



**dr hab.
Anna Karnkowska,
prof. UW**

Jest badaczką różnorodności, ekologii i ewolucji mikroorganizmów eukariotycznych. Próbuje lepiej zrozumieć ewolucję organizmów eukariotycznych i udział endosymbioz w powstaniu i różnicowaniu *Eukaryota*. Obecnie koncentruje się na badaniach relacji endosymbiotycznych mikroorganizmów eukariotycznych i bakterii w środowiskach słodkowodnych.
a.karnkowska@uw.edu.pl

Głony ze zbiornika słodkowodnego (w tym eugleniny i zielenice) z chloroplastami powstałymi w wyniku endosymbiozy pierwotnej i wtórnej

CZY WSPÓŁPRACA SIĘ OPŁACA?

Historia komórki eukariotycznej.

Anna Karnkowska

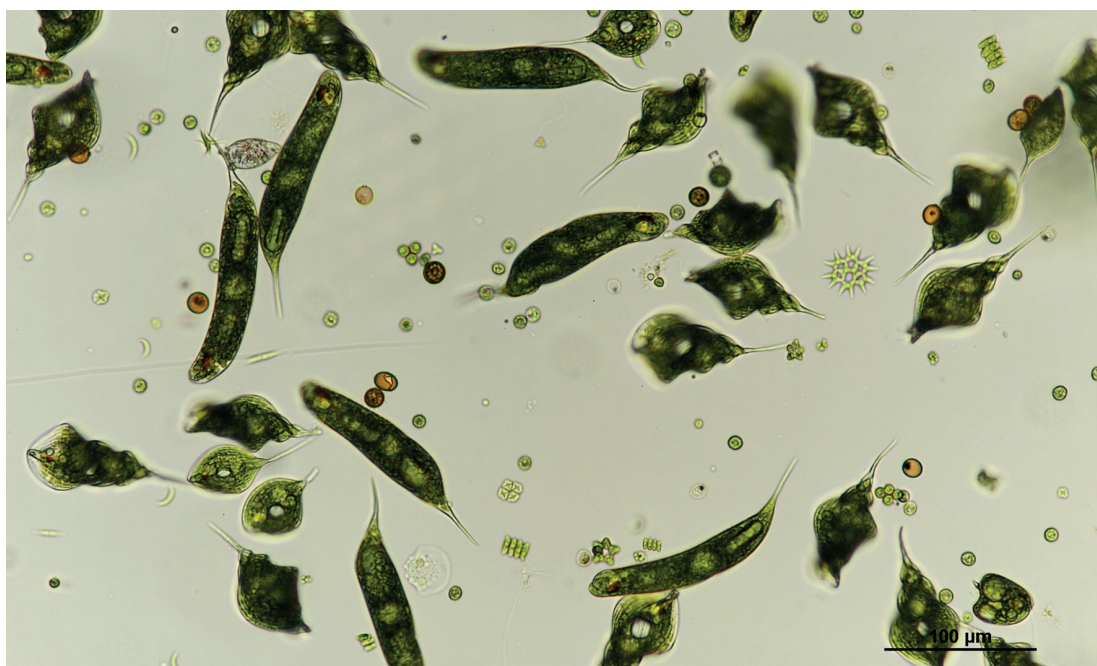
Instytut Biologii Ewolucyjnej, Wydział Biologii
Uniwersytet Warszawski

Wszystkie organizmy są zbudowane z komórek, niektóre – tak jak my, inne zwierzęta czy rośliny – z wielu komórek, ale większość to organizmy jednokomórkowe. Zarówno nasze komórki, jak i komórki innych jedno- i wielokomórkowych organizmów eukariotycznych są bardzo złożone. Mają one liczne przedziały komórkowe – czyli tzw. organelle, w tym jądro (gr. *karyon*), od którego wzięła się nazwa tej grupy. Jądro zawiera w sobie materiał genetyczny w postaci DNA, czyli genom jądrowy. Ponadto są obecne mitochondria – czyli elektrownie komórkowe, a także w przypadku roślin

