K., Yagisawa, F., Kuroiwa, H., Nagata, T., and Kuroiwa, T. (2005) Cell cycle-regulated, microtubule-independent organelle division in *Cyanidioschyzon merolae*, *Mol. Biol. Cell*, **16**, 2493-2502.
- 94. Дорошенко А. С., Данилова М. Н., Медведева А. С., Кузнецов В. В. (2019) Участие компонентов сигналинга синего света в регуляции цитокинин-зависимого зеленения проростков *Arabidopsis thaliana*, *Физиол. Раст.*, **66**, 403-411.
- Kobayashi, Y., Ando, H., Hanaoka, M., and Tanaka, K. (2016) Abscisic acid participates in the control of cell cycle initiation through heme homeostasis in the unicellular red alga Cyanidioschyzon merolae, Plant Cell Physiol., 57, 953-960.
- Stadnichuk, I. N., and Tropin, I. V. (2017) Phycobiliproteins: Structure, functions and biotechnological applications, *Appl. Biochem. Microbiol.*, 53, 1-10.
- 97. Sørensen, L., Hantke, A., and Eriksen, N. T. (2013) Purification of the photosynthetic pigment C-phycocyanin from heterotrophic *Galdieria sulphuraria*, *J. Sci. Food Agric.*, **93**, 2933-2938.
- Agric., 93, 2933-2938.

 98. Zienkiewicz, M., Krupnik, T., Drożak, A., Golke, A., and Romanowska, E. (2017) Transformation of the *Cyanidioschyzon merolae* chloroplast genome: Prospects for understanding chloroplast function in extreme environments, *Plant Mol. Biol.*, 93, 171-183.
- 99. Lang, I., Bashir, S., Lorenz, M., Rader, S., and Weber, G. (2020) Exploiting the potential of Cyanidiales as a valuable resource for biotechnological applications, *Appl. Phycol.*, doi: 10.1080/26388081.2020.1765702.
- 100. Fukuda, S., Hirasawa, E., Takemura, T., Takahashi, S., Chokshi, K., et al. (2018) Accelerated triacylglycerol production without growth inhibition by overexpression of a glycerol-3-phosphate acyltransferase in the unicellular red alga *Cyanidioschyzon merolae*, *Sci. Rep.*, 8, 12410, doi: 10.1038/s41598-018-30809-8.

POLYEXTREMOPHILIC EUCARYOTES CYANIDIALES

Review

I. N. Stadnichuk^{1*} and I. V. Tropin²

 ¹ Timiryazev Institute of Plant Physiology of the Russian Academy of Sciences, 127726 Moscow, Russia; e-mail: stadnichuk@mail.ru
 ² Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, 119991 Moscow, Russia

The red microalgae Cyanidiales were named "enigmatic algae" due to their polyextremophilic features, which were thought to be impossible for eukaryotes. Cyanidiales inhabiting hot sulfur springs in volcanic areas with pH 0-4, temperatures up to 56 °C, and high concentrations of dissolved heavy metals, integrate eukaryotic cell organization with characteristics unsurpassed by any other algal group and typical only for extremophilic species of living prokaryotes.

Owing to their exceptional properties and minimal genome size, Cyanidiales have become one of the most perspective objects of research in plant cell physiology, biochemistry, molecular biology, phylogenomics, algology and evolutionary biology. They play an important role in the study of many features of oxygenic photosynthesis and chloroplast origin. The unique properties were acquired by Cyanidiales from archaea and bacteria through multiple acts of horizontal gene transfer. Thanks to this, the possibility of gene transfer between the superkingdoms of archaea, bacteria, and eukaryotes was discovered, being a milestone in the understanding of the origin of cell domains of life and the endosymbiotic origin of chloroplasts. At present, the study of these organisms with fully sequenced genomes of some their representatives is an interdisciplinary field of biology with excellent biotechnological perspectives and delineation the limits of adaptive changes compatible with the origin of life.

Keywords: acido-thermophily, microalgae, Cyanidiales, Cyanidium caldarium, Cyanidioschyzon merolae, Galdieria sulphuraria