

BEATRYCZE NOWICKA, JERZY KRUK

*Zakład Fizjologii i Biochemii Roślin
Wydział Biochemii, Biofizyki i Biotechnologii
Uniwersytet Jagielloński
Gronostajowa 7, 30-387 Kraków
E-mail: beatrycze.nowicka@uj.edu.pl
jerzy.kruk@uj.edu.pl*

FOTOSYNTENZA U EUKARIONTÓW, CZYLI KRÓTKA HISTORIA ENDOSYMBIOZY

WPROWADZENIE

Eukariotyczne organizmy fotosyntetyczne odgrywają kluczową rolę w ziemskiej biosferze. To one są przede wszystkim odpowiedzialne za wytwarzanie tlenu i asymilację dwutlenku węgla. Na lądzie dominującą rolę odgrywają rośliny wyższe. Jednakże, jeśli przyjrzeć się bliżej filogenetycznemu drzewu eukariotów okaże się, że rośliny są zaledwie jedną z wielu grup organizmów fotosyntetycznych. Zdolność do przeprowadzania fotosyntezy pojawiła się niezależnie u przodków kilkunastu innych grup systematycznych. Przedstawiciele kilku z nich licznie występują w morzach i oceanach, gdzie właśnie fitoplankton jest odpowiedzialny za większość produkcji pierwotnej oraz wydzielanie tlenu. Oszacowano, że chociaż fitoplankton stanowi mniej niż 1% masy organizmów fotosyntetycznych, jest odpowiedzialny za ponad 45% rocznej produkcji pierwotnej biosfery Ziemi (FALKOWSKI i współaut. 2004). Fotosyntetyczne eukarionty cechuje ogromna różnorodność budowy komórek, częściowo wynikająca ze sposobu, w jaki zyskały one swoje chloroplasty. Wykazują one także zróżnicowaną morfologię. Wśród przedstawicieli fotosyntetycznych eukariotów, innych niż rośliny i ich najbliżsi krewni, można znaleźć zarówno organizmy jednokomórkowe, kolonijne, ale także wielokomórkowe glony, u których doszło do daleko posuniętej specjalizacji (KEELING 2004). Co więcej, wiele organizmów niezdolnych do foto-

syntezy może wchodzić w symbiozę z fotoautotrofami, lub też potrafi przejściowo korzystać z chloroplastów pochodzących od organizmów, będących ich pożywieniem (FEHLING i współaut. 2007). W niniejszym artykule omówiono różne grupy eukariotów zdolnych do fotosyntezy oraz procesy, które doprowadziły do uzyskania możliwości jej przeprowadzania. Przez lata większość badań dotyczących fotosyntezy koncentrowała się na roślinach wyższych i zielenicach, dzięki czemu literatura przedmiotu obfituje w publikacje z tego zakresu. Artykuł ten poświęcony jest pozostałym grupom fotosyntetycznych eukariotów.

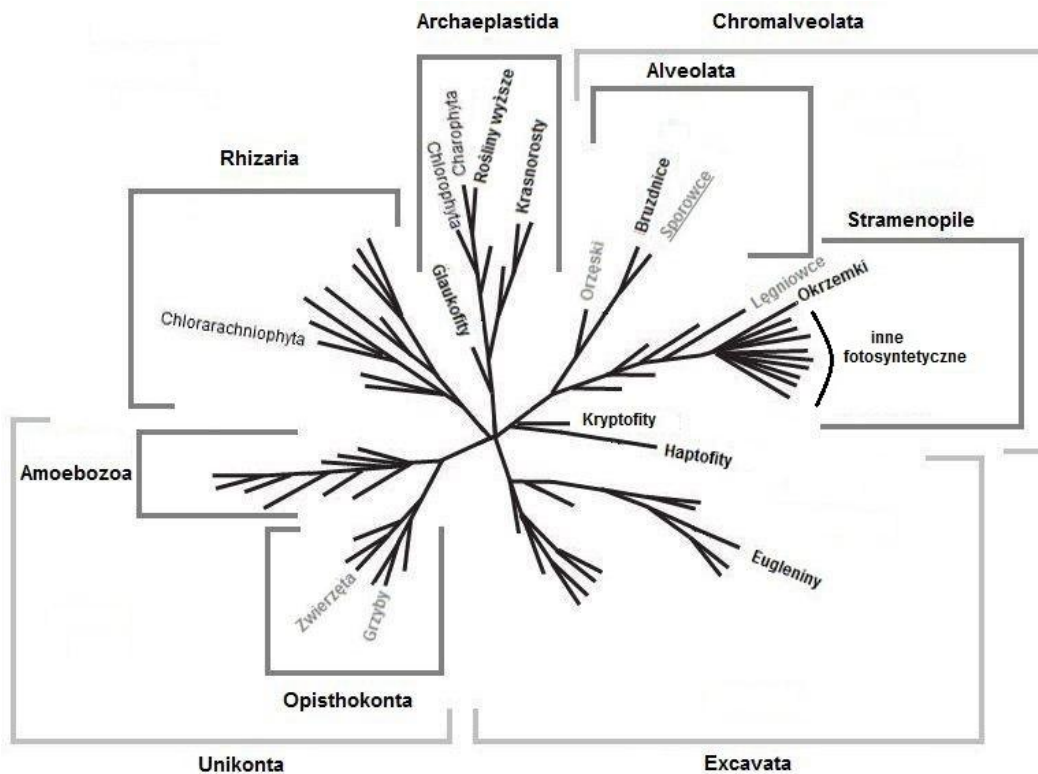
DRZEWO FILOGENETYCZNE ORGANIZMÓW EUKARIOTYCZNYCH

Konstrukcja drzewa filogenetycznego eukariotów okazała się zadaniem bardzo złożonym. Pierwsze jego wersje zostały skonstruowane przede wszystkim w oparciu o analizę morfologii organizmów. Metoda ta okazała się jednak niewystarczająca. W ostatnich dziesięcioleciach stworzono nowe narzędzia badawcze. Analiza markerów biochemicznych oraz analiza sekwencji DNA możliwa dzięki rozwojowi metod bioinformatycznych, dostarczyły bardzo ważnych informacji, co pozwoliło na rearanżację drzewa filogenetycznego tak, by lepiej odzwierciedlało pokrewieństwo pomiędzy poszczególnymi grupami systematycznymi (KEELING 2004).