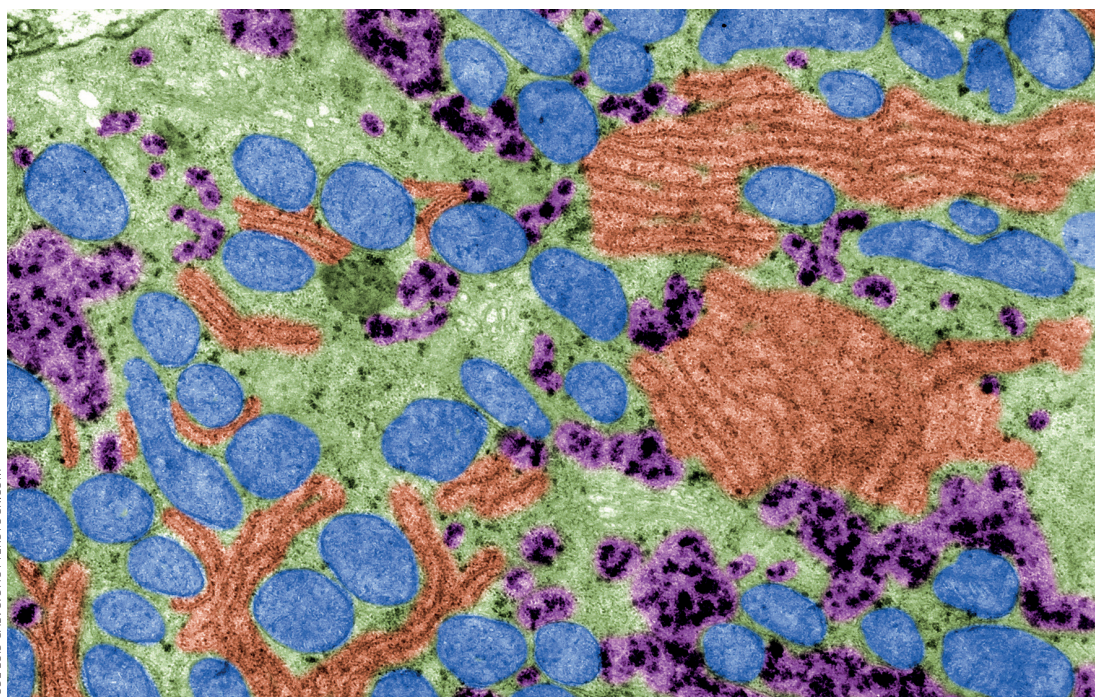
i glonów – chloroplasty, które umożliwiają im produkcję związków będących źródłem energii ze światła i z prostych związków chemicznych. W obu wspomnianych organelach również znajduje się DNA, kodujące informację genetyczną, czyli zawierają one odpowiednio genom mitochondrialny i chloroplastowy. Jednak większość organizmów jednokomórkowych ma komórki o znacznie prostszej budowie. Nie zawierają one jądra komórkowego ani organeli. Organizmy te nazywamy *Prokaryota* i zaliczamy do bakterii i archeonów.

Endosymbioza

Pytanie o powstanie i ewolucję komórek eukariotycznych (inaczej *Eukaryota*) nie jest łatwe. To bardzo dawne zdarzenia ewolucyjne, których bezpośrednie dowody się nie zachowały. Dzięki badaniom różnorodności współcześnie żyjących przedstawicieli *Eukaryota* i analizie ich genomów możemy się jednak sporo



PROF. BOŻENA ZAKRYS



Zdjęcie mikroskopowe przedstawiające komórkę wątroby (hepatocyt). Mitochondria zaznaczono na kolor niebieski

dowiedzieć o ich ewolucyjnej historii i roli procesu zwanego endosymbiozą.

