Porijeklo eukariotskih algi

Vilc, Helena

Undergraduate thesis / Završni rad

2019

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Department of biology / Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Odjel za biologiju**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:181:515077

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2025-03-21**

ODJEL ZA BIOLOGIJU
Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Repository / Repozitorij:

Repository of Department of biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek

zir.nsk.hr

dabar
DIGITALNI AKADEMSKI ARHIVI I REPOZITORIJI

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera, Osijek
Odjel za biologiju
Preddiplomski sveučilišni studij Biologija

Helena Vilc

Porijeklo eukariotskih algi

Završni rad

Osijek, 2019.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA **Završni rad**

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku
Preddiplomski sveučilišni studij Biologija
Znanstveno područje: Prirodne znanosti
Znanstveno polje: Biologija

PORIJEKLO EUKARIOTSKIH ALGI

Helena Vilc

Rad je izrađen na: Zavod za ekologiju voda
Mentorica: dr. sc. Melita Mihaljević, izv. prof.

Sažetak:

Zemljina atmosfera je plinoviti omotač kojeg pronalazimo oko našega planeta. Bez tog omotača život na Zemlji kakvog danas znamo ne bi bio moguć. Zahvaljujući postupnom razvitku oksigene fotosinteze otvorio se put k razvoju aerobnih organizama, ali konačno i eukariotskih stanica. Evolucija cijanobakterija bila je glavna prekretnica u biogeokemiji Zemlje. Postoji opće uvjerenje da su eukarioti stekli fotosintezu putem endosimbioze što je zapravo rezultiralo zarobljivanjem cijanobakterije kako bi postala plastid. Podrijetlo fotosintetskih organela u eukariota, plastida, zauvijek je promijenilo evolucijsku putanju života na našem planetu. Eukariotske alge koje sadrže primarne plastide su skupine: Glaucophyta, Chlorophyta i Rhodophyta.

Jezik izvornika: hrvatski
Ključne riječi: fotosinteza, endosimbioza, plastid, pigmenti, evolucija
Rad je pohranjen: na mrežnim stranicama Odjela za biologiju te u Nacionalnom repozitoriju završnih i diplomskih radova Nacionalne i sveučilišne knjižnice u Zagrebu.

BASIC DOCUMENTATION CARD **Bachelor thesis**

Josip Juraj Strossmayer University of Osijek
Department of Biology
Undergraduate university study programme in Biology
Scientific Area: Natural sciences
Scientific Field: Biology

ORIGIN OF EUCARYOTIC ALGAE

Helena Vilc

Thesis performed at: Department of water ecology
Supervisor: Melita Mihaljević, PhD, executive professor

Abstract:

Earth's atmosphere is the gaseous cover we find around our planet. Without this wrap-around life on Earth we know today would not be possible. Thanks to the gradual development of oxygenous photosynthesis, the pathway to the development of aerobic organisms, but ultimately eukaryotic cells, has also begun. The evolution of cyanobacteria was the main milestone in the Earth's biogeochemistry. There is a general belief that eukaryotes have acquired photosynthesis through endosymbosis, which has resulted in capture of cyanobacteria to become a plastide. The origin of photosynthesis organelles in eukaryotes, plastids, has forever changed the evolutionary path of life on our planet. Eucaryotic algae can now be divided into three groups that contain primary plastids, namely: Glaucophyta, Chlorophyta and Rhodophyta.

Original in: Croatian
Key words: photosynthesis, endosymbosis, plastid, pigments, evolution
Thesis deposited: on the Department of Biology website and the Croatian Digital Theses Repository of the National and University Library in Zagreb.

SADRŽAJ:

1. UVOD 1

2. EVOLUCIJSKI RAZVOJ OKSIGENE FOTOSINTEZE 3

3. ENDOSIMBIOZA 5

3.1. PRIMARNA ENDOSIMBIOZA 5

3.2. SEKUNDARNA ENDOSIMBIOZA 7

4. PORIJEKLO ARCHAEPLASTIDA 8

4.1. GLAUCOPHYTA 9

4.2. RHODOPHYTA 12

4.3. VIRIDIPLANTAE 13

5. ZAKLJUČAK 18

6. LITERATURA 19

1. Uvod

Oksigena fotosinteza je kemijski proces kojim svjetlosna energija potiče pretvorbu ugljikova dioksida u organske spojeve i kisik. Takav način konverzije nastao je u anoksigenim precima cijanobakterija. Iako se još uvijek ne može sa sigurnošću reći kada i na koji način se to dogodilo, postupna oksigenacija proteozoičkih oceana i atmosfere otvorila je put za evoluciju aerobnih organizama te konačno na kraju i eukariotskih stanica. Postoji opće uvjerenje da su eukarioti stekli fotosintezu putem endosimbioze što je zapravo rezultiralo zarobljivanjem cijanobakterije kako bi postala plastid (De Clerck i sur.2012).