Należy jednak zaznaczyć, że wiedza posiadana obecnie jest w dalszym ciągu niekompletna. Znane są grupy organizmów, dla których klasyfikacja oparta jest na pojedynczych przesłankach i wymaga uzupełnienia przez dalsze analizy molekularne i fenotypowe. Filogenetyka molekularna nie rozwiązuje wszystkich problemów z uwagi na zmienne tempo ewolucji różnych genów u różnych grup systematycznych. Nierównomierność ewolucji poszczególnych genów utrudnia analizy i prowadzi do powstawania artefaktów, do których zalicza się tak zwane zjawisko przyciągania się długich gałęzi (ang. long branch attraction) (FEHLING i współaut. 2007).

Organizmy eukariotyczne są uważane za grupę o monofiletycznym pochodzeniu. W toku ewolucji doszło jednak do powstania znacznego zróżnicowania w obrębie tego królestwa. Zostało ono podzielone na osiem głównych grup (Ryc. 1) (FEHLING i współaut. 2007). Nieformalny takson Unikonta [wedle nowszej propozycji klasyfikacji Amorphea (ADL i współaut. 2012)], obejmuje supergrupy Opisthokonta i Amoebozoa. Zwierzęta i grzyby, jak również kilka kładów organizmów jednokomórkowych należą do Opisthokonta. Większość Amoebozoa to pozbawione osłonek ameboidalne komórki zdolne

do tworzenia płatowatych lub cylindrycznych pseudopodiów. Część z nich to organizmy wolno żyjące, choć zdarzają się również tzw. ameby społeczne. Do tej pory nie odkryto fotosyntetycznych przedstawicieli Opisthokonta, choć niektóre z nich mogą żyć w symbiozie z organizmami fotosyntetycznymi. Do grupy Rhizaria należą organizmy jednokomórkowe. Najpowszechniejsze są formy ameboidalne posiadające pancerzyki oraz cienkie, siateczkowate lub nitkowate pseudopodia, choć znane są również gatunki, których komórki mają wici lub tworzą plazmodia. W obrębie Rhizaria występuje jedna, wciąż słabo przebadana grupa organizmów fotosyntetycznych – Chlorarachniophyta. Kolejną dużą grupą są Archaeplastida. To właśnie jej przedstawiciele jako pierwsi uzyskali zdolność do fotosyntezy. Grupa ta obejmuje glaukofity, krasnorosty, zielenice oraz rośliny lądowe. Supergrupa Chromalveolata, bardzo liczna pod względem gatunków, zawiera organizmy wykazujące znaczne zróżnicowanie, zarówno morfologiczne, jak i ekologiczne. Supergrupa ta obejmuje takie kłady jak: kryptofity (kryptomonady), haptofity, Alveolata, stramenopile. To właśnie do Chromalveolata należą najważniejsze grupy morskich glonów: okrzemki i bruzdnice. Do ostatniej supergrupy Excavata, zaliczono szereg bar-



Ryc 1. Filogenetyczne drzewo eukariotów, na którym zaznaczono występowanie fotosyntezy (wg FEHLING i współaut. 2007, zmieniona). Nazwy grup zawierających przedstawicieli zdolnych do fotosyntezy zostały zaznaczone czarną czcionką, niektóre inne ważne grupy podpisano szarą czcionką. Niezdolne do fotosyntezy sporowce zawierają appikoplast, organellum pochodzące od plastydów.

dzo zróżnicowanych taksonów obejmujących gatunki jednokomórkowych organizmów. Również w obrębie Excavata można znaleźć organizmy fotosyntetyczne, które należą do euglenin (FEHLING i współaut. 2007).

ENDOSYMBIOTYCZNE POCHODZENIE CHLOROPLASTÓW

Zdolność do fotosyntezy jest szeroko rozpowszechniona u organizmów eukariotycznych, które nabyły ją w różny sposób. U wszystkich eukariontów fotosynteza zachodzi w plastydach (chloroplastach). Te wyspecjalizowane organelle są również miejscem, gdzie zachodzi biosynteza ważnych związków, takich jak hem czy izoprenoidy. Plastydy, podobnie jak mitochondria, są organelami nabytymi przez komórki eukariotyczne na drodze endosymbiozy. Przodkami plastydów były sinice (KEELING 2004, FEHLING i współaut. 2007).

Proces, w którym komórki sinic zostały „pobrane” przez komórkę eukariotyczną, a następnie doszło do przekształcenia ich w plastydy nazywamy endosymbiozą pierwotną. Plastydy pierwotne posiadają dwie błony powstałe z dwóch błon otaczających komórki sinic. Zawierają również swój własny genom, wykazujący homologie i podobieństwo organizacji do genomów sinicowych (KEELING 2004, FEHLING i współaut. 2007). Obecnie poznano wiele przypadków symbiozy, w której organizm fotosyntetyczny żyje wewnątrz komórek niezdolnego do fotosyntezy gospodarza. Uważa się, że wykształcenie tego rodzaju symbiozy było wczesnym etapem endosymbiozy (HACKETT i współaut. 2007). Na kolejnych etapach doszło do powstania trwałego związku pomiędzy gospodarzem a endosymbiontem. By taki związek mógł zaistnieć, konieczne było rozwinięcie wydajnego i ściśle kontrolowanego systemu transportu białek i metabolitów do i z plastydów. Procesowi endosymbiozy towarzyszył również transfer genów z plastydów do jądra komórki gospodarza. U większości organizmów fotosyntetycznych genom plastydowy zawiera 100-120 genów. Są to przede wszystkim geny związane z fotosyntezą, syntezą ATP, a także związane z transkrypcją i translacją genów plastydowych. Jeśli porównać genom chloroplastowy z genomem przeciętnej sinicy, geny plastydowe stanowią mniej niż 10% genomu sinicowego (HACKETT i współaut. 2007). Wykazano również, że 18% genomu jądrowego *Arabidopsis thaliana* najprawdopodobniej pochodzi od sinic (MARTIN i współaut. 2002). Postulowano, że transfer genów do jądra był korzystny ze względu na to, iż zdolność do rekombinacji ogranicza gromadzenie się niekorzystnych mutacji. Co więcej, genomy pla-

stydowe są bardziej narażone na mutagenne działanie reaktywnych form tlenu, powstających w dużych ilościach w tych organelach (GECHEV i współaut. 2006, HACKETT i współaut. 2007, NOWICKA i KRUK 2013). Z drugiej strony, kluczowe dla fotosyntezy geny zostały zatrzymane w plastydach. Umożliwia to ścisłą regulację ich ekspresji tam, gdzie produkty tych genów są wykorzystywane (PFANNSCHMIDT i współaut. 1999). Import białek kodowanych w genomie jądrowym do plastydów również wymaga ścisłej regulacji. Białka kierowane do chloroplastów są wyposażone w odpowiednie sekwencje sygnałowe. Analiza tych sekwencji okazała się bardzo przydatnym narzędziem wykorzystywanym w badaniach nad pochodzeniem plastydów u różnych grup systematycznych królestwa eukariontów (HACKETT i współaut. 2007).

