

МИКСОТРОФИЯ У МИКРООРГАНИЗМОВ: ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ЦИТОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

© О. В. Матанцева, С. О. Скарлато

Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия
E-mail: olga.matantseva@gmail.com

Резюме

Миксотрофия — способность сочетать автотрофный и гетеротрофный способы питания — широко распространена среди микроорганизмов, в том числе в таких важных планктонных группах, как динофлагелляты и цианобактерии. Миксотрофия значительно усложняет наши представления о потоках вещества и энергии в морских экосистемах, поэтому она является объектом пристального изучения на протяжении нескольких десятилетий. Тем не менее точные данные о балансе авто- и гетеротрофии во время миксотрофного роста до сих пор отсутствуют, что связано в первую очередь с недостаточным пониманием физиологических и молекулярных основ этого явления. В данном обзоре мы освещаем экологические и цитофизиологические аспекты исследования миксотрофии у микроорганизмов, а также возможные причины относительно медленного прогресса в этой области.

Ключевые слова: автотрофия, гетеротрофия, миксотрофия, дифференциальная экспрессия генов, физиология микроорганизмов.

Исторически экология и цитофизиология развивались более или менее независимыми путями. Традиционно экологи собирали полевые данные, строили математические модели функционирования экосистем, готовили экологические экспертизы и прогнозы. В свою очередь цитофизиологи, используя широкий набор лабораторных методов, изучали строение и функции клеток, причем главным образом клеток высших животных и растений. Казалось, что у этих двух ветвей биологии разные цели и мало точек соприкосновения. Однако в эпоху возрастающего интереса к одноклеточным организмам, биомасса которых превышает биомассу всех прочих живых существ на Земле, все изменилось [1—4].

До тех пор пока речь идет о клетках многоклеточных организмов, связь цитофизиологии с экологией не является столь очевидной, поскольку ответственность за взаимодействие с окружающей средой в первую очередь берут на себя отдельные органы и ткани, не входящие напрямую в компетенцию клеточной физиологии. Дело обстоит иначе, когда объектами исследования являются клетки микроорганизмов. В этом случае взаимодействие с внешней средой, а также с другими представителями экосистемы полностью ложится на клетку, выполняющую функции целостного организма. В результате грань между цитофизиологией и экологией в ее классическом понимании стирается, и

можно говорить о новой синтетической дисциплине — экологической цитофизиологии. Кроме того, связь экологии и цитофизиологии проявляется еще и в том, что тонкие физиологические и биохимические процессы, протекающие в клетках микроорганизмов, играют непревзойденную роль в биосфере, обеспечивая функционирование биогеохимических циклов элементов [5].

Миксотрофное питание протистов является ярким примером совокупности клеточных механизмов, обеспечивающих взаимодействие клеток-организмов со средой обитания и имеющих огромное экологическое значение [6—8]. Исследования, посвященные миксотрофии, проводятся давно, однако успехи в этой области до сих пор скромны [9]. Главная причина этого кроется в том, что долгое время для изучения миксотрофии использовались в основном подходы полевой и экспериментальной экологии. Однако, как показало время, этого было недостаточно, несмотря на несомненное значение подобных работ. Ответы на ключевые вопросы относительно миксотрофии у микроорганизмов могут быть получены лишь в результате объединенных усилий исследователей в области экологии, цитофизиологии и биохимии клетки. В настоящем обзоре дается представление о взаимосвязи экологических и цитофизиологических исследований, имеющих отношение к миксотрофии, и намечаются пути дальнейшего развития этой перспективной области науки.

Миксотрофия с точки зрения экологии

Миксотрофия — это метаболическая стратегия некоторых организмов, объединяющая в себе черты автотрофии и гетеротрофии, т. е. использование различных источников углерода и энергии [6, 10]. Чаще всего встречается вариант сочетания фототрофии (фотосинтеза) с аэробной гетеротрофностью, которая осуществляется либо путем фагоцитирования других организмов и частиц органического вещества, либо путем осмотрофного поглощения растворенных органических веществ [11]. Следует отметить, что наряду с вышеуказанными способами автотрофия и гетеротрофия во время миксотрофного роста некоторых микроорганизмов могут осуществляться посредством хемосинтеза и жидкофазного эндоцитоза (пиноцитоза) соответственно. Однако и хемосинтез, и пиноцитоз редко встречаются у миксотрофов и изучены очень слабо, поэтому мы не будем рассматривать их в данном обзоре.

Способность к миксотрофии у различных организмов может быть выражена в разной степени. На этом основании всех миксотрофов можно разделить на три группы [12].

1. Миксотрофы I типа — это организмы, обладающие собственными пластидами. При этом они одинаково успешно растут как автотрофно, так и гетеротрофно. Каждый из двух типов метаболизма может независимо обеспечивать жизнедеятельность организма в соответствующих условиях.

2. Миксотрофы II типа — это организмы, также обладающие собственными пластидами, однако они способны главным образом к автотрофному росту. Такие организмы потребляют органику лишь в качестве дополнительного источника питания и энергии в условиях, когда по той или иной причине автотрофия становится недостаточно эффективной.

3. Миксотрофы III типа первично гетеротрофны, но иногда приобретают способность к автотрофному спо-

субу жизни, обычно благодаря автотрофным симбионтам или так называемым клептохлоропластам, т. е. хлоропластам, «заимствованным» у других организмов.

В данном обзоре мы сосредоточимся на миксотрофах II типа, хотя и остальные типы миксотрофии представляют существенный интерес.

Первоначально открытие миксотрофии восприняли как интересный факт, как еще один пример изобретательности природы. Однако вскоре стало ясно, что в микромире миксотрофия является скорее правилом, чем исключением. Оказалось, что она широко распространена среди прокариот и протистов, в том числе в таких крупных группах одноклеточных планктонных организмов, как динофлагелляты, золотистые и криптофитовые водоросли [7]. Это обстоятельство вызвало особый интерес, так как ранее экологи считали большинство представителей этих групп фототрофными и по этой причине помещали их в самое основание энергетических пирамид в качестве первичных продуцентов. Более половины известных динофлагеллят и по сей день воспринимаются научным миром как одна из основных групп фитопланктона, обеспечивающих океан первичной продукцией [13]. С другой стороны, такие организмы, как инфузории, всегда рассматривались в качестве классических гетеротрофов, однако оказалось, что многие из них в полной мере пользуются преимуществами, которые дает фотосинтез [8, 14, 15]. Неожиданная распространенность миксотрофии в природе, настоящий всплеск сообщений об обнаружении новых миксотрофов пошатнули традиционные взгляды на организацию пищевых сетей в мировом океане на уровне микроорганизмов [16—21] (рис. 1). Однако разобраться в действительной организации таких сетей оказалось совсем не просто. Для этого необходимо было прежде всего ответить на два вопроса: каков баланс авто- и гетеротрофии во время миксотрофного роста и какими факторами он регулируется?

