

# **Syanobakteerien fykobilisomien rakenteet eri elinympäristöissä**

Biokemian  
kandidaatintutkielma

Laatija(t):  
Maija Mäki

30.5.2025  
Turku

Kandidaatintutkielma

**Tutkinto-ohjelma, oppiaine:** Biokemia

**Tekijä(t):** Maija Mäki

**Otsikko:** Syanobakteerien fykobilisomien rakenteet eri elinympäristöissä

**Ohjaaja(t):** Henna Mustila

**Sivumäärä:** 20 sivua

**Päivämäärä:** 30.5.2025

Syanobakteerit ovat monimuotoinen fotosynteettisten bakteerien ryhmä. Ne käyttävät fotosynteesin valoenergian keräämiseen fykobilisomeja, jotka ovat suurikokoisia proteiini-komplekseja ja voivat stressitilassa toimia myös typen lähteenä. Tutkielman tarkoituksena on selvittää fykobilisomien rakenteita ja niiden eroavaisuuksia eri lajeilla ja eri elinympäristöissä sekä fykobilisomien mahdollisia sovelluskohteita. Fykobilisomit muodostuvat ydinproteiineista ja antenniproteiineista: nämä muodostuvat fykobiliproteiineista, kromoforeista ja linkkeriproteiineista. Perusyksikön muodostaa  $\alpha\beta$ -heterodimeeri, johon kromoforit ovat kovalenttisesti kiinnittyneinä.  $\alpha\beta$ -monomeerit muodostavat rengasmaisia  $\alpha\beta_3$ -trimeerejä, jotka kiinnittyvät toisiinsa linkkeriproteiineilla muodostaen sauvoja. Ydin muodostuu kahdesta, kolmesta tai viidestä sauvasta, joihin on kiinnittyneenä kuusi tai kahdeksan antennia. Fykobilisomien morfologia ja rakenne vaihtelee syanobakteerilajin ja elinympäristön mukaan. Syanobakteereilla esiintyy hemidiskoidisia, hemiellipsoidisia ja nippumaisia fykobilisomeja. Lisäksi fykobilisomien määrä ja rakenne voi muuttua valon määrän mukaan absorption tehostamiseksi. Etenkin valon värin mukaan tapahtuva kromaattinen akklimaatio on tunnistettu useilta syanobakteerilajeilta. Fykobilisomeille on löydetty useita mahdollisia sovelluskohteita väreinä ja lääkeaineina. Fykobilisomeja muokkaamalla voidaan myös tehostaa syanobakteerikasvatusten tuottoa.

**Avainsanat:** Syanobakteerit, fykobilisomit

## **Sisällysluettelo**

<b>1</b>	<b>Johdanto</b>	<b>4</b>
<b>2</b>	<b>Fykobilisomien rakenne ja toiminta</b>	<b>5</b>
2.1	Rakenteiden tutkiminen	7
2.2	Rakenteet eri lajien välillä: fykobilisomien morfologia	7
<b>3</b>	<b>Valon määrä ja laatu</b>	<b>10</b>
<b>4</b>	<b>Lämpötilan vaikutus rakenteisiin</b>	<b>13</b>
4.1	Kuumat ympäristöt: termofiilit	13
4.2	Kylmät ympäristöt: psykrofiilit	14
<b>5</b>	<b>Muut ympäristötekijät</b>	<b>15</b>
5.1	Typpi	15
5.2	Suolapitoisuus ja pH	16
<b>6</b>	<b>Sovelluskohteet</b>	<b>17</b>
6.1	Fykobiliproteiinit väriaineina	17
6.2	Fykobiliproteiinit lääketieteellisessä käytössä	18
6.3	Fykobilisomien muokkaus kasvatustuotannon tehostamiseksi	18
<b>7</b>	<b>Yhteenveto</b>	<b>20</b>
	<b>Lähteet</b>	<b>21</b>

# 1 Johdanto

Syanobakteerit eli sinilevät ovat yksi tärkeimmistä tuottajaorganismeista maapallolla. Ensimmäiset syanobakteerit ilmestyivät maapallolle jopa 3,5 miljardia vuotta sitten. Pitkän historiansa aikana ne ovat levittäytyneet kaikkiin elinympäristöihin niin merissä kuin maalla. Osa syanobakteereista on sopeutunut elämään äärimmäisissä olosuhteissa, kuten jäätiköillä, aavikoilla ja erittäin suolapitoisissa tai happamissa vesistöissä. Syanobakteerit olivat ensimmäisiä fotosynteesiin kykeneviä eliöitä ja ne aiheuttivat myös ilmakehän happipitoisuuden lisääntymisen, joka alkoi 2,4 miljardia vuotta sitten ja mahdollisti happea käyttävien eliöiden evoluution (Zheng ja muut 2021).

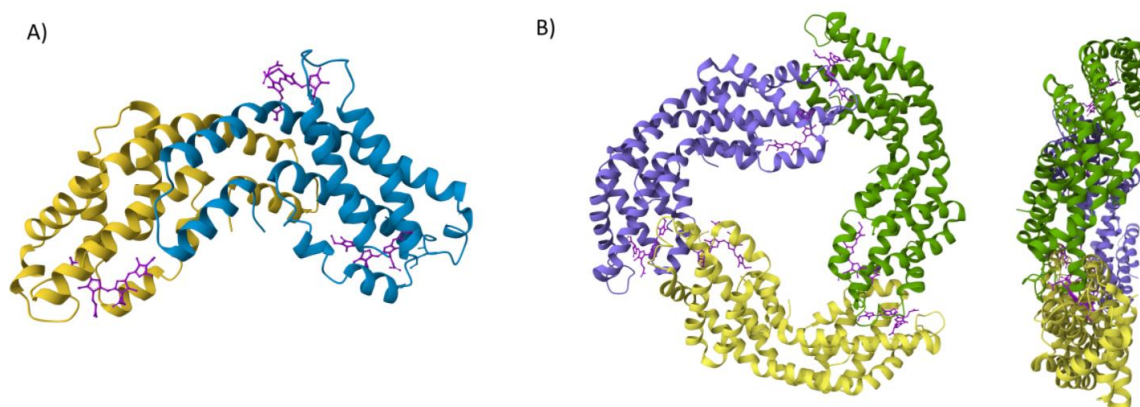
Fotosynteesissä Auringon valoenergiaa sitoutuu kemialliseksi energiaksi, kuten sokereiksi. Sekä autotrofit että heterotrofit käyttävät fotosynteesin tuotteita energialähteenään soluhengityksessä. Useimmat fotosynteettiset eliöt käyttävät fotosynteesin lähtöaineina hiilidioksidia ja vettä, jolloin sivutuotteena syntyy happea. Jotta fotosynteesi toimii tarpeeksi hyvin, on oltava tehokas tapa sekä kerätä valoenergiaa että siirtää sitä fotosynteesin reaktiokeskuksiin. Syanobakteereilla, punalevillä ja glaukofyyteillä on valoa kerääviä fykobilisomeja (Zheng ja muut 2021). Ne ovat proteiinikomplekseja, joissa on kromoforeina fykobiliinejä. Kasveilta ja muilta fotosynteettisiltä leviltä fykobilisomit ovat evoluution saatossa hävinneet, vaikka endosymbioositeorian mukaan niiden kloroplastit ovat alun perin syanobakteereilta (Green 2019). Fykobilisomien sijaan ne hyödyntävät valon absorbointiin vain klorofylliä sisältäviä komplekseja. Kuitenkin valon absorboinnin jälkeiset vaiheet tapahtuvat samantyyppisillä komplekseilla sekä fykobiliinejä että klorofylliä käyttävissä eliöissä. Valon absorboinnin jälkeen energia siirtyy fotosysteemi II:lle tai fotosysteemi I:lle. Tylakoidikalvolla tapahtuvien reaktioiden jälkeen energia siirtyy Calvin-Benson-sykliin, jossa hiilidioksidin sitominen suuremmiksi molekyyleiksi tapahtuu.