Endosymbioza pierwotna odegrała kluczową rolę w ewolucji fotosyntetycznych eukariontów. Była pierwszym, niezbędnym etapem, nie okazała się jednak ostatnim. Niektóre organizmy eukariotyczne potrafiły bowiem „pobrać” i zachować komórki fotosyntetycznych eukariontów. Proces ten nazwano endosymbiozą wtórną. Plastydy wtórne zazwyczaj posiadają trzy lub cztery błony. W kilku przypadkach zawierają też pozostałość jądra wtórnego endosymbionta, nazywaną nukleomorfem. Takie organizmy posiadają zatem plastydy zawierające dwa genomy: najbardziej wewnętrzny, pochodzący od pierwotnego endosymbionta oraz znajdujący się w nukleomorfie. Podobnie jak to miało miejsce w przypadku endosymbiozy pierwotnej, endosymbiozie wtórnej towarzyszył transfer genów i rozwinięcie skomplikowanego systemu transportu białek (HACKETT i współaut. 2007). Białka eksportowane do plastydów wtórnych zawierają dwu- albo nawet trzyczęściowe sekwencje kierujące. Zwykle wcześniej trafiają one do systemu błon wewnętrznych, a dopiero potem do plastydów (KEELING 2004). Endosymbioza wtórna zaszła niezależnie u kilku bliżej niespokrewnionych grup eukariontów (HACKETT i współaut. 2007).

Okazuje się, że powyższe procesy nie wyczerpują wszystkich możliwości, poznano bowiem przypadki endosymbioz trzeciego stopnia (and. tertiary endosymbiosis) oraz tzw. seryjnych endosymbioz wtórnych (HOHMANN-MARRIOTT i BLANKENSHIP 2011).

ENDOSYMBIOZA PIERWOTNA A EWOLUCJA EUKARIONTÓW

Endosymbioza pierwotna zaszła na wczesnym etapie ewolucji Archaeplastida. Niemal wszyscy przedstawiciele tej grupy systematycznej to organizmy fotosyntetyczne.

W rzadkich przypadkach zdolność do fotosyntezy została utracona, np. u niektórych roślin pasożytniczych (FEHLING i współaut. 2007). Obecnie uważa się, że zgromadzone dowody przemawiają za monofiletycznym pochodzeniem Archaeplastida i ich plastydów. Porównanie genomów plastydowych przedstawicieli tej grupy wykazało, że zarówno ich skład, jak i kolejność genów są podobne (DOUGLAS 1998). Najnowsze badania wskazują, że plastydy pierwotne zostały wykształcone ok. 1,5 mld lat temu (HACKETT i współaut. 2007). Na podstawie analiz genomów jądrowych przedstawicieli krasnorostów i roślin zielonych sądzi się, że pochodzą one od wspólnego przodka (MCFADDEN i VAN DOOREN 2004). Pojawiła się jednak hipoteza, wedle której podobieństwo pomiędzy genomami jądrowymi roślin zielonych i krasnorostów jest artefaktem wynikającym z obecności genów pochodzenia sinicowego (STILLER 2007).

Do Archaeplastida należą glaukofity, krasnorosty oraz Chloroplastida, obejmujące rośliny wyższe i kilka kładów zielenic.

Glaukofity uważa się za grupę Archaeplastida, która oddzieliła się najwcześniej (RODRIGUEZ-EZPELETA i współaut. 2005). Pod względem liczby gatunków glaukofity są bardzo niewielką grupą. Do tej pory odkryto jedynie 13 gatunków jednokomórkowych organizmów słodkowodnych. Morfologia tych komórek może być różna, od ruchliwych, wyposażonych w dwie wici, przez pozbawione wici formy kokoidalne, do form nieruchliwych, wytwarzających śluzowe otoczki (KEELING 2004, FEHLING i współaut. 2007). Chociaż glaukofity nie odgrywają dużej roli w ekosystemach, są interesujące dla badaczy, ponieważ uważa się, że reprezentują pośredni etap ewolucji plastydów. Plastydy glaukofitów, zwane cyjanellami, pomiędzy swoimi otoczkami mają warstwę peptydoglikanu. Ich tylakoidy nie tworzą gran. Ponadto, u glaukofitów występują fikobilisomy będące typowymi antenami sinic. Plastydy glaukofitów zawierają Chl *a*, natomiast nie występuje w nich Chl *b* (BHATTACHARYA i SCHMIDT 1997).

Krasnorosty są liczną pod względem gatunków oraz zróżnicowaną morfologicznie grupą organizmów. Większość występuje w wodach słonych, choć znane są również gatunki słodkowodne oraz rosnące na powierzchni lodu (SAMSONOFF i MACCOLL 2001, SAUNDERS i HOMMERSAND 2004). Wśród krasnorostów można znaleźć formy jednokomórkowe, jednak większość z nich to organizmy tworzące nitkowate kolonie oraz wielokomórkowe plechy o różnym stopniu specjalizacji (FEHLING i współaut. 2007). Podobnie jak to ma miejsce w przypadku glaukofitów, plastydy krasnorostów zawierają tylakoidy nie tworzące gran, fikobilisomy oraz wyłącznie

Chl *a* (SAUNDERS i HOMMERSAND 2004). Na podstawie skamieniałości stwierdzono, że krasnorosty pojawiły się nie później niż 1,2 mld lat temu (FALKOWSKI i współaut. 2004).

