

Evolution von Plastidengenomen

Lehrprobe 18. Oktober 2006
vor der Habilitationskommission der Fakultät für Biologie und Pharmazie
Friedrich-Schiller-Universität Jena
Gernot Glöckner



Grundlagen

Was ist ein Organell, was ein Plastid?

Was ist Photosynthese?

Wie konnte ein Plastid in der Evolution entstehen?

Grundlagen

Was ist ein Organell, was ein Plastid?

Was ist Photosynthese?

Wie konnte ein Plastid in der Evolution entstehen?

Die Zelle

Eukaryonten-Organellen

ohne DNA	Endoplasmatisches Retikulum Golgi Apparat Lysosom Vakuole Peroxisomen	Synthese von membrangebundenen oder sezernierten Proteinen Synthese und Metabolismus von Lipiden Reifungs- und Verteilstation für Proteine Abbaureaktionen Wasser- und Materialspeicher, Osmoregulation Wasserstoffperoxidauf- und abbau	
mit DNA	Nukleus Mitochondrion Plastid	enthält das eukaryontische Genom metabolische Energieerzeugung Photosynthese	

Grundlagen

Was ist ein Organell, was ein Plastid?

Organellen sind subzelluläre membranumgebene Strukturen mit oder ohne eigenem genetischem Material. Plastiden sind der Ort der Photosynthese und enthalten DNA.

Was ist Photosynthese?

Wie konnte ein Plastid in der Evolution entstehen?

Grundlagen

Was ist ein Organell, was ein Plastid?

Organellen sind subzelluläre membranumgebene Strukturen mit oder ohne eigenem genetischem Material. Plastiden sind der Ort der Photosynthese und enthalten DNA.

Was ist Photosynthese?

Wie konnte ein Plastid in der Evolution entstehen?

Photosynthese

Definition

Was ist Photosynthese

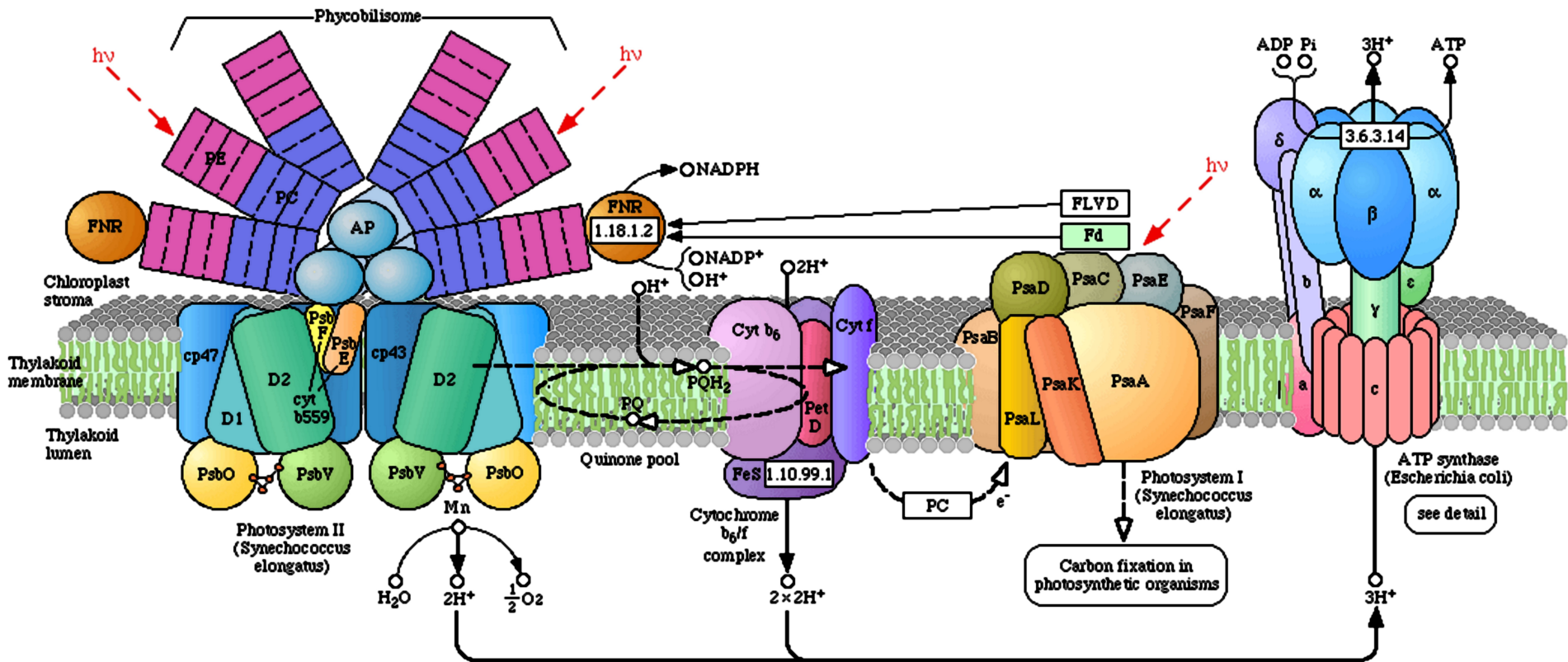
in Cyanobakterien, Algen und höheren Pflanzen?