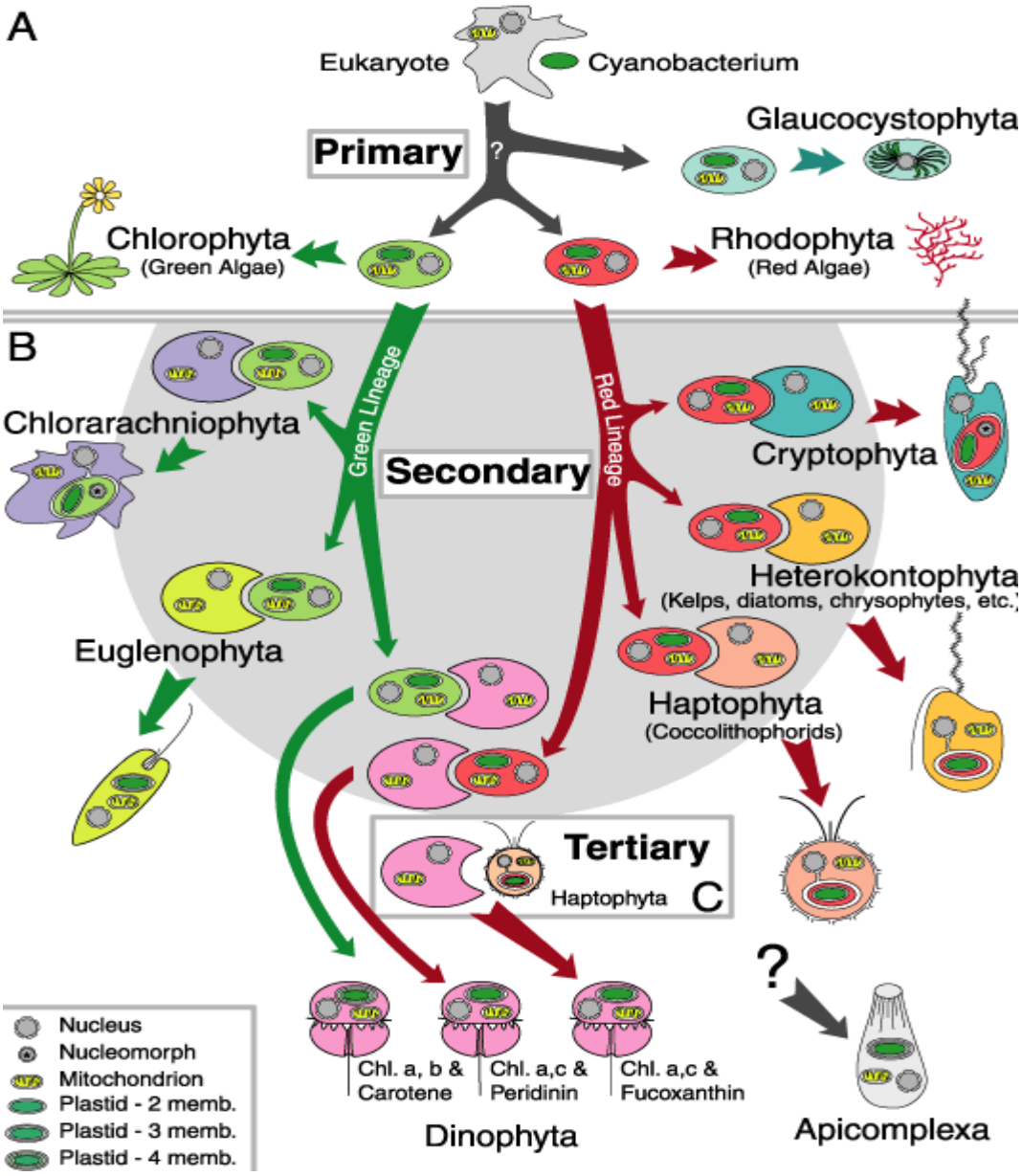
Evolucija cijanobakterija bila je glavna prekretnica u biogeokemiji Zemlje. Prije pojave ovih organizama, svi fotosintetski organizmi bili su anaerobne bakterije. Cijanobakterije su razvile metabolički proces, fotosintezu, koja iskorištava energiju vidljivog spektra za oksidaciju vode i istovremeno reducirajući CO_2 na organski ugljik $(CH_2O)n$, korištenjem svjetlosne energije kao supstrata i klorofila *a* kao potrebnog katalitičkog sredstva. Sve druge alge koje proizvode kisik su eukariotske, tj. sadrže unutarnje organele, uključujući jezgru, jedan ili više kloroplasta, jedan ili više mitohondrija, i, što je najvažnije, u mnogim slučajevima sadrže membranski spremnik ili vakuole (Web1).

Formalno, oksigenu fotosintezu možemo sažeti reakcijom:

$$CO_2 + H_2O + \text{light} \xrightarrow{\text{Chlorophyll } a} (CH_2O)n + O_2$$

Tri glavne linije alga primarnih plastida su: Glaucophyta, Rhodophyta i Chlorophyta (Slika 1). Te tri glavne eukariotske fotosintetske skupine potječu od zajedničkog prokariotskog pretka, a međusobno su povezane putem endosimbiotskog događaja. Stoga, te alge posjeduju primarni plastid odnosno plastid koji je izveden izravno iz prokariotskog pretka. Druge skupine algi stekle su svoje plastide putem sekundarne (ili tercijarne) endosimbioze, gdje je eukariot koji je već posjedovao plastide bio pod utjecajem druge eukariotske stanice (Krajčović i sur. 2009).

Ovim radom objašnjava se razvoj života od najjednostavnijih oblika, počevši od cijanobakterija pa sve do mnogostaničnih oblika algi koje su omogućile razvoj složenih kopnenih biljaka.



Slika 1: Evolucija algi i endosimbiotski događaji (preuzeto s Web4)

2. Razvoj oksigene fotosinteze

Porijeklo oksigene fotosinteze promijenilo je lice našeg planeta u svim aspektima. Smatra se da su prvi organizmi koji su razvili oksigenu fotosintezu bili anoksigeni preci cijanobakterija, ali kada i kako se to dogodilo ostaje pitanje rasprave. Procjene temeljene na geološkim i geokemijskim dokazima i molekularnim filogenetskim analizama kalibriranim s fosilnim zapisima slažu se s minimalnom dobi od prije 2,3 milijarde godina, ali podrijetlo oksigene fotosinteze može potjecati od prije 3,4 ili čak 3,8 milijardi godina. Budući da oksigena fotosinteza uključuje fotolizu vode u elektrone, protone i slobodni kisik, cijanobakterije su posebno odgovorne za oksigenaciju atmosfere i pretvaranje okoline koja je u početku bila reducirajuća u oksidirajuću (DeClerck i sur. 2012).

S postupno dostupnim kisikom kao vrlo moćnim akceptorom elektrona, put je bio otvoren za razvoj aerobnih organizama. Aerobi su uskoro uspjeli održati mnogo produktivnije ekosustave jer se moglo prikupiti više energije za prijenos elektrona. Posljedično tome, primarna proizvodnja u oceanu povećala se za red veličine koja je omogućila evoluciju složenijih životnih oblika i prilagodbu ili razvoj novih biokemijskih putova. Smatra se da rastući atmosferski kisik izravno pokreće staničnu podjelu i eukariogenezu. Također je smatrano da je atmosferski kisik ograničio topologiju drevnih transmembranskih proteina ograničavanjem veličine i broja vanjskih domena transmembranskih proteina (De Clerck i sur. 2012).

Kada su razine kisika porasle, ograničenje se vjerojatno smanjilo, dopuštajući da veći i više komunikacijski povezani transmembranski proteini otvaraju vrata za naknadno razdvajanje. Alternativno, povećava se razina kisika za koju se pretpostavlja da je promovirala staničnu kompartmentalizaciju kako bi se zaštitile metaboličke aktivnosti plazma membrane od porasta razine reaktivnih kisikovih vrsta u staničnoj okolini. Fosilni zapisi s vremenom upućuju na to da su se glavne eukariotske linije razlikovale već u paleoproterozojskoj eri (2500 - 1600 Ma), ali ta raznolikost povećana je kasnije, počevši od oko 800 Ma, što se podudara sa širenjem kisika kroz neoproterozoičke oceane (De Clerck i sur. 2012.).

Podrijetlo fotosintetskih organela u eukariota tj., plastida, zauvijek je promijenilo evolucijsku putanju života na našem planetu. Plastidi su visoko specijalizirane strukture izvedene iz pretpostavljene jednostruke primarne endosimbioze cijanobakterija koja se pojavila u zajedničkom pretku supergrupe Archaeplastida koja obuhvaća Glaucophyta, Rhodophyta i Viridiplantae (zelene alge i biljke) (Rockwell i sur. 2015).

Tablica 1. Ultrastrukturalne i molekularne sličnosti između plastida i Cijanobakterija. Preuzeto i prilagođeno prema De Clerck i sur. 2012.