Tässä tutkielmassa tarkastellaan fykobilisomien rakenteita ja toimintaa sekä niiden selvittämistä. Pääasiallisena tarkastelun kohteena ovat fykobilisomien eroavaisuudet erilaisissa elinympäristöissä. Lisäksi käydään lyhyesti läpi fykobilisomien sovelluskohteita sekä teollisuudessa että kliinisessä käytössä.

## 2 Fykobilisomien rakenne ja toiminta

Fykobilisomin osia ovat fykobiliproteiinit, niihin kovalenttisesti liittyneet fykobiliinit sekä linkkeriproteiinit (Arteni ja muut 2009). Fykobiliproteiinit muodostuvat  $\alpha$ - ja  $\beta$ -polypeptideistä (kuva 1A). Kolme  $\alpha\beta$ -heterodimeeriä voi muodostaa rengasmaisen  $\alpha\beta_3$ -trimeerin (kuva 1B). Kaksi  $\alpha\beta_3$ -trimeeriä voi kiinnittyä vastakkain toisiinsa  $\alpha\beta_6$ -heksameeriksi. Trimeerit ja heksameerit liittyvät toisiinsa linkkeriproteiinien avustuksella muodostaen sauvamaisia rakenteita. Kromoforeina toimivat fykobiliinit ovat kovalenttisesti tioesterisidosten välityksellä liittyneinä  $\alpha$ - ja  $\beta$ -polypeptideihin (kuva 1).

Fykobilisomin ydinrakenne eli solukalvoon kiinnittyvä osa muodostuu kahdesta, kolmesta tai viidestä sauvasta. Tähän ydinrakenteeseen voi olla kiinnittyneenä kuudesta kahdeksaan antenniksi kutsuttua sauvaa. Antennit voivat myös olla erilaisissa konformaatioissa: päällimmäiset antennit voivat molemmat osoittaa ylös, alas tai toinen ylös ja toinen alas (Domínguez-Martín ja muut 2022).

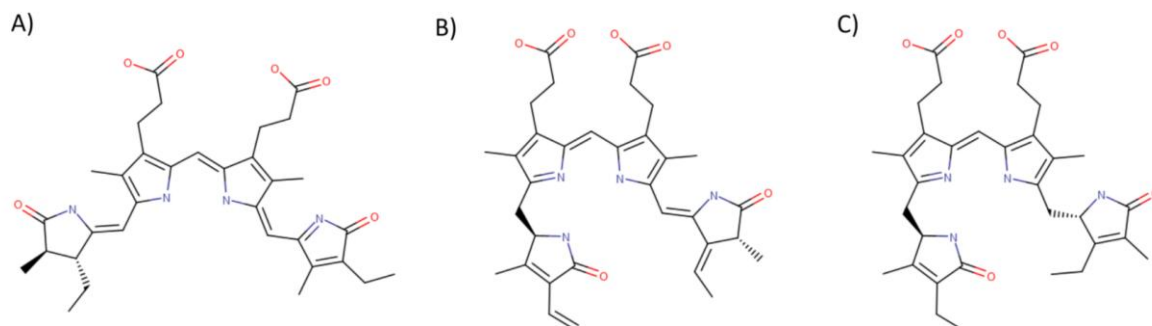


Kuva 1. Fykobilisomien fykosyaniinipeptidejä. A: *Cyanidium caldarium*-syanobakteerin fykobilisomin fykosyaniinin  $\alpha\beta$ -heteromeeri.  $\alpha$ - ja  $\beta$ -peptidit on värjätty sinisellä ja keltaisella ja kromoforiligandit violetilla. Kuva muokattu RCSB PDB:stä (RCSB.org), PDB ID: 1PHN (Stec ja muut 1999). B: *Thermosynechococcus vulcanus*-syanobakteerin fykobilisomin fykosyaniinin  $\alpha\beta_3$ -trimeeri.  $\alpha\beta$ -heterodimeerit on värjätty eri väreillä. Kromoforit on värjätty violetilla. Kuva muokattu RCSB PDB:stä (RCSB.org), PDB ID: 3DBJ (McGregor ja muut 2008).

Syanobakteerien fykobilisomeille on määritetty kolmenlaisia morfologisia rakenteita: hemidiskoidinen, hemieliipsoidinen ja nippumainen (Arteni ja muut 2009). Yleisin näistä on hemidiskoidinen, jota esiintyy useimmilla syanobakteereilla, punalevillä ja glaukofyyteillä. Hemieliipsoidisia fykobilisomeja on erällä punalevillä ja syanobakteereilla. Nippumaisia

fykobilisomeja on havaittu *Gloeobacter violaceus* -suvun syanobakteereilla: niillä ei ole tylakoidikalvoa ja fotosynteettiset koneistot ovat solukalvoon liitettyjä (Krogmann ja muut 2007).

Ydinproteiinit ovat aina allofykosyaniinia ja  $\alpha\beta_3$ -trimeereistä muodostuvia (Arteni ja muut 2009). Antenniproteiinit voivat muodostua myös  $\alpha\beta_6$ -heksameereista ja ne on jaoteltu kolmeen päätyyppiin niiden sisältämän fykobiliproteiinin ja sen sitoman fykobiliinin perusteella (Grebert ja muut, 2022). Yksinkertaisimmissa antenneissa on vain fykosyaniinia, joka sitoo punaista valoa absorboivaa fykosyanobiliiniä (PCB) (kuva 2A). Antenni voi myös muodostua fykosyaniinista ja fykoerytriini-I:stä, joka sitoo vihreää valoa absorboivaa fykoerytrobiliiniä (PEB) (kuva 2B). Monimutkaisimmissa antenneissa on fykosyaniinia, fykoerytriini-I:tä sekä fykoerytriini-II:ta, joka voi sitoa edellä mainittujen fykobiliinien lisäksi sinistä valoa absorboivaa fykourobiliiniä (PUB) (kuva 2C). Kromoforit ovat kiinnittyneinä fykobiliproteiineihin kovalenttisilla tioeetterisidoksilla. Fykobiliproteiinien absorptiomaksimit (500-670 nm) ovat klorofylli a:n absorptiomaksimien välissä (432 nm ja 665 nm) (Bryant ja Canniffe 2018). Allofykosyaniinin absorptiomaksimi on 653 nm, fykosyaniinin 616 nm ja fykoerytriinin 564 nm.



