

Отсеквенированы ядерные геномы представителей двух групп одноклеточных водорослей, появившихся в результате вторичного симбиоза. Фотосинтезирующие симбионты этих организмов — одноклеточные красные и зеленые водоросли — сохранили не только свои пластиды, служащие для фотосинтеза, но и ядро с рудиментарным геномом («нуклеоморф»), собственный аппарат синтеза белка и остатки цитоплазмы. Выявлена сложная система взаимодействий между четырьмя геномами, сосуществующими в одной клетке, — ядерным, митохондриальным, пластидным и нуклеоморфным. Сохранение нуклеоморфа у двух изученных видов, возможно, связано с тем, что фотосинтезирующий симбионт у них присутствует в клетке в единственном экземпляре, что затрудняет перенос генов из нуклеоморфа в ядро.

Первые эукариоты были гетеротрофными организмами: они питались готовой органикой. В дальнейшем представители разных эволюционных линий эукариот много раз независимо приобретали способность к фотосинтезу. Происходило это всегда одним и тем же способом: путем эндосимбиоза, то есть приобретения фотосинтезирующих внутриклеточных симбионтов.

Первые фотосинтезирующие эукариоты (одноклеточные водоросли) появились свыше 1,2 миллиарда лет назад в результате «первичного» эндосимбиоза с цианобактерией, которая дала начало первичным пластидам, окруженным двойной мембраной. Потомки этих эукариот дали начало глаукофитовым, красным и зеленым водорослям, а от последних произошли наземные растения. Помимо этой «главной» эволюционной линии фотосинтезирующих эукариот — обладателей первичных пластид, существует много групп водорослей со вторичными пластидами, окруженными четырьмя мембранами. Они произошли от разных гетеротрофных эукариот, вступивших во вторичный симбиоз с одноклеточными красными или зелеными водорослями.

[экокамины на биотопливе](#)

Вторичные пластиды, происходящие от симбиотических красных водорослей, характерны для гетероконт, к которым относятся бурые, диатомовые, золотистые и желто-зеленые водоросли, а также для динофлагеллят, гаптофитов и криптофитов (см. также: Чужие гены помогли диатомовым водорослям добиться успеха, «Элементы», 17.10.2008). Вторичные пластиды эвгленовых и хлорарачниофитовых (см. Chlorarachniophyte) водорослей происходят от симбиотических зеленых водорослей.

У большинства перечисленных групп от вторичного симбионта ничего не осталось, кроме хлоропласта, окруженного четырьмя мембранами (две внутренние унаследованы от первичного хлоропласта, две внешние — это бывшая оболочка симбионта и мембрана вакуоли, в которую он был заключен хозяйской клеткой). Цитоплазма симбионта, его рибосомы, ядро и всё прочее благополучно редуцировалось, а жизненно необходимые гены «переселились» в ядерный геном клетки-хозяина.

Особый интерес представляют те немногочисленные фотосинтезирующие эукариоты, у которых вторичный симбионт сохранил, помимо хлоропласта, также остатки цитоплазмы и маленькое ядро («нуклеоморф») с собственным геномом. У таких организмов в каждой клетке целых четыре генома: ядерный, митохондриальный, нуклеоморфный и пластидный. У их предков, очевидно, был еще и пятый, ныне утраченный — геном митохондрий симбионта. Кроме того, у них четыре разных аппарата синтеза белка, в том числе рибосомы четырех сортов: бактериальные в пластидах и митохондриях, эукариотические — в цитоплазме хозяина и в остаточной цитоплазме симбионта.

Существование таких промежуточных форм, у которых редукция симбионта не дошла до своего логического конца, — наглядное подтверждение теории вторичного эндосимбиоза. Ученые надеются, что их изучение прольет свет на формирование эндосимбиотических систем. Кроме того, чрезвычайно интересно узнать, как клетка координирует работу четырех геномов.