Homolognost membrana	Prisutni galaktolipidi, beta proteini te dolazi do pojave peptidoglikanskog sloja kod *Glaucophyta*
0Kloroplastna DNA	Sličnost u strukturi i sadržaju gena u kružnome genomu organizirani u odvojene nukleoide
Molekularna filogenija	Filogenetske studije upućuju na to da su sekvence kloroplastnih gena smještene unutar eubakterijskih homologa
Nuklearni geni porijekla cijanobakterija	Obujna prisutnost gena pretpostavljenoga cijanobakterijskog porijekla u nuklearnome genomu kao posljedica endosimbiotskog transfera gena
Ribosomi	Kloroplasti sadrže ribosome koji su 70s, slični prokariotskim ribosomima, što je u suprotnosti s eukariotskim ribosomima 80s
Fotosintetski aparat	Prisutnost dva fotosustava (PSI i PSII); centralni pigment klorofil *a;* sličnosti u lancu prijenosa elektrona; prisutnost fikobilisoma kod Cijanobakterija, *Glaucophyta* i *Rhodophyta*

3. Endosimbioza

Teoriju o endosimbiotskom podrijetlu plastida predložio je 1885. godine njemački botaničar Andreas Franz Wilhelm Schimper (1856.-1901.). On je pretpostavio kako su kloroplasti podrijetlom fotosintetske bakterije koje su ušle u eukariotsku stanicu. Njegovu teoriju 1905. obnavio je ruski biolog Konstantin Sergejewitsch Merschkowski, inače specijalist za lišajeve. Danas se smatra kako je predak mitohondrija bio mikrob nalik α - proteobakteriji koji je prije otprilike 1,5 milijardi godina ušao u stanicu domaćina, dok kloroplast potječe od cijanobakterije koja je ušla u stanicu nakon ulaska pretka mitohondrija.

Alternativna teorija predlaže da su kloroplast i mitohondij zajedno uneseni u eukariotsku stanicu kao fotosintetski prokariot. Međutim, zbog puno veće kompleksnosti plastidnog genoma u usporedbi s genomom mitohondrija, ta je teorija uglavnom odbačena. Također, s ekološkog gledišta, kisik je otrovan za stanicu koja ne sadrži mitohondrij.

Danas postoje tri hipoteze koje objašnjavaju ulazak bakterijskog pretka organela u stanicu domaćina. Jedna pretpostavlja kako je eukariotski domaćin progutao bakteriju, ali ju nije uspio razgraditi. Druga smatra kako je bakterija ušla u eukariotsku stanicu kao patogen dok treća tvrdi kako je između bakterije i domaćina u samom početku uspostavljena simbioza. Razlikujemo primarnu i sekundarnu endosimbiozu (Lenuzzi, M. 2011 kako je navedeno u radovima: Chapman i sur. 2006; Cavalier-Smith 2006; Rizzotti 2000).

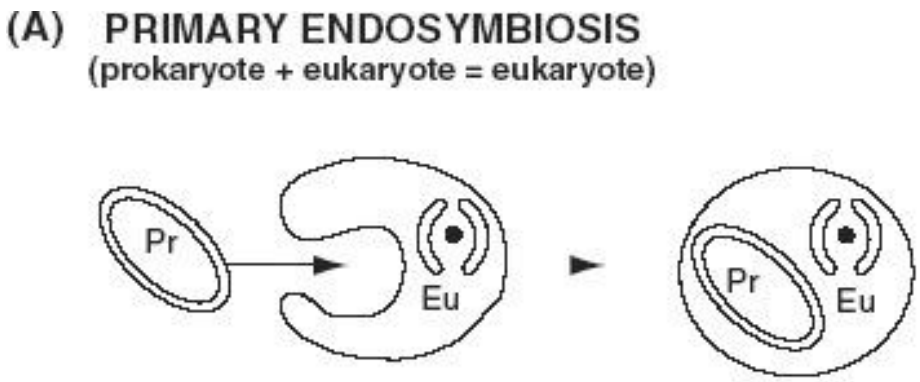
3.1. Primarna endosimbioza

Primarna endosimbioza uključuje cijanobakterijski endosimbiont i nefotosintetskog eukariotskog domaćina. Tijekom endosimbioze DNA se kreće iz endosimbiotskog genoma do nuklearnog genoma domaćina. Taj proces poznat je pod nazivom „endosimbiotski transfer gena“. Konačni rezultat genetičkog i biokemijskog stapanja dva organizma je eukaritska stanica koja u sebi nosi primarni kloroplast. Primarni kloroplasti okruženi su s dvije membrane te obje potječu od cijanobakterijskog endosimbionta.

Peptidoglikanski sloj prisutan u cijanobakterijskom pretku kloroplasta, prisutan je samo kod Glaucophyta, dok je kod Rhodophyta i Chlorophyta u potpunosti nestao (Archibald 2014). Znanstvenici vjeruju da se taj proces dogodio samo nekoliko puta u povijesti i da je to ono što dovodi do stvaranja i evolucije mitohondrija i kloroplasta (Web2).

Heterotrofni protist progutao je slobodne cijanobakterije za hranu (fagocitoza). S vremenom se ta situacija promijenila, cijanobakterija je postala endosimbiont. Vjeruje se da je hlamidijska stanica također bila prisutna u domaćinu u vrijeme endosimbioze i osigurala funkcije koje su bile ključne za integraciju plastida (Maréchal 2018).

Plastid je glavni organel pronađen unutar biljnih i algalnih stanica koji sadrže i proizvode važne kemikalije. Vremenom se ovaj plastid razvio i postao trenutni kloroplast. Ovaj događaj, nazvan primarna endosimbioza, dogodio se prije više od milijardu godina i omogućio je nastanak Archaeplastidae, monofiletičke supergrupe od koje se može pratiti razvoj od glaukofita i crvenih alga do zelenih algi i biljaka. Od ostalih poznatih slučajeva simbioze između cijanobakterija i eukariota, nijedna nije postigla usporedivu razinu integracije stanica niti je postigla isti evolucijski i ekološki uspjeh kao primarna endosimbioza. Razlozi za ovo jedinstveno postignuće još su nepoznati i teško ih je shvatiti. Iz svega toga možemo zaključiti da Archaeplastidae imaju endosimbiotsko podrijetlo (Rockwell i sur. 2015).

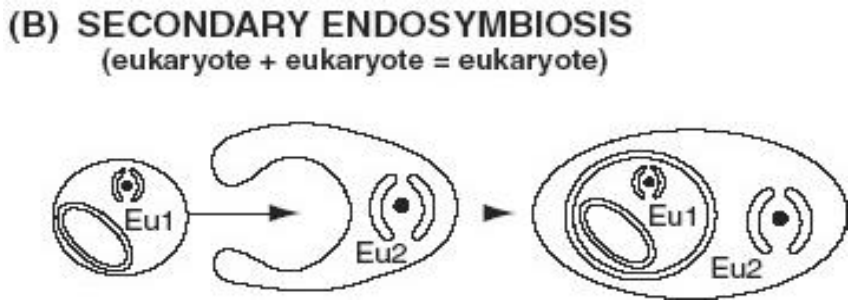


Slika 2: Shematski prikaz primarne endosimbioze (preuzeto s Web2)

3.2. Sekundarna endosimbioza

Sekudarna endosimbioza uključuje endosimbiotski unos alge koja sadrži primarni plastid u nesrodni nefotosintetski eukariot. Ponovno se pojavljuje endosimbiotski transfer gena, ovoga puta iz nukleusa endosimbionta u nukleus sekundarnog domaćina. Kod nekih algi, kao što su Criptophytae endosimbiotski nukleus pojavljuje se u minijaturnoj formi nazvanoj nukleomorf. U drugim algama u kojima je prisutan sekundarni plastid, kao što su dijatomeje i Euglenophyta transfer gena iz jednog u drugi nukleus završen je u potpunosti te iz toga razloga u ovim algama nukleomorf nije prisutan. Mitohondrij sekundarnog endosimbionta je također eliminiran. U usporedni primarnih plastida kakve pronalazimo kod Glaucophyta, Rhodophyta i Chlorophyta, sekundarno evoluirani kloroplasti imaju jednu ili više dodatnih membrana. Vanjska, četvrta membrana potječe od stanice domaćina koja je dobivena procesom fagocitoze. Prepostavlja se da treća membrana odgovara staničnoj membrani unešenoj od eukariota (Archibald 2014).