Die Umwandlung von **Lichtenergie** in **chemische Energie**

Mit Hilfe von Pigmenten wird Licht gesammelt, über Photosystem II, b6/f Komplex, Photosystem I wird ein Protonen-gradient aufgebaut und schließlich über den ATP Synthase Komplex in chemisch gebundene Energie umgesetzt.

Photosynthese

Die photosynthetische Membran



Beispiel: *Synechococcus* (Cyanobacteria)

Grundlagen

Was ist ein Organell, was ein Plastid?

Organellen sind subzelluläre membranumgebene Strukturen mit oder ohne eigenem genetischem Material. Plastiden sind der Ort der Photosynthese und enthalten DNA.

Was ist Photosynthese?

Die Umwandlung von Lichtenergie in chemische Energie

Wie konnte ein Plastid in der Evolution entstehen?

Grundlagen

Was ist ein Organell, was ein Plastid?

Organellen sind subzelluläre membranumgebene Strukturen mit oder ohne eigenem genetischem Material. Plastiden sind der Ort der Photosynthese und enthalten DNA.

Was ist Photosynthese?

Die Umwandlung von Lichtenergie in chemische Energie

Wie konnte ein Plastid in der Evolution entstehen?

Endosymbiosetheorie

Entstehung eines Eukaryonten

α -Proteobakterium



Archaeobakterium

Eukaryonten-Vorläufer

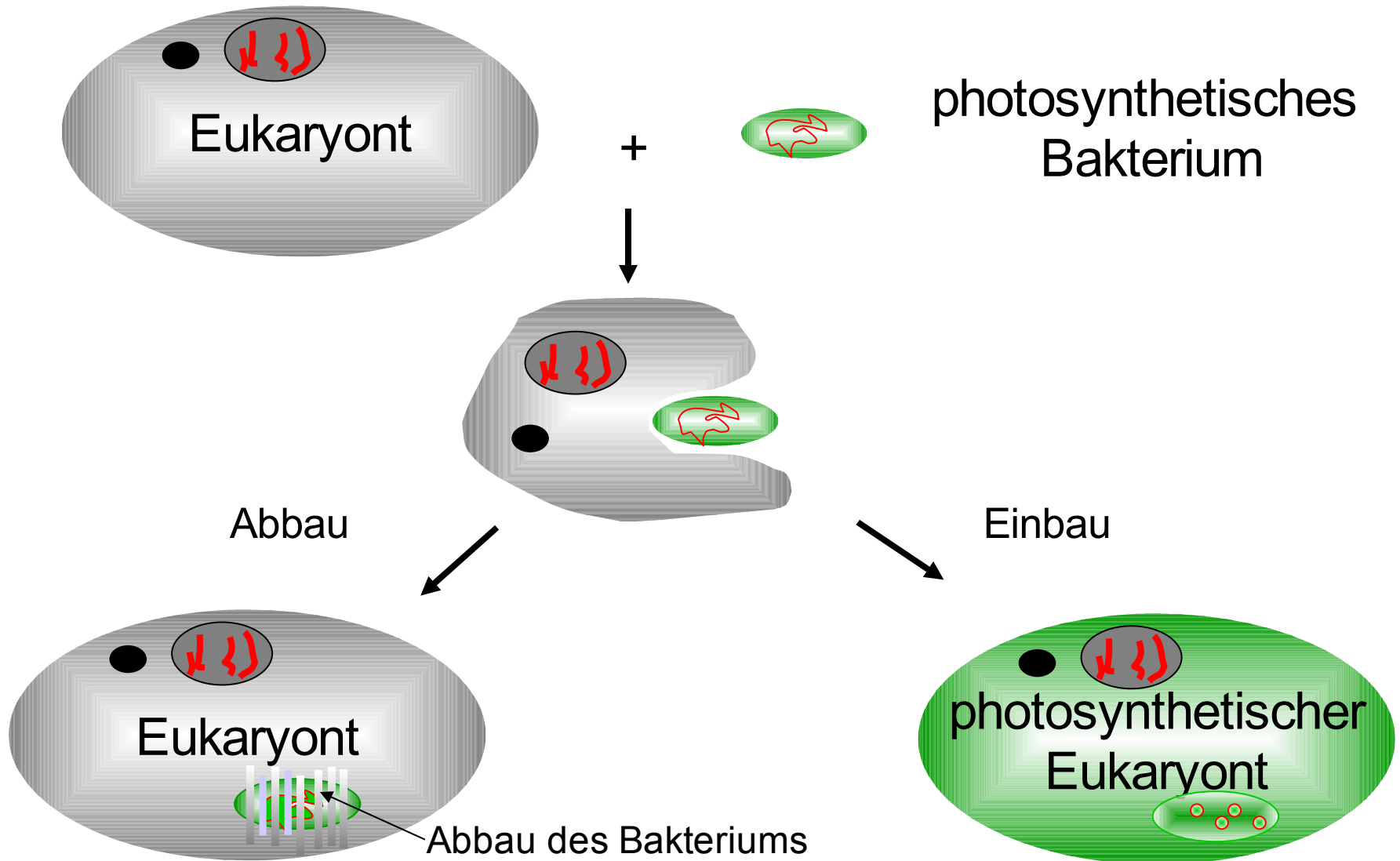
Spleissosom, spleissosomale
Intronen
Gentransfer
Erfindung des Nukleus
Chromosomenstrukturen
etc.