Большая международная команда исследователей секвенировала ядерные геномы двух таких водорослей: *Guillardia theta* (из группы криптофитов, вторичный симбионт —

красная водоросль) и *Bigeloviella natans* (из группы хлорарахниофитов, вторичный симбионт — зеленая водоросль). Остальные три генома обоих видов тоже известны: некоторые были отсеквенированы ранее, а с недостающими авторы разобрались в рамках данного исследования.

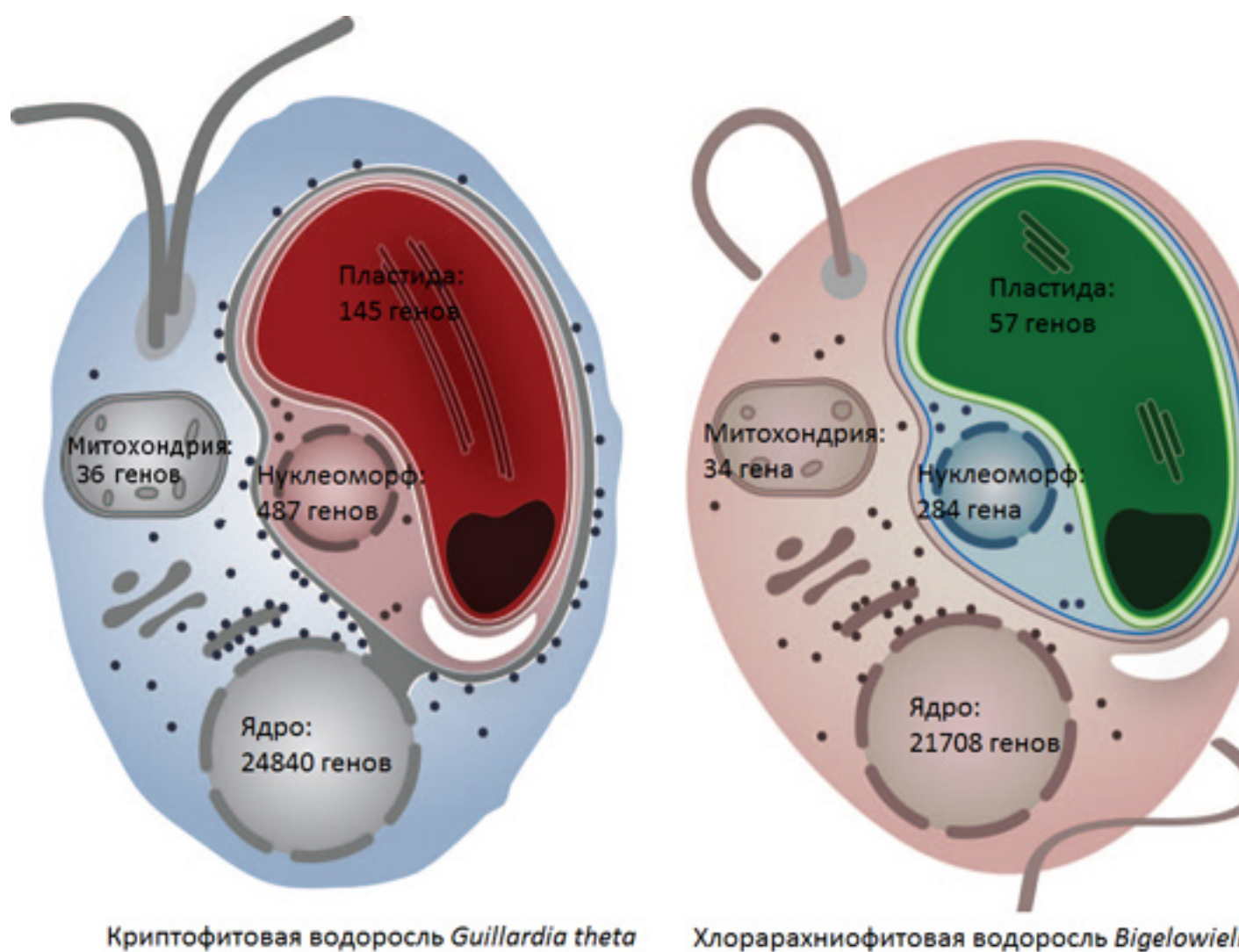


Рис. 2.