Sekundarna endosimbioza prenosi sposobnost fotosintetiziranja u heterotrofne rodove, očigledno se pojavila više puta i stvorila je nekoliko velikih eukariotskih linija koje se sastoje od 42.600 vrsta. Plastide dobivene sekundarnom endosimbiozom ponekad nazivaju i "polovnima". Uspostava sekundarnih endosimbioza uključivala je prijenos gena iz endosimbiontne jezgre u sekundarnu jezgru domaćina. Ograničeni prijenos gena u početku je mogao poslužiti za stabilizaciju endosimbioza, ali je jasno da je proces prijenosa bio opsežan, što je u mnogim slučajevima dovelo do potpunog nestanka endosimbiontne jezgre (McFadden 2002).



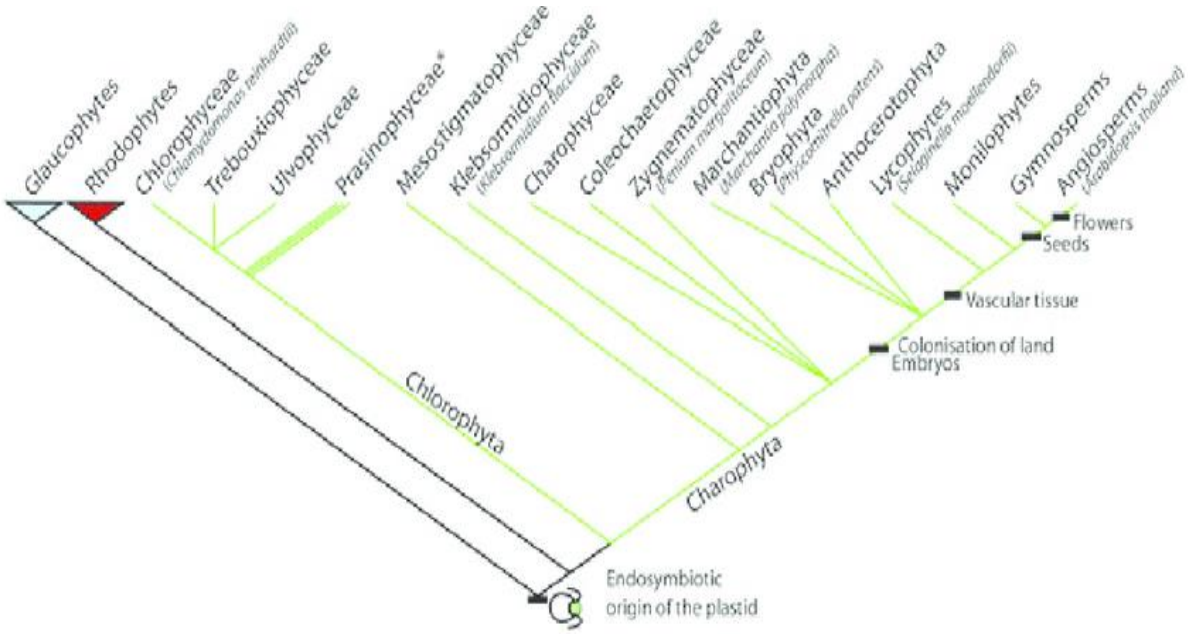
Slika 3: Shematski prikaz sekundarne endosimbioze (preuzeto s Web2)

4. Archaeplastida

Archaeplastida ili Primoplantae su glavna linija eukariota, koja se sastoji Glaucophyta, Rhodophyta ze zelenih algi i kopnenih biljaka (Viridiplantae). Svi ti biljni organizmi imaju plastide okružene dvjema membranama, što sugerira da su se razvili izravno iz endosimbiotičkih cijanobakterija. Stanicama obično nedostaju centriole i imaju glatke mitohondrije. Obično postoji stanična stijenka koja u sebi sadrži celulozu, a hrana se pohranjuje u obliku škroba (Web3).

Crvene alge su pigmentirane klorofilom a i fikobiliproteinom, kao i većina cijanobakterija. Viridiplantae pigmentirane su klorofilima *a* i *b*, ali nedostaju fikobiliproteini. Glaucophyta sadrže pigmente kakve pronalazimo u cijanobakterijama (Web7).

Svi Archaeplastida imaju plastide nazvane kloroplasti pomoću kojih provode fotosintezu, dobivenu iz zarobljenih cijanobakterija. Kod Glaucophyta, najprimitivnijih članova skupine, kloroplast se naziva cijanela i dijeli nekoliko značajki s cijanobakterijama, uključujući peptidoglikansku staničnu stijenku, koje nisu zadržane u drugim Archaeplastida. Sličnost cijanela i cijanobakterija podupire endosimbiotičku teoriju. (Web3)



Slika 4: Filogenija Archaeplastida (preuzeto s Web5)

4.1. Glaucophyta

Glaukofiti su jedinstveni među fotosintetskim eukariotima po tome što sadrže neobične plastide (izvorno nazvane 'cijanele') s nekoliko obilježja koja podsjećaju na cijanobakterije: plastidi su okruženi prokariotskim tipom peptidoglikanskog zida (osim kod *Glaucosphaera vacuolata*) i sadrže samo klorofil *a* i fikobiline (DeClerck i sur. 2012). Plavo-zeleni plastidi glaukofita, povijesno poznati kao cijaneli ili muroplasti, najistaknutije su obilježje ove skupine algi. Određena pigmentacija plastida inspirirala je složeno ime roda: glaukos (γλαυκός), plavo-zelena ili plavičasto siva i phyton (υτόν), biljka (Reyes-Prieto i sur. 2018). Osim prepoznatljive kombinacije fotopigmenta, glaukofitni plastidi su iznimni među eukariotima zbog prisutnosti stijenke peptidoglikana između staničnih membrana i stromalnih nakupina RuBisCO-a nalik cijanobakterijskim karboksisomima (Reyes-Prieto i sur. 2018).

Slično crvenim algama, plastidi imaju nesastavljene tilakoide i bjelančevine organizirane u fikobilisome. Ovo je gotovo sigurno skupina u kojoj je nastao eukariotski plastid, izravnim sticanjem cijanobakterije (primarna endosimbioza). Ova cijanobakterija pretvorena je u plastid masivnim restrukturiranjem genoma, pri čemu je oko 95% njegovih gena bilo izgubljeno ili preneseno u jezgru domaćina.

