

## ENDOSIMBIONTSKI DOGAĐAJI U EVOLUCIJI EUKARIOTA

Porijeklo eukariotske stanice oduvijek je bilo jedno od temeljnih, ali ujedno i najtežih pitanja za odgovoriti u biologiji. Danas je poznato da je eukariotska stanica nastala endosimbiontskih događajem u kojemu je prastanica unijela prokariota koji je postao mitohondrij te u slučaju fotosintetskih eukariotskih stanica, cijanobakteriju koja je postala kloroplast. Unatoč tomu, mnoga podpitanja su i dalje neodgovorena te postoji više hipoteza koje pretpostavljaju porijeklo eukariota.

Sam pojam simbioze prvi put se javlja u 19. stoljeću kod proučavanja lišajeva – organizama koji se sastoje od gljiva i algi/cijanobakterija. Zbog toga što se sastoje od različitih organizama, predstavljali su problem za tadašnju sistematiku. Ruski botaničar Constantin Mereschkowsky imao je veliku ulogu u razvoju koncepta simbiogeneze tj porijekla organizama nastalih simbiotskim događajima. On se bavio proučavanjem kromatofora dijatomejskih algi te je uočio sličnosti između kloroplasta i slobodno živućih cijanobakterija i 1905. godine objavio je publikaciju u kojoj je po prvi put ikada prezentirao ideju o endosimbiontskom porijeklu organela (tj kloroplasta). Zbog toga se Mereschkowsky smatra praocem endosimbiontske teorije.

Za dovođenje ove ideje na američku, a samim time i svjetsku scenu, zaslužna je američka biologinja Lyn Marguils. Ona je objavila prvo rad, a kasnije i cijelu knjigu pod nazivom „Origin of eukaryotic cells“ u kojoj je prezentirala svoju ideju, a to je da su mitohondriji, fotosintetski plastidi i bazalna tjelešca bičeva i trepetljika nastali unosom prokariotskih stanica.

Taj model govori da je porijeklo tih organela „egzogeno“ dok su s druge strane bili neki znanstvenici koji su zagovarali „autogeno“ porijeklo tj da su se ti organeli razvili evolucijom unutar same stanice, bez unosa neki drugi, jednostavnijih stanica. Krajem 20. stoljeća razvijale su se tehnike molekularne biologije pa su uzete rRNA sekvence iz kloroplasta i cijanobakterija te je utvrđena evolucijska srodnost između njih. Kasnije se isto potvrdilo za mitohondrije i bakterije, ali ne i za bazalna tjelešca. Ovime je potvrđena endosimbiontska teorija, ali danas je poznato još mnogo dokaza koji potvrđuju ovu teoriju – mitohondriji i proteobakterije oboje koriste kisik za proizvodnju ATP-a i to rade preko Krebsovog ciklusa i oksidativne fosforilacije, kloroplasti i cijanobakterije oboje sadrže klorofil putem kojega apsorbiraju sunčevu E i pretvaraju ju u kemijsku, zatim sama veličina organela i prokariota (sličnost u veličini), dvostuke membrane, postojanje vlastite DNA i ribosoma koji su također prokariotski (70S) te činjenica da se oboje dijele fizijom, neovisno o diobi stanice.

Nakon potvrde endosimbiontske teorije, ona se krenula detaljnije istraživati te se javljaju dva suprotna modela – mitochondrion-late model koji zagovara da je mitohondrij nastao naknadno u evoluciji eukariota tj da su postojali amitohondrijski eukarioti te mitochondrion-early model koji zagovara da nikada nije postojala amitohondrijska faza u evoluciji eukariota već je eukariotska stanica nastala od jednostavnih prokariotskih stanica i sam nastanak mitohondrija obilježava nastanak eukariotske stanice. Najpoznatiji mito-late model jest „Archezoa hipoteza“ koju je postavio Tom Cavalier Smith 1983. godine. On je smatrao da su Archezoa amitohondrijski preci eukariota te se teorija u početku činila obećavajućom jer su analize rRNA sekvenci ovu skupinu svrstale najdulje u evolucijsko stablo dosad. Kasnijim istraživanjima ipak su pronađeni ostaci mitohondrija ili neki geni povezani s njim, stoga je ta hipoteza odbačena. Drugi razlog tomu je taj da Archezoa više ne postoje.