Схема строения двух ~~Матрикс~~ одноклеточных водорослей. У криптофитов внешняя мембрана

По сравнению с геномами других эукариот с вторичными пластидами (диатомовых и бурых водорослей) геномы *G. theta* и *B. natans* оказались большими (87 и 95 млн пар нуклеотидов) и содержащими много белок-кодирующих генов (24 840 и 21 708 генов было предсказано на основе анализа геномной ДНК). Для 85% предсказанных генов анализ РНК (см. RNA-seq) подтвердил наличие транскрипции, то есть это действительно гены, и они работают. Многие белки (51% и 47%) оказались уникальными (не имеющими очевидных гомологов среди белков других организмов), что свидетельствует о быстрой молекулярной эволюции.

У *B. natans* выявлен рекордный для одноклеточных (и даже для всех изученных организмов, кроме животных) уровень альтернативного сплайсинга (см.: Почти все человеческие гены кодируют более одного белка, «Элементы», 08.11.2008). По-видимому, в большинстве случаев это не регулируемый альтернативный сплайсинг, а «случайный шум», порождаемый неточной работой сплайсосом. Однако для 246 генов можно предположить, что альтернативные изоформы белка транспортируются в разные отделы (компарменты) клетки, потому что в зависимости от попадания в зрелую мРНК тех или иных экзонов в состав белковой молекулы входят (или не входят) сигнальные пептиды, от которых зависит транспорт белков в органеллы.

Геномы нуклеоморфов у *G. theta* и *B. natans* невелики. Они содержат небольшой набор «генов домашнего хозяйства», около 30 генов белков, предназначенных для транспортировки в пластиды, а также ряд генов неопознаваемых белков (ORFans), непохожих по своим аминокислотным последовательностям ни на какие известные белки. Геномы нуклеоморфов подверглись слишком сильной редукции, чтобы обеспечивать существование фотосинтезирующего симбионта. Поэтому жизнь нуклеоморфа, пластиды и остатков цитоплазмы симбионта («перипластидиального компартмента») поддерживается за счет белков, закодированных в ядерном геноме.

Авторы установили, что в ядерном геноме *G. theta* закодировано 2400 белков, предназначенных для транспортировки в перипластидиальный компартмент или нуклеоморф; у *B. natans* — 1002. В основном это белки, функции которых связаны с посттрансляционными модификациями других белков, с передачей сигналов, с метаболизмом и транспортом

Автор: Administrator
07.12.2012 10:54 -

углеводов. По-видимому, репликация ДНК и транскрипция генов нуклеоморфа контролируются в основном белками, закодированными в ядерном геноме. Синтез белков (трансляция) в остаточной цитоплазме симбионта, наоборот, осуществляется «своими силами», то есть при помощи белков, закодированных в геноме нуклеоморфа.

В системе взаимодействий между частями сложной клетки у двух изученных видов, по-видимому, больше сходств, чем различий. Это свидетельствует о параллельной эволюции и в какой-то мере — о закономерном характере эволюционных изменений, следующих за приобретением вторичного симбионта. К числу существенных различий относится наличие у *B. natans* большого количества (852) интронов в генах нуклеоморфа. Для вырезания этих интронов в нуклеоморфе присутствуют сплайсосомы, сделанные из белков, закодированных в ядерном геноме. У *G. theta*

, по-видимому, в нуклеоморфе нет полноценных сплайсосом, а интронов в геноме нуклеоморфа всего 17. Зато у

G. theta

в цитоплазме симбионта есть свои протеасомы (см.: Белки попадают в протеасому через «преддверие» уже развернутыми, «Элементы», 05.11.2010), опять-таки собирающиеся из белков, закодированных в ядерном геноме. У симбионта

B. natans

протеасом, судя по всему, нет.