Kao rezultat, oko 90% kloroplastnih proteina kodirano je u jezgri, sintetizirano u citosolu, i nakon translacije prebačeno u plastid. Stoga bi jedan od primarnih događaja u endosimbiozi plastida bio razvoj „strojeva“ za uvoz proteina (Fehling i sur. 2007).

Morfologija glaukofita varira od biflagelata pa do kokoidnih nonflagelata do palmeloidnih oblika (nepokretne stanice u sluznoj matrici). Svi su to mali jednostanični organizmi koji dijele sličnosti s crvenim algama po tome što koriste samo klorofil *a*, koji je vezan za fikobiliproteine, a njihovi tilakoidi su nesastavljeni. Jedna od najznačajnijih osobina glaukofita su njihovi plastidi ili cijanele. Plastidi imaju staničnu stijenku peptidoglikana između unutarnje i vanjske plastidne membrane. Među rodovima razlikujemo *Cyanophoru*, *Glaucocystis* i *Gloeochaete* (Fehling i sur. 2007).

Cyanophora paradoxa je zadržala osobine predaka kao što je biosinteza škroba, fermentacija i translokacija plastidnih proteina zajedničkih biljkama i algama, ali nema tipične eukariotske kompleksne proteine. Tragovi drevne veze s parazitima kao što je *Chlamydiae* pronađeni su u genomima *C. Paradoxa* kao i u drugih *Plantae*. Iz toga možemo zaključiti da su bakterije slične klamidiji donirale gene koji omogućuju izvoz produkata fotosinteze iz plastida i njegovu polimerizaciju u skladište polisaharida u citosolu (Price i sur. 2012).

Cijanela *Cyanophora paradoxa* je endosimbiont izveden iz cijanobakterijskog pretka. Fotosintetska svojstva cijanela nalikuju onima u cijanobakterija, ali je veličina genoma cijanele oko 10% onih koji su uočeni kod cijanobakterija. Zbog svojih fotosintetskih svojstava, genetske jednostavnosti i funkcije, cijanele se mogu smatrati gotovo klorplastom (Price i sur. 2012).

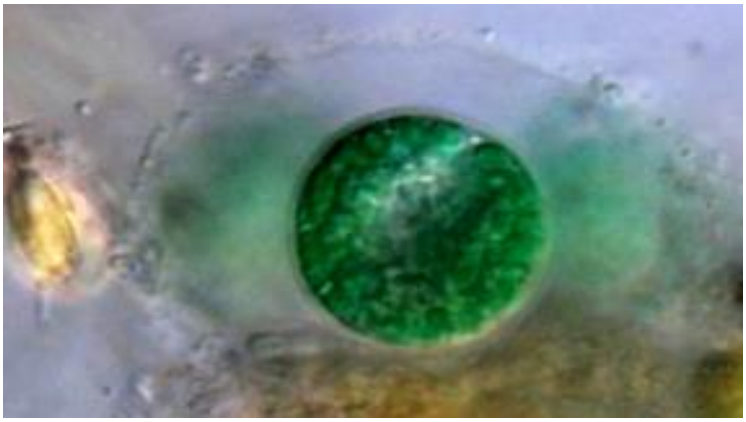
Slika 5: *Cyanophora paradoxa* (preuzeto s Web6)

Glaucocystis je jedan od rodova kojeg prepoznajemo unutar Glaucophyta. Često su to četiri ovalne ili jajolike stanice unutar vanjske membrane. Čini se da svaka stanica sadrži nekoliko prokariotskih cijanela. Smatra se da je vanjska membrana domaćina klorofilna. Ukupni izgled podsjeća na raspored stanica u vrsti *Oocystis*, kao da su kloroplasti zamijenjeni cijanobakterijama. Neki autori smatraju da *Glaucophyceae* treba svrstati u razred *Chlorophyceae*, red *Chlorococcales*, porodica *Oocystaceae*.

Razvoj celulozne stanične stijenke počinje kao tanki nefibrilarni sloj na kojem se formiraju celulozni mikrofibrili u spiralno prekriženom polilamelatnom obliku. Na kraju dolazi do taloženja matrične tvari. Postoji dvanaest spiralno namotanih zidnih slojeva. Vrste roda Glaucocystis su slatkovodne, obično se razvijaju epifitski na vodenim makrofitima u plitkim jezerima (Web11).

Slika 6: *Glaucocystis nostochinearum* (preuzeto s Web7)

Gloeochaete, monotipski rod u porodici *Gloeochaetaceae*, red *Gloeochaetales*. Jedina priznata vrsta je *Gloeochaete wittrockiana*. To je modro-zelena alga mikroskopske veličine koja je pronađena u slatkim vodama nekih europskih država (Web12).



Slika 7: *Gloeochaete wittrockiana* (preuzeto s Web8)

4.2. Rhodophyta

Rhodophyta su drevna skupina algi koje u sebi sadrže primarni plastid te pružaju odgovarajuće osobine koje omogućuju sekundarnu i tercijarnu endosimbiozu. Rhodophyta su pretežno morske vrsta alga od preko 6500 vrsta koje naseljavaju morska staništa, a tek manje od 3% ukupnog broja se pojavljuju u slatkovodnim staništima (Nan i sur. 2017). Slatkovodne crvene alge u velikoj su mjeri ograničene na potoke i rijeke, ali se mogu pojaviti i u drugim kopnenim staništima, kao što su jezera, vrući izvori, tla ili pak špilje (Sheath i Wehr 2003). Genomi kloroplasta crvenih algi imaju visok kapacitet gena i kompaktnu strukturu (Nan i sur. 2017). Porijeklo crvenih algi ostalo je nepoznanica. Rhodophyta su kroz povijest najranije bili rangirani kao biljke, a kasnije kao najstariji eukariotski organizmi. Najnovije molekularne studije ukazale su na sličnosti između crvenih i zelenih plastida, što ukazuje na postojanje jednog endosimbiotskog podrijetla za ove organele u zajedničkom pretku Rhodophyta i zelenih biljaka. Budući da ne sadrže flagele i bazalna tijela te da njihov njihov plastid nalikuje cijanobakterijama u strukturi i sadržaju pigmenta, smatralo se da crvene alge predstavljaju najranije razvijene eukariote. Naknadne filogenetske analize staničnih karakteristika svrstala je crvene alge u položaj pretka svim eukariotskim organizmima (Stiller i Hall 1997).

Rhodophyta se od ostalih eukariotskih algi s primarnim plastidima razlikuju kombinacijom biokemijskih i ultrastrukturnih značajki, od kojih neke dijele s Glaucophyta. Plastidima Rhodophyta nedostaju pomoćni fotosinetski pigmenti, mjesto toga, svjetlosnu energiju u reakcijski centar usmjeravaju fikobiliproteini (fikocijanin, alofikocijanin i fikoeritrin). Pigmenti za sakupljanje svjetlosti grupirani su u polukružne proteinske komplekse, fikobilizome, usidrene na tilakoide. Oni nisu složeni u grani kao u Viridiplantae, već leže pojedinačno i više ili manje na jednakoj udaljenosti od strome plastida. Jedan od najizrazitijih karakteristika crvenih algi je potpuno odsustvo flagelica i centriola u svim životnim stadijima, što utječe na mitozu i, barem u nekim skupinama, na njihove životne cikluse (DeClerck i sur. 2012).