Баланс авто- и гетеротрофии во время миксотрофного роста

Основным методом приблизительной оценки числа клеток, осуществляющих гетеротрофное питание, в популяции миксотрофов была и остается микроскопия. Метод основан на том, что в случае поедания миксотрофами других организмов в их клетках образуются пищеварительные вакуоли, которые хорошо видны при микроскопическом исследовании культуры. Наличие фагоцитированных организмов в пищеварительных вакуолях миксотрофов может быть установлено с помощью эпифлуоресцентной микроскопии: некоторые пигментированные организмы, например криптофитовые водоросли, обладают автофлуоресценцией при освещении светом определенной длины волны [22, 23]. В остальных случаях может применяться предварительное флуоресцентное мечение пищевых организмов [24, 25], а также флуоресцентное окрашивание культур после фиксации каким-либо ДНК-красителем, например DAPI, или путем флуоресцентной гибридизации CARD-FISH [26]. В последних двух случаях пи-

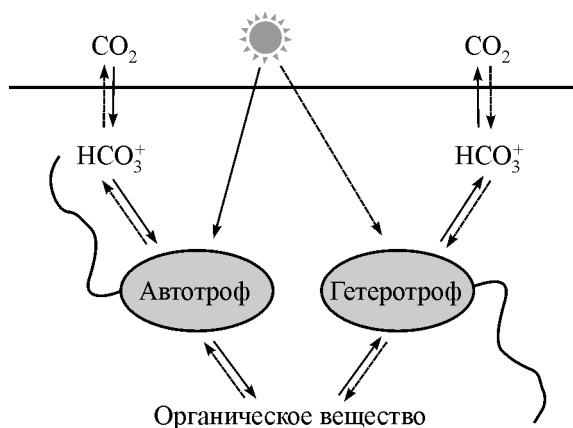


Рис. 1. Роль миксотрофии в потоках углерода в трофических сетях на уровне планктонных микроорганизмов.

Сплошными стрелками показано направление потоков углерода при «классическом» взгляде на трофические сети, когда миксотрофы II типа воспринимаются как автотрофы, а миксотрофы III типа — исключительно как гетеротрофы. Пунктирными стрелками показано направление потоков углерода при использовании миксотрофами альтернативных стратегий метаболизма.

пищеварительные вакуоли, содержащие окрашенную ДНК фагоцитированных организмов, также хорошо заметны, следовательно, способность к фагоцитозу клеток исследуемой культуры можно оценить количественно.

К сожалению, описанный метод учета доли гетеротрофов в миксотрофной культуре не дает возможности ответить на вопрос о вкладе авто- и гетеротрофии в миксотрофный рост. Дело в том, что таким путем исследователи могут лишь оценить долю популяции, прибегающую к гетеротрофному питанию, однако фагоцитирующие клетки одновременно с гетеротрофным питанием могут осуществлять и фотосинтез. Кроме того, отсутствие пищеварительных вакуолей в клетках исследуемой культуры не гарантирует того, что эти клетки не прибегают к гетеротрофии, так как есть свидетельства о том, что у организмов, недавно осуществлявших фагоцитоз, пищеварительных вакуолей во время микроскопического исследования может не наблюдаться благодаря достаточно быстрому перевариванию и смене стадий клеточного цикла [27].

Еще один серьезный недостаток микроскопического метода для оценки доли гетеротрофных клеток в популяции миксотрофов — это его применимость исключительно к миксотрофам, осуществляющим фагоцитоз, т. е. поедание других организмов. Однако понятие миксотрофии включает в себя также способность сочетать автотрофию с осмотротрофным поглощением растворенных органических веществ, в том числе поглощением глюкозы и других простых сахаров, мочевины и аминокислот [11]. Очевидно, что учет осмотротрофной гетеротрофии микроскопическим методом невозможен. Для этого, а также для более достоверных оценок вклада фаготрофной гетеротрофии необходимы иные подходы.

Одним из таких подходов является оценка фотосинтетической активности исследуемых организмов в совокупности с оценкой скорости роста популяции. Например, таким способом было показано, что фотосинтетическая активность популяции жгутиконосцев-динофлагеллят *Dinophysis norvegica* в субэуфотическом слое Балтийского моря была недостаточна для поддержания наблюдаемого роста популяции и, следовательно, рост должен был дополнительно поддерживаться за счет гетеротрофного питания [28].

Наиболее эффективным методом оценки вклада гетеротрофии в рост популяции миксотрофов является использование субстратов, меченных радиоактивными изотопами углерода C^{14} . Этот подход в 2006 г. применил Адольф с соавторами [27]. Суть его заключается в том, что в нескольких экспериментах один из источников углерода для исследуемой культуры — неорганический карбонат $NaHCO_3$ или же клетки пищевых организмов — содержит атомы углерода C^{14} . По активности атомов C^{14} , находящихся в биомассе, можно судить об интенсивности включения того или иного субстрата в клетки исследуемых организмов. Этот же принцип можно использовать и в экспериментах с применением субстратов, меченных стабильными изотопами углерода C^{13} [29]. Нужно подчеркнуть, что сами по себе такие методы позволяют судить лишь об ак-

тивности включения используемого субстрата в биомассу, но не о балансе авто- и гетеротрофии. Поэтому на данном этапе развития изотопных методов исследования миксотрофии они должны применяться в комбинации с другими подходами, как это и было сделано в работе Адольфа с соавторами [27].

Принимая во внимание недостатки существующих методик, все они не дают точной количественной оценки баланса авто- и гетеротрофии у миксотрофов. Разработка надежных и вместе с тем доступных способов оценки этого баланса, в том числе *in situ*, — дело будущего.

Факторы среды, регулирующие миксотрофный рост

Следующий чрезвычайно важный для экологов вопрос: каким образом регулируется миксотрофия? В какой момент автотрофные организмы начинают ассимилировать растворенное органическое вещество или даже охотиться на других представителей микромира? Естественным было предположить, что автотрофное питание используется микроорганизмами при хорошем освещении и достаточной концентрации неорганических источников азота и фосфора, необходимых для фотосинтеза и роста, тогда как присутствие в среде подходящих органических субстратов и/или пищевых организмов способствует гетеротрофному питанию [30, 31]. Однако более поздние эксперименты показали, что регуляция миксотрофии имеет в основе более сложные механизмы. Так, выяснилось, что хорошее освещение может индуцировать не только фотосинтез, но и фагоцитоз у протистов, а органические субстраты способны ускорять фиксацию неорганического углерода, поставляя организмам необходимые биогенные элементы [32, 33, 23]. Во многих исследованиях высказываются предположения о том, что и другие, порой неожиданные, факторы (температура, турбулентность среды, фаза жизненного цикла) могут играть роль триггеров.