Kuva 2. Fykobilisomeissa esiintyvät kromoforit. A) Fykosyanobiliini, B) fykoerytriini, C) fykourobiliini.

Erialaisten fykobiliinien ansiosta syanobakteerit pystyvät hyödyntämään suurta osaa näkyvän valon spektristä, kun taas kasvit eivät pysty absorboimaan vihreää valoa. Lisäksi fykobilisomeilla on tehokas viritysennergiansiirto. Ainakin fenoliset ryhmät ovat tärkeitä energiansiirrossa (Zheng ja muut, 2021). Lisäksi linkkeriproteiinit osallistuvat energiansiirtoon kromoforien välillä. Fykobilisomeissa energia siirtyy suuremman energian

kromoforeilta alaspäin eli fykoerytriiniltä fykosyaniinille ja allofykosyaniinille. (Fälämaş ja muut 2020). Allofykosyaniiniytimestä energia siirtyy linkkeriproteiinin välityksellä. Ydinproteiinien solukalvoon kiinnittyneistä ja solukalvon läpäisevistä rakenteista energia siirtyy fotosynteesin reaktiokeskuksille, fotosysteemi I:lle tai fotosysteemi II:lle.

## 2.1 Rakenteiden tutkiminen

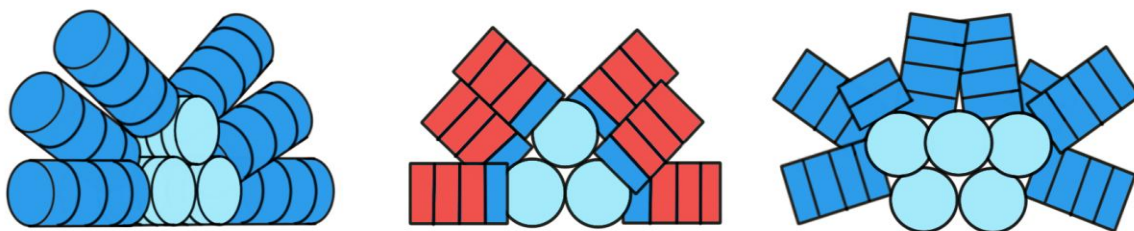
Fykobilisomit ovat vesiliukoisia proteiinikomplekseja. Koska ne voivat helposti dissosioitua, soluista eristyksen ajaksi stabilointiin tarvitaan korkean ionivahvuuden puskuri (Jiang ja Ho 2021). Kokonaiset fykobilisomit voidaan eristää sakkaroosin tiheysgradienttisentrifugaatiolla. Eri fykobiliproteiinit voidaan erotella nestekromatografian tai kromatografiakolonnin avulla.

Fykobilisomien rakennetta on selvitetty röntgenkristallografiolla 1990-luvulta alkaen (Green 2019). Kristallografia on kuitenkin rajoittunut fykobiliproteiinien heksameerien selvittämiseen. Elektronimikroskopialla on pystytty mallintamaan kokonaisten fykobilisomien rakenteita (Arteni ja muut 2009). Tällä menetelmällä on pystytty määrittämään fykobilisomien morfologisia perheitä: hemidiskoidiset, hemiellipsoidiset ja nippumaiset. Haasteena on kuitenkin ollut etenkin linkkeriproteiinien toiminta ja niiden selvittäminen (Green 2019).

Viimeisimpänä tutkimusmenetelmänä on ollut kryoelektronimikroskopia, jolla pystyttiin selvittämään koko fykobilisomin rakenne korkealla resoluutiolla (Green 2019). Fykobiliinien määrää ja suhteita pystytään tutkimaan fluoresenssin avulla. Fykobilisomien kuvantamisen lisäksi rakenteita ja niiden eroavaisuuksia voidaan vertailla geenisekvenssien avulla. Nykyisin on mahdollista mallintaa fykobilisomien ja sen osien rakenteita *in silico* mm. massaspektrometrian datan ja geenisekvenssien perusteella (Liu 2022). Esimerkiksi mallinnusohjelma AlphaFoldin avulla on mahdollista tuottaa 3D-rakenteita proteiineista, kuten fykobilisomeista.

## 2.2 Rakenteet eri lajien välillä: fykobilisomien morfologia

Hemidiskoidiset fykobilisomit ovat yleisin fykobilisomien morfologinen luokka syanobakteereilla. Niissä on joko kaksi, kolme tai viisi allofykosyaniiniydinsauvaa ja kuudesta kahdeksaan antennia (Gisriel ja muut 2024) (kuva 3). Niiden koko on 4,5-15 MDa ja ne sisältävät 300-750 biliiniä kromoforeina.

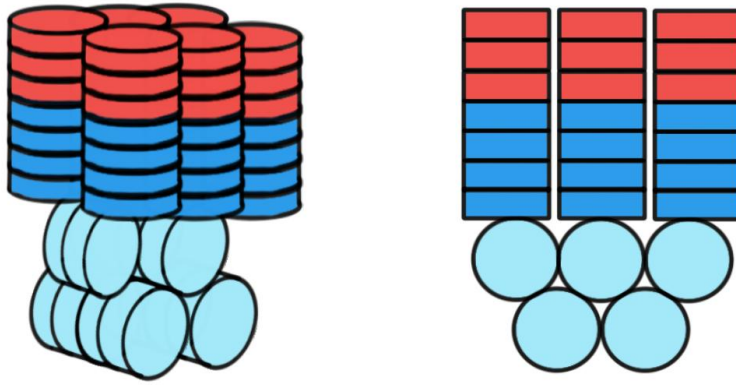


Kuva 3. Hemidiskoidisia fykobilisomeja. Vaaleansininen = allofykosyaniini, sininen = fykosyaniini, punainen = fykoerytriini. Kuva laadittu lähteen perusteella: (Bryant ja Canniffe 2018).

Hemiellipsoidisia fykobilisomeja löytyy lähinnä punaleviltä. Hemiellipsoidisia fykobilisomeja on löydetty kahdelta *Phormidium*-suvun syanobakteerilta (Reuter ja Müller 1993). Niitä on mahdollisesti *Synechococcus* ja *Synechocystis* -sukujen lajeilla.

Hemiellipsoidiset fykobilisomit ovat suurimpia: ne voivat olla jopa 17 MDa ja sisältää 2000 biliiniä (Gisriel ja muut 2024).

Nippumaisia fykobilisomeja on löydetty *Gloeobacter violaceukselta*. *G. violaceuksella* ei ole lainkaan tylakoidikalvoa, vaan fykobilisomit ovat kiinnittyneinä solukalvoon (Bryant ja Canniffe 2018). Tämän lajin fykobilisomin ydin muodostuu viidestä allofykosyaniiniyksiköstä kuten eräillä hemidiskoidisilla fykobilisomeilla (Krogmann ja muut 2007). Antennit osoittavat kuitenkin pois päin solukalvosta eivätkä ne ole levittyneet puoliympyrän muotoisesti (kuva 4). Antennit ovat myös pidemmät kuin hemidiskoidisilla fykobilisomeilla. Ne muodostuvat sekä fykosyaniinista että fykoerytriinistä. *G. violaceus* ei kykene kromaattiseen akklimaatioon kuten monet muut syanobakteerit: niiden fykobilisomien rakenne siis pysyy muuttumattomana eri valaistusolosuhteissa.