Eukaryont



Endosymbiosetheorie

Das zweite Ereignis



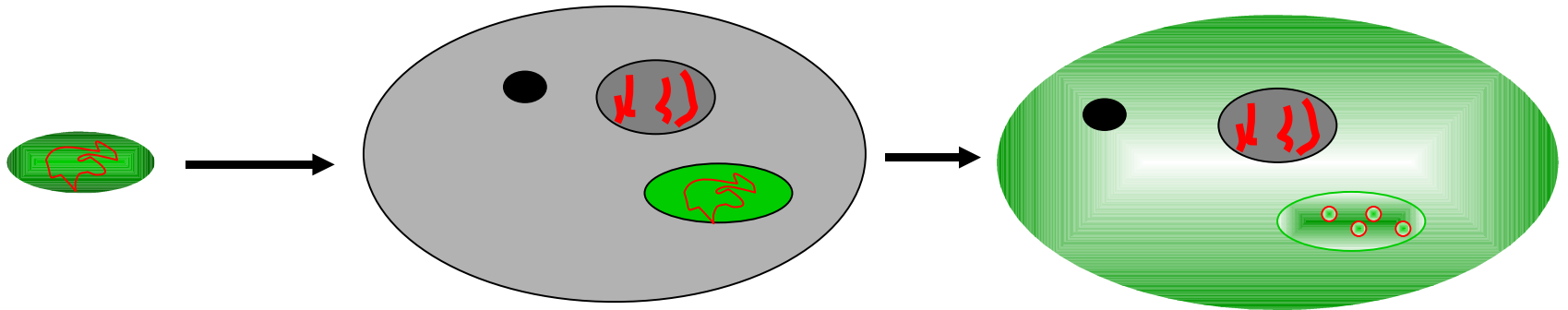
Genomreduktionen

Endosymbiosetheorie

Reduktion des Plastidengenoms

Cyanobakterium
~3000 Gene

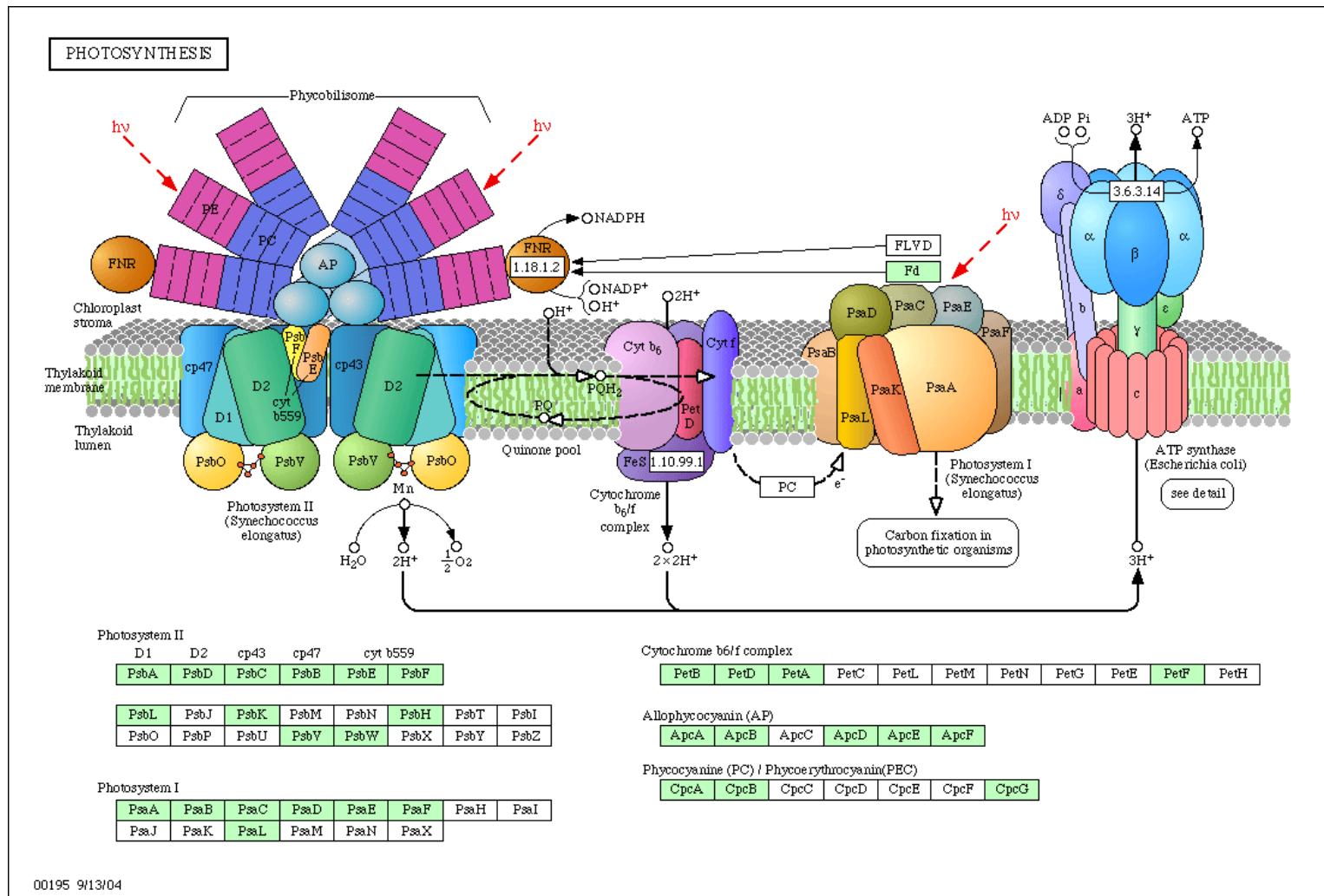
integrierter Plastid
~200 Gene



- Transfer von Symbiontengen in den Wirt
- Einbau in existierende Chromosomen
- Reduktion des Symbiontengenoms
- Amplifizierung des verbleibenden Rests