Najpoznatija mito-eary hipoteza je „Hidrogen hipoteza“ koja govori da je domaćin bila metanogena arheja ovisna o vodik, a simbiot je bila fakultativno anaerobna alfa-proteobakterija. Pošto je simbiot proizvodio plinoviti vodik i ugljični dioksid kao nusprodukte metabolizma, a arheja ih je uzimala za vlastiti metabolizam, s vremenom je došlo do endosimbiontskog događaja u kojemu je simbiot ušao u domaćina. S vremenom je došlo do transfera dijela genoma simbionta u genom domaćina i s time se taj odnos zacementirao.

U početku su znanstevnici bili skeptični oko toga da je domaćin bila arheja jer se one jako razlikuju od eukariotskih stanica te ukoliko je ona nastala iz arheje, moraju postojati nekakvi prijelazni oblici, koji nam zasad još nisu poznati. Također, arheje se nisu mogle uzgajati na hranjivim podlogama stoga je bilo teško provoditi ikakva istraživanja. Otkriće Asgard arheja bio je prvi veći korak u odgovaranju na ova pitanja jer su uočene velike sličnosti s eukariotskim stanicama, uključujući prisutnost ESP-ova (eukaryotic signature proteins) koji dosada nisu pronađeni u arhejama. Također je utvrđeno da su te arheje sposobne fagocitirati te im je metabolizam povezan s vodikom. Drugi veći korak desio se prošle godine kada je japanski znanstvenik Imachi sa svojom skupinom objavio rad u kojemu opisuju kako su uspjeli uzgojiti Asgard arheju. Riječ je o vrsti *Candidatus Prometeoarchaeum syntrophicum MK-D1* koja inače živi na dubokim morskim dnima u sintrofičnom odnosu sa metanogenom arhejom i jednom vrstom proteobakterije. To su vrlo male stanice bez organela i endomembranskog sustava, ali mogu lučiti vezikule i stvarati pertruzije/izbojke. U njima je pronađeno čak 80 ESP-ova pri čemu je većina njih vezana uz elemente citoskeleta ili komplekse vezane uz remodeling membrana. Na temelju tog istraživanja (koje je trajalo čak 12 godina), Imachi je predložio novi model eukariogeneze – E3 model (entangle-engulf-endogenize). On govori kako je Asgard arheja bila u sintrofičkom odnosu sa alfaproteobakterijom koja je metabolizirala toksični kisik i deltaproteobakterijom koja je metabolizirala vodik. Zbog toksičnosti kisika u to vrijeme (kada se prvi put pojavio), Asgard arheja stvarala je pertruzije kojima je stupila u bliskiji kontakt sa alfaproteobakterijom. Postupnim lučenjem i fuzijom vezikula, došlo je do obavljanja Asgard arheje i alfaproteobakterije dok nije nastala jedinstvena stanica. Deltaproteobakterija se s vremenom izgubila iz ove jednadžbe. Ova hipoteza objašnjava zašto je primarno došlo do ovog događaja, a razlog je toksičnost kisika za arheju kojega je onda bakterija detoksificirala. Arheja je simbiontu zauzvrat pružala metaboličke derivate. Osim ovog događaja, bio je potreban nastanak ATP transportera te zamjena arhealnih membranskih lipida za prokariotske (eukariotske) kako bi se taj stanični konzorcij ujedinio.

Ova opisana endosimbioza je primarna, ali postoji i sekundarna koja je također važna za evoluciju nekih eukariota. Nastanak kloroplasta je karakterističan za neke alge i biljke, ali kod drugih fotosintetskih eukariota je došlo do dodatnog endosimbiontskog događaja u kojemu je alga unijela već fotosintetskog eukariota. U tom slučaju dolazi do degradacije jezgre primarnog domaćina (ili ostaje u rudimentarnom obliku pa se naziva nukleomorf), a zadržavanja plastida koji sada ima 3 ili čak 4 membrane.

Kleptoplastija je zanimljiv fenomen u kojemu se neki organizmi kao što su dinoflagelati, cilijati, formainifere i morski puževi hrane algama te njih probavljaju, ali zadržavaju njihove plastide i samim time postaju fotosintetski organizmi.