Kuva 4. Nippumainen fykobilisomi. Vaaleansininen = allofykosyaniini, sininen = fykosyaniini, punainen = fykoerytriini. Kuva laadittu lähteen perusteella: (Bryant ja Canniffe 2018).

### 3 Valon määrä ja laatu

Vedessä valon määrä ja laatu vaihtelee syvyyden mukaan. Vesi itsessään absorboi punaista valoa, joten ensimmäisenä spektristä suodattuvat pois punaisen valon aallonpituudet. Eri syanobakteerilajit ovat sopeutuneet erilaisiin valon määriin. Esimerkiksi *Synechococcus* ja *Prochlorococcus*, jotka ovat vastuussa neljänneksestä meriekosysteemien primäärituotosta (Mackey ja muut 2017), ovat samoilla alueilla esiintyessään eri vesikerroksissa.

*Synechococcus* esiintyy enimmäkseen merien pintakerroksissa ja vähenee syvemmälle mentäessä. *Prochlorococcus* esiintyy enimmillään 20 m:n ja 200 m:n syvyyksissä (Mackey ja muut 2017). *Prochlorococcus* on siitä erityinen syanobakteerikanta, ettei sillä ole fykobilisomeja. *Synechococcusella* fykobilisomit ja niiden rakenne määrittävät, minkälaista valoa ne voivat hyödyntää parhaiten. Vain fykosyaniinia sisältävät solut pystyvät erityisesti absorboimaan oranssia ja punaista valoa ja ovat väriltään vihreitä. Fykosyaniinin lisäksi fykoerytriiniä sisältävät solut voivat absorboida vihreää ja sinistä valoa ja ovat väriltään punaisia (Stomp ja muut 2007).

Kolodny ja muut havaitsivat, että sekä fykoerytriinin ja klorofyllin määrä kasvavat *Synechococcus*-suvun syanobakteereilla Punaisellamerellä syvemmälle mentäessä (Kolodny ja muut 2022). Tulos viittaa siihen, että syanobakteerien fykobilisomien määrä ja rakenne voi muuttua valon määrän mukaan. Tämä on tosin vain kesällä, jolloin vesi pysyy liikkumattomana. Talvella lämpötilaerojen vaikutuksesta vesi sekoittuu jatkuvasti, jolloin vastaavaa akklimaatiota ei tapahdu. Syanobakteerien fykobilisomien määrä ja rakenne voi muuttua siis vuodenajan mukaan. Lisäksi Kolodny ja muut havaitsivat, että tutkittujen syanobakteerien fluoresenssin elinikä lyhenee syvemmälle mentäessä, mikä viittaa tehokkaampaan energiansiirtoon. Tämä tarkoittaisi myös, että fotosynteesin fotokemiallinen kvanttisaanto olisi suurempi.

Myös veden sameus vaikuttaa syanobakteereiden esiintyvyyteen: vedessä esiintyvä orgaaninen aines ja sedimentit vaimentavat sinistä valoa (Stomp ja muut 2007).

Vähäravinteisissa, kirkkaissa vesistöissä valon spektrin huippu on vihreällä aallonpituudella. Tällöin punaiset syanobakteerit ovat enemmistössä. Kohtalaisen sameissa vesistöissä, kuten keskiravinteisissa järvissä ja rannikkoalueilla, veden spektri osuu sekä punaisten että vihreiden syanobakteerien absorptiomaksimien kohdalle. Tällöin molemmat voivat elää samassa ympäristössä. Rehevöityneissä vesistöissä veden spektrin huippu on sameuden vuoksi siirtynyt punaiseen aallonpituuteen, jolloin vihreät syanobakteerit ovat enemmistössä.

Kromaattisessa akklimaatioissa eli fotoakklimaatioissa fykobilisomien rakenne muuttuu valon määrän ja laadun mukaan (Mondal ja muut 2024). Yksittäinen syanobakteeri kykenee muuttamaan omia antennirakenteitaan vaihtelevien valo-olosuhteiden mukaan, jotta saatavilla oleva valo voidaan hyödyntää mahdollisimman tehokkaasti. Kaikki syanobakteerilajit eivät kuitenkaan kykene fotoakklimaatioon, ja erilaisten fotoakklimaatiotyyppeiden esiintyvyys on lajikohtaista.

Tyyppin 1 fotoakklimaatio ei vaikuta fykobiliproteiineihin eikä biliineihin (Mondal ja muut 2024). Se vaikuttaa ainoastaan ytimen, antennien ja fotosysteemin välisiin linkkeriproteiineihin, CpcG1:een ja CpcL:ään. Punaisessa valossa CpcG1 yhdistää allofykosyaniiniytimen antenneihin, mutta vihreässä valossa CpcL-proteiini yhdistää antennisysteemin ilman ydintä suoraan fotosysteemiin. Vihreässä valossa siis pelkät antennit voivat olla yhdistettynä fotosysteemiin. Säättely tapahtuu punaiselle valolle reagoivan fotoreseptorin välityksellä.

Tyyppin 2 fotoakklimaatioissa antennien pituus vaihtelee valon laadun mukaan (Sanfilippo ja muut 2019). Fykobilisomeissa on pidemmät fykoerytriiniantennit vihreässä valossa. Punaisessa valossa fykoerytriiniä sisältävien antenniproteiinien määrä vähenee. Tyyppin 2 fotoakklimaatio vaikuttaa ainoastaan fykoerytriinien määrään. Fykosyaniinin määrä ei muutu valon laadun mukaan.

Tyyppin 3 fotoakklimaatioissa vihreä valo kasvattaa fykoerytriiniä sisältävien antennien määrää, kun taas punainen valo kasvattaa fykosyaniinia sisältävien antennien määrää (Sanfilippo ja muut 2019). Lisäksi kromoforien määrät vaihtelevat: PCB:n määrä on suurempi punaisessa valossa ja PEB:n määrä suurempi vihreässä valossa.

Tyyppin 4 fotoakklimaatio vaikuttaa ainoastaan kromoforeihin eikä fykobiliproteiineihin: sininen valo lisää PUB:n määrää ja vihreä valo PEB:n määrää (Mondal ja muut 2024; Sanfilippo ja muut 2019). Tämän tyyppin fotoakklimaatiota tapahtuu vain eräillä meressä elävillä syanobakteereilla. Esimerkiksi *Synechococcusella* fykoerytriinin sisältämän PUB:n ja PEB:n suhde vaihtelee valon laadun mukaan.

Kaukopunaisen valon fotoakklimaatioissa (Far-red light photoacclimation, FaRLiP) syanobakteerien fykobilisomien rakenne voi muuttua siten, että ne voivat maksimoida fotosynteesin tuottonsa kyseisessä aallonpituudessa (Gisriel ja muut 2024). FaRLiPissä sekä PSI, PSII ja fykobilisomi muuttuvat rakenteeltaan. Näkyvän valon aallonpituudessa

kasvavilla syanobakteereilla on useimmiten hemidiskoidiset fykobilisomit. FaRLiPin aikana fykobilisomeihin muodostuu pienempiä ydinrakenteita, joissa on punaista valoa absorboivia allofykosyaniinityyppejä. Esimerkiksi eräs *Synechococcus*-laji tuottaa FaRLiPissä fykobilisomytimiä, joiden absorptiomaksimi on pidemmällä aallonpituudella (~710 nm). Lisäksi ytimen muodostaa seitsemän alayksikköä, joista viittä esiintyy ainoastaan FaRLiPin aikana.