Plastidengenom

Verlagerungen in den Kern



grün = plastidenkodiert in *Cyanidium caldarium*

Plastidengenom

Abhängigkeit vom Kern

mehr als 500 für den Chloroplasten benötigte Gene sind kernkodiert

- Regulatoren (Transkriptionsfaktoren)
- konstituierende Komponenten der Photosynthesemembran
(Lichtsammelkomplex-Komponenten,
Photosynthese-Komponenten etc.)
- Transporter
- Enzyme

Plastidengenom

Minimalausstattung

Photosynthetische eukaryontische Organismen

- ~80 proteinkodierende Gene

- ~30-35 tRNA Gene

- mindestens 3 rRNA Gene für Ribosomen

Dinoflagellaten

- in vielen Spezies sind nur sogenannte Minicircles vorhanden.

- Sie sind durchschnittlich 2,5 Kilobasenpaare groß und enthalten typischerweise je ein Gen.

- Bis jetzt wurden 18 Minicircles als Plastidengenom einer Art beschrieben, der Rest ist wahrscheinlich in den Kern gewandert.

- Auch kernlokalisierte Minicircle wurden beschrieben.

Plastidengenom

Sequenzierte Genome

Swissprot (<http://www.expasy.org/sprot/hamap/plastid.html>):

68 Plastidengenome
(03. Oktober 2006)

ChloroplastDB (<http://chloroplast.cbio.psu.edu/>):

70 Plastidengenome
(30. September 2006)

Akronym	Spezies	Anzahl proteinkodierender Gene	Eintragsnummer
ACOCL	<i>Acorus calamus</i> (Sweet flag)	79	AJ879453
ADICA	<i>Adiantum capillus-veneris</i> (Fem)	84	AY178864
AMBTC	<i>Amborella trichopoda</i>	80	AJ506156
ANTFO	<i>Anthoceros formosae</i> (Hornwort)	88	AB086179
ARATH	<i>Arabidopsis thaliana</i> (Mouse-ear cress)	79	AP000423
ASTLO	<i>Astasia longa</i> (Euglenophycean alga)	45	AJ294725
ATRBE	<i>Atropa belladonna</i> (Belladonna)	82	AJ316582
CALFE	<i>Calycanthus fertilis</i> var. <i>ferax</i>	81	AJ428413
CHAGL	<i>Chaetosphaeridium globosum</i>	95	AF494278
CHLRE	<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	75	BK000554
CHLVU	<i>Chlorella vulgaris</i> (Green alga)	88	AB001684
CUCSA	<i>Cucumis sativus</i> (Cucumber)	107	AJ970307
CYACA	<i>Cyanidium caldarium</i>	197	AF022186
CYAME	<i>Cyanidioschyzon merolae</i> (Red alga)	207	AB002583
...			
...			
WHEAT	<i>Triticum aestivum</i> (Wheat)	76	AB042240
ZYGCR	<i>Zygnema circumcarinatum</i> (Green alga)	103	AY958086