На сегодняшний день мы не понимаем всех принципов регуляции миксотрофии у микроорганизмов и можем только констатировать, что, по всей видимости, не существует универсальных законов для всех миксотрофов. Не стоит забывать и о том, что существующие методы оценки баланса миксотрофии, о которых мы говорили выше, несовершенны, а значит исследователи могут упускать из виду важные факты во время экспериментов по регуляции миксотрофии. Несомненно одно: понять пути регуляции миксотрофии и успешно применить эти знания в экологии и биогеохимии будет невозможно до тех пор, пока явление миксотрофии не будет изучено с точки зрения биологии клеток.

Миксотрофия с точки зрения цитофизиологии

Миксотрофия — это комплексный тип метаболизма, сочетающий в себе несколько стратегий (рис. 2). С одной стороны, клетке необходимо поддерживать

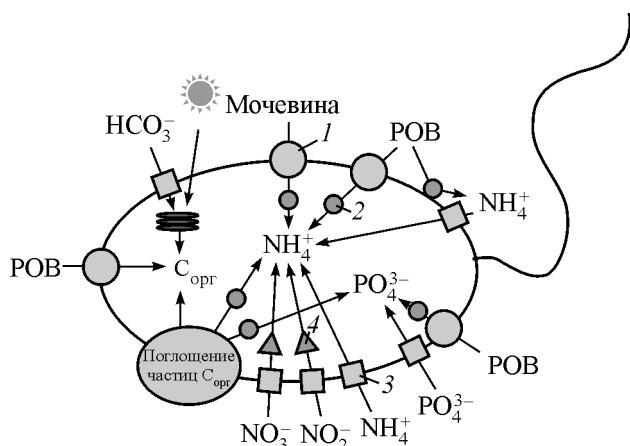


Рис. 2. Возможные пути поступления углерода, азота и фосфора в клетку миксотрофного организма.

POB — растворенное органическое вещество; $C_{орг}$ — углерод органических веществ; 1 — транспортеры органических веществ; 2 — ферменты, осуществляющие гидролиз органических веществ с высвобождением неорганических ионов; 3 — транспортеры неорганических ионов; 4 — ферменты, осуществляющие восстановление неорганических ионов.

молекулярный фотосинтетический аппарат и весь набор ферментов цикла Кальвина, необходимые для фотосинтеза и фиксации неорганического углерода. С другой стороны, для гетеротрофного роста нужны мембранные транспортеры простых органических веществ, зачастую экто- и экзоферменты для внеклеточного гидролиза органических полимеров или же фагоцитарная активность с последующим перевариванием при помощи набора литических ферментов в случае фаготрофного питания. Таким образом, миксотрофный рост представляется весьма энергозатратным, и организм всегда должен поддерживать оптимальный баланс физиологических затрат и выгоды. Молекулярные механизмы того, как осуществляется тонкая регуляция, поддерживающая этот баланс, включая сигнальные пути, индуцирующие миксотрофию, дифференциальную экспрессию генов, активацию фагоцитарной активности и распознавание пищевых организмов, исследуются клеточными биологами. Большое количество ресурсов, которые использует клетка в процессе миксотрофного роста, должно быть оправдано преимуществами такого питания.

Физиологическая роль миксотрофии

Первой гипотезой, до сих пор не утратившей своей актуальности, была гипотеза о том, что способность к миксотрофному росту — это возможность получать углерод в случае, когда невозможен фотосинтез, например, когда освещение недостаточно. В этой же ситуации органические молекулы могут служить и источником электронов для выработки энергии в дыхательной цепи и для восстановительных процессов организма. Действительно, во многих работах было показано, что фагоцитоз способствует поддержанию роста при низком освещении [34, 30, 35]. Однако были

также обнаружены виды, неспособные к фагоцитозу в темноте и даже при относительно низкой освещенности. В то же время у этих организмов, например динофлагеллят *Prorocentrum minimum*, с ростом освещенности возрастал и уровень фагоцитарной активности [32].

Следующим предположением о физиологической роли миксотрофии было предположение о том, что в водах, бедных неорганическими источниками фосфора и азота, такими как нитрат, аммоний, фосфат, эти важнейшие биогенные элементы могут быть получены из органических соединений. Данное предположение было косвенно подтверждено экспериментами, где недостаток неорганических субстратов индуцировал фагоцитоз или осмотрофное поглощение органических веществ. Так, известно, что при недостатке ионов аммония и нитрата в среде многие микроорганизмы поглощают мочевины [36, 37]. В клетке мочевина может быть разложена на неорганический углерод и аммоний — классический источник азота для большинства планктонных организмов, который может быть использован в синтезе белков [38]. Разложение мочевины может осуществляться ферментами уреазы и лигазой мочевины и диоксида углерода (НФ 6.3.4.6), или амидолизом мочевины, которые широко распространены среди микроорганизмов [39, 40]. Кроме того, наличие у многих планктонных протистов и бактерий внутриклеточных и внеклеточных гидролитических ферментов, разлагающих пептиды с высвобождением аммония, свидетельствует о том, что азот может поступать в клетку и за счет фаготрофной миксотрофии [41, 42].

Однако другие исследования показали, что некоторые организмы питаются миксотрофно и при наличии достаточного количества неорганических источников азота и фосфора. Это послужило поводом для предположения о том, что с помощью миксотрофного питания организмы могут получать микроэлементы, витамины и различные факторы роста, но какие именно — до сих пор неизвестно [43—45].

Вероятно, физиологическая роль миксотрофии различна в зависимости от доступного субстрата и исследуемого организма, а для окончательных выводов необходимы цитологические эксперименты, позволяющие проследить судьбу органических веществ, потребляемых миксотрофами, например, с использованием субстратов, меченных стабильными или радиоактивными изотопами [46, 47].

Экспрессия генов во время миксотрофного роста

Как уже упоминалось выше, микроорганизмы, растущие в различных условиях и использующие автотрофный и миксотрофный типы питания, должны экспрессировать различные наборы генов в целях экономии клеточных ресурсов. При этом дифференциально могут экспрессироваться гены гидролитических ферментов и ферментов метаболизма простых органических веществ (глюкозы, аминокислот, мочевины и

т. п.), гены фотосинтетического аппарата, а также гены мембранных транспортеров органических веществ. Например, поступление мочевины в клетку из окружающей среды у одноклеточных эукариотических организмов обусловлено высоко-аффинными активными транспортерами DUR3, аквапоринами, амидными каналами [48, 49].