## 4 Lämpötilan vaikutus rakenteisiin

Syanobakteereja elää eri lämpötilan ympäristöissä. Jotkin syanobakteerit kykenevät elämään äärimmäisissä lämpötiloissa, kuten aavikoilla ja jäätiköillä. Tällöin ne tarvitsevat erilaisia sopeutumia pystyäkseen elämään. Äärimmäisissä lämpötiloissa myös fykobilisomien rakenteiden on oltava kyseiseen lämpötilaan sopeutuneita, sillä solun energiantuotanto ja hengissä pysyminen on vahvasti niistä riippuvainen.

### 4.1 Kuumat ympäristöt: termofiilit

Termofiilisiä syanobakteereja on kuumissa elinympäristöissä, kuten kuumissa lähteissä. Vaikka lämpötila vaikuttaa suuresti fotosynteesin valoreaktioiden komponenttien toimintaan, eräät syanobakteerilajit pystyvät yhteyttämään jopa 73 °C lämpötilassa (Puzorjov ja McCormick 2020). Ainakin neljä syanobakteerilajia kykenee ylläpitämään autotrofista kasvua eli toimivia fykobilisomeja yli 60 °C lämpötilassa. Suuret lämpötilat vaativat kuitenkin erilaisia fykobilisomien aminohappokoostumuksia mesofiileihin eli normaalilämpötilassa kasvaviin syanobakteereihin verrattuna.

19 eri suvun termofiilejä analysoitaessa Tang ja muut havaitsivat, että fykoerytriiniä koodaavia geenejä oli vain kahdella suvulla (Tang ja muut 2023). Muiden termofiilien antennit olivat siis vain fykosyaniiniista koostuvia. Lisäksi kahdella fykoerytriinigeenejä kantavalla suvulla ei ole PUB:n biosynteesiin liittyviä geenejä.

Eräät aminohapot ovat fykobilisomeissa termofiileillä yleisempiä kuin vastaavilla mesofiileillä (Tang ja muut 2023). Allofykosyaniinin  $\alpha$ -alayksikössä on termofiileillä glutamaattia 3,31 %, kun taas mesofiileillä vastaava osuus on 2,17 %.  $\beta$ -alayksikössä seriiniä on termofiileillä 6,34 % ja mesofiileillä 9,01 %. Lisäksi termofiilien fykobiliiniä hajottavissa lyaasientsyymeissä glysiiniä on 7,45 % ja lysiiniä 3,15 %. Vastaavat osuudet mesofiileillä ovat 8,00 % ja 2,32 %. Analysoiduissa syanobakteeritermofiilien proteiineissa alaniini oli yleisin aminohappo. Tämä vastaa yleisesti termofiilien proteiinien mukautumista korkeisiin lämpötiloihin: glysiini, lysiini, seriini ja asparagiini ovat usein termofiileilla korvattu alaniinilla, arginiinilla, treoniinilla ja glutamaatilla (Tang ja muut, 2023). Alaniinin suuren määrän voi selittää lisääntynyt hydrofobisuus ja sitä kautta proteiinin joustavuuden vähentyminen, mikä lisää pysyvyyttä korkeissa lämpötiloissa.

## 4.2 Kylmät ympäristöt: psykrofiilit

Syanobakteereja elää kylmissä ympäristöissä, kuten napa-alueilla ja vuoristoissa (Quesada ja Vincent 2012). Tällaisilla alueilla lämpötila on alle 0 °C suuren osan vuodesta. Suuri osa näistä alueista on jään peitossa, mutta osa on sulaa, kylmää aavikkoa. Näissä ympäristöissä syanobakteerit voivat olla maaperässä, kivien päällä tai sisällä sekä jäässä tai lumessa. Kylmyyden lisäksi eliöiden pitää sietää kuivuutta, suuria lämpötilojen vaihteluita ja osmoottista stressiä. Jotkin syanobakteeriyhteisöt elävät kivien sisällä, jossa on kosteampaa ja lämpötilojen vaihtelu on pienempää. Eräät syanobakteerit muodostavat tummia yhteisöjä, joihin absorboituu enemmän lämpöä ja jossa voi olla nestemäistä vettä. Tällaisten sopeutumien lisäksi fykobilisomienkin täytyy olla kylmään sopeutuneita.

Verrattaessa erästä psykrofiilistä syanobakteerilajia (*Pseudanabaena* sp. LW0831) vastaavaan mesofiiliseen lajiin (*Arthrospira platensis*) huomattiin useita eroja niiden fykobilisomien fykosyaniinien välillä (Su ja muut 2017). Psykrofiilin fykosyaniinin sulamislämpö oli 16 °C mesofiilia alhaisempi (56 °C ja 72 °C). Sekä  $\alpha$ - että  $\beta$ -alaysiköiden sisältämien suolasiltojen määrä oli alhaisempi psykrofiilillä. Myös alaysiköiden välisiä suolasiltoja oli vähemmän. Erot johtuvat erilaisista aminohapposekvensseistä: esimerkiksi mesofiilin  $\alpha$ Arg79 ja  $\alpha$ Asp77 on korvaantunut psykrofiilissä  $\alpha$ Thr79:llä ja  $\alpha$ Ser77:llä. Vetysidoksia oli kuitenkin enemmän psykrofiilillä. Hydrofobisia vuorovaikutuksia on enemmän  $\beta$ -alaysikössä mutta vähemmän  $\alpha$ -alaysikössä sekä alaysiköiden välillä. Näissä hydrofobiset aminohappotähteet ovat korvaantuneet polaarilla tai pienemmällä hydrofobisilla aminohappotähteillä. Proteiinin pinnan hydrofobisuus psykrofiilillä on  $\alpha$ -alaysikössä suurempi, mutta  $\beta$ -alaysiköiden väliltä ei löydetty eroa. Kylmään sopeutuneilla proteiineilla on usein alhaisempi termostabiilisuus, mikä pitää paikkansa kyseisen psykrofiilin fykosyaniinilla.

## 5 Muut ympäristötekijät

Vaikka valo on pääasiallinen syanobakteerien fykobilisomeihin vaikuttava tekijä, ne reagoivat myös moneen muuhun ympäristötekijään. Ne pystyvät muuttamaan klorofyllien ja fykobilisomien määrää sekä koostumusta mm. ravinteiden saatavuuden perusteella. Lisäksi suolapitoisuus ja pH vaikuttavat fykobilisomien toimintaan.