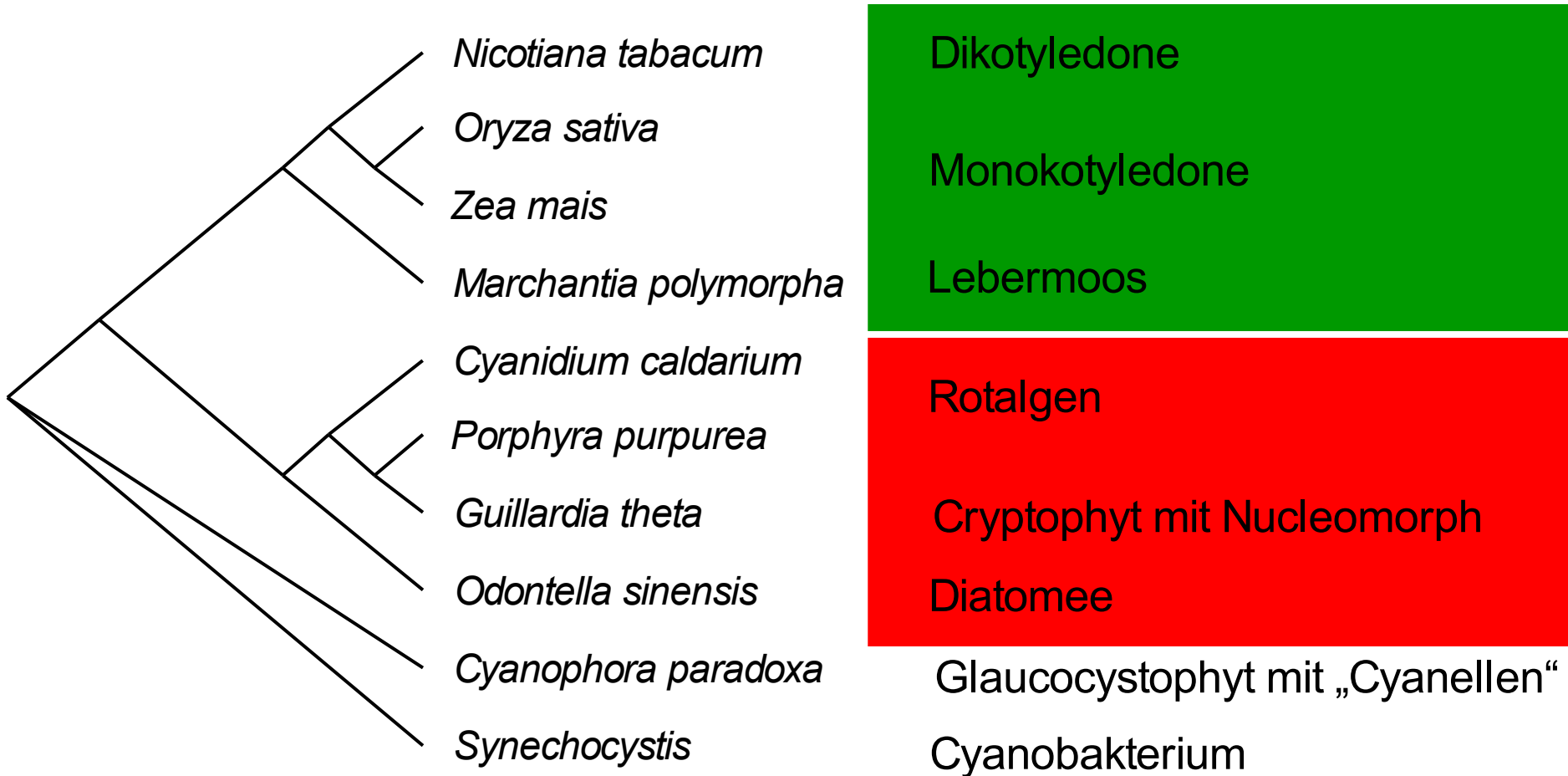
Evolution

Stammbaum (berechnet aus plastidenkodierten gemeinsamen Genen)



Evolution

Stammbaum (berechnet aus plastidenkodierten gemeinsamen Genen)



Plastidengenom

Sequenzierte Genome II

photosynthetisch aktive Spezies mit einem organisierten Plastidengenom haben mindestens

67 plastidenkodierte Proteine (*Euglena gracilis*)

die geringste Kodierungskapazität weisen nicht-photosynthetische Spezies auf, Beispiel:

21 plastidenkodierte Proteine in *Epifagus virginiana*

die größte bisher festgestellte kodierende Kapazität liegt bei

209 plastidenkodierte Proteinen (*Porphyra purpurea*)

(Rotalgen haben rund 200 plastidenkodierte Proteine)

höhere Pflanzen besitzen zwischen

76 und **110** plastidenkodierte Proteine

(Ausnahme: *Pinus koraiensis* mit 165 plastidenkodierten Proteinen)

Plastidengenom



Photosynthese
Energiemetabolismus
Translation
Transkription
Biosynthese
Transport
Zelluläre Prozesse
Hypothetisch

viele Plastiden von Dinoflagellaten enthalten nur wenige Gene

Plastidengenom

Stark reduzierte Genome

Wenn wegen des Verzichts auf Photosynthese kein evolutionärer Druck auf Erhalt des Plastidengenoms liegt, gehen weitere Gene verloren.

Beispiele:

Epifagus

Sommerwurz

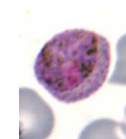


Cuscuta Hexenseide

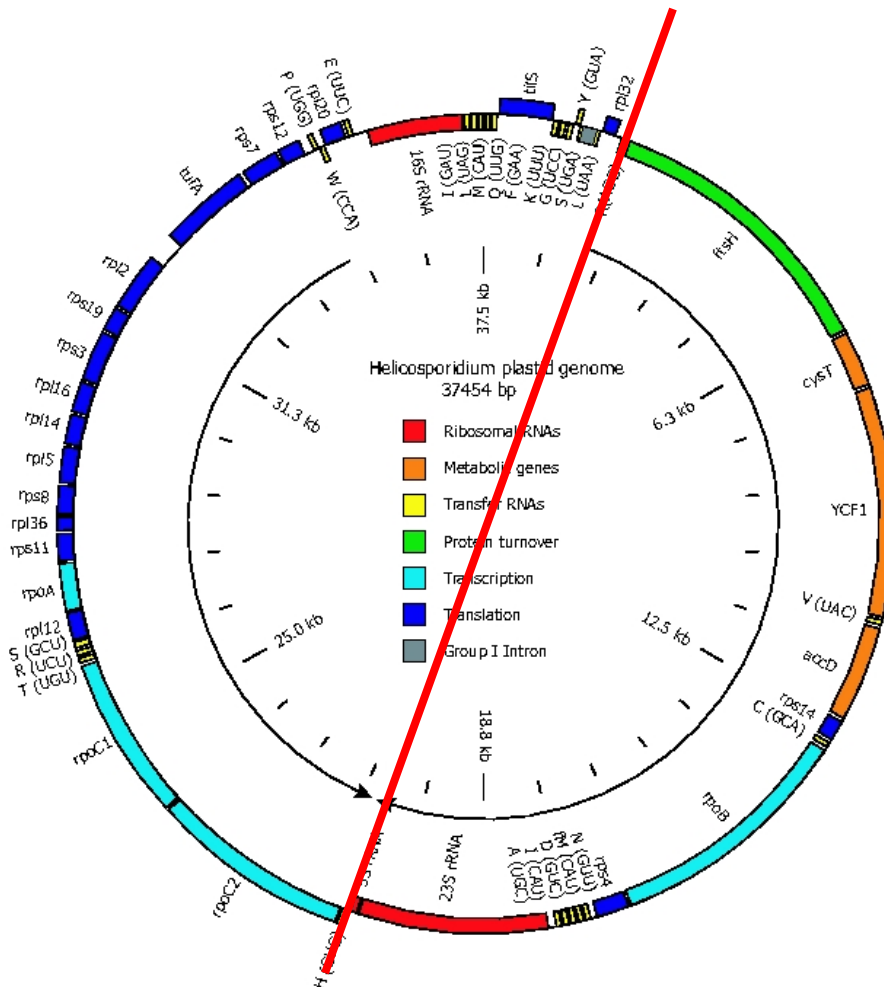


Plasmodium

Verursacher der Malaria



Helicospiridium spec.

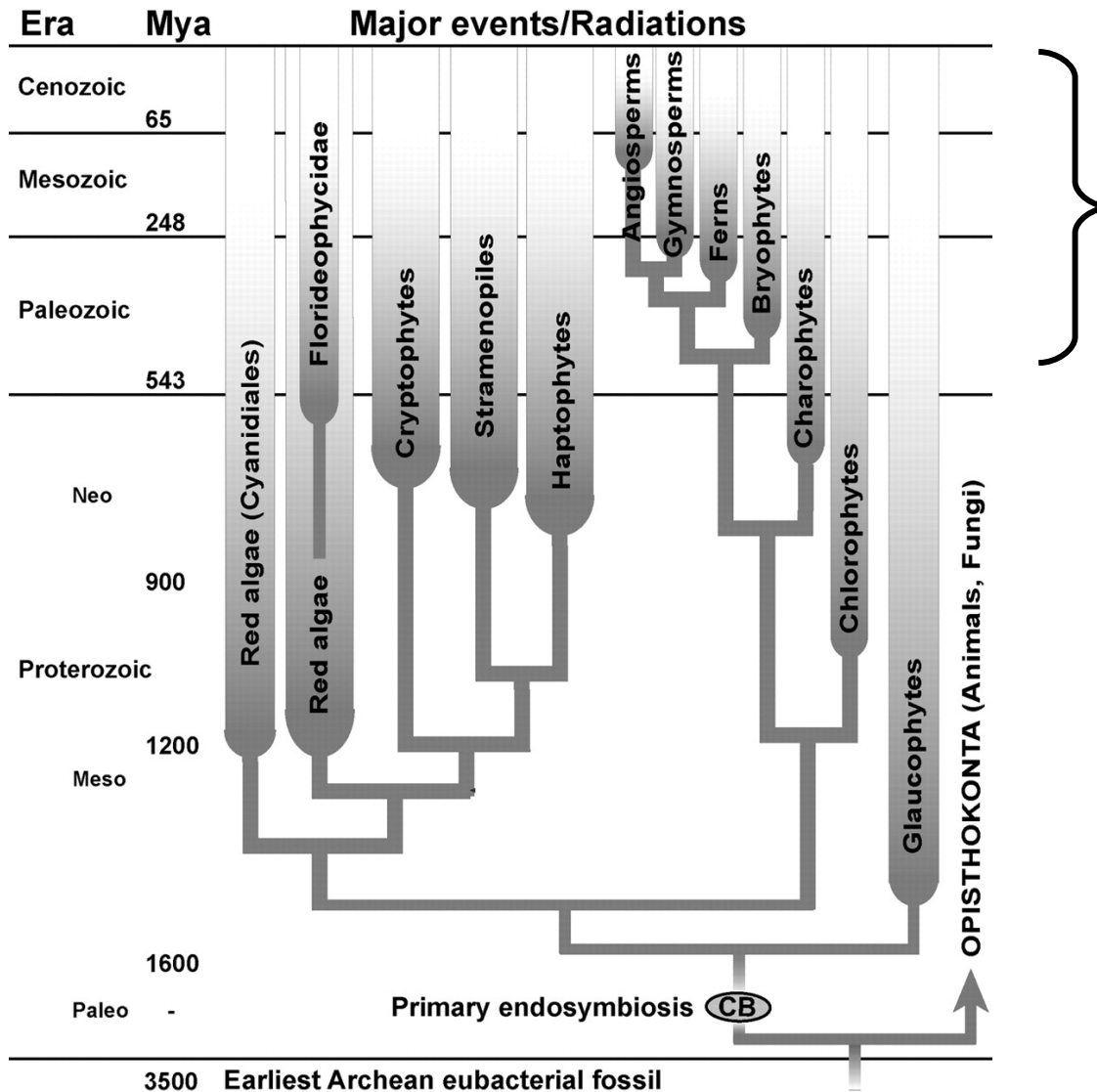


Die parasitäre Grünalge erlitt
schwere Plastidengenomverluste.

Dafür wurden Strang- und
Kodierungsasymmetrien zur
effektiveren Transkription und
Replikation eingeführt.