4.3.Viridiplantae

Skupina Viridiplantae nastala je prije 700-1500 milijuna godina i sadrži čak i do 500.000 vrsta. Ova fotosintetska skupina predstavlja glavni izvor fotosintetskog ugljika i sadrži ogromnu raznolikost životnih oblika, uključujući i neke od najmanjih i najvećih eukariota To mogu biti jednostanični organizmi čije veličine možemo usporediti s bakterijama, pa sve do složenih višestaničnih ili sifonalnih oblika. Viridiplantae (zelene biljke) su skupine fotosintetskih biljaka koje sadrže klorofile *a* i *b* stoga su najčešće zelenkaste boje. Fotosintetske produkte proizvode i pohranjuju unutar primarnog kloroplasta s dvostrukom membranom koji je nastao endosimbiozom cijanobakterija koje su sadržavale klorofile *a* i *b* (Ruffel i sur. 2014).

Stanice mogu biti gole ili prekrivene organskim ljuskama, dok mogu imati i stanične stijenke koje obično u sebi sadrže celulozu. Skupinu Viridiplantae možemo podjeliti na dvije glavne skupine, a to su Chlorophyta i Streptophyta.

Chlorophyta i Streptophyta posjeduju sljedeće jedinstvene zajedničke značajke: plastid s dvostrukom membranom koji sadrži klorofil b kao glavni pomoćni pigment i škrob, kao i jedinstvenu strukturu koja povezuje parove mikrotubula u flagelarnoj bazi (Probert 2012).

4.3.1. Chlorophyta

Zelene alge čine najrazličitiju skupinu fotoautotrofa koji nastanjuju biosferu i pokazuju ogromnu varijabilnost oblika, veličine i staništa. Kao primarni proizvođači, zelene alge imaju veliki značaj na našem planetu koji možemo usporediti čak sa značajem prašuma. Karakterizira ih prisutnost klorofila *a* i klorofila *b* kao glavnih fotosintetskih pigmenata, te škrob koji se koristi kao glavna pričuvna tvar, a skladišti se u kloroplastu (Nakada i Nozaki 2015).

Također, kloroplasti nemaju vanjski endoplazmatski retikulum, a tilakoide pronalazimo u skupinama u kojima je grupirano od dva do šest tilakoida. Ako gledamo s taksonomske točke gledišta, Chlorophyta čine parafiletičku skupinu s kopnenim biljkama. Naime pretpostavlja se da imaju zajedničkog pretka budući da imaju isti tip pigmenata (klorofil *a* i *b*) te proizvode istu vrstu ugljikohidrata tijekom fotosinteze. (Naselli-Flores i Barone 2009). Nitaste zelene alge i alge koje imaju osobine slične biljkama uobičajene su u slatkovodnim i kopnenim sredinama, gdje igraju ključnu ekološku ulogu. Pojavljuju se u širokom rasponu staništa, uključujući neke od najekstremnijih (kao što su pustinje i ledena tla).

Zelene alge su raširene u kopnenim staništima, ali određene skupine mogu imati specifične ekološke zahtjeve. Na primjer, klorofiti s bičevima imaju tendenciju obilnije se razvijati u stajaćim vodama koje su bogate hranjivim tvarima. Kokoidni jednostanični oblici i kolonije su uobičajene u planktonu stajaćih voda i polako se kreću u rijekama kada su hranjive tvari, svjetlost i temperatura razmjerno visoke. Većina filamentoznih i biljnih *Chlorophyta* je vezana za tvrde površine u stajaćim ili tekućim vodama, ali neke mogu postojati u plutajućem stanju ili na tlima ili pak u drugim podzemnim staništima. Filamentozne konjugirajuće zelene alge najčešće se javljaju u stajaćim vodama uz cestu i jezercima, te u litoralnim zonama jezera, gdje mogu formirati slobodno plutajuće prostirke ili se miješati s drugim algama u vezanim ili plutajućim masama Desmidi su češći u ribnjacima i potocima. koji imaju nisku provodljivost i umjerenu razinu hranjivih tvari, a često se miješaju s makrofitima (Sheath i Wehr 2003).

Pripadnici reda Volvocales i njihov jednostanični „rođak“ *Chlamydomonas reinhardtii (Chlamydomonaceae)* često se koriste kao model u istraživanjima koja se bave evolucijskim putovima koji vode od jednostaničnih do višestaničnih oblika, uključujući i podjelu rada unutar algalnog talusa (Taylor i sur. 2009). Kirk (1998, 1999 citirano u Taylor 2009) je predložio model višestanične evolucije od 12 koraka za vrste iz reda Volvocales. Uočio je da su potrebne minimalne promjene ili inovacije da bi se jednostanični hlamidomonasni predak razvio u višestanični sferoid sličan *Volvox carteri.* Rijetki mikrofosil iz devona koji je interpretiran kao alga iz reda Volvocales je *Eovolvox silesiensis* pronađen u Poljskj. Ovaj se fosil sastoji od šupljih sfera s površinskim slojem sastavljenim od usko razmaknutih, jajolikih ili vretenastih izomorfnih stanica (Taylor 2009).

Klorofitni flagelati se obično ne smatraju vrstama HAB (Harmful Algal Bloom); točnije vrstama koje bi mogle uzrokovati toksično cvjetanje alga. Međutim, postoje povremena izvješća o masovnom razvoju, s implikacijama koje pokazuju da utječu na strukturu hranidbene mreže, a u konačnici i na anoksiju. Takve svojte se masovno razvijaju u malim eutrofnim vodama, i dok su te epidemije općenito povezane s visokim unosom anorganskih hranjivih tvari, drugi čimbenici također igraju ulogu. Primjer jedne takve alge koja pripada upravo redu Volvocales je *Pleodorina indica* (Watson i Wehr 2015).

Slika br.9: *Pleodorina indica* (preuzeto s Web9)