Powstanie złożonych komórek eukariotycznych było jednym z najważniejszych wydarzeń w ewolucji życia na Ziemi. Jak jednak doszło do powstania takich komórek, czyli do eukariogenezy? Wiemy, że *Eukaryota* powstały później niż bakterie i archeony. Obecnie uważamy, że *Eukaryota* wyewoluowały z przedstawicieli jednej z linii archeonów, ale bakterie również miały swój znaczący udział w eukariogenezie i dalszej ewolucji organizmów eukariotycznych. Najbardziej spektakularnym procesem, do którego doszło w trakcie ewolucji komórek eukariotycznych, są endosymbiozy bakterii. Pod tą nazwą kryje się ścisła współpraca między dwoma komórkami. Jedna z nich zostaje wchłonięta przez drugą. Zamiast zostać strawiona, zaczyna współpracować ze swoim gospodarzem. W wyniku takiej relacji stopniowo z wchłoniętych komórek powstały organelle – mitochondria i chloroplasty.

Mitochondria i chloroplasty faktycznie mają wiele cech komórek bakteryjnych. Między innymi są otoczone błoną komórkową bakteryjnego pochodzenia, mają też własny materiał genetyczny. Odziedziczyły go również po swoich bakteryjnych przodkach. Jednak w porównaniu do genomów bakteryjnych znajduje się w nich mniej informacji. W toku ewolucji i coraz silniejszej współpracy między gospodarzem i endosymbiontem doszło do utraty wielu genów, które stały się zbędne podczas życia w nowych warunkach. Endosymbiont może przecież korzystać z produktów metabolizmu gospodarza, więc utrzymywanie jego pełnego genomu nie jest konieczne do funkcjonowa-

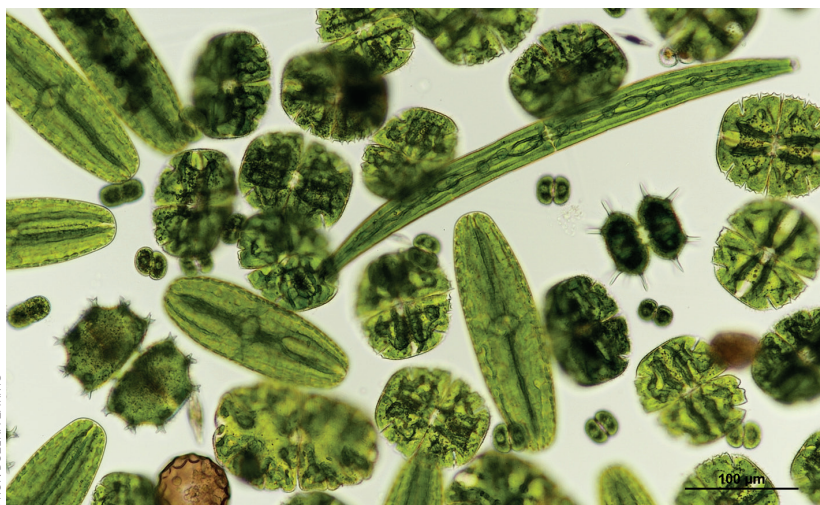
nia. Część genów endosymbiontów w toku ewolucji została przeniesiona z genomu symbionta do genomu gospodarza. Produkty białkowe produkowane na ich bazie przez komórkę gospodarza są następnie kierowane do organelli, gdzie pełnią swoje funkcje. Taki proces przenoszenia genów z endosymbiontów (tzw. endosymbiotyczny transfer genów) sprzyjał dalszej integracji partnerów i ściślejszej kontroli symbionta przez gospodarza. Jedną z hipotez mówi, że endosymbionty zachowują tylko te geny, które pozwalają szybko reagować na zmiany w środowisku i precyzyjną kontrolę ich metabolizmu. W szczególności chodzi o regulację kluczowych procesów zachodzących w organellach. Są to m.in. reakcje, w których następuje przetrzymanie elektronów wzdłuż molekularnego łańcucha przenośników zlokalizowanych w obrębie błony organelli. Taka reakcja odgrywa kluczową rolę w trakcie produkcji paliwa komórkowego przez mitochondria i w procesie fotosyntezy.