Do Chloroplastida należą gatunki o bardzo zróżnicowanej morfologii: od organizmów jednokomórkowych wyposażonych w wici, nieruchliwych, przez te tworzące kolonie, aż do niezwykle zróżnicowanych i wyspecjalizowanych wielokomórkowych roślin wyższych. Plastydy Chloroplastida nie zawierają fikobilisomów, a ich tylakoidy tworzą grana. Występuje w nich zarówno Chl *a* jak i Chl *b* (LEWIS i MCCOURT 2004, O'KELLY 2007). Obecnie rośliny wyższe dominują na lądzie, natomiast zielenice w wodach słodkich (choć gatunki słonowodne są również znane). Wyniki badań paleologicznych wskazują, że przedstawiciele Chloroplastida dominowali w oceanach w erze paleozoicznej (FALKOWSKI i współaut. 2004).

Choć Archeplastida stanowią główną grupę systematyczną, u której wystąpiła endosymbioza pierwotna, stosunkowo niedawno odkryto bardzo interesujący gatunek, gdzie proces ten zaszedł całkowicie niezależnie. Komórki słonowodnej ameby *Paulinella chromatophora* zawierają po dwa endosymbionty pochodzenia sinicowego. Blisko spokrewniony gatunek *Paulinella ovalis* nie zawiera endosymbiontów i preferencyjnie odżywia się sinicami z rodzaju *Synechococcus*. *P. chromatophora* utraciła zdolność do odżywiania się poprzez fagocytozę i jest obligatoryjnym fotoautotrofem. Jej endosymbionty nie są zdolne do samodzielnego życia, dzielą się synchronicznie z komórkami gospodarza i eksportują związki organiczne (KEELING 2004). Uważa się, że w przypadku *P. chromatophora* do endosymbiozy doszło stosunkowo niedawno (HACKETT i współaut. 2007).

ENDOSYMBIOZA WTÓRNA W EWOLUCJI EUKARIONTÓW

Endosymbioza pierwotna jest zjawiskiem rzadkim, natomiast endosymbioza wtórna zachodziła w ewolucji eukariontów z większą częstotliwością. Organizmy, które uzyskały swoje chloroplasty na drodze endosymbiozy wtórnej, „pobrały” komórki zielnic lub krasnorostów. Z tego względu mówi się o „zielonych” i „czerwonych” plastydach. Ważniejsze z ekologicznego punktu widzenia, bardziej zróżnicowane i liczniejsze pod względem gatunków są grupy systematyczne, których przedstawiciele posiadają „czerwone” plastydy (FEHLING i współaut. 2007, HACKETT i współaut. 2007).

Do eukariontów posiadających „zielone” plastydy należą przedstawiciele Chlorarachniophyta. Grupa ta obejmuje stosunkowo

rzadkie gatunki morskich pierwotniaków. Występują one jako ameboidalne formy o siateczkowatych pseudopodiach, choć ich cykl życiowy obejmuje także stadium ruchliwych komórek wyposażonych w pojedynczą wici. Plastydy Chlorarachniophyta zawierają Chl *a* i *b*. Są otoczone aż czterema błonami, z których dwie najbardziej wewnętrzne pochodzą od plastydu pierwotnego, kolejna od błony komórkowej wtórnego endosymbionta, ostatnia zaś jest częścią systemu błon wewnętrznych gospodarza. Występuje w nich również nukleomorf zawierający dość znacznie zredukowany genom upakowany w trzech chromosomach (MCFADDEN i współaut. 1997, KEELING 2004).

„Zielone” plastydy występują również u przedstawicieli innej, niespokrewnionej z Chlorarachniophyta grupy pierwotniaków jaką są eugleniny. Eugleniny występują powszechnie w wodach słodkich i słonych. Większość z nich to wolno żyjące komórki wyposażone w jedną lub dwie wici (HACKETT i współaut. 2007). Około połowa znanych gatunków euglenin zawiera plastydy, pozostałe są heterotrofami. Plastydy przedstawicieli euglenin zawierają Chl *a* i *b*. Są otoczone przez trzy błony (LEEDALE i VICKERMAN 2000). Eugleniny są bardzo interesującą grupą pierwotniaków posiadającą wiele unikatowych cech i zdolności, m.in. w ich genomie chloroplastowym występują tzw. twintrony (introny wewnątrz intronów), organizmy te posiadają też nietypowy szlak fermentacji, którego produktem są woski (HALLICK i współaut. 1993, HOFFMEISTER i współaut. 2004).

POSIADACZE „CZERWONYCH” PLASTYDÓW – SUPERGRUPA CHROMALVEOLATA

Supergrupa Chromalveolata jest bardzo zróżnicowana i niezwykle liczna pod względem ilości gatunków. Obejmuje gatunki zdolne do przeprowadzania fotosyntezy, jak również heterotroficzne. Bardzo ważnym i wciąż nierozwiązanym zagadnieniem dotyczącym ewolucji tej grupy jest wyjaśnienie, czy endosymbioza wtórna nastąpiła na bardzo wczesnym etapie i następnie u części przedstawicieli plastydy zostały utracone, czy też doszło do szeregu niezależnych endosymbioz wtórnych u przedstawicieli różnych linii (HACKETT i współaut. 2007). Na podstawie przeprowadzonej analizy genomów plastydowych stramenopili, haptofitów i kryptofitów, YOON i współaut. (2004) zasugerowali, że u wspólnego przodka tych linii miał miejsce pojedynczy przypadek endosymbiozy wtórnej około 1,3 mld lat temu. Istnieje również hipoteza zakładająca, że do endosymbiozy

wtórnej doszło jeszcze wcześniej, u wspólnego przodka Chromalveolata. Hipoteza ta budzi wiele kontrowersji i jest przedmiotem wzmożonej debaty oraz tematem badań (HACKETT i współaut. 2007).

Charakterystyczną cechą plastydów Chromalveolata jest występowanie w nich oprócz Chl *a*, Chl *c*. Ponadto, ich tylakoidy występują w stosach po trzy. Inaczej, niż to ma miejsce u roślin zielonych, zapasowe wielocukry są magazynowane na zewnątrz chloroplastów (KEELING 2004, DELWICHE 2007).

Masowe wymieranie, które nastąpiło pod koniec Permu, położyło kres dominacji zielenic w oceanach. Kiedy w środkowym Triasie doszło do ponownego rozwoju ekosystemów słonowodnych, nisze ekologiczne wcześniej zajmowane przez zielenice, zostały zajęte przez przedstawicieli Chromalveolata: okrzemki, bruzdnice i kokolitofofy, które dominowały w oceanach przez ostatnie 200 mln lat (FALKOWSKI i współaut. 2004).

