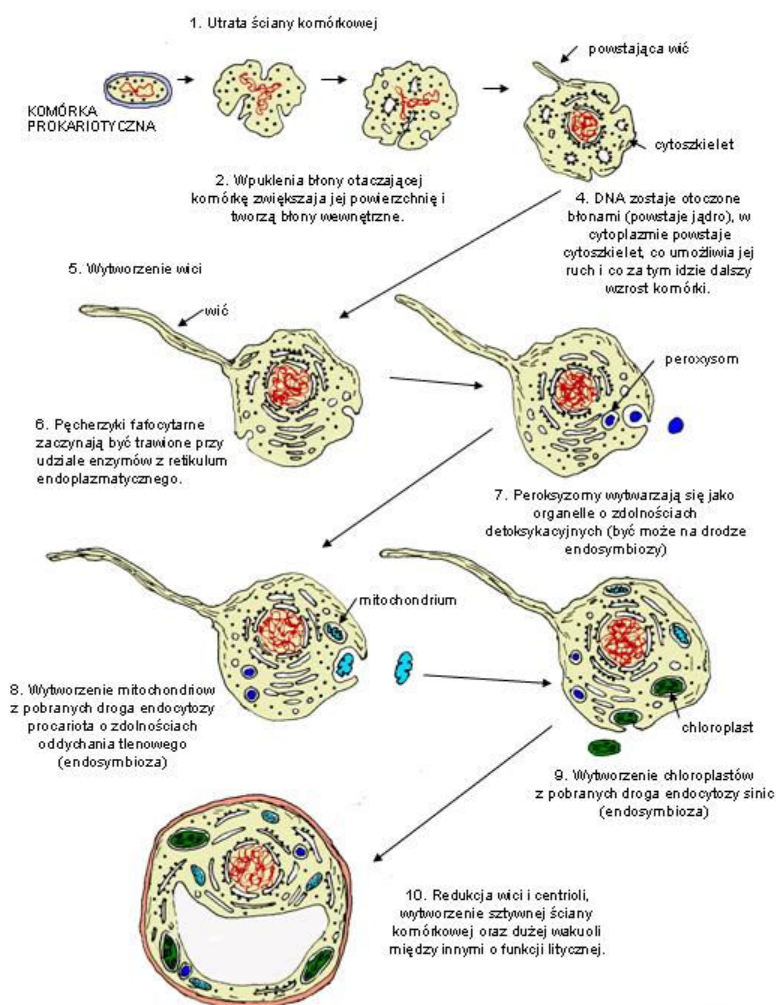


Endosymbioza następuje, gdy jeden organizm żyje stale w innym z mutualistyczną korzyścią obydwu, co doprowadza do tego, że obydwa stają się jednym funkcjonalnym organizmem. Stanowiła ona jeden z głównych mechanizmów ewolucji i różnicowania się glonów oraz roślin lądowych. Plastydy wywodzą się z włączenia przez komórkę eukaryotyczną do swojego protoplastu organizmu prokaryotycznego spokrewnionego z sinicami. Proces ten doprowadził do powstania trzech gromad: Glaucophyta, krasnorostów (Rhodophyta) i zielenic (Chlorophyta). Z zielenic w drodze ewolucji powstały następnie rośliny lądowe. Powstające w ten sposób plastydy są otoczone dwoma błonami, które mają pochodzenie zarówno od mikrosymbionta (błona wewnętrzna otoczki) jak i od makrosymbionta (błona zewnętrzna otoczki chloroplastu). W trakcie endosymbiozy zachodzi poziomy transfer genów z genomu mikrosymbionta do makrosymbionta. Genom mikrosymbionta ulegał w ten sposób silnej redukcji. Genomy chloroplastowe chloroplastów roślin lądowych kodują 60–200 białek. W tym są białka związane z replikacją, transkrypcją i translacją chloroplastowego DNA, tRNA, rRNA rybosomów. W porównaniu sinice kodują kilka tysięcy białek. Jednocześnie około 1,000 do 5,000 białek kodowanych przez jądro jest transportowane do plastydów.

#### Ewolucja komórki roślinnej



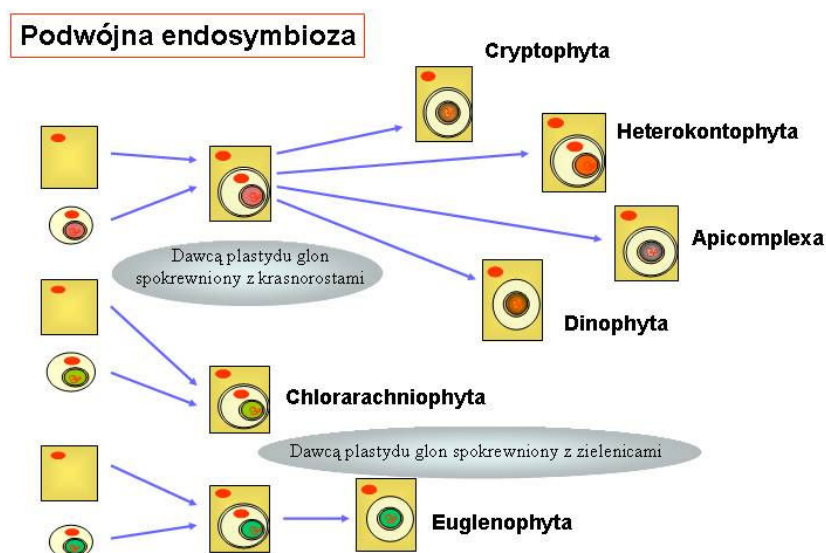
ARL

Po zajściu pierwotnej endosymbiozy nastąpiły wtórne endosymbiozy w wyniku, których glony eukaryotyczne zostały zasymilowane przez eukaryotyczne komórki heterotroficzne