Odkąd powszechnie zaakceptowano, że mitochondria i chloroplasty powstały w wyniku endosymbiozy, nie ustają wysiłki dążące do zrozumienia szczegółów tego procesu. W tym ewolucyjnym śledztwie możemy skorzystać z informacji genetycznej. Genomy endosymbiontów, choć mocno zredukowane, zawierają kilkanaście do kilkuset genów. Ich analiza dostarczyła niezbitych dowodów na pochodzenie mitochondrium od alfa-proteobakterii, a chloroplastów od cyjanobakterii. A wśród różnorodnych bakterii możliwa jest również identyfikacja żyjących krewnych przodków organelli. W przypadku mitochondriów jest kilku kandydatów, a w przypadku chloroplastów ich najbliższym obecnie żyjącym krewnym

jest niedawno opisana słodkowodna cyjanobakteria *Gleomargarita litophora*.

Ewolucja nie stoi w miejscu

Chloroplasty i mitochondria poza wspomnianymi już utratami genów zmieniały się w trakcie ewolucji także w inny sposób. Najbardziej spektakularnymi przykładami są te, w których doszło do utraty typowych funkcji tych organelli. Mitochondria kojarzymy przede wszystkim z produkcją paliwa komórkowego (ATP) w procesie oddychania komórkowego. Kluczową rolę w tych przemianach odgrywa cząsteczka tlenu. Ale nie wszystkie organizmy eukariotyczne żyją w środowiskach tlenowych. U wielu beztlenowych eukariotów doszło do daleko posuniętych zmian w funkcjonowaniu mitochondriów. W skrajnych przypadkach beztlenowe mitochondria są tak bardzo zredukowane, że przez długi czas były niewykrywalne. Nie mają one genomu mitochondrialnego i krist mitochondrialnych



PROF. BOŻENA ZAKRYŚ

Jednokomórkowe glony (desmidie) z chloroplastami powstałymi w wyniku endosymbiozy pierwotnej z cyjanobakterią

(które przypominają skierowane do środka grzebienie). Nie są także zaangażowane w produkcję ATP. Ich główną funkcją, która jest również bardzo istotna w mitochondriach tlenowych, jest składanie pewnych stosunkowo prostych cząsteczek, tzw. centrów Fe-S (centrów żelazowo-siarkowych). Są one niezbędnymi składnikami wielu kluczowych dla komórki białek. Ważna rola centrów polega na wiązaniu i uwalnianiu elektronów, czyli procesie, który zachodzi w najistotniejszych reakcjach komórkowych.

Proces składania centrów Fe-S mitochondria zawdzięczają swoim bakteryjnym przodkom, a komórki eukariotyczne wykorzystują do tego maszynę mitochondrialną. Proces ten nie zawsze zachodzi w mitochondriach. Bardzo rzadko beztlenowe eukarioty mają alternatywne rozwiązania. Powstały one na drodze przeniesienia materiału genetycznego do ich ko-



Paramecium bursaria
z symbiotycznymi algami (zielone)

LEBENDKULTUREN.DE/SHUTTERSTOCK.COM

mórek z innych organizmów które mają zdolność tworzenia centrów Fe-S. To przykład tzw. horyzontalnego transferu genów, który jest bardzo ważnym sposobem wymiany materiału genetycznego między organizmami, a więc także narzędziem ewolucji. Centra takie powstają wówczas już nie w zredukowanych mitochondriach, ale w cytozolu komórki. W takim przypadku mitochondrium staje się zbędne i może zaniknąć. Do tej pory całkowitą utratę mitochondriów wykryto jedynie w jednej grupie beztlenowych eukariotów – w organizmie *Monocercomonoides exilis*, protistów żyjących w jelicie niektórych kręgowców.

Redukcję można także zaobserwować w przypadku chloroplastów. Prawie we wszystkich liniach organizmów zawierających te organelle doszło w toku ewolucji do utraty funkcji fotosyntetycznej. Z zielonych chloroplastów powstały bezbarwne organelle. Taka radykalna zmiana organelli jest obserwowana np. u niektórych roślin, ale najczęściej spotyka się ją u jednokomórkowych pasożytów, np. u zarodźca malarii. Ten groźny pasożyt człowieka ma zredukowane chloroplasty, w których jednak zachodzą kluczowe szlaki metaboliczne. Nie jest to jedynie ciekawostka, ale kluczowa wiedza do opracowania terapii antymalarycznych, w których celem mogą być bezbarwne plastidy i ich białka, nieobecne w komórkach gospodarzy, którzy nie mają chloroplastów.