W obrębie supergrupy Chromalveolata, organizmy fotosyntetyczne można znaleźć wśród kryptofitów, haptofitów, stramenopili oraz bruzdnic.

Kryptofity to morskie i słodkowodne wiciowce o stosunkowo niewielkich komórkach (2-10 μm średnicy). Plastydy kryptofitów są otoczone czterema błonami. Występuje w nich nukleomorf zawierający genom nieco większy niż ten obecny w nukleomorfach Chlorarachniophyta, upakowany w trzech chromosomach (FRAUNHOLZ i współaut. 1997).

Przedstawiciele haptofitów występują powszechnie w morzach. Organizmy te są jednokomórkowymi wiciowcami. Bardzo ważnymi przedstawicielami haptofitów są Coccolithophyceae posiadające charakterystyczne pancerzyki, tworzone przez płytki z węgla wapnia lub związków organicznych (te drugie występują rzadziej). Kokolitofofy wchodzi w skład fitoplanktonu otwartych oceanów, gdzie mogą tworzyć zakwity widoczne z kosmosu (DE VARGAS i współaut. 2007). Masowe zakwity kokolitoforów w znacznym stopniu wpływają na własności optyczne i temperaturę wód oceanicznych, mogą również mieć wpływ na powstawanie chmur z powodu wydzielania przez te organizmy dimetylosulfotlenku (BUITENHUIS i współaut. 1996). Uważa się, że kokolitofofy są odpowiedzialne za około 50% precipitacji węgla wapnia w oceanach. Z tego względu odgrywają one kluczową rolę w globalnym cyklu obiegu węgla (DE VARGAS i współaut. 2007). Niektóre haptofity zdolne do tworzenia zakwitów wytwarzają toksyny (HACKETT i współaut. 2007). Plastydy haptofitów są otoczone przez cztery błony. Najbardziej zewnętrzna z nich wyka-

zuje ciągłość z siateczką śródplazmatyczną oraz otoczką jądrową (ANDERSEN 2004).

Bardzo zróżnicowaną pod względem ekologii i morfologii grupą są stramenopile. Z uwagi na powszechne występowanie u ich przedstawicieli form wyposażonych w dwie wici o różnej długości, stosowana jest również nazwa Heterokonta. Gatunki będące małymi wolno pływającymi organizmami jednokomórkowymi występują jako powszechny składnik planktonu. Są wśród nich autotrofy, ale też miksotrofy i heterotrofy. Znane są także gatunki wielokomórkowe o bardzo zróżnicowanej morfologii i postępującej specjalizacji plechy, choćby wiele przedstawicieli brunatnic (ANDERSEN 2004). Do stramenopili należą także grupy systematyczne nie zawierające przedstawicieli zdolnych do fotosyntezy, np. łęgniowce. W przypadku części taksonów obejmujących organizmy niezdolne do fotosyntezy, w ich genomach znajdowano geny pochodzenia sinicowego. Pojawiły się zatem hipotezy, że ich przodkowie mogli posiadać plastydy (FEHLING i współaut. 2007).

Fotosyntetyczne stramenopile tworzą 11 głównych linii, do których zaliczają się m.in. okrzemki, złotowiciowce, różnowiciowce i brunatnice. Pod względem ekologicznym najważniejszą z nich są okrzemki. Ich cechą charakterystyczną jest obecność skrupki zbudowanej z krzemionki. Okrzemki występują powszechnie w wodach słonych. W wielu ekosystemach morskich są dominującymi fotoautotrofami. Uważa się je za jedną z najważniejszych grup fotosyntetycznych eukariontów na Ziemi, a liczbę gatunków szacuje się na 100 000 (KOOISTRA i współaut. 2007). Plastydy stramenopili są podobne do plastydów haptofitów (KEELING 2004).

Kolejną grupą ważną pod względem ekologicznym są bruzdnic. Większość z nich to organizmy jednokomórkowe. Charakterystyczną cechą morfologiczną bruzdnic jest występowanie dwóch wici, z których jedna skierowana jest w tył, a druga niejako owija się dookoła komórki, leżąc w bruzdzie, której grupa zawdzięcza swoją nazwę. Umieszczenie wici sprawia, że bruzdnicę pływają w bardzo charakterystyczny sposób. Wiele gatunków wytwarza pancerzyki zbudowane z celulozy. Uważa się, że pierwotnie przedstawiciele tej grupy byli fotoautotrofami, jednak obecnie zaledwie połowa znanych gatunków posiada plastydy, a część z nich jest miksotrofami. Bruzdnicę odgrywają ważną rolę w ekosystemach morskich, zarówno jako producenci, jak i konsumenci pierwszego rzędu. Są również znane gatunki pasożytnicze czy symbiotyczne (FEHLING i współaut. 2007). Niektóre gatunki produkują jedne z najgroźniejszych toksyn i są główną przyczyną tzw. czerwonych przypliwów. Znane

są też gatunki zdolne do bioluminescencji. Rola tego procesu pozostaje wciąż niewyjaśniona. Plastydy bruzdnic są otoczone przez trzy błony. Najbardziej zewnętrzna z nich nie zawiera rybosomów i, inaczej niż ma to miejsce w przypadku kryptofitów, haptofitów i stramenopili, nie tworzy wyraźnego połączenia z siateczką śródplazmatyczną (DELWICHE 2007). Unikatową cechą plastydów bruzdnic jest obecność karotenoidu peridiny i peryferyjnego kompleksu antenowego, gdzie barwnik ten występuje wraz z chlorofilem. Genom plastydowy bruzdnic jest najbardziej zredukowany spośród wszystkich znanych genomów plastydowych. Zawiera jedynie 12-16 genów występujących w postaci małych kolistych cząsteczek dwuniciowego DNA, zawierających po jednym genie każda (ang. minicircles) (JANOUSKOVEC i współaut. 2010). Również genom jądrowy bruzdnic jest wyjątkowy, jego chromosomy pozostają w skondensowanej formie przez cały czas życia komórki (DELWICHE 2007). Co ciekawe, genom jądrowy bruzdnic zawiera gen kodujący karboksylazę/oksygenazę rybulozo-1,5-bisfosoranu (RuBisCO) typu II, pochodzący od proteobakterii, podczas gdy wszystkie pozostałe fotosyntetyczne eukarionty zawierają geny Rubisco typu I, z czego przynajmniej jedna podjednostka tego enzymu kodowana jest w genomie plastydowym (JANOUSKOVEC i współaut. 2010). Bruzdnicę są także znane z uwagi na występowanie u tych organizmów endosymbiozy trzeciego stopnia oraz seryjnej endosymbiozy wtórnej (zob. następny rozdział).