Еще в 1998 г. было показано, что морские цианобактерии *Prochlorococcus* sp. снижали экспрессию гена одного из белков фотосистемы II *pbsA* при добавлении глюкозы в культуру, содержащуюся в темноте, по сравнению с культурой, содержащейся в темноте, но без добавления глюкозы [50]. Тогда на этом основании было сделано предположение о возможности миксотрофного роста цианобактерий *Prochlorococcus* sp. на глюкозе, которое было подтверждено лишь десять лет спустя [51]. В своей работе авторы не только показали, что цианобактерии могут поглощать глюкозу из окружающей среды даже при очень низких ее концентрациях, сопоставимых со средней концентрацией глюкозы в Мировом океане, но и исследовали влияние глюкозы на экспрессию нескольких генов с помощью ПЦР с обратной транскрипцией в режиме реального времени. Они показали, что при добавлении глюкозы в среду (1 мкмоль/л) резко возрастала экспрессия генов, вовлеченных в метаболизм глюкозы: генов *zwf* и *gnd*, кодирующих ферменты пентозофосфатного пути, а также гена *dld*, кодирующего D-лактат:НАД⁺ оксидоредуктазу (НФ 1.1.1.28) или D-лактат дегидрогеназу. В меньшей степени, но все же более чем в 3 раза по сравнению с автотрофным контролем, увеличивалась экспрессия гена *melB*, кодирующего предполагаемый мембранный транспортер сахаров.

Исследователи из Китая также использовали ПЦР в режиме реального времени для изучения экспрессии трех генов микроводорослей *Chlorella sorokiniana* в миксотрофных и автотрофных условиях [52]. В числе исследуемых генов был ген *rbcL*, кодирующий 3-фосфо-D-глицерат карбоксилазу (НФ 4.1.1.39) — большую каталитическую субъединицу рибулозобисфосфаткарбоксилазы (RuBisCO), которая играет ключевую роль в пути фиксации неорганического углерода — цикле Кальвина. Авторы культивировали водоросли в автотрофных условиях, а также в среде, содержащей глюкозу в качестве субстрата. Уровень экспрессии гена *rbcL* во время автотрофного роста в отсутствие глюкозы был ожидаемо высоким в логарифмической фазе роста культуры и снижался более чем в два раза в стационарной фазе, при этом оставаясь высоким. При наличии глюкозы в среде исследуемый ген практически не экспрессировался ни в одной из фаз роста культуры. Это свидетельствовало о том, что уровень фотосинтетической активности *C. sorokiniana* падал при наличии глюкозы в среде. Интересно, что несколькими годами ранее другие исследователи показали, что уровень фотосинтетической активности водорослей *Nannochloropsis* sp. не зависел от того, содержалась культура в авто- или миксотрофных условиях, в отличие от интенсивности дыхания, которая заметно увеличивалась во время миксотрофного роста [53]. Тем не менее тот факт, что при наличии подходящих органических суб-

стратов некоторые автотрофные организмы могут переходить к миксотрофному питанию, снижая или даже прекращая фотосинтетическую активность, свидетельствует о том, что миксотрофы способны регулировать экспрессию необходимых генов. Этот вывод очень важен, так как еще недавно многие авторы полагали, что фотосинтез и гетеротрофное питание во время миксотрофного роста происходят одновременно и независимо [54, 55].

Помимо исследования экспрессии отдельных генов возможно изучение набора всех белков организмов при культивировании в различных условиях. Такой подход был недавно применен при сравнительном анализе протеомов динофлагеллят *Prorocentrum micans*, растущих автотрофно и миксотрофно [56]. Этим жгутиконосцев культивировали в автотрофных и миксотрофных условиях, выделяли из лизатов клеток общую белковую фракцию и разделяли белки двумерным электрофорезом. В результате было обнаружено, что некоторые белки присутствовали в протеоме исключительно при автотрофном росте, а некоторые — только при миксотрофном. Кроме того, количественный анализ с помощью MALDI-TOF масс-спектрометрии показал, что количество многих белков меняется в зависимости от типа питания. Это говорит о том, что в случае *P. micans* возможно включение/выключение генов, ответственных за фотосинтез и гетеротрофию, а также тонкая регуляция их экспрессии в соответствии с условиями среды и используемым типом питания.

Примечательно, что из 1200 белков протеома всего лишь 27 белков (2.3 %) экспрессировались по-разному при автотрофном и миксотрофном росте, причем 12 из них были обнаружены только в миксотрофных условиях. Очевидно, что различия даже в крошечной части экспрессируемых генов могут значительно влиять на морфологию и физиологию микроорганизмов. К сожалению, лишь 5 белков из исследованных 27 удалось идентифицировать путем выравнивания их аминокислотных последовательностей, полученных методом MALDI-TOF, против белков, занесенных в базы данных. При этом точную функцию этих белков невозможно установить по причине отсутствия генетической информации, относящейся непосредственно к динофлагеллятам. Планктонные протисты в целом очень плохо представлены в геномных и протеомных базах данных и это является серьезной проблемой при их изучении [57]. В последнее время данной проблеме стали уделять гораздо больше внимания [1], поэтому есть надежда, что скоро ситуация изменится в лучшую сторону.

Механизмы регуляции экспрессии генов в миксотрофных условиях

В настоящее время регуляция экспрессии генов в миксотрофных условиях гораздо лучше изучена у бактерий, чем у эукариотических организмов, причем большинство исследований проводится на цианобактериях — важных первичных продуцентах, способных утилизировать небольшие органические вещества.

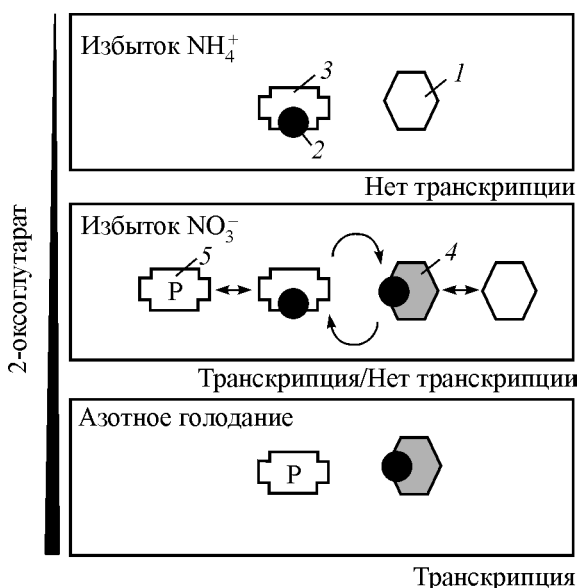


Рис. 3. Взаимодействие белков NtcA, PII и PipX при регуляции азотного метаболизма цианобактерий (по: Espinosa et al. [68], модифицировано).