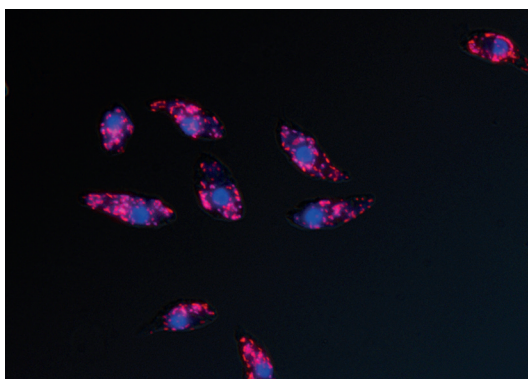
Nic dwa razy się nie zdarza?

W przeciwieństwie do mitochondriów chloroplasty są obecne tylko w niektórych liniach ewolucyjnych *Eukaryota*. Poza roślinami znajduje się je w wielu różnych, często niespokrewnionych grupach eukariotycznych glonów. Wspominana wcześniej endosymbioza cyjanobakterii i komórki eukariotycznej, nazywana endosymbiozą pierwotną, doprowadziła do powstania chloroplastów u przodka zieleni i roślin wyższych, krasnorostów, oraz mniej znanych glaukocystofitów. Następnie jednokomórkowe zielenice i krasnorosty wielokrotnie stały się endosymbiontami innych eukariotów w procesie nazywanym endosymbiozą wtórną, która zachodziła analogicznie do pierwotnej.

Doprowadziło to do nabycia chloroplastów u wielu niespokrewnionych grup jednokomórkowych mikroorganizmów.

Całkiem niedawno odkryto niewielką grupę ameb domkowych. Są to jednokomórkowe organizmy, które od znanych wszystkim ze szkoły ameb wyróżniają się skorupką otaczającą komórkę. Niektóre z nich, należące do rodzaju *Paulinella*, podobnie jak rośliny mają chloroplasty cyjanobakteryjnego pochodzenia. Jednak ameby nabyły je niezależnie od roślin. Do endosymbiozy u tych skorupkowych jednokomórkowców doszło zaledwie około 60–200 mln lat temu, czyli całkiem niedawno, zwłaszcza w kontekście omawianych endosymbioz chloroplastów i mitochondriów, które miały miejsce ponad 1,5 mld lat temu. Odkrycie to rewolucjonizowało nasze spojrzenie na endosymbiozę. Badania porównawcze wykazały bardzo długą listę podobieństw między tymi dwoma endosymbiozami, włączając w to utratę i przeniesienie genów z genomu endosymbionta do genomu gospodarza oraz rozbudowaną kontrolę endosymbionta przez gospodarza, w tym na drodze kierowanych do niego białek, które są kodowane w genomie jądrowym. Nie ma zatem powodu, żeby nie uznać endosymbionta ameb za pełnoprawną organelę.

Świat, na który patrzymy, to przede wszystkim świat dużych organizmów eukariotycznych – zwierząt, roślin i grzybów. Te wielokomórkowe organizmy mają swoich przodków wśród ogromnej różnorodności mikroorganizmów eukariotycznych. Ich różnorodność odkrywamy dzięki nowoczesnym technikom sekwencjonowania i obrazowania, choć oczywiście wiele z głównych grup mikroorganizmów eukariotycznych znany już od czasów pierwszych mikroskopów świetlnych. Organizmy te zbiorczo nazywamy protistami (dawniej również pierwotniakami, choć jest to na-



