

Původ chloroplastů a zařazení řasových oddělení do systému organismů

The origin of chloroplasts and the position of eukaryotic algae in the six- kingdom system of life

Tomáš Kalina

Katedra botaniky PřF UK, Benátská 2, CZ – 128 01, Praha 2

Abstract

Symbiosis represents a widely distributed principle of mutual relationships among organisms, belonging to different systematic groups. The cell endosymbiosis is considered to be the most important event, which starts the evolution of all eukaryotic organisms. We recognize about five successful endosymbioses. Some of them resulted in obtaining mitochondria the peroxisomes, perhaps derived from different groups of bacterial ancestors. The special interest represents the origin of the chloroplasts. As it was suggested using the molecular methods, the single-celled cyanobacteria were the ancestors of chloroplasts in glaucophytes, red and green algae. All these groups are classified into kingdom Plantae. Green algae and vascular plants form a monophyletic group. Their chloroplasts are surrounded only by double membrane envelopes, no connection with endoplasmic reticulum or with the nuclear envelope were observed. Endosymbiosis with cyanobacterial chloroplast ancestor is considered to be the primary endosymbiosis. It was of an ancient origin with the age of about 2 billion years. Chloroplasts of other algal divisions were obtained via secondary, sometimes even as tertiary endosymbioses. In dinophytes and euglenophytes, the plastids are the remainder of single celled eukaryotic algae, covered with the triple envelope membranes. Two inner membranes are similar to the chloroplast envelopes in plant chloroplasts, the third outer membrane is of unknown origin. Some experts consider the third plastid membrane as a phagosome (food vacuole) membrane. No connections with the nuclear envelope were observed. In cryptophytes and chromophyte algae (Chromophyta, syn. Heterocontophyta, syn. Ochrista) and Haptophyta (syn. Prymnesiophyta) plastids are covered with four membranes, two additional membranes are derived from the rough endoplasmic reticulum, which is often connected with the outer membrane of nuclear envelope. This kind of endosymbiosis is called the secondary symbiosis, and is much younger than the primary symbioses. Taking in account the six- kingdoms system of life proposed by CAVALIER-SMITH (1998), the secondary endosymbioses are classified into two different kingdoms: Protozoa (Dinophyta, Euglenophyta) and Chromista. The primary endosymbioses form the kingdom Plantae. The classification of Chlorarachniophyta is not clear and recently they are not mentioned as a separate division. Besides *Chlorarachnion reptans*, some other filarplasmodium forming protozoans containing plastids (*Chrysarachnion*, Chrysophyceae, *Myxochloris*, Xanthophyceae) or without plastids (*Corallomyxa*, *Reticulosphaera*, GRELL 1991) were recognized.

Symbiosa patří mezi základní principy mutualistického chování organismů. Organismy vstupující do symbiotických vztahů zpravidla nejsou systematicky příbuzné. Stupeň vzájemné závislosti symbionta a hostitelského organismu může být velmi volný, tj. s možností oddělení a samostatné existence. V jiných případech se jedná o pevnou vazbu partnerů, podmíněnou genetickou provázaností a společnými biochemickými drahami, které kontroluje hostitelská buňka. Vnitrobuněčná symbiosa (endosymbiosa) je zvláštním případem symbiosy, která je spojena s existencí a vývojem všech základních skupin (říší) eukaryotických organismů.

Podle současných poznatků je možné rozlišit několik úspěšně realizovaných endosymbios (CAVALIER-SMITH 1998):

1. Symbiotický původ mitochondrií. Pravděpodobný předek α -proteobacterie.
2. Symbiotický původ peroxisomů. Předkem je pravděpodobně gram-positivní bakterie. Peroxisomy jsou v buňkách ruduch, hnědých řas, různobrvků, nacházíme je u tříd Raphidophyceae, Eustigmatophyceae, Charophyceae a všech terestrických rostlin. Peroxisomy obsahují enzym glykolát-oxydázu, která transformuje fosfoglykolát, produkovaný při fotorespiraci.
3. Symbiotický původ chloroplastu z cyanobakterie. Sinice (Cyanobacteria) v novém pojetí zahrnují oddělení Chloroxibacteria (syn. Prochlorophyta). V takto pojatém oddělení sinic se vyskytují hlavní druhy chlorofylů, tj. chlorofyl *a*, *b*, *c*, *d*. Chloroplasty, kterým daly původ jednobuněčné sinice mají na povrchu pouze základní dvojici chloroplastových membrán. Chybí spojení s jadernou obálkou a endoplazmatickým retikulem. Tento druh symbiosy se označuje jako primární endosymbiosa a k jejímu vzniku došlo již před 2 miliardami let (LEE & KUGRENS 2000). Glaukophyta, ruduchy a zelené rostliny, kde se takové chloroplasty vyskytují, tvoří monofyletické skupiny.
4. Chloroplasty autotrofních zástupců říše Chromista a několika dalších oddělení jsou výsledkem sekundární endosymbiosy. Jedná se o chiméry složené ze dvou eukaryot, tj. chloroplastu, odvozeného od jednobuněčné ruduchy *Rhodella* a hostitelské buňky představené fagotrofní měňavkovitou buňkou nebo dvoubičíkatým prvokem. Chloroplasty jsou kromě základní dvojice obalných membrán obklopeny ještě jednou nebo dvěma dalšími membránami drsného endoplazmatického retikula. Tato chloroplastová cisterna ER je často spojená s jadernou obálkou. Plastidy euglen a obrněnek vznikly rovněž sekundární endosymbiosou, někdy se uvažuje i o terciární endosymbioze. Plastidy uvedených skupin nemají spojení s jadernou obálkou, ale jejich povrch pokrývají trojice obalných membrán. Náзор, že eugleny a obrněnky získaly chloroplasty zprvu od zelených řas a pak druhotně od chromist, nelze vyloučit. U obrněnek byly zjištěny nejméně tři skupiny druhů s různou submikroskopickou stavbou chloroplastu. Plastidy největší skupiny druhů pocházejí od různých chromist. S tím také souvisí schopnost některých obrněnek produkovat křemité šupiny. U jiné skupiny obrněnek se endosymbiontem stala skrytěnka. V chloroplastech jsou fykobiliproteiny a

dokonce byl nalezen nukleomorf. Zcela nejasný je původ nefotosyntetických plastidů u *Plasmodium malariae*, *Toxoplasma gondii* a jiných parazitických prvoků.