1 — неактивный белок NtcA; 2 — белок PipX; 3 — белок PII; 4 — активированный белок NtcA; 5 — фосфорилированный белок PII. Стрелка слева показывает направление уменьшения концентрации 2-оксоглутарата в клетке. При наличии аммония в среде и низкой концентрации 2-оксоглутарата в клетке белок PipX связан с PII. В это время NtcA неактивен. При промежуточной концентрации 2-оксоглутарата белок PipX связывается то с PII, то с NtcA, активируя его. Активированный NtcA запускает транскрипцию генов, ответственных за утилизацию альтернативных источников азота, но случаи инициации транскрипции этих генов еще редки из-за конкуренции за связывание белка PipX с белком PII. Азотное голодание и высокая концентрация 2-оксоглутарата в клетке благоприятствуют связыванию PipX с NtcA, его активации и инициации контролируемых им генов. При этом белок PII фосфорилирован и находится в неактивном состоянии.

Так, известно, что цианобактерии поглощают и катаболизируют глюкозу. Кроме того, они способны использовать азот мочевины в условиях азотного голодания.

Одним из базовых механизмов регуляции транскрипции генов у прокариот является наличие альтернативных σ -субъединиц бактериальной РНК-полимеразы, осуществляющей транскрипцию. РНК-полимераза транскрибирует различные группы генов в зависимости от того, какая из σ -субъединиц включена в ее состав [58]. Одной из σ -субъединиц цианобактерий является белок SigE. На цианобактериях *Synechocystis* sp. PCC 6803 было показано, что мутанты по гену sigE по сравнению с диким типом содержали гораздо меньше транскриптов генов важных путей катаболизма глюкозы: гликолитического и окислительного пентозофосфатного. Кроме того, у таких мутантов активность ферментов окислительного пентозофосфатного пути — D-глюкозо-6-фосфат:НАДФ⁺ оксидоредуктазы (НФ 1.1.1.49) и 6-фосфо-D-глюконат:НАДФ⁺ оксидоредуктазы (НФ 1.1.1.44) — была очень низкой, при этом не происходило увеличения активности этих ферментов в темноте, как это наблюдается в случае дикого типа, а также был снижен уровень транспорта глюкозы в клетку. В результате мутантные клетки

были неспособны расти в миксотрофных условиях [59]. Помимо регуляции катаболизма сахаров, субъединица SigE наряду с субъединицами SigB и SigC вовлечена в регуляцию экспрессии генов при недостатке азота [60].

Нужно отметить, что большинство работ о механизмах регуляции экспрессии генов у миксотрофов затрагивают вопросы регуляции экспрессии генов, вовлеченных в метаболизм азота. Дело в том, что азот — важнейший биогенный элемент, лимитирующий рост фитопланктона в океане. От концентрации биологически доступного азота зависит интенсивность фиксации неорганического углерода и продукция биомассы в процессе фотосинтеза, а значит и благополучие всей экосистемы [61, 62]. Основными источниками азота для автотрофных организмов являются ионы нитрата и аммония, но зачастую концентрация их в морской воде очень низка и не может поддерживать рост большого числа фотосинтетиков. Тогда на помощь миксотрофам приходят альтернативные источники азота — азотсодержащие органические вещества, такие как мочевины и аминокислоты [63]. Благодаря уникальной роли азота в функционировании экосистем вопросам регуляции азотного метаболизма уделяется особое внимание, в том числе и регуляции потребления органического азота фотосинтезирующими организмами.

На сегодняшний день лучше всего изучена регуляция метаболизма азота у цианобактерий. Эти организмы в отсутствие наиболее подходящего источника азота — аммония — начинают потреблять азот из других соединений, в том числе из мочевины. Цианобактерии воспринимают концентрацию доступного аммония по концентрации внутриклеточного 2-оксоглутарата — вещества, необходимого в процессе синтеза глутаминовой кислоты, в ходе которого один ион аммония соединяется с двумя молекулами 2-оксоглутарата. При этом у цианобактерий синтез 2-оксоглутарата является завершающей реакцией цикла Кребса, следовательно, количество 2-оксоглутарата в клетке напрямую зависит от ассимиляции аммония [64].

Переход клетки с потребления аммония на потребление других источников азота обеспечивается белком-регулятором транскрипции NtcA, принадлежащим к семейству белков CAP — активаторов генов катаболизма [65]. Если концентрация аммония в среде низка, то белок NtcA напрямую активирует транскрипцию генов, участвующих в поглощении и ассимиляции азота из прочих соединений. Помимо белка NtcA, контроль азотного метаболизма осуществляется посредством регуляторного белка PII, широко распространенного среди различных групп живых организмов от бактерий до растений [66]. Активность PII также регулируется внутриклеточным 2-оксоглутаратом, но в отличие от белка NtcA высокая концентрация этого соединения во время, когда в среде отсутствует аммоний, ингибирует активность PII. Между NtcA и PII существуют тонкие регуляторные отношения, когда один белок влияет на активность другого, и наоборот. Молекулярные основы этих взаимодействий были неизвестны до тех пор, пока в протеоме цианобактерий *Synechococcus* не был обнаружен небольшой белок

PirX [67] (рис. 3). При последующем экспериментальном исследовании PirX оказался посредником между NtcA и РП во время регуляции азотного метаболизма [68]. В соответствии с моделью взаимодействия, предложенной авторами, высокая концентрация аммония и низкая концентрация внутриклеточного 2-оксоглутарата способствуют связыванию PirX с белком РП, при этом белок NtcA остается неактивным. В свою очередь высокая концентрация 2-оксоглутарата в клетке приводит к формированию комплекса PirX с белком NtcA, тем самым активируя его и запуская транскрипцию генов, ответственных за утилизацию альтернативных источников азота. При промежуточных концентрациях 2-оксоглутарата, например, во время выращивания культуры на среде, содержащей нитрат, белки NtcA и РП конкурируют за связывание с PirX, таким образом регулируя активность друг друга.

Совершенно ясно, что, лишь расшифровав механизмы молекулярной регуляции клеточного ответа в условиях миксотрофного роста, мы сможем разобраться и в регуляции миксотрофии на уровне экосистем, а значит, цитологические исследования приобретают неоспоримое экологическое значение.

Заключение

Миксотрофное питание включает в себя целый спектр молекулярных механизмов, направленных на утилизацию органических веществ, поддержание фотосинтетического аппарата, синтез гидролитических ферментов, химическое распознавание пищевых организмов. В этом обзоре мы затронули лишь часть возможных направлений исследования миксотрофии на границе нескольких биологических дисциплин. Примечательно, что большинство работ экологической направленности имеет дело с планктонными протистами, а большинство работ, посвященных молекулярным механизмам и биохимическим основам миксотрофии, выполнено на примере бактерий. Этому есть объяснение.