### 5.1 Typpi

Ravinteiden, erityisesti typen, puutteessa syanobakteerien fykobilisomit voivat hajota (Wang ja muut 2022). Tällöin niihin varastoitunutta typpeä voi hyödyntää solun muissa toiminnoissa. Koska fykobilisomeja on solussa paljon ja ne ovat suuria proteiinikomplekseja, niitä voi hyödyntää stressitilassa myös typen lähteenä (Joder ja muut, 2001). 50 % solun proteiineista voi olla fykobilisomeja ja jopa puolet solun typestä voi olla sitoutuneena pelkästään fykobilisomeihin. Typen puutteessa solu voi alkaa hajottaa fykobilisomeja. Tällöin fykosyaniini, fykobilisomien pääasiallinen komponentti, toimii typen varastona. Hajotuksen tuotteet voivat toimia lähtöaineina uusille proteiineille, joita tarvitaan typen puutteeseen sopeutumiseen. Joissain *Synechococcus*-suvun lajeissa myös rikin, fosforin, hiilen ja raudan puute voi johtaa fykobilisomien hajottamiseen. Tällöin on kuitenkin kyse liiallisen energian absorption rajoittamisesta, sillä fykobilisomit eivät sisällä rautaa tai fosforia ja rikkiä sisältäviä aminohappojakin vain niukasti.

Typpeä ollessa ympäristössä tarpeeksi tai ylimäärin fykobilisomeihin voi sitoutua typpeä. Tällainen tilanne voi olla seurausta esimerkiksi rehevöitymisestä. Typen sidonta fykobilisomeihin riippuu bakteerilajista ja erityisesti siitä, onko laji diatsotrofi eli kykenevä hyödyntämään ilmakehän typpeä. Tutkittaessa *Microcystis aeruginosa* -diatsotrofin ja ei-typensitoja *Dolichospermum flos-aquaen* fykobiliproteiinien typpiosuutta Wang ja muut (2022) huomasivat, että *D. flos-aquaen* fykobiliproteiinien typpiosuus kasvoi ympäristön typpipitoisuuden kasvaessa. *M. aeruginosan* fykobiliproteiineihin ei sitoutunut typpeä vastaavanlaisella korrelaatiolla. Tulos johtunee siitä, että diatsotrofit reagoivat typenpuutteeseen sitomalla ilmakehän typpeä, mutta ei-diatsotrofit eivät siihen pysty, joten ne muuttavat fykobilisomiensa koostumusta. Lisäksi ympäristön fosforipitoisuus vaikuttaa fykobiliproteiinien typen sitoutumiseen: fosforin ollessa vähissä syanobakteerien fykobilisomien määrä vähenee liiallisesta valosta aiheutuvan haitan välttämiseksi.

Diatsotrofien ja ei-diatsotrofien väliset erot fykobiliproteiinien typensidonnassa voivat vaikuttaa syanobakteerikukintoihin rehevöityneissä vesistöissä. Vuorovaikutukset eri lajien välillä voivat jopa vaikuttaa haitallisten kukintojen myrkkytuotantoon ja ravinteiden kiertoon (Wang ja muut 2022).

## 5.2 Suolapitoisuus ja pH

Syanobakteerit joutuvat ympäristössään erilaisiin pH- ja suolapitoisuuksiin. Bahavar ja Shokravi tutkivat syanobakteereja pH:issa 9 ja 11 ja suolapitoisuuksissa 17 mM, 80 mM ja 160 mM. He havaitsivat, että fykobilisomien ja PSII:n stabiilisuus oli suurimmillaan pH:ssa 11 ja suolapitoisuudella 80 mM (Bahavar ja Shokravi 2022). Fykobilisomit ja PSII:t tuhoutuivat 160 mM:n suolapitoisuudessa 72 tunnin kasvatuksen jälkeen. Fykosyaniinin aktiivisuus ja allofykosyaniinin tuotanto olivat suurimmillaan pH:ssa 11 ja suolapitoisuudessa 80 mM. Na<sup>+</sup>-ionien määrän kasvattaminen hajottaa fykobilisomien rakenteita (Verma ja Mohanty 2000). Verrattaessa 140 mM ja 860 mM suolapitoisuuksilla kasvatettuja *Spirulina*-syanobakteereita huomattiin, että suuremman suolapitoisuuden bakteerien fykobilisomien absorptio oli pienempää. Absorptiomaksimien huiput olivat siirtyneet, mikä viittaa fykobiliproteiinien ja kromoforien järjestäytymisen muuttumiseen. Elektronimikroskopiakuvien perusteella suuren Na<sup>+</sup>-pitoisuuden fykobilisomit olivat kutistuneita ja aaltoilevia.

## 6 Sovelluskohteet

Fykobilisomeilla on useita mahdollisia sovelluskohteita niiden tehokkaan valonsidonnan, ympäristöystävällisyyden ja myrkyttömyyden ansiosta. Ne pystyvät myös hajottamaan reaktiivisia happiyhdisteitä, aktivoimaan antioksidanttientsyymejä ja inhiboimaan DNA:n vaurioitumista (Li ja muut 2023).

Fykobiliproteiineja voidaan käyttää fluoresoivina leimoina (Li ja muut 2023).

Fykobiliproteiinit ovat hydrofiilisiä ja niiden fluoresointikyky säilyy pidemmänkin aikaa vedessä. Useimmiten käytetty leima on fykoerytriini, sillä se on fykobiliproteiineista stabiilein. Saatavilla on esimerkiksi useita R-fykoerytriinillä leimattuja primäärisiä ja sekundaarisia vasta-aineita, joita voidaan käyttää virtausytometriassa, ELISAssa ja mikrosiruissa (ThermoFisher 2025).

### 6.1 Fykobiliproteiinit väriaineina

Yksi fykobiliproteiinien sovelluskohteista on niiden käyttö väriaineina ruuassa, kosmetiikassa ja tekstiileissä (Li ja muut 2023; Puzorjov ja McCormick 2020). Fykosyaniinia käytetään sinisenä ja fykoerytriiniä punaisena väriaineena. Klorofyllien lisäksi fykosyaniini on ainoa luonnosta eristettävä sininen väriaine (Mysliwa-Kurziel ja Solymosi 2017). Tällaisten luonnollisten väriaineiden kysyntä lisääntyy synteettisten väriaineiden mahdollisten terveysriskien vuoksi. *Atrhrospira platensiksesta* eli spirulinasta eristettyä fykosyaniinia käytetään mm. maitotuotteissa, makeisissa, virvoitusjuomissa ja meikeissä. Fykoerytriiniä voidaan käyttää väriaineena esimerkiksi pH:ssa, jossa antosyaanit eivät ole punaisia.

Tekstiiliteollisuudessa fykobiliproteiinien kaltaiset luontaiset värit vähentäisivät synteettisten värien aiheuttamia ongelmia, kuten veden saastumista ja hiilijalanjälkeä (Puzorjov ja McCormick, 2020). Haasteena on kuitenkin väriaineiden kestävyys kulutusta, pesuaineita ja valoa vastaan. Lisäksi värjäyksessä käytetään korkeita lämpötiloja (jopa 110 °C), joita väriaineena käytettävän fykobiliproteiinin tulisi kestää hajoamatta. Villaa ja puuvillaa on kuitenkin onnistuttu värjäämään *Spirulinan* fykosyaniinilla ja punalevän fykoerytriinillä. Erään termofiilisen syanobakteerin fykosyaniini on osoittautunut stabiiliksi jopa korkeissa värjäyslämpötiloissa.