5. U třídy *Chlorarachnea* (*Chlorarachniophyta*) předpokládáme symbiogenetický původ chloroplastu ze tř. *Ulvophyceae* do hostitelské buňky prvoka (*Sarcomastigophora*). V poslední době se *Chlorarachniophyta* nevyčleňují jako samostatné oddělení (třída). Existuje několik organismů, které tvoří podobná fagocytující plasmodia, která obsahují v buňkách plastidy (*fiarplasmodium* *Chrysarachnion*, *Myxochrysis*, *Chrysophyceae*, plasmodium *Myxochloris*, *Xanthophyceae*) nebo jsou bez plastidů (*Corallomyxa*, *Reticulosphaera*, GRELL 1991).

Metoda molekulárních hodin umožnila u rozsivek a heterokontních chromist stanovit stáří hostitelské buňky na dobu před 170 miliony let, stáří plastidu (endosymbionta) na 274 milionů let (MEDLIN et al. 1997).

Při pokusu o klasifikaci řasových oddělení vycházíme ze systematického zařazení hostitelské buňky. MARGULIS & SCHWARZ (1988) v systému pěti říší zařadili řasová oddělení do heterogenní říše *Protoctista*. Novější systém organismů, obsahující jedinou prokaryotickou říši a pět říší eukaryotických publikoval (CAVALIER-SMITH 1998). Při zjednodušení navrženého systému může být zařazení eukaryotických řas následující:

Nadříše: Eukaryota

Říše: **Prvoci- Protozoa** (syn.: *Protista* p.p.; *Protoctista* p.p.)

Kmeny (oddělení): *Chlorarachnea* (*Chlorarachniophyta*)- pokud je budeme uznávat

Obrněnky (*Dinoflagellata*, *Dinozoa*, *Dinophyta*)

Eugleny (*Euglenozoa*, *Euglenophyta*)

Jména taxonů říše *Protozoa* podléhají Mezinárodnímu kódu zoologické nomenklatury. Zpravidla tomu tak není u autotrofních skupin, kde se tradičně používá Mezinárodní kód botanické nomenklatury (koncovka oddělení –*phyta*).

Říše: **Rostliny- Plantae**

Podříše: **Biliphyta**

Oddělení: *Glaucophyta* (syn. *Glaucocystophyta*)

Oddělení: *Rhoduchy* (*Rhodophyta*)

Podříše: Zelené rostliny - **Viridiplantae**

Oddělení: **Zelené řasy- Chlorophyta** Mitotické vřeténko v telofázi mizí, v cytokinězi vzniká mikrotubulární systém fykoplasmu.

Oddělení: **Streptophyta** (oddělení se objevuje v dendrogramech, publikovaných německými autory (FRIEDL 1995). Obsahuje třídy: *Klebsormidiophyceae*, *Coleochaetophyceae*, *Conjugatophyceae*,

Charophyceae). Mitotické vřetenko se v telofázi zachovává. V cytokinezi se často objevuje mikrotubulární systém fragmoplast.

Oddělení: Cévnaté rostliny (Trachaeophyta, syn. Cormophyta, Embryophyta)

Jména taxonů říše Plantae podléhají Mezinárodnímu kódu botanické nomenklatury.

Říše: **Chromista**

Podříše: Cryptista

Oddělení: Skrytěnky – Cryptophyta

Podříše: Chromobiota (syn. Stramenopili)

Oddělení: Chromophyta (syn. Heterokontophyta)

Oddělení: Prymnesiophyta (syn. Haptophyta)

Jména taxonů říše Chromista podléhají Mezinárodnímu kódu botanické nomenklatury.

Literatura:

- CAVALIER-SMITH, T. (1998): A revised six-kingdom system of life.- Biol. Rev. 73: 203-266.
- FRIEDL, T. (1995): Inferring taxonomic positions and testing genus level assignment in coccoid green lichen algae: A phylogenetic analysis of 18 S ribosomal RNA sequences from *Dictyochloropsis reticulata* and from members of the genus *Myrmecia* (Chlorophyta, Trebouxioophyceae cl. nov.). – J. Phycol. 31: 632-639.
- GRELL, K.G. (1991): *Corallomyxa nipponica* n. sp. and the phylogeny of plasmodial protists. – Arch. Protistenkd. 140: 303-320.
- LEE, R.E. & KUGRENS, P. (2000): Ancient atmospheric CO₂ and the timing of evolution of secondary endosymbioses. – Phycologia 39: 167-172.
- MARGULIS, L. & SCHWARZ, K. (1988): Five kingdoms: An illustrated guide to the phyla of the life on Earth. - Freeman & Co., New York, 203 pp.
- MEDLIN, L.K., KOISTRA, W.H.C.F, POTTER, D., SAUNDERS, G.W. & ANDERSEN, R.A.(1997): Phylogenetic relationships of the “golden algae” (haptophytes, heterokont chromophytes) and their plastids. - In: BHATTACHARYA, D. (ed.): Origins of algae and their plastids, Springer- Verlag, Wien, p.187-219.