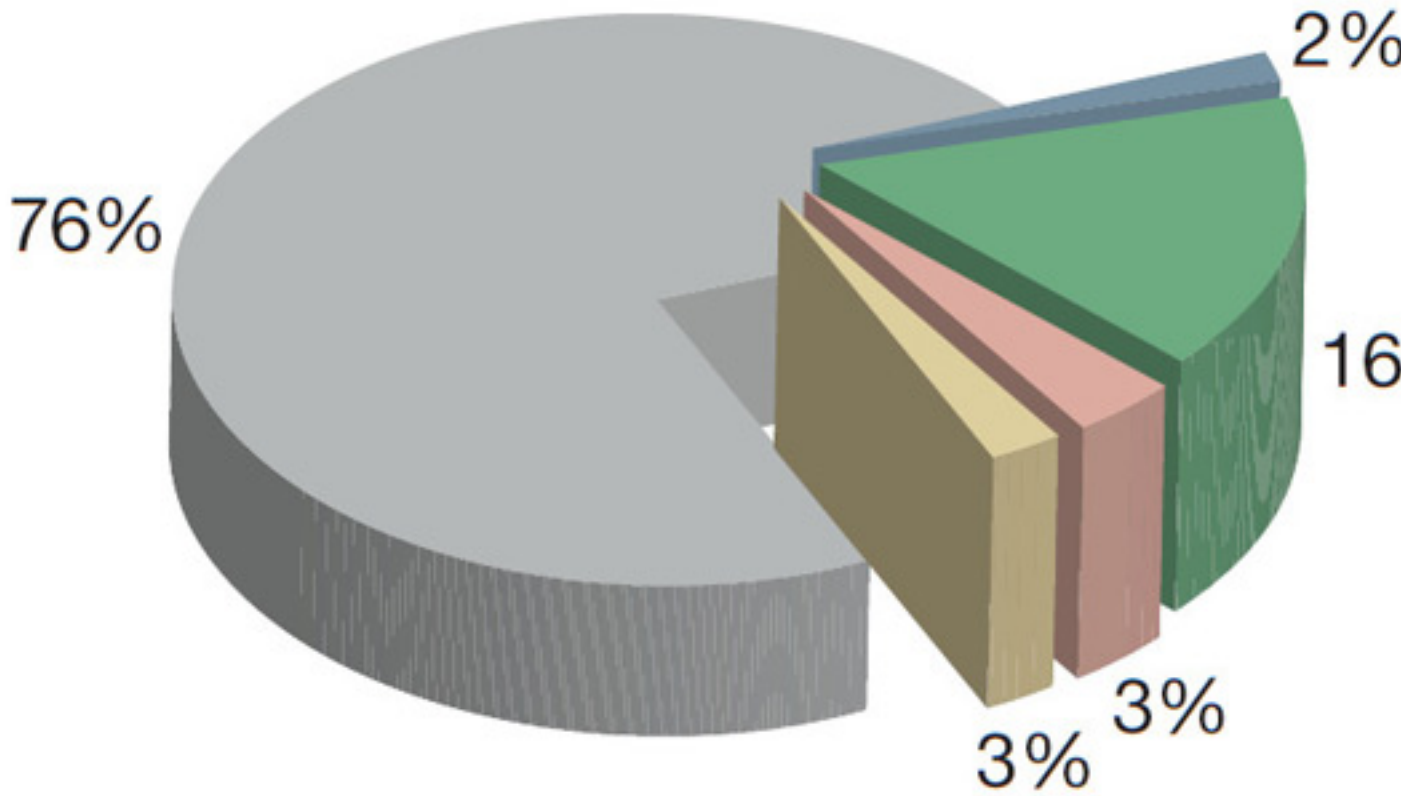
Исследование подтвердило, что на ранних этапах становления симбиоза значительная часть генов из ядра симбионта была перенесена в ядро хозяина. Об этом свидетельствует тот факт, что у обоих видов в ядерном геноме обнаружены сотни генов явно «водорослевого» происхождения, причем у *G. theta* преобладают гены, характерные для красных водорослей, у

B. natans

— для зеленых.