## 6.2 Fykobiliproteiinit lääketieteellisessä käytössä

Fykosyaniinilla, fykoerytriinillä ja allofykosyaniinilla on mahdollisesti hyödyllisiä farmakologisia vaikutuksia. Näihin lukeutuvat antioksidanttiset, tulehdusta ehkäisevät, antiviraaliset ja antibakteriaaliset vaikutukset (Kannaujiya ja muut 2019; Li ja muut 2023). Fykosyaniinin kliinistä tehokkuutta on havaittu sydän-, maksa-, munuais-, keuhko- ja neurologisissa sairauksissa. Useat näistä vaikutuksista perustuvat fykosyaniinin kykyyn vaimentaa happiradikaaleja. Lisäksi fykosyaniinia ei ole havaittu sytotoksiseksi aineeksi *in vitro* -solukokeissa (Mysliwa-Kurdziel ja Solymosi, 2017). Rottakokeissakaan ei ole havaittu haittavaikutuksia tai kuolleisuutta suurillakaan annoksilla (jopa 5000 mg kg<sup>-1</sup>).

Fykosyaniinilla ja fykoerytriinillä on havaittu syöpää parantavia vaikutuksia ainakin rinta-, keuhko, maksa- ja paksusuolisyöpää vastaan (Mysliwa-Kurdziel ja Solymosi, 2017; Kannaujiya ja muut 2020). Vaikutukset voivat perustua fotodynaamiseen efektiin eli happiradikaalien tuottoon valon vaikutuksesta. Tällöin molekyylijä voidaan spesifisesti tuoda syöpäkudokseen, minkä jälkeen ne altistetaan valolle. *In vitro* -kokeissa on havaittu fykoerytriinin aiheuttavan maksasyöpäsolujen ja HeLa-solujen apoptoosia ja fykosyaniinin aiheuttavan rintasyöpäsolujen apoptoosia fotodynaamisen efektin avulla. Fotodynaamisen efektin syöpää tuhoavien vaikutusten lisäksi fykobiliproteiinit saattavat ehkäistä syöpää, sillä ne ovat itsessään antioksidantteja.

## 6.3 Fykobilisomien muokkaus kasvatustuotannon tehostamiseksi

Syanobakteereja on käytetty solutehtaina mm. polttoaineiden ja muiden kemikaalien tuotannossa (Gao ja muut 2016; Joseph ja muut 2014). Syanobakteerit ovat houkutteleva kehityskohde tuotantoon, sillä ne ovat autotrofeja eli tarvitsevat energiakseen ainoastaan hiilidioksidia ja valoa. Suuren mittakaavan syanobakteerisolutehtailla olisi muihin tuotantotapoihin verrattuna merkittäviä ympäristöllisiä ja taloudellisia etuja, kuten puhtaan aurinkoenergian hyödyntäminen, hiilidioksidipäästöjen kontrollointi ja edullinen hiilenlähde.

Eräs keino syanobakteerien tuoton tehostamiseksi on fykobiliproteiinien poistaminen (Gao ja muut 2016; Joseph ja muut 2014). Syanobakteerien fykobilisomien määrä ja koko on suurimmillaan hämärässä valossa. Kirkkaassa valaistuksessa suuri määrä fotosynteesin koneiston osia on vahingollista liiallisen valomäärän vuoksi, mikä johtaisi pienentyneeseen valoenergian muuntotehokkuuteen biomassaksi. On havaittu, että esimerkiksi *Synechocystis* sp. PCC 6803:n *apcE*-geenin poisto johtaa 1,6 kertaa suurempaan biomassatuotantoon

kontrollikantaan verrattuna (Joseph ja muut 2014). *apcE* koodaa fykobilisomin erästä linkkeriproteiinia. Eräessä toisessa tutkimuksessa *Synechocystiksen* fykosyaniinin  $\alpha$ - ja  $\beta$ -peptidejä säätelevä operoni oli poistettu (Kirst ja muut 2014). Mutantilta puuttui kokonaan fykosyaniinin absorbanssi 625 nm:ssä. Tällöin saavutettiin 1,57 kertaa suurempi biomassatuotanto kontrollikantaan verrattuna. Tulokset havainnollistavat myös sitä, että bioreaktorikasvatuksissa mutanttilajikkeita käyttämällä valo pääsisi reaktorin keskiosiin asti eikä energiahukkaa tapahtuisi liiallisen absorboinnin vuoksi.

## 7 Yhteenveto

Syanobakteerien fykobilisomit ovat monimuotoisia proteiinikomplekseja. Ne keräävät valoa fotosynteesiä varten, mutta toimivat myös ravinteiden varastona. Fykobilisomien perusosat, fykobiliproteiinit, kromoforit ja linkkeriproteiinit löytyvät kaikista fykobilisomeista. Niissä esiintyy kuitenkin vaihteluita syanobakteerilajista ja elinympäristöstä toiseen. Joillakin lajeilla on suuria hemiellipsoidisia fykobilisomeja ja toisilla taas erikoisia nippumaisia rakenteita. Jotkin lajit ovat sopeutuneet äärimmäisiin elinympäristöihin, minkä vuoksi myös niiden fykobilisomit ovat olosuhteisiin sopeutuneita. Merkittävää on, että useimmat lajit pystyvät säätelemään fykobilisomien määrää ja rakenteita muuttuvien olosuhteiden mukaan.

Erityisen mielenkiintoisia syanobakteerien fykobilisomit ovat erilaisten sovelluskohteiden vuoksi. Fykobiliproteiineja on onnistuttu käyttämään jo väriaineina useissa tuotteissa, kuten ruoissa ja tekstiileissä. Solukokeissa on pystytty osoittamaan fykosyaniinin ja fykoerytriinin farmakologiset vaikutukset mm. syöpäsoluja vastaan. Positiivista on, etteivät fykobiliproteiinit ole myrkyllisiä suurissakaan pitoisuuksissa.

Haasteena on edelleen fykobiliproteiinien riittävä stabiilisuus etenkin tekstiiliteollisuuden väriaineina. On kuitenkin mahdollista, että äärimmäisissä olosuhteissa eläviltä lajeilta, kuten termofiileiltä, löytyy vieläkin parempia fykobilisomeja sovelluksiin. Geenimuokkauksella voidaan parannella ainakin syanobakteerien tuottavuutta kasvatuksissa, mutta mahdollisesti voidaan myös parannella fykobilisomien ominaisuuksia muun teollisuuden hyödyksi. Tulevaisuudessa syanobakteereja voitaisiin hyödyntää ympäristöystävällisinä solutehtaina. Lisää tutkimusta tarvitaan etenkin fykobilisomien käytöstä lääkeaineina, sillä tehokkaan, myrkyttömän ja luonnosta eristettävän lääkeaineen kehittäminen olisi merkittävää. Niin ikään entistä stabiilimpien fykobiliiniväriaineiden kehittäminen auttaisi yhteiskuntaa siirtymään pois terveydelle haitallisemmista ja ympäristöä saastuttavista vaihtoehdoista.