Ważną grupą Chromalveolata, blisko spokrewnioną z bruzdnicami, są sporowce (Apicomplexa). Do grupy tej należą pierwotniaki wywołujące poważne choroby u człowieka (przede wszystkim malarię), z tego względu były one przedmiotem intensywnych badań. Apicomplexa są wyspecjalizowanymi pasożytami wewnątrzkomórkowymi. Często mają one skomplikowane cykle życiowe. Organizmy te nie są zdolne do fotosyntezy, jednak zawierają tzw. apikoplast. Jest to organellum otoczone czterema błonami, nie zawierające chlorofilu, jednak posiadające niewielki genom (KEELING 2004, HACKETT i współaut. 2007). Istnieje hipoteza o wspólnym pochodzeniu apikoplastów i chloroplastów bruzdnic. Głównym narzędziem stosowanym do analiz pokrewieństwa plastydów są porównania sekwencji ich genomów. W przypadku apikoplastów i chloroplastów bruzdnic problem polega na tym, że genomy tych organelli są silnie zredukowane, co jest związane ze specjalizacją, która dla obu typów organelli postępowala w diametralnie różny sposób. Pośród kilkunastu genów, które znajdują się w plastydach bruzdnic, więk-

szość koduje białka związane z fotosyntezą, natomiast genom apikoplastów nie zawiera żadnych genów związanych z tym procesem. Notuje się postęp w badaniach dotyczących pochodzenia sporowców, dzięki odkryciu *Chromera velia*, organizmu spokrewnionego ze sporowcami i zdolnego do fotosyntezy. Dane uzyskane dzięki analizie genomu chloroplastowego *C. velia* wydają się przemawiać za występowaniem wspólnego przodka sporowców i bruzdnic, posiadającego plastydy (JANOUSKOVEC i współaut. 2010).

ENDOSYMBIOZY TRZECIEGO STOPNIA ORAZ SERYJNA ENDOSYMBIOZA WTORNA

Te nietypowe zjawiska zostały zaobserwowane jedynie u bruzdnic. Warto przypomnieć, że to właśnie u tych organizmów najwięcej genów plastydowych uległo transferowi do jądra. Uważa się, że cecha ta zapewniła plastyczność pozyskiwania nowych chloroplastów. Duża liczba genów pochodzenia plastydowego w genomie jądrowym prawdopodobnie ułatwia utrzymywanie w komórkach plastydów różnego pochodzenia (DELWICHE 2007). Innym, wartym odnotowania czynnikiem jest duża plastyczność sposobów odżywiania się bruzdnic.

Przez endosymbiozę trzeciego stopnia rozumiemy wykształcenie plastydu z organizmu zawierającego plastydy wtórne. Bruzdnice z rodzaju *Dinophysis* posiadają plastydy otoczone dwoma błonami pochodzące od kryptofitów. Plastydy bruzdnic z rodzaju *Karenia* pochodzą od haptofitów, otaczają je dwie do czterech błon. Wreszcie u *Kryptopteridinium* zaobserwowano plastydy pochodzące od okrzemek. Są one otoczone pięcioma błonami i zawierają jądro, którego genom nie został jeszcze zbadany. Przypuszcza się, że pierwotny plastyd *Kryptopteridinium* uległ przekształceniu w plamkę oczną (KEELING 2004).

Seryjna endosymbioza wtórna polega na ponownym uzyskaniu plastydu wtórnego. Została ona zaobserwowana u *Lepidodinium*, które zastąpiło plastyd typowy dla bruzdnic i zawierający peridyninę, plastydem pochodzącym od zielenicy. Plastydy *Lepidodinium* są otoczone dwiema błonami (KEELING 2004).

Należy zaznaczyć, że wymienione organizmy zostały do tej pory jedynie słabo zbadane, z tego względu istnieje szereg wątpliwości. Najprawdopodobniej plastydy *Kryptopteridinium* i *Karenia* występują w ich komórkach trwale, natomiast nie ma pewności czy plastydy występujące u *Dinophysis* można uważać za w pełni zasymilowane, czy też jedynie czasowo przetrzymywane w komórkach (zob. następny rozdział). Podobnie *Le-*

pidodinium wymaga dalszych intensywnych badań (KEELING 2004).

INNE SPOSOBY CZERPANIA KORZYŚCI Z FOTOSYNTETY – WYSPECJALIZOWANE SYMBIOZY I KLEPTOPLASTIA

Zdolność do przeprowadzania fotosyntezy jest bardzo korzystna z ewolucyjnego punktu widzenia. Szereg eukariontów nieposiadających plastydów wchodzi w symbiozę z organizmami fotosyntetycznymi, polegającą na tym, że fotosyntetyczny symbiont żyje wewnątrz komórki heterotroficznego gospodarza. Tego rodzaju symbiozy mogą być trwałe lub przejściowe. W przypadku symbiozy trwałej, gospodarz i fotosyntetyczny endosymbiont dzielą się synchronicznie, a komórki glonu są zmodyfikowane do tego stopnia, iż sądzi się, że nie potrafią one żyć samodzielnie. Częściej występujące symbiozy przejściowe są mniej ściśle: glony-symbionty muszą być pobierane przez nowe pokolenia gospodarza; zarówno jeden, jak i drugi organizm może żyć niezależnie (FEHLING i współaut. 2007).

Jeżeli chodzi o przynależność taksonomiczną gospodarzy, przejściowe symbiozy występują często u przedstawicieli Rhizaria i Alveolata. Były one także obserwowane u Amoebozoa i Opisthokonta. Wyspecjalizowane symbiozy trwale zaobserwowano u bruzdnic i orzęsek. Jeśli chodzi o symbiotyczne glony, w większości przypadków są to bruzdnice i zielenice, rzadziej okrzemki, jednokomórkowe krasnorosty, kryptofity, czy sinice (zwłaszcza należące do prochlorofitów) (FEHLING i współaut. 2007). Jako ciekawostkę można dodać, że odkryto także morskie orzęski żyjące w symbiozie z purpurowymi bakteriami niesiarkowymi (FENCHEL i BERNARD 1993).