4.3.2. Streptophyta

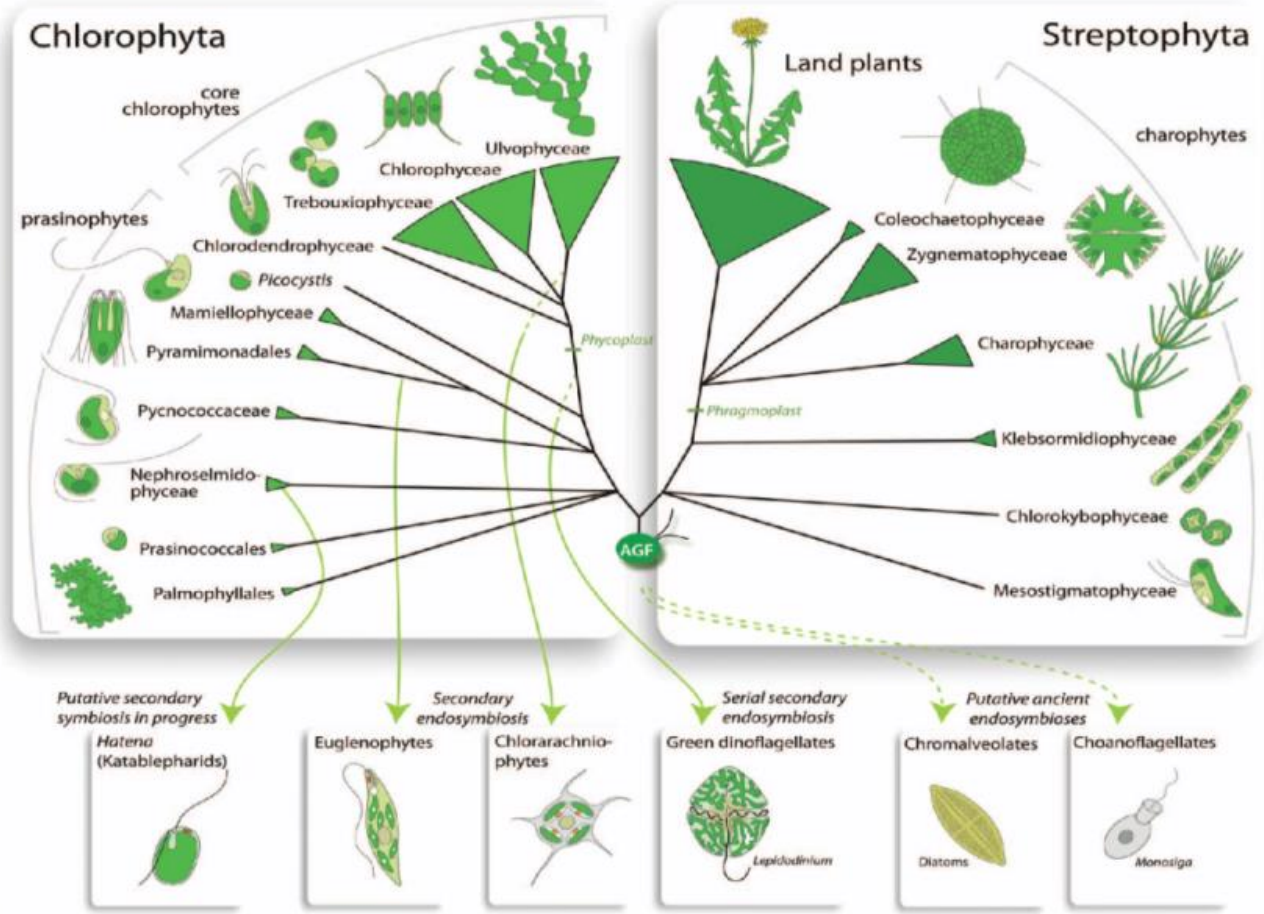
Streptophyta uključuje parafiletičku skupinu zelenih algi (Charophytes) i kopnenih bljaka. Vrste koje pripadaju skupini Charophytes pojavljuju se kao jednostanični organizmi pa sve do složenih višestaničnih organizama koje pronalazimo u slatkovodnim ili vlažnim staništima. Streptophyta dijeli niz jedinstvenih osobina, uključujući pokretne stanice (kada su prisutne) s dvije subapikalno umetnute flagele i asimetričnim flagelarnim aparatom koji sadrži prepoznatljivu višeslojnu strukturu i paralelna bazalna tijela; otvorena mitoza s perzistentnim mitotičkim vretenom i nekoliko jedinstvenih enzima (DeClerck i sur. 2012).

Streptophyta uključuje šest glavnih linija slatkovodnih zelenih algi različitih staničnih organizacija, od jednostaničnih (npr. *Mesostigma viride*, jedine vrste Mesostigmatophyceae i nekih vrsta Zygnematophyceae) do vrsta koje formiraju pakete stanica (npr. *Chlorokybus atmophyticus*, Chlorokybophyceae) filamentoznih vrsta (Klebsormidiophyceae i Zygnematophyceae), te vrsta koje imaju višestaničnu organizaciju (Coleochaetophyceae i Charophyceae) (Turmel i Lemieux 2018).

Mnoge filogenetske studije usmjerene su na rješavanje odnosa među tim porodicama, a posebno na određivanje porijekla kopnenih biljaka. *Mesostigma* (Mesostigmatophyceae) i *Chlorokybus* (Chlorokybophyceae) su najstariji rodovi Streptophyta. Vrste roda *Mesostigma* su flagelati prekriveni raznim organskim ljuskicama i razvijaju se u slatkovodnim staništima. Vrste roda *Chlorokybus* formiraju pakete od nekoliko nepokretnih stanica inalazimo ih u vlažnim sredinama. Slatkovodne ili kopnene nitaste vrste porodice Klebsormidiophyceae divergirale su nakon vrsta iz porodica Mesostigmatophyceae i Chlorokybophyceae (DeClerck i sur. 2012).

Za razliku od ovih triju rano divergiranih linija koje prolaze kroz staničnu diobu brazdanjem, preostale linije (Charophyceae, Zygnematophyceae, Coleochaetophyceae i kopnene biljke) razvile su novi mehanizam stanične diobe koji uključuje fragmoplast, koji se sastoji od niza mikrotubula orijentiranih okomito na ravninu stanične diobe, određujući na taj način formiranje stanične ploče i nove stanične stijenke.

Većina ovih streptofita, koji se kasnije divergiraju, također imaju stanične stijenke s plazmodezmijem što olakšava citoplazmatsku komunikaciju između stanica i razvoj složenih tkiva (Tutmel i Lemieux 2018). Kod vrsta koje pronalazimo u tri rano-divergirane loze nikada nije primijećeno da se spolno razmnožavaju nasuprot preostalim streptofitima gdje je spolno razmnožavanje široko rasprostranjeno (DeClerck i sur. 2012).



Slika 10: Filogenetska povezanost i evolucija Chlorophyta i Streptophyta (preuzeto s Web10)

5. Zaključak

Evolucija eukariotskih algi je vrlo složen proces. Taj proces iziskivao je brojne promjene kroz dugačko razdoblje koje je rezultiralo svijetom kakvim danas poznajemo. Mali koraci poput razvoja aerobnih organizama, fotosinteze i plastida omogućili su da naša planeta buja od brojnosti i raznolikosti živih bića. Počeci razvoja počinju od prvih cijanobakterija koje su procesom fotosinteze stvarale sve veće količine kisika. Zahvaljujući tome omogućene su složene reakcije kao što je endosimbioza, proces kojim započinje nastanak eukariotskih algi. Fenomen endosimbioze odnosno pojave da jedan organizam živi unutar drugog ostavio je veliki utjecaj na evoluciju života i nastavlja oblikovati ekologiju bezbrojnih vrsta. Primarna endosimbioza uključuje cijanobakterijski endosimbiont i ne-fotosintetskog eukariotskog domaćina, dok sekudarnu endosimbiozu karakterizira endosimbiotski unos alge koja sadrži primarni plastid u nesrodni nefotosintetski eukariot. Za obje endosimbioze vrlo važan je i endosimbiotski transfer gena. Kod primarne endosimbioze DNA se kreće iz endosimbiotskog genoma do nuklearnog genoma domaćina, dok kod sekundarne endosimbioze geni se prenose iz nukleusa endosimbionta u nukleus sekundarnog domaćina. Primarni kloroplast je konačni rezultat stapanja dva organizma tijekom primarne endosimbioze. Okružuju ga dvije membrane te obje potječu od cijanobakterijskog endosimbionta. Među alge s primarnim plastidima prvobitno spadaju Glaucophyta koji su primitivniji u odnosu na Rhodophyta i Chlorophyta. Alge nam pružaju uvid u postepeni razvitak života, oslobađanje kisika i stvaranje složenih oblika života od onih najjednostavnijih do vrlo složenih.