Протисты — важнейшие первичные продуценты в океане, от их деятельности зависит бесперебойное функционирование цикла углерода, поддерживающего существование прочих живых организмов [61, 69]. Естественно, что способность многих протистов к миксотрофии вызывает интерес экологов. С одной стороны, благодаря миксотрофному росту может снижаться интенсивность фиксации атмосферного углекислого газа в процессе фотосинтеза, с другой — миксотрофия может иметь противоположный эффект в водах, бедных неорганическими субстратами, поставляя азот и фосфор для синтеза органических веществ. Особого внимания удостоена отдельная группа протистов — Dinoflagellata [12, 70]. В этой группе сосредоточено огромное количество миксотрофов, многие из которых производят различные виды токсинов и вызывают цветения воды, представляющие опасность для человека [71]. Похоже, способность динофлагеллят к миксотрофии приводит к учащению случаев цветения в эвтрофированных водах, богатых органическими веществами [33, 72].

Почему же, несмотря на очевидную необходимость детального изучения физиологии миксотрофных протистов и, в частности, динофлагеллят, практически все данные об экспрессии генов и ее регуляции во время миксотрофного роста получены при изучении цианобактерий? По-видимому, это связано с упомянутым выше отсутствием геномной информации по различным группам протистов, что чрезвычайно усложняет подобные цитологические исследования. Эта проблема особенно актуальна для динофлагеллят, известных своими огромными геномами [73, 74]. По причине очень больших размеров к 2011 г. не было секвенировано полностью ни одного генома динофлагеллят, хотя стремительное развитие и удешевление технологий секвенирования дают надежду на то, что в течение ближайших пяти лет этот рубеж будет взят [75]. В любом случае исследования миксотрофии продолжаются, и одним из приоритетных направлений является изучение физиологии миксотрофных протистов на клеточном уровне. Будем надеяться, что очень скоро мы, наконец, получим ответы на вопросы, поставленные уже более двадцати лет назад.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 10-04-00943 и 13-04-00703).

Список литературы

- [1] Caron D. A., Worden A. Z., Countway P. D., Demir E., Heidelberg K. B. Protists are microbes too: a perspective // *The ISME Journal*. 2009. V. 3. P. 4—12.
- [2] Telesh I., Postel L., Heerkloss R., Mironova E., Skarlato S. Zooplankton of the open Baltic Sea: extended atlas // *BMB Publ* 21. Meereswiss Ber Warnemunde. 2009. V. 76. P. 1—290.
- [3] Zengler K. Central role of the cell in microbial ecology // *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. 2009. V. 73. P. 712—729.
- [4] Falkowski P. G. The power of plankton // *Nature*. 2012. V. 483. P. S17—S20.
- [5] Canfield D. E., Thamdrup B., Kristensen E. Aquatic geomicrobiology. Elsevier Academic Press, 2005.
- [6] Jones R. I. Mixotrophy in planktonic protists as a spectrum of nutritional strategies // *Marine Microbial Food Webs*. 1994. V. 8. P. 87—96.
- [7] Sanders R. W. Mixotrophic protists in marine and freshwater ecosystems. *J. Eukaryot. Microbiol.* 1997. V. 38. P. 76—81.
- [8] Esteban G. F., Fenchel T., Finlay B. J. Mixotrophy in ciliates // *Protist*. 2010. V. 161. P. 621—641.
- [9] Sanders R. W. Alternative nutritional strategies in protists: symposium introduction and a review of freshwater protists that combine photosynthesis and heterotrophy // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2011. V. 58. P. 181—184.
- [10] Jones R. I. Mixotrophy in planktonic protists: an overview // *Freshwater Biology*. 2000. V. 45. P. 219—226.
- [11] Glibert P. M., Legrand C. The diverse nutrient strategies of harmful algae: focus on osmotrophy // *Ecology of harmful algae. Ecological Studies* / E. Graneli, J. Turner. Springer-Verlag, Heidelberg. 2006. V. 189. P. 81—93.
- [12] Stoecker D. K. Mixotrophy among dinoflagellates // *J. Eukaryot. Microbiol.* 1999. V. 46. P. 397—401.
- [13] Hinder S. L., Hays G. C., Edwards M., Roberts E. C., Walne A. W., Gravenor M. B. Changes in marine dinoflagella-