Organisation des Plastidengenoms

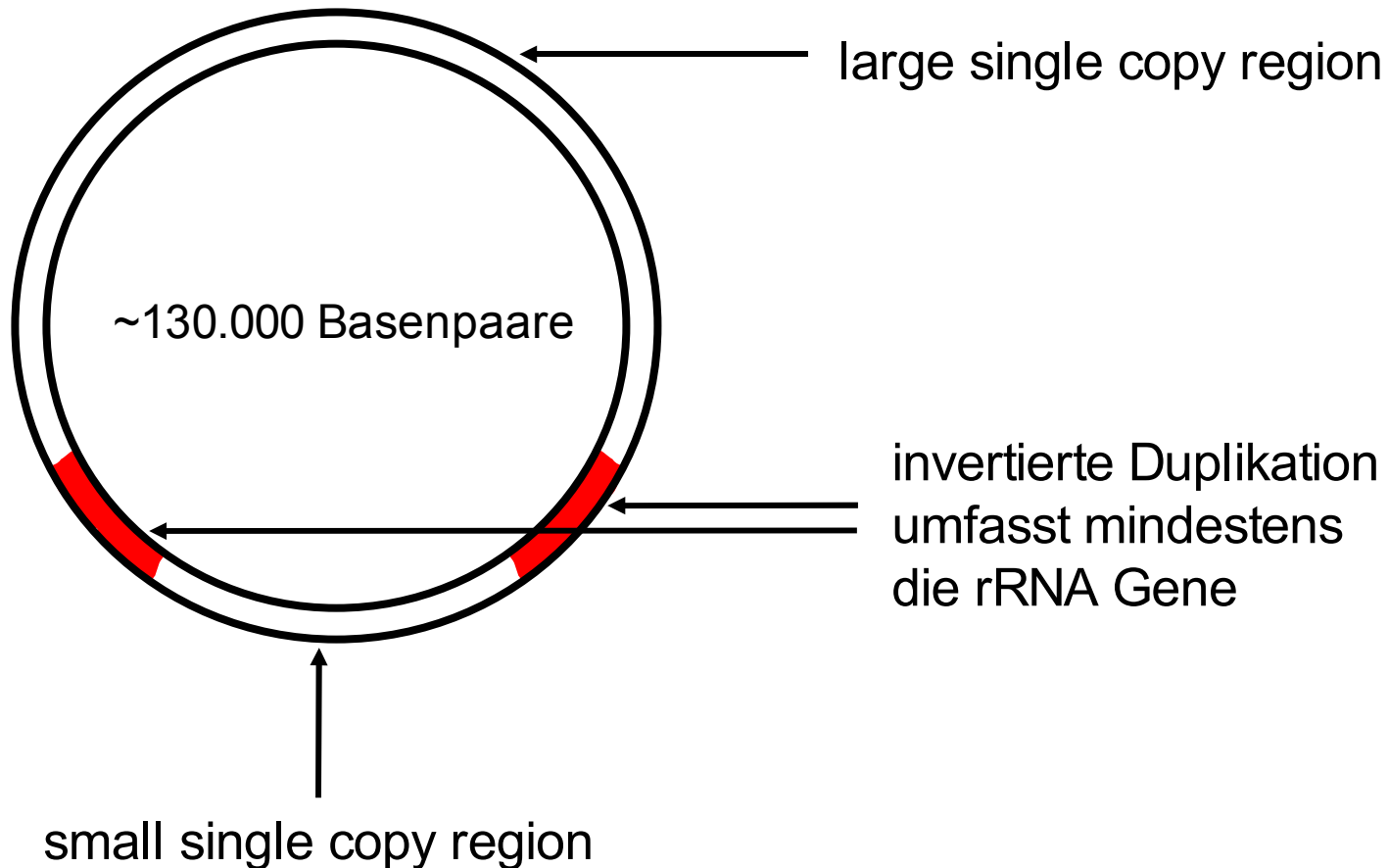
Evolution Zeitskala



Landpflanzenevolution
startet vor
ca. 500 Millionen Jahren

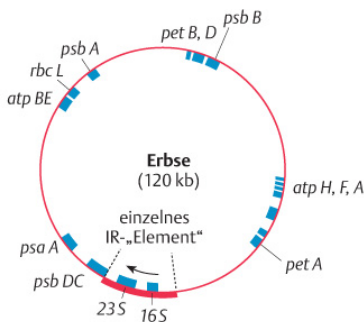
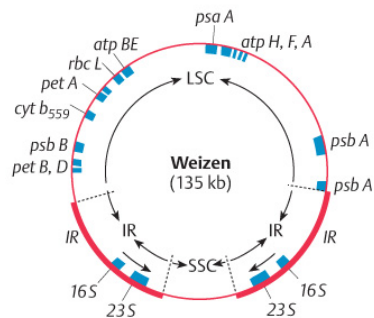
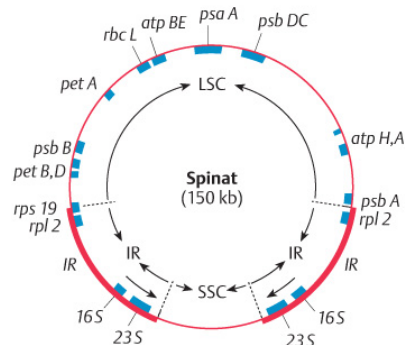
Plastidengenom