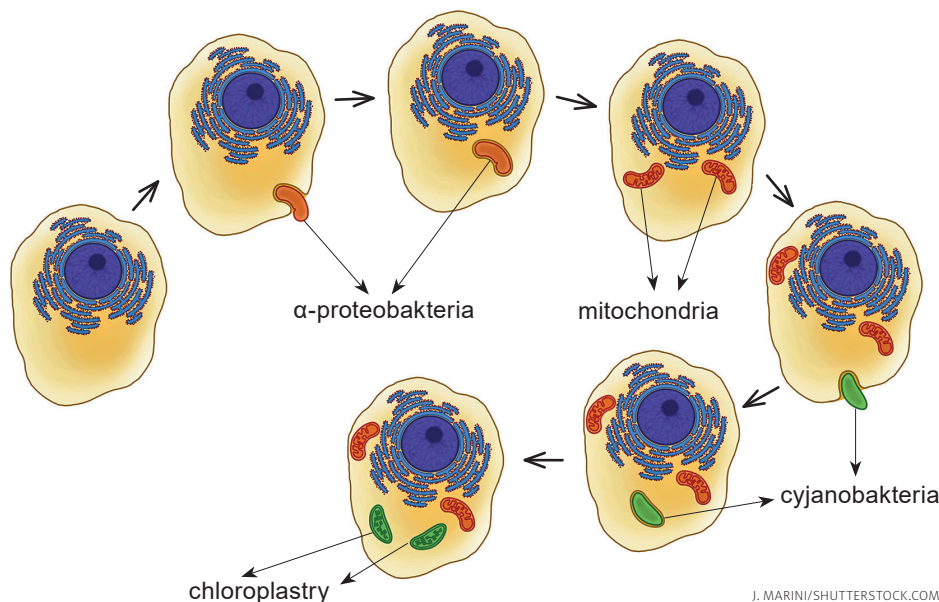
DR DARIA TASHYREVA

Protist *Diplonema japonicum* z bakteryjnymi endosymbiontami wyznakowanymi na purpurowo z wykorzystaniem sondy fluorescencyjnej. Jądro komórkowe wybarwione barwnikiem fluorescencyjnym DAPI (niebieskie)

zwa zarezerwowana dla heterotroficznych protistów, a wiele z nich przeprowadza fotosyntezę i wtedy nazywamy je często glonami). Badania protistów wykazały, że dość często wchodzą one w interakcje z bakteriami, które mogą być ich endosymbiontami. Badanie tych układów może nam zatem pomóc zrozumieć, jak przebiega zawiązanie współpracy między gospodarzem i jego symbiontem, a dzięki temu lepiej zrozumieć również zamierchle endosymbiozy, których efektem było powstanie organeli. Zaledwie kilka miesięcy temu opisano nową organelę endosymbiotycznego pochodzenia i nazwano ją nitroplastem. Jak sama nazwa wskazuje, jest to organelła zaangażowana w proces wiązania azotu cząsteczkowego. Na razie jej występowanie potwierdzono jedynie u niewielkiej grupy morskich glonów, ale być może nitroplast występuje też u innych organizmów, a może inne, nieznanne nam jeszcze organelle czekają wciąż na odkrycie. ■

Artykuł powstał w ramach realizacji grantu Sonata BIS przyznanego przez Narodowe Centrum Nauki (2023/50/E/NZ8/00470).

Mitochondria powstały na skutek wchłonięcia tlenowych bakterii przez przodka komórki eukariotycznej. Następnie w toku ewolucji w podobny sposób powstały chloroplasty – na skutek endosymbiozy z cyjanobakterią



J. MARINI/SHUTTERSTOCK.COM

Chcesz wiedzieć więcej?

Archibald J.M., *Endosymbiosis and Eukaryotic Cell Evolution*, 2015, www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982215008891?via%3Dihub

Burki F., *Mitochondrial Evolution: Going, Going, Gone*, 2016, www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982216303542?via%3Dihub

Husnik F. et al., *Bacterial and archaeal symbioses with protists*, 2021, www.sciencedirect.com/science/article/pii/S096098221007478?via%3Dihub

Karkowska A., Maciszewski K., *Should I stay or should I go? Retention and loss of components in vestigial endosymbiotic organelles*, 2019, www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0959437X19300425?via%3Dihub

Massana R., *The nitroplast: A nitrogen-fixing organelle*, 2024, www.science.org/doi/full/10.1126/science.ado8571