## Lähteet

- Arteni, A. A., Ajlani, G. & Boekema, E. J. (2009) Structural organisation of phycobilisomes from *Synechocystis* sp. Strain PCC6803 and their interaction with the membrane. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* **1787**:272–279.
- Bahavar, N. & Shokravi, S. (2022) Acclimation response and ability of growth and photosynthesis of terrestrial cyanobacterium *Cylindrospermum* sp. Strain FS 64 under combined environmental factors. *Arch Microbiol* **204**:165.
- Bryant, D. A. & Canniffe, D. P. (2018) How nature designs light-harvesting antenna systems: Design principles and functional realization in chlorophototrophic prokaryotes. *J Phys B: At Mol Opt Phys* **51**:033001.
- Fälämaş, A., Porav, S. A. & Tosa, V. (2020) Investigations of the Energy Transfer in the Phycobilisome Antenna of *Arthrospira platensis* Using Femtosecond Spectroscopy. *Applied Sciences* **10**:4045.
- Gao, X., Sun, T., Pei, G., Chen, L. & Zhang, W. (2016) Cyanobacterial chassis engineering for enhancing production of biofuels and chemicals. *Appl Microbiol Biotechnol* **100**:3401–3413.
- Gisriel, C. J., Shen, G., Brudvig, G. W. & Bryant, D. A. (2024) Structure of the antenna complex expressed during far-red light photoacclimation in *Synechococcus* sp. PCC 7335. *Journal of Biological Chemistry* **300**:105590.
- Green, B. R. (2019) What Happened to the Phycobilisome? *Biomolecules* **9**:748.
- Jiang, H.-W. & Ho, M.-Y. (2021) Isolation and Characterization of Intact Phycobilisome in Cyanobacteria. *JoVE* 63272.
- Joseph, A., Aikawa, S., Sasaki, K., Matsuda, F., Hasunuma, T. & Kondo, A. (2014) Increased biomass production and glycogen accumulation in *apcE* gene deleted *Synechocystis* sp. PCC 6803. *AMB Expr* **4**:17.
- Kannaujiya, V. K., Kumar, D., Pathak, J. & Sinha, R. P. (2019) Phycobiliproteins and Their Commercial Significance. Teoksessa *Cyanobacteria* (ss. 207–216). Elsevier.

- Kirst, H., Formighieri, C. & Melis, A. (2014) Maximizing photosynthetic efficiency and culture productivity in cyanobacteria upon minimizing the phycobilisome light-harvesting antenna size. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* **1837**:1653–1664.
- Kolodny, Y., Avrahami, Y., Zer, H., Frada, M. J., Paltiel, Y. & Keren, N. (2022) Phycobilisome light-harvesting efficiency in natural populations of the marine cyanobacteria *Synechococcus* increases with depth. *Commun Biol* **5**:727.
- Krogmann, D. W., Pérez-Gómez, B., Gutiérrez-Cirlos, E. B., Chagolla-López, A., González De La Vara, L. & Gómez-Lojero, C. (2007) The presence of multidomain linkers determines the bundle-shape structure of the phycobilisome of the cyanobacterium *Gloeobacter violaceus* PCC 7421. *Photosynth Res* **93**:27–43.
- Li, X., Hou, W., Lei, J., Chen, H. & Wang, Q. (2023) The Unique Light-Harvesting System of the Algal Phycobilisome: Structure, Assembly Components, and Functions. *IJMS* **24**:9733.
- Liu, H. (2022) AlphaFold and Structural Mass Spectrometry Enable Interrogations on the Intrinsically Disordered Regions in Cyanobacterial Light-harvesting Complex Phycobilisome. *Journal of Molecular Biology* **434**:167831.
- Mackey, K. R. M., Post, A. F., McIlvin, M. R. & Saito, M. A. (2017) Physiological and proteomic characterization of light adaptations in marine *Synechococcus*. *Environmental Microbiology* **19**:2348–2365.
- McGregor, A., Klartag, M., David, L. & Adir, N. (2008) Allophycocyanin Trimer Stability and Functionality Are Primarily Due to Polar Enhanced Hydrophobicity of the Phycocyanobilin Binding Pocket. *Journal of Molecular Biology* **384**:406–421.
- Mondal, S., Pandey, D. & Singh, S. P. (2024) Chromatic acclimation in cyanobacteria renders robust photosynthesis and fitness in dynamic light environment: Recent advances and future perspectives. *Physiologia Plantarum* **176**:e14536.
- Mysliwa-Kurdziel, B. & Solymosi, K. (2017) Phycobilins and Phycobiliproteins Used in Food Industry and Medicine. *MRMC* **17**.
- Puzorjov, A. & McCormick, A. J. (2020) Phycobiliproteins from extreme environments and their potential applications. *Journal of Experimental Botany* **71**:3827–3842.

- Quesada, A. & Vincent, W. F. (2012) Cyanobacteria in the Cryosphere: Snow, Ice and Extreme Cold. Teoksessa B. A. Whitton (Toim.), *Ecology of Cyanobacteria II* (ss. 387–399). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Reuter, W. & Müller, C. (1993) New trends in photobiology. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* **21**:3–27.
- Sanfilippo, J. E., Garczarek, L., Partensky, F. & Kehoe, D. M. (2019) Chromatic Acclimation in Cyanobacteria: A Diverse and Widespread Process for Optimizing Photosynthesis. *Annu Rev Microbiol* **73**:407–433.
- Stec, B., Troxler, R. F. & Teeter, M. M. (1999) Crystal Structure of C-Phycocyanin from *Cyanidium caldarium* Provides a New Perspective on Phycobilisome Assembly. *Biophysical Journal* **76**:2912–2921.
- Stomp, M., Huisman, J., Vörös, L., Pick, F. R., Laamanen, M., Haverkamp, T. & Stal, L. J. (2007) Colourful coexistence of red and green picocyanobacteria in lakes and seas. *Ecology Letters* **10**:290–298.
- Su, H.-N., Wang, Q.-M., Li, C.-Y., Li, K., Luo, W., Chen, B., ... Xie, B.-B. (2017) Structural insights into the cold adaptation of the photosynthetic pigment-protein C-phycocyanin from an Arctic cyanobacterium. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* **1858**:325–335.
- Tang, J., Zhou, H., Yao, D., Du, L. & Daroch, M. (2023) Characterization of Molecular Diversity and Organization of Phycobilisomes in Thermophilic Cyanobacteria. *IJMS* **24**:5632.
- Verma, K. & Mohanty, P. (2000) Alterations in the structure of phycobilisomes of the cyanobacterium, *Spirulina platensis* in response to enhanced Na<sup>+</sup> level. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* **16**:795–798.
- Wang, J., Wagner, N. D., Fulton, J. M. & Scott, J. T. (2022) Dynamic Phycobilin Pigment Variations in Diazotrophic and Non-diazotrophic Cyanobacteria Batch Cultures Under Different Initial Nitrogen Concentrations. *Front Microbiol* **13**:850997.
- Zheng, L., Zheng, Z., Li, X., Wang, G., Zhang, K., Wei, P., ... Gao, N. (2021) Structural insight into the mechanism of energy transfer in cyanobacterial phycobilisomes. *Nat Commun* **12**:5497.