jako plastydy. 300 milionów lat temu niski poziom dwutlenku węgla w atmosferze stanowił czynnik ograniczający rozwój organizmów. Glony występujące w wakuoli odżywczej miały kwaśne środowisko, co powodowało zwiększenie rozpuszczalności  $\text{CO}_2$  i większą jego dostępność. Ponadto metabolizm makrosymbionta dostarczał dodatkowego źródła tego związku. Powstały w ten sposób gromady glonów: Cryptophyta, Heterokontophyta, Dinophyta, Haptophyta oraz jeden pasożytniczy typ Apicomplexa. Wszystkie one dziedziczą plastydy typu krasnorostowego. Ponadto w kolejnych podwójnych endosymbiozach powstały grupy glonów takie jak Chlorarachniophyta i Euglenophyta. Donorem plastydu do tych endosymbioz była zielenica, jednak komórki stanowiące w obu tych wypadkach makrosymbiont różnią się od siebie.

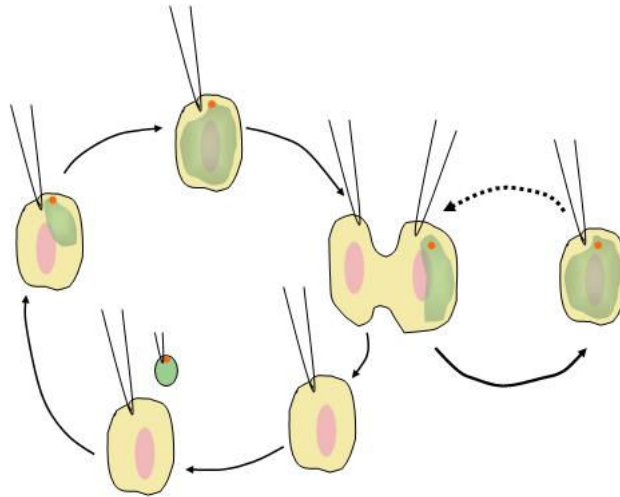
Tak, więc plastydy występujące u powyższych organizmów powinny być otoczone 4 błonami. Wewnętrzna pochodzi od mikrosymbionta, dwie środkowe od symbionta pośredniego i zewnętrzna od makrosymbionta. Ponadto w pewnym okresie w powstającej komórce powinny się znajdować trzy genomy: mikrosymbionta, symbionta pośredniego i makrosymbionta (nie licząc genomów mitochondrialnych). Genom mikrosymbionta to nukleoid występujący w chloroplaście, genom makrosymbionta to jądro komórkowe. Natomiast genom pośredniego makrosymbionta nazwano nukleomorfem. Jest to struktura przypominająca jądro, otoczona dwoma błonami, posiadająca jąderko. Umieszczony on jest w przestrzeni między drugą i trzecią błoną plastydu. Nukleomorf występuje u dwóch niespokrewnionych ze sobą grup organizmów: Cryptomonadophyta i Chlorarachniophyta. Nukleomorf *Guillardia theta* (jednokomórkowa kryptomonada) ma 551kb, 3 chromosomy (95, 206 i 250kb). Występuje w nim bardzo silne upakowanie genów, nieliczne, małe introny oraz geny zachodzące na siebie. Znajdują się sekwencje charakterystyczne dla genomu eukariotycznego i sinicowego, co świadczy o transferze genów z mikrosymbionta sinicowego. Również w jądrze komórki znaleziono geny pochodzenia prokaryotycznego.

W wyniku ewolucji u większości organizmów powstałych w wyniku podwójnej endosymbiozy nukleomorf uległ redukcji. Ponadto u niektórych gromad jedna z czterech błon otaczających chloroplast również zanikła.



Endosymbioza doprowadziła do powstania z dwóch organizmów jednego. Proces ten zarówno w wypadku endosymbiozy pierwotnej jak i podwójnej był związany z poziomym transferem genów pomiędzy symbiontami. W konsekwencji zmuszało to organizm do wytworzenia mechanizmu transportu białek z powrotem do chloroplastu przez błony otaczające ten plastyd.

Problemy te dobrze ilustruje symbioza między wiciowcem *Hatena* i zielenicą *Nephroselmis* opisana w Science, 2005; 310. Wiciowiec *Hatena* będący heterotrofem po symbiozie traci cytotostom i korzysta z plamki ocznej zielenicy wykazując fototaksję dodatnią. Jego zapotrzebowania pokarmowe całkowicie zabezpiecza zielenica. Natomiast zielenica znajdująca się w symbiozie traci wici i cytoszkielet oraz błony cytoplazmatyczne z wyjątkiem aparatu Golgiego. Zachowuje jądro i mitochondrium. Plastyd jej powiększa się dziesięciokrotnie i wytwarza wiele pirenoidów. U wolno żyjącej *Nephroselmis* występuje tylko jeden pirenoid. Po podziale wiciowca *Hatena* powstają dwie potomne komórki, z których jedna odziedzicza symbiotyczną zielenicę a druga wytwarza cytotostom i przechodzi na heterotroficzny tryb życia. Cykl życiowy *Hatena* przedstawiony jest na poniższym schemacie



Cykl życiowy wiciowca *Hatena* wchodzącego w symbiozę z zielenicą *Nephroselmis*.