- te and diatom abundance under climate change // *Nature Climate Change*. 2012. V. 2. P. 271—275.
- [14] Mironova E. I., Telesh I. V., Skarlato S. O. Diversity and seasonality in structure of ciliate communities in the Neva Estuary (Baltic Sea) // *J. Plankton Research*. 2012. V. 34. P. 208—220.
- [15] Stoecker D. K., Johnson M. D., de Vargas C., Not F. Acquired phototrophy in aquatic protists // *Aquatic Microbial Ecology*. 2009. V. 57. P. 279—310.
- [16] Hansen P. J., Skovgaard A., Glud R. N., Stoecker D. K. Physiology of the mixotrophic dinoflagellate *Fragilidium subglobosum*. II. Effects of time scale and prey concentration on photosynthetic performance // *Marine Ecology Progress Series*. 2000. V. 201. P. 137—146.
- [17] Jeong H. J., Yoo Y. D., Seong K. A., Kim J. H., Park J. Y., Kim S., Lee S. H., Ha J. H., Yih W. H. Feeding by the mixotrophic red-tide dinoflagellate *Gonyaulax polygramma*: mechanisms, prey species, effects of prey concentration, and grazing impact // *Aquatic Microbial Ecology*. 2005. V. 38. P. 249—257.
- [18] Yoo Y. D., Jeong H. J., Kim M. S., Kang N. S., Song J. Y., Shin W., Kim K. Y., Lee K. Feeding by phototrophic red-tide dinoflagellates on the ubiquitous marine diatom *Skeletonema costatum* // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2009. V. 56. P. 413—420.
- [19] Kang N. S., Jeong H. J., Moestrup O., Shin W., Nam S. W., Park J. Y., De Salas M., Kim K. W., Noh J. H. Description of a new planktonic mixotrophic dinoflagellate *Paragymnodinium shiwhaense* n. gen., n. sp. from the coastal waters off Western Korea: morphology, pigments, and ribosomal DNA gene sequence // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2010. V. 57. P. 121—144.
- [20] Kang N. S., Jeong H. J., Yoo Y. D., Yoon E. Y., Lee K. H., Lee K., Kim G. Mixotrophy in the newly described phototrophic dinoflagellate *Woloszynskia cincta* from Western Korean waters: feeding mechanism, prey species and effect of prey concentration // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2011. V. 58. P. 152—170.
- [21] Jeong H. J. Mixotrophy in red tide algae *Raphidophytes* // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2011. V. 58. P. 215—222.
- [22] Li A., Stoecker D. K., Coats D. W. Use of the 'food vacuole content' method to estimate grazing by the mixotrophic dinoflagellate *Gyrodinium galatheanum* on cryptophytes // *J. Plankton Research*. 2001. V. 23. P. 303—318.
- [23] Moorthi S., Caron D. A., Gast R. J., Sanders R. W. Mixotrophy: a widespread and important ecological strategy for planktonic and sea-ice nanoflagellates in the Ross Sea, Antarctica // *Aquatic Microbial Ecology*. 2009. V. 54. P. 269—277.
- [24] Caron D. A., Sanders R. W., Lim E. L., Marrase C., Amaral L. A., Whitney S., Aoki R. B., Porter K. G. Light-dependent phagotrophy in the freshwater mixotrophic chrysophyte *Dinobryon cylindricum* // *Microb. Ecol.* 1993. V. 25. P. 93—111.
- [25] Li A., Stoecker D. K., Coats D. W., Adam E. J. Ingestion of fluorescently labeled and phycoerythrin-containing prey by mixotrophic dinoflagellates // *Aquatic Microbial Ecology*. 1996. V. 10. P. 139—147.
- [26] Medina-Sanchez J. M., Delip M., Casamayor E. O. Catalyzed reported deposition-fluorescence in situ hybridization protocol to evaluate phagotrophy in mixotrophic protists // *Appl. Environ. Microbiol.* 2005. V. 71. P. 7321—7326.
- [27] Adolf J. E., Stoecker D. K., Harding L. W. The balance of autotrophy and heterotrophy during mixotrophic growth of *Karlodinium micrum* (Dinophyceae) // *J. Plankton Research*. 2006. V. 28. P. 737—751.
- [28] Gisselson L., Carlsson P., Graneli E., Pallon J. Dinophysis blooms in the deep euphotic zone of the Baltic Sea: do they grow in the dark? // *Harmful Algae*. 2002. V. 1. P. 401—418.
- [29] Mulholland M. R., Boneillo G., Minor E. C. A comparison of N and C uptake during brown tide (*Aureococcus anophagefferens*) blooms from two coastal bays on the east coast of the USA // *Harmful Algae*. 2004. V. 3. P. 361—376.
- [30] Hansen P. J., Nielsen T. G. Mixotrophic feeding of *Fragilidium subglobosum* (Dinophyceae) on three species of *Ceratium*: effects of prey concentration, prey species and light intensity // *Marine Ecology Progress Series*. 1997. V. 147. P. 187—196.
- [31] Li A., Stoecker D. K., Coats D. W. Mixotrophy in *Gyrodinium galatheanum* (Dinophyceae): grazing responses to light intensity and inorganic nutrients // *J. Phycol.* 2000. V. 36. P. 33—45.
- [32] Stoecker D. K., Li A., Coats D. W., Gustafson D. E., Nann M. K. Mixotrophy in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum* // *Marine Ecology progress Series*. 1997. V. 152. P. 1—12.
- [33] Burkholder J. M., Glibert P. M., Skelton H. M. Mixotrophy, a major mode of nutrition for harmful algal species in eutrophic waters // *Harmful Algae*. 2008. V. 8. P. 77—93.
- [34] Skovgaard A. Mixotrophy in *Fragilidium subglobosum* (Dinophyceae): growth and grazing responses as functions of light intensity // *Marine Ecology Progress Series*. 1996. V. 143. P. 247—253.
- [35] Jeong H. J., Shim J. H., Kim J. S., Park J. Y., Lee C. W., Lee Y. Feeding by the mixotrophic thecate dinoflagellate *Fragilidium cf. mexicanum* on red-tide and toxic dinoflagellates // *Marine Ecology progress Series*. 1999. V. 176. P. 263—277.
- [36] Ильин Л. В. Взаимосвязь фотосинтетической активности и ассимиляции органических веществ у морских миксотрофных планктонных водорослей — проявление разных стратегий метаболизма // *Журн. общей биологии*. 2002. Т. 63. С. 407—417.
- [37] Solomon C. M., Collier J. L., Berg G. M., Glibert P. M. Role of urea in microbial metabolism in aquatic systems: a biochemical and molecular review // *Aquatic Microbial Ecology*. 2010. V. 59. P. 67—88.
- [38] Capone D. G. The marine nitrogen cycle // *Microbial ecology of the oceans*. Eds Kirchner, D. L. Wiley-liss, New York. 2000. P. 455—493.
- [39] Leftley J. W., Syrett P. J. Urease and ATP:urea amidolyase activity in unicellular algae // *J. Gen. Microbiology*. 1973. V. 77. P. 109—115.
- [40] Mobley H. L. T., Hausinger R. P. Microbial ureases: significance, regulation, and molecular characterization // *Microbiological Reviews*. 1989. V. 53. P. 85—108.
- [41] Stoecker D. K., Gustafson D. E. Cell-surface proteolytic activity of photosynthetic dinoflagellates // *Aquatic Microbial Ecology*. 2003. V. 30. P. 175—183.
- [42] Salerno M., Stoecker D. K. Ectocellular glucosidase and peptidase activity of the mixotrophic dinoflagellate *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae) // *J. Phycol.* 2009. V. 45. P. 34—45.
- [43] Raven J. A. Phagotrophy in phototrophs // *Limnol. Oceanogr.* 1997. V. 42. P. 198—205.
- [44] Stoecker D. K. Conceptual models of mixotrophy in planktonic protists and some ecological and evolutionary implications // *Europ. J. Protistology*. 1998. V. 34. P. 281—290.
- [45] Skovgaard A. A phagotrophically derivable growth factor in the plastidic dinoflagellate *Gyrodinium resplendens* (Dinophyceae) // *J. Phycol.* 2000. V. 36. P. 1069—1078.
- [46] Jøhmlich N., Schmidt F., Hartwich M., von Bergen M., Richnow H., Vogt C. Incorporation of carbon and nitrogen