Organisation in höheren Pflanzen



Plastidengenom

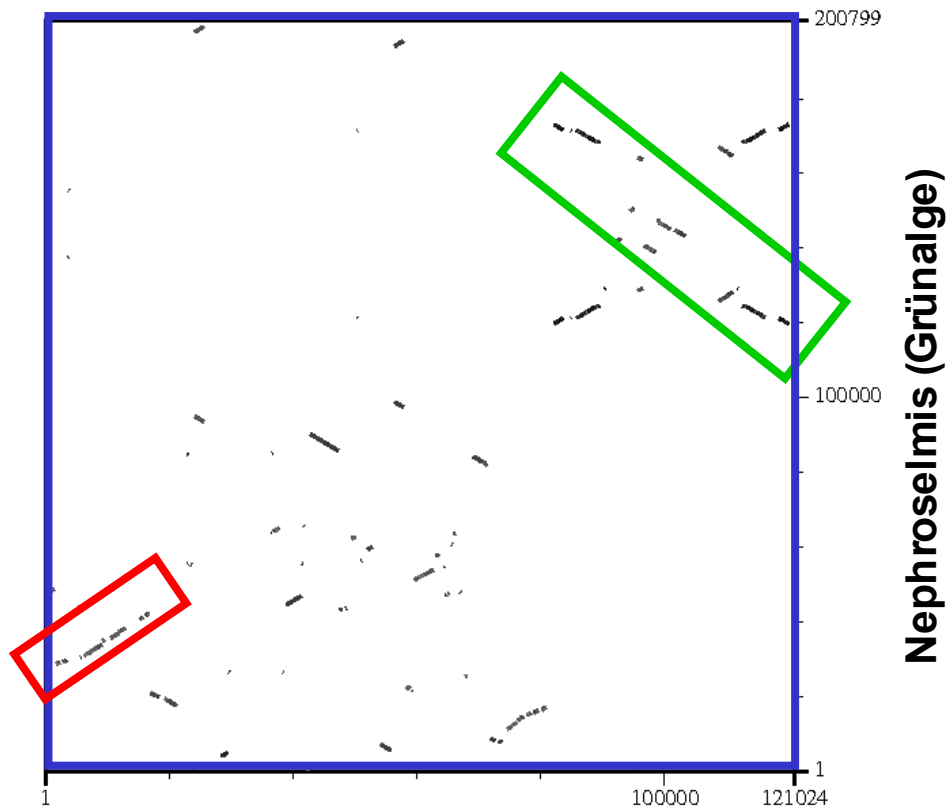
Organisation in höheren Pflanzen II



- Die Genomgrößen sind ähnlich
- Die Reihenfolge der Gene ist teilweise konserviert, mit großen syntenischen Bereichen
- Die invertierte Sequenzwiederholung kann auch mehr Gene als die rRNA Gene enthalten
- Die invertierte Sequenzwiederholung kann sekundär wegfallen

Plastidengenom

Syntenische Blöcke



- kolineare syntenische Blöcke
- inverse Wiederholungssequenzen
- Rearrangements

Lebermoos

Visualisierung der Sequenzanordnung mit BLASTz:
lokale, ununterbrochene Alignments aus BLAST
Abfragen werden zusammengesetzt

Plastidengenom

Organisation in Algen

Rotalgen

direkte Sequenzwiederholungen mit oder ohne ribosomale Gene

andere Algen

teilweise direkte, teilweise indirekte Repeats mit ribosomalen Genen

teilweise fehlend

Es wird diskutiert, ob indirekte Sequenzwiederholungen primär sind und nur in verschiedenen Linien unabhängig voneinander verloren wurden

Eine Schachtel
in einer Schachtel
in einer Schachtel

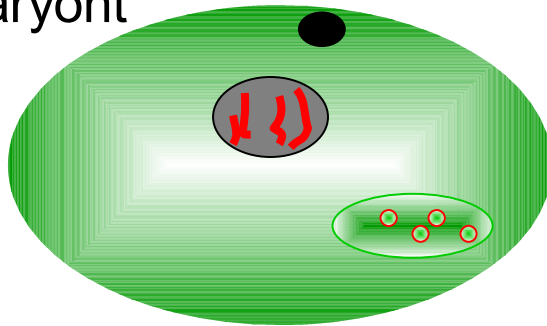
Was sind und wie entstehen komplexe Plastiden?

Was ist ein Nukleomorph?

Endosymbiosetheorie

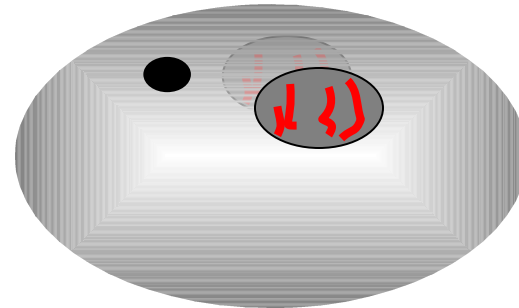
Sekundäre Endosymbiose

photosynthetischer
Eukaryont



+

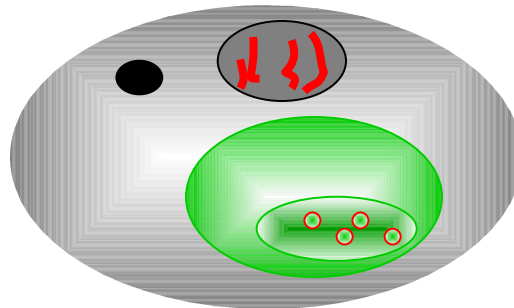
Eukaryont



Transfer von Kerngenen in den Wirt

Einbau benötigter Gene in existierende Chromosomen

Verlust des eukaryontischen Symbiontengenoms