Innym, interesującym zjawiskiem jest kleptoplastia, czyli zdolność do przetrzymywania chloroplastów pochodzących od strawionej ofiary. Występuje ona dość powszechnie u bruzdnic i orzęsek. Została także zaobserwowana u niektórych bezkręgowców, takich jak morski ślimak *Elysia chlorotica*, który potrafi utrzymywać przy życiu plastydy pochodzące od zjadanych różnowiciowców przez 9-10 miesięcy (RUMPHO i współaut. 2000, FEHLING i współaut. 2007).

Wewnątrzkomórkowe symbionty oraz kleptoplasty są źródłem asymilatów, ale nie tylko. Organizmy żyjące w ubogiej w tlen strefie przydennej mogą korzystać z tlenu produkowanego podczas fotosyntezy. Obecność chloroplastów ma też znaczenie dla asymilacji azotu z uwagi na to, że plastydy zawierają reduktazę azotanową, nieobecną u

większości heterotroficznych pierwotniaków (FEHLING i współaut. 2007).

WNIOSKI I PERSPEKTYWY NA PRZYSZŁOŚĆ

Najważniejszym odkryciem dotyczącym ewolucji fotosyntezy u eukariontów jest teoria endosymbiotycznego pochodzenia plastydów. Obecnie wiadomo już bardzo wiele na temat tego, w jaki sposób określone grupy systematyczne nabyły zdolność do fotoautotroficznego odżywiania. Nie na wszystkie pytania znaleziono jednak odpowiedzi. Wzrastająca liczba zsekwencjonowanych genomów umożliwi analizy, które pozwolą na lepsze zrozumienie filogenezy eukariontów. W przypadku niektórych rzadziej występujących przedstawicieli fotosyntetycznych pierwotniaków wciąż niewiele wiadomo na temat ich metabolizmu czy organizacji genomu. Bardzo interesującym zagadnieniem jest transport białek i regulacja ekspresji genów u organizmów, u których przodków zaszła endosymbioza wtórna. Fotosyntetyczne eukarionty stanowią fascynujący obszar badań dla biologów ewolucyjnych, genetyków, biochemików i ekologów.

PODZIĘKOWANIA

Podczas prac nad publikacją dr Nowicka realizowała staż podoktorski na Uniwersytecie Jagiellońskim w ramach projektu Społeczeństwo-Technologie-Środowisko finansowanego ze środków Europejskiego Funduszu Społecznego. Wydział Biochemii Biofizyki i Biotechnologii UJ jest członkiem konsorcjum Cell-Mol-Tech które uzyskało status Krajowego Naukowego Ośrodka Wiodącego (KNOW), wspieranego przez Ministerstwo Nauki i Szkolnictwa Wyższego.

Streszczenie

Fotosyntetyczne organizmy eukariotyczne odgrywają kluczową rolę w biosferze Ziemi. Na lądzie dominują rośliny wyższe, z tego względu przez stulecia to one właśnie były przedmiotem najintensywniejszych badań. Tymczasem rośliny są zaledwie jedną z wielu grup fotosyntetycznych eukariontów. Nabycie zdolności do przeprowadzania fotosyntezy zaszło niezależnie u przodków kilkunastu innych grup systematycznych. Przedstawiciele części z nich są głównymi producentami biomasy w morzach i oceanach, gdzie wchodzi w skład fitoplanktonu. W niniejszym artykule omówiono rozpowszechnienie fotosyntezy u eukariontów oraz procesy, które doprowadziły do nabycia przez nie zdolności do jej przeprowadzania. Z uwagi na to, iż w literaturze przedmiotu najwięcej uwagi poświęcono roślinom wyższym i zielenicom, w niniejszym artykule skupiono się na przedstawicielach pozostałych grup fotosyntetycznych eukariontów.

LITERATURA

- ADL S. M., SIMPSON A. G., LANE C. E., LUKEŠ, J., BASS D., BOWSER S. S., SPIEGEL F. W., 2012. *The revised classification of eukaryotes*. J. Euk. Microbiol. 59, 429-51.
- ANDERSEN R.A., 2004. *Biology and systematics of heterokont and haptophyte algae*. Am. J. Bot. 91, 1508-1522.
- BHATTACHARYA D., SCHMIDT H. A., 1997. *Division glaucocystophyta*. [W:] *Origin of algae and their plastids*. BHATTACHARYA D. (red.). Springer, Vienna, 139-148.
- BUITENHUIS E., VAN BLEIJSWIJK J., BAKKER D., VELDHIJS M., 1996. *Trends in inorganic and organic carbon in a bloom of *Emiliania huxleyi* in the North Sea*. Mar. Ecol. Prog. 143, 271-282.
- DELWICHE C. F., 2007. *The origin and evolution of dinoflagellates*. [W:] *Evolution of Primary Producers in the Sea*. FALKOWSKI P. G., KNOLL A. H. (red.). Elsevier Academic Press, 191-205.
- DE VARGAS C., AUBRY M. P., PROBERT I., YOUNG J., 2007. *Origin and evolution of coccolithophores: From coastal hunters to oceanic farmers*. [W:] *Evolution of Primary Producers in the Sea*. FALKOWSKI P. G., KNOLL A. H. (red.). Elsevier Academic Press, 251-285.
- DOUGLAS S. E., 1998. *Plastid evolution: origins, diversity, trends*. Curr. Op. Gen. Dev. 8, 655-661.
- FALKOWSKI P. G., KATZ M. E., KNOLL A. H., QUIGG A., RAVEN J. A., SCHOFIELD O., TAYLOR F. J. R., 2004. *The evolution of modern eukaryotic phytoplankton*. Science 305, 354-360.
- FEHLING J., STOECKER D., BALDAUF S. L., 2007. *Photosynthesis and the eukaryote tree of life*. [W:] *Evolution of Primary Producers in the Sea*. FALKOWSKI P. G., KNOLL A. H. (red.). Elsevier Academic Press, 75-107.
- FENCHEL T., BERNARD C., 1993. *Endosymbiotic purple non-sulphur bacteria in an anaerobic ciliated protozoan*. FEMS Microb. Lett. 110(1), 21-25.
- FRAUNHOLZ M. J., WASTL J., ZAUNER S., RENSING S. A., SCHERZINGER M. M., MAIER U. G., 1997. *The evolution of cryptophytes*. [W:] *Origin of algae and their plastids*. BHATTACHARYA D. (red.). Springer, Vienna, 163-174.
- GECHEV T. S., VAN BREUSEGEM F., STONE J. M., DENEV I., LALOI C., 2006. *Reactive oxygen species as signals that modulate plant stress responses and programmed cell death*. Biosays 28, 1091-1101.
- HACKETT J. D., YOON H. S., BUTTERFIELD N. J., SANDERSON M. J., BHATTACHARYA D., 2007. *Plastid endosymbiosis: sources and timing of the major events*. [W:] *Evolution of Primary Producers in the Sea*. FALKOWSKI P. G., KNOLL A. H. (red.). Elsevier Academic Press, 109-132.
- HALLICK R. B., HONG L., DRAGER R. G., FAVREAU M. R., MONFORT A., ORSAT B., SPIELMANN A., STUTZ E., 1993. *Complete sequence of *Euglena gracilis* chloroplast DNA*. Nucl. Ac. Res. 21, 3537-3544.
- HOFFMEISTER M., VAN DER KLEI A., ROTTE C., VAN GRINSVEN K. W., VAN HELLEMOND J. J., HENZE K., TIELENS A. G. M., MARTIN W., 2004. **Euglena gracilis* rhodoquinone: ubiquinone ratio and mitochondrial proteome differ under aerobic and anaerobic conditions*. J. Biol. Chem. 279, 22422-22429.
- HOHMANN-MARRIOTT M. F., BLANKENSHIP R. E., 2011. *Evolution of photosynthesis*. Ann. Rev. Plant Biol. 62, 515-548.