- atoms into proteins measured by protein-based stable isotope probing (Protein-SIP) // *Rapid Communications in Mass Spectrometry*. 2008. V. 22. P. 2889—2897.
- [47] Pan C., Fischer C. R., Hyatt D., Bowen B. P., Hettich R. L., Banfield J. F. Quantitative tracking of isotope flows in proteomes of microbial communities // *Molecular and Cellular Proteomics*. 2011. V. 10. P. 1—11.
- [48] Wang W. H., Kohler B., Cao F. Q., Liu L. H. Molecular and physiological aspects of urea transport in higher plants // *Plant Sci*. 2008. V. 175. P. 467—477.
- [49] Raunser S., Mathai J. C., Abeyrathne P. D., Rice A. J., Zeidel M. L., Walz T. Oligomeric structure and functional characterization of the urea transporter from *Actinobacillus pleuropneumoniae* // *J. Molecular Biology*. 2009. V. 387. P. 619—627.
- [50] Garcia-Fernandez J. M., Hess W. R., Houmard J., Partensky F. Expression of the *pbsA* gene in the marine oxyphotobacteria *Prochlorococcus* spp. // *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 1998. V. 359. P. 17—23.
- [51] Gomez-Baena G., Lopez-Lozano A., Gil-Martinez J., Lucena J. M., Diez J., Candau P., Garcia-Fernandez J. M. Glucose uptake and its effect on gene expression in *Prochlorococcus* // *PLoS ONE*. 2008. V. 3. P. 1—11.
- [52] Wan M., Liu P., Xia J., Rosenberg J. N., Oyler G. A., Benenbaugh M. J., Nie Z., Qiu G. The effect of mixotrophy on microalgal growth, lipid content, and expression levels of three pathway genes in *Chlorella sorokiniana* // *Appl. Microbiol. Biotechnol*. 2011. V. 91. P. 835—844.
- [53] Xu F., Hu H., Cong W., Cai Z., Ouyang F. Growth characteristics and eicosapentaenoic acid production by *Nannochloropsis* sp. in mixotrophic conditions // *Biotechnology Letters*. 2004. V. 1. P. 51—53.
- [54] Martinez F., Orus M. I. Interactions between glucose and inorganic metabolism in *Chlorella vulgaris* strain UAM 101 // *Plant Physiol*. 1991. V. 95. P. 1150—1155.
- [55] Marquez F., Sasaki K., Kakizono T., Nishio N., Nagai S. Growth characteristics of *Spirulina platensis* in mixotrophic and heterotrophic conditions // *J. Ferment. Bioeng*. 1993. V. 76. P. 408—410.
- [56] Shim J., Klochkova T. A., Han J. W., Kim G. H., Yoo Y. D., Jeong H. J. Comparative proteomics of the mixotrophic dinoflagellate *Prorocentrum micans* growing in different trophic modes // *Algae*. 2011. V. 26. P. 87—96.
- [57] Kim G. H., Shim J. B., Klochkova T. A. The utility of proteomics in algal taxonomy: *Bostrychia radicans*/B. *moritziana* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) as a model study // *J. Phycol.* 2008. V. 44. P. 1519—1528.
- [58] Ермилова Е. В. Молекулярные аспекты адаптации прокарриот. Изд-во СПбГУ, 2007. 299 с.
- [59] Osanai T., Kanesaki Y., Nakano T., Takahashi T., Asayama M., Shirai M., Kanehisa M., Suzuki I., Murata N., Tanaka K. Positive regulation of sugar catabolic pathways in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 by the group 2 factor SigE // *J. Biol. Chem*. 2005. V. 280. P. 30 653—30 659.
- [60] Summerfield T. C., Sherman L. A. Role of sigma factors in controlling global gene expression in light/dark transitions in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC 6803 // *J. Bacteriol*. 2001. V. 189. P. 7829—7840.
- [61] Falkowski P. G., Barber R. T., Smetacek V. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production // *Science*. 1998. V. 281. P. 200—206.
- [62] Zehr J. P., Ward B. B. Nitrogen cycling in the ocean: new perspectives on processes and paradigms // *Appl. Environ. Microbiol*. 2002. V. 68. P. 1015—1024.
- [63] Berman T., Bronk D. A. Dissolved organic nitrogen: a dynamic participant in aquatic ecosystems // *Aquatic Microbial Ecology*. 2003. V. 31. P. 279—305.
- [64] Muro-Pastor M. I., Reyes J. C., Florencio F. J. Cyanobacteria perceive nitrogen status by sensing intracellular 2-oxoglutarate levels // *J. Biol. Chem*. 2001. V. 276. P. 38 320—38 328.
- [65] Herrero A., Muro-Pastor A. M., Flores E. Nitrogen control in cyanobacteria // *J. Bacteriol*. 2001. V. 183. P. 411—425.
- [66] Arcondeguy T., Jack R., Merrick M. PII signal transduction proteins, pivotal players in microbial nitrogen control // *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. 2001. V. 65. P. 80—105.
- [67] Burillo S., Luque I., Fuentes I., Contreras A. Interactions between the nitrogen signal transduction protein PII and N-acetyl glutamate kinase in organisms that perform oxygenic photosynthesis // *J. Bacteriol*. 2004. V. 186. P. 3346—3354.
- [68] Espinosa J., Forchhammer K., Burillo S., Contreras A. Interaction network in cyanobacterial nitrogen regulation: PipX, a protein that interacts in a 2-oxoglutarate dependent manner with PII and NtcA // *Molecular Microbiology*. 2006. V. 61. P. 457—469.
- [69] Longhurst A. R., Harrison W. G. The biological pump: profiles of plankton production and consumption in the upper ocean // *Progress in Oceanography*. 2003. V. 22. P. 47—123.
- [70] Jeong H. J., Yoo Y. D., Kim J. S., Seong K. A., Kang N. S., Kim T. H. Growth, feeding and ecological roles of the mixotrophic and heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic food webs // *Ocean Sci. J*. 2010. V. 45. P. 65—91.
- [71] Cembella A. D. Chemical ecology of eukaryotic microalgae in marine ecosystems // *Phycologia*. 2003. V. 42. P. 420—447.
- [72] Kudela R. M., Lane J. Q., Cochlan W. P. The potential role of anthropogenically derived nitrogen in the growth of harmful algae in California, USA // *Harmful Algae*. 2008. V. 8. P. 103—110.
- [73] Hackett J. D., Anderson D. M., Erdner D. L., Bhattacharya D. Dinoflagellates: a remarkable evolutionary experiment // *Amer. J. Botany*. 2004. V. 91. P. 1523—1534.
- [74] McEwan M., Humayun R., Slamovits C. H., Keeling P. J. Nuclear genome sequence survey of the dinoflagellate *Heterocapsa triquetra* // *J. Eukaryot. Microbiol*. 2008. V. 55. P. 530—535.
- [75] Wisecaver J. H., Hackett J. D. Dinoflagellate genome evolution // *Annu. Rev. Microbiol*. 2011. V. 65. P. 369—387.

Поступила 27 VI 2012

MIXOTROPHY IN MICROORGANISMS:
ECOLOGICAL AND CYTOPHYSIOLOGICAL ASPECTS

O. V. Matantseva and S. O. Skarlato

Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

ABSTRACT

Mixotrophy is the ability to combine autotrophic and heterotrophic modes of nutrition. It is widely spread in various microorganisms, particularly in such important plankton groups as dinoflagellates and cyanobacteria. Mixotrophy has a significant impact on our comprehension of the matter and energy flows in marine ecosystems, and therefore, it is an object of much attention for several recent decades. Nevertheless, the precise data on the balance of auto- and heterotrophy during the mixotrophic growth have been absent so far, which is due, first of all, to insufficient understanding of physiological and molecular ground of this phenomenon. In this review we discuss some ecological and cytophysiological aspects of investigation of mixotrophy in microorganisms as well as possible reasons for relatively slow progress in this area.

Key words: autotrophy, heterotrophy, mixotrophy, differential gene expression, physiology of microorganisms.