6. Literatura

Archibald, J. (2014) One plus one equals one: Symbiosis and evolution of complex life; Oxford UK; Oxford University Press

De Clerck, O., K. Bogaert, and F. Leliaert. (2012) Diversity and evolution of algae: primary endosymbiosis. Advances in Botanical Research 64: 55-86.

Fehling, J. Diane, S. Baldauf, S. (2007) Chapter 6-Photosyntesis and the Eukaryote Tree of life. Evolution of Primary Producers in the Sea. 75-107.

Krajčović J. Vacula, R.. Vesteg M. (2009) On the origin of chloroplasts, import mechanism of chloroplast-targeted proteins and loss of photosyntetic ability. Folia Microbiologica. 54(4): 303-21.

Lenuzzi, Maša (2011) Nuklomorf i kompleksni plastidi. Seminarski rad. Sveučilište u Zagrebu. Prirodoslovno-Matematički Fakultet. Biološki odsjek.

Maréchal E. (2018) Primary Endosymbiosis: Emergence of the Primary Chloroplast and the Chromatophore, Two Independent Events. Methods in Molecular Biology. Humana Press. New York. 1829: 3-16.

McFadden, G.I. (2002) Primary and Secondary Endosymbiosis and the Origin of Plastids. Journal of Phicology 6: 951-959.

Nakada, T.; Nozaki, H. (2015) Chapter 6-Flagellate Green Algae. Freshwater Algae of North America (Second Edition). Ecology and Classification. Aquatic Ecology 2: 265-313.

Nan, F. Feng, J. Lv, J. Liu, Q. Fang, K. Gong, C. Xie, S. (2017). Origin and evolutionary history of freshwater Rhodophyta: further insights based on phylogenomic evidence. Scientific Reports.7: 1-12.

Naselli-Flores, L. Barone, R. (2009) Earth Systems and Environmental Sciences. Encyclopedia of Inland Waters. Green Algae. 166-173.

O Neill, M. Darvill, A. Eltzer, M. Mohnen, D. Perez, S. (2017) Viridiplantae and Algae. Essentials of Glycobyology. 3(24): 1-24.

Price, D. Cheong, C. Yoon, H. Yang, E. Qiu, H. Weber, A. (2012) Cyanophora paradoxa Genome Elucidates Origin of Photosyntesis in Algae and Plants. Science. 335: 843-847.

Probert, I. Raffaele, S. Kooistra, W. Simon, N. Vaulot, D. (2012) Chapter One-Diversity and Ecology of Eukaryotic Marine Phytoplankton. Advances in Botanical Research. 64: 1-53.

Reyes-Prieto, A. Russel, S. Martinez-Figueroa, F. Jackson, C. (2018) Chapter Four-Comparative Plastid Genomics of Glaucophytes. Advances in Botanical Research. 85: 95-127.

Rockwell, N. Lagaris J. Bhattacharya, D. (2015) Primary endosymbiosis and the evolution of light and oxygen sensing in photosyntetic eukaryotes. Frontieres in Ecology and Evolution. 2: 1-13.

Ruffel, B. Gitzedanner, M. Sltis, P. Soltis, D. Burleigh, G. (2014) From algae to angiosperms-inferring the philogeny of green plants (Viridiplantae) from 360 plastid genomes. BCM Evolutionary Biology. 14: 1-27.

Sheath, R.. Wehr, J. (2003) Introduction to Freshwater Algae. Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification. Aquatic Ecology. 1-9.

Sheath, R. (2003) Red Algae. Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification. Aquatic Ecology. 197-224.

Stiller, J. Hall, B. (1997) The origin of red algae: Implications for plastid evolution. PNAS. 9: 4520-4525.

Taylor T. Taylor, E. Krings, M. (2009) Algae. Paleobotany. The Biology and Evolution of Fossil Plants. 2: 121-160.

Turmel, M. Lemieux, C. (2018) Chapter Six-Evolution of the Plastid Genome in Green Algae. Advances in Botanical Research. 85: 157-193.

Watson S. Wehr J. Whitton, B. Higgins S. Pearl H. Brooks B. (2015) Chapter 20-Harmful Algal Blooms. Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification. Aqutic Ecology. 2: 873-920.

Yoon, H. Hackett, J. Ciniglia, C. Pinto, G. Bhattacharya, D. (2004). A molecular timeline for the origin of photosynthetic eukaryotes; Molecular Biology & Evolution 21 (5): 809-818.

Web stranice:

Web1.Biocyclopedia: Endosymbiosis and Origin of Eukarytic Algae: https://biocyclopedia.com/index/algae/algae/endosymbiosis_and_origin_of_eukaryotic_algae.php (8.3.2019.)

Web2.just another word press.com:The Endosymbiotic Hypothesis: https://endosymbiotichypothesis.wordpress.com/primary-versus-secondary-endosymbiosis/ (8.3.2019)

Web3.Biocyclopedia: Superkingdom; Archaeplastida https://biocyclopedia.com/index/archaeplastida.php (10.4.2019.)

Web4.bioinformatica.uab.es: The Endosymbiont Theory http://bioinformatica.uab.es/biocomputacio/treballs00-01/torres-vela/WEB/800/THEORY.HTML (25.4.2019.)

Web5. Research Gate: An Evolutyonari Perspective on the Plant Hormon Ethylene https://www.researchgate.net/figure/Phylogeny-of-the-plants-Archaeplastida-Glaucophytes-Rhodophytes-and-Chlorophytes_fig2_267631725 (10.4.2019.)

Web6. diArk: a resource for eukaryotic genome research https://www.diark.org/diark/species_list/Cyanophora_paradoxa (10.6.2019)

Web7. protist.i.hosei.ac. jpg Glaucophyta: Glaucocystales http://protist.i.hosei.ac.jp/PDB/Images/Others/Glaucocystis/sp_02.html (10.6.2019.)

Web8. cfb.undh.edu: Gloeochaete (Cyanophyceae) http://cfb.unh.edu/phycokey/Choices/Glaucophyceae/GLOEOCHAETE/Gloeochaete_Image_page.html (10.6.2019.)

Web9. BioLib.cz Chlorophyceae https://www.biolib.cz/en/image/id12717/ (11.6.2019.)

Web10. Semantic Scholar: Streptophyta https://www.semanticscholar.org/topic/Streptophyta/364650 (11.6.2019.)

Web11. Cfb.unh.edu *Glaucocystis* (Glaucophyceae) http://cfb.unh.edu/phycokey/Choices/Glaucophyceae/GLAUCOCYSTIS/Glaucocystis_key.html (8.6.2019.)

Web12. AlgaeBase: *Gloeochaete wittrokiana* Lagerheim http://www.algaebase.org/search/species/detail/?species_id=34557 (8.6.2019.)