Bigelowiella natans

От водорослей получено 353 белка



Guillardia theta

От водорослей получено 508 белков

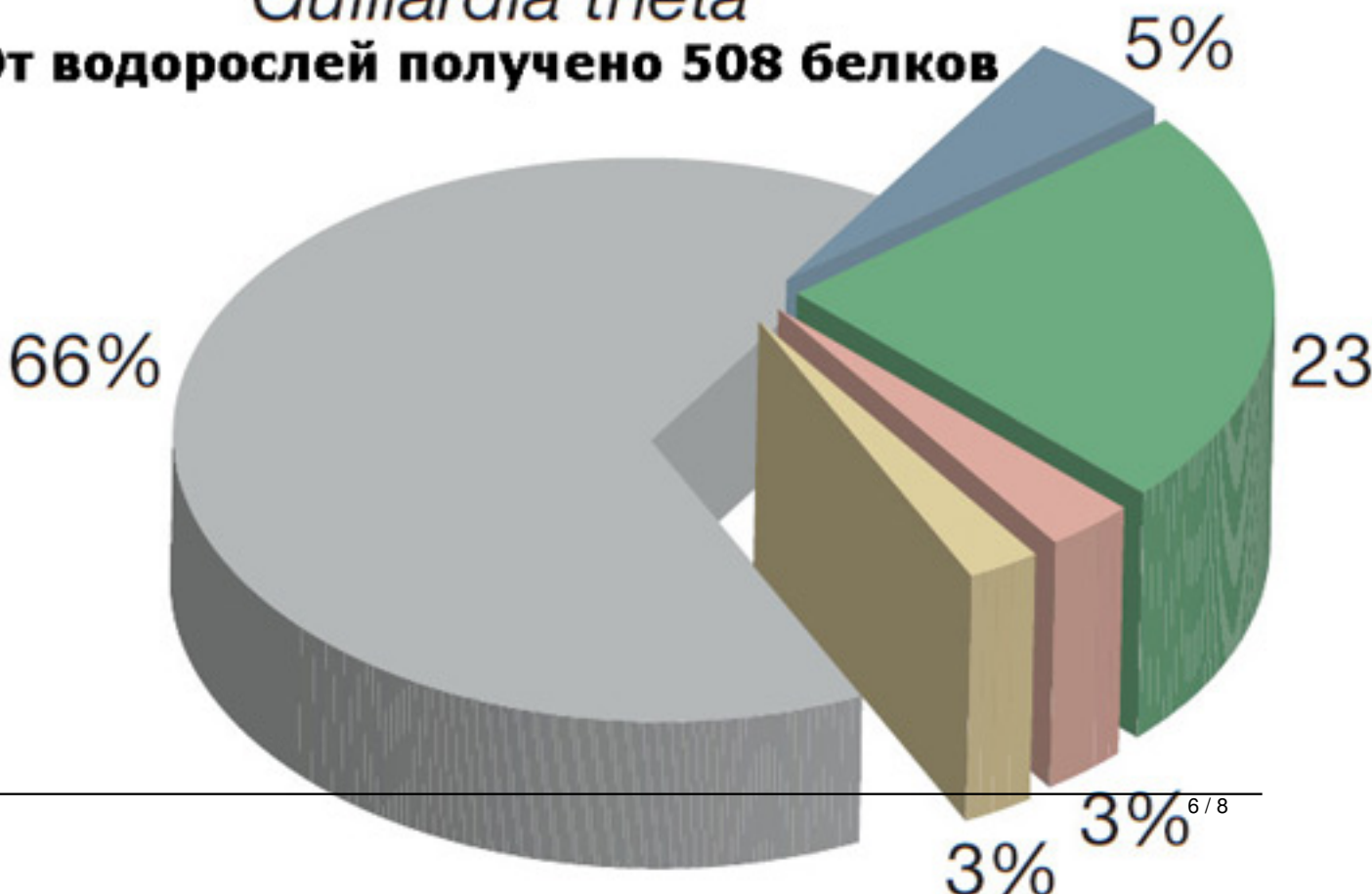


Рис. 3.