- JANOŠKOVEC J., HORÁK A., OBORNÍK M., LUKES J., KEELING P. J., 2010. A common red algal origin of the apicomplexan, dinoflagellate, and heterokont plastids. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 107, 10949-10954.
- KEELING P. J., 2004. Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts. *Am. J. Bot.* 91, 1481-1493.
- KOOISTRA W., GERSONDE R., MEDLIN L. K., MANN D. G., 2007. The origin and evolution of the diatoms: their adaptation to a planktonic existence. [W:] *Evolution of Primary Producers in the Sea*. FALKOWSKI P. G., KNOLL A. H. (red.). Elsevier Academic Press, 207-249.
- LEEDALE G. F., VICKERMAN K., 2000. *Phylum Euglenozoa*. [W:] *An illustrated guide to the protozoa*. LEE J. J., LEEDALE G. F., BRADBURY P. (red.). Soc. Protozool., Lawrence, USA, 1135-1185.
- LEWIS L. A., MCCOURT R. M., 2004. Green algae and the origin of land plants. *Am. J. Bot.* 91, 1535-1556.
- MARTIN W., RUJAN T., RICHLY E., HANSEN A., CORNELSEN S., LINS T., LESISTER D., STOEBE B., HASEGAWA M., PENNY D., 2002. Evolutionary analysis of *Arabidopsis*, cyanobacterial, and chloroplast genomes reveals plastid phylogeny and thousands of cyanobacterial genes in the nucleus. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 99, 12246-12251.
- MCFADDEN G. I., GILSON P. R., HOFMANN C. J., 1997. *Division Chlorarachniophyta*. [W:] *Origin of algae and their plastids*. BHATTACHARYA D. (red.). Springer, Vienna, 175-185.
- MCFADDEN G. I., VAN DOOREN G. G., 2004. Evolution: red algal genome affirms a common origin of all plastids. *Curr. Biol.* 14, R514-R516.
- NOWICKA B., KRUK J., 2013. *Reaktywne formy tlenu w roślinach – więcej niż trucizna*. Kosmos 62, 583-596.
- O'KELLY C. J., 2007. *The origin and early evolution of green plants*. [W:] *Evolution of Primary Producers in the Sea*. FALKOWSKI P. G., KNOLL A. H. (red.). Elsevier Academic Press, 287-309.
- PFANNSCHMIDT T., NILSSON A., ALLEN J. F., 1999. Photosynthetic control of chloroplast gene expression. *Nature* 397, 625-628.
- RODRÍGUEZ-EZPELETA N., BRINKMANN H., BUREY S. C., ROURE B., BURGER G., LÖFFELHARDT W., BOHNERT H. J., LANG B. F., PHILIPPE H., 2005. Monophyly of primary photosynthetic eukaryotes: green plants, red algae, and glaucophytes. *Curr. Biol.* 15, 1325-1330.
- RUMPHO M. E., SUMMER E. J., MANHART J. R., 2000. Solar-powered sea slugs. *Mollusc/algal chloroplast symbiosis*. *Plant Physiol.* 123, 29-38.
- SAMSONOFF W. A., MACCOLL R., 2001. Biliproteins and phycobilisomes from cyanobacteria and red algae at the extremes of habitat. *Arch. Microb.* 176, 400-405.
- SAUNDERS G. W., HOMMERSAND M. H., 2004. Assessing red algal supraordinal diversity and taxonomy in the context of contemporary systematic data. *Am. J. Bot.* 91, 1494-1507.
- STILLER J. W., 2007. Plastid endosymbiosis, genome evolution and the origin of green plants. *Trends Plant Sci.* 12, 391-396.
- YOON H. S., HACKETT J. D., CINIGLIA C., PINTO G., BHATTACHARYA D., 2004. A molecular timeline for the origin of photosynthetic eukaryotes. *Mol. Biol. Evol.* 21, 809-818.

KOSMOS Vol. 65, 2, 187-195, 2016

EUKARYOTIC PHOTOSYNTHESIS – A BRIEF HISTORY OF ENDOSYMBIOSIS

BEATRYCZE NOWICKA, JERZY KRUK

Department of Plant Physiology and Biochemistry, Faculty of Biochemistry, Biophysics and Biotechnology, Jagiellonian University, Gronostajowa 7, 30-387 Krakow

Summary

Photosynthetic organisms belonging to the kingdom of eukaryota fulfill significant roles in the biosphere. Higher plants dominate on the land, therefore this group has been most intensively studied. However, plants are only one group of the many other groups of photosynthetic eukaryota. The ability to perform photosynthesis was acquired independently by ancestors of several eukaryotic lineages. Some of these lineages are major primary producers in the oceans. In this article, occurrence of photosynthesis in eukaryota, as well as processes responsible for acquirement of plastids are described. The authors decided to concentrate on systematic groups other than higher plants and green algae, because photosynthesis of last two has been widely described in the literature.