Белки водорослевого происхождения, гены (508 белков) обнаружены в ядре

Большинство генов симбионта, переселившихся в ядерный геном, обслуживают не симбионта, а хозяина, и лишь небольшая их часть кодирует белки, предназначенные для транспортировки в цитоплазму симбионта или нуклеоморф (см. рисунок 3). Остальные ядерные гены, обслуживающие симбионта, — это «хозяйские» по своему происхождению гены, а не водорослевые. Многие гены хозяина подверглись дупликации, после чего одна из копий гена сохранила старую функцию, а другая взяла на себя заботу о симбионте.

Почему же у криптофитов и хлорарахниофитов нуклеоморф не редуцировался полностью? Почему от симбионта не осталась только окруженная четырьмя мембранами пластида, как у других вторично-симбиотических водорослей? Чтобы получить ответ на этот вопрос, авторы просканировали ядерные геномы обоих исследованных видов в поисках следов *недавнего* переноса генетического материала из органелл в ядро.

В обоих геномах обнаружили короткие фрагменты митохондриальной ДНК, недавно инкорпорированные в ядерный геном. Эти фрагменты не содержат целых генов и, по-видимому, не выполняют никаких функций, но они свидетельствуют о том, что эпизодический перенос ДНК из митохондриального генома в ядерный продолжается и поныне. Однако ни одного узнаваемого фрагмента нуклеоморфной или пластидной ДНК ни в одном из двух ядерных геномов обнаружено не было. Это значит, что перенос ДНК из симбионта в ядро в настоящее время уже не происходит (хотя в далеком прошлом он, несомненно, происходил, как видно из наличия множества «водорослевых» генов в ядерном геноме).

Что же мешает ДНК симбионта переноситься в ядерный геном? Возможно, одна из причин в том, что фотосинтезирующий симбионт у обоих изученных видов присутствует в клетке в единственном экземпляре. Чтобы ДНК симбионта попала в цитоплазму хозяина и затем в ядро, симбионт, очевидно, должен погибнуть (лизироваться). Но поскольку он всего один, его гибель будет фатальна для симбиотического организма.

Автор: Administrator
07.12.2012 10:54 -

Митохондрий, напротив, в каждой клетке много, поэтому гибель некоторых из них не смертельна для клетки. Возможно, именно поэтому митохондриальная ДНК часто попадает в ядро, а ДНК симбионта — никогда или очень редко.

Затрудненный перенос ДНК симбионта в ядро в принципе может быть причиной сохранения нуклеоморфов у *G. theta* и *B. natans*. Ведь для того, чтобы какой-то жизненно важный ген нуклеоморфа был потерян, в ядерном геноме сначала должен появиться аналогичный ген, белковый продукт которого будет транспортироваться в симбионта (для этого он должен приобрести соответствующий сигнальный пептид). Такой ген может появиться в ядерном геноме двумя способами: в результате переноса ДНК симбионта в ядро и в результате приобретения каким-нибудь исходно ядерным геном соответствующей функции. Первый путь — более легкий (вероятный, быстрый). Если он оказался «запрещен» из-за того, что симбионт в каждой клетке остался только один, это могло замедлить редукцию нуклеоморфа (см. также: Половое размножение препятствует крупномасштабным изменениям генома, «Элементы», 27.03.2007).

Впрочем, эти рассуждения выглядят не слишком убедительными, потому что у некоторых других криптофитов и хлорарахниофитов в каждой клетке не по одному, а по несколько фотосинтезирующих симбионтов с нуклеоморфами. По-видимому, придется отсеквенировать и их геномы тоже, чтобы окончательно разобраться в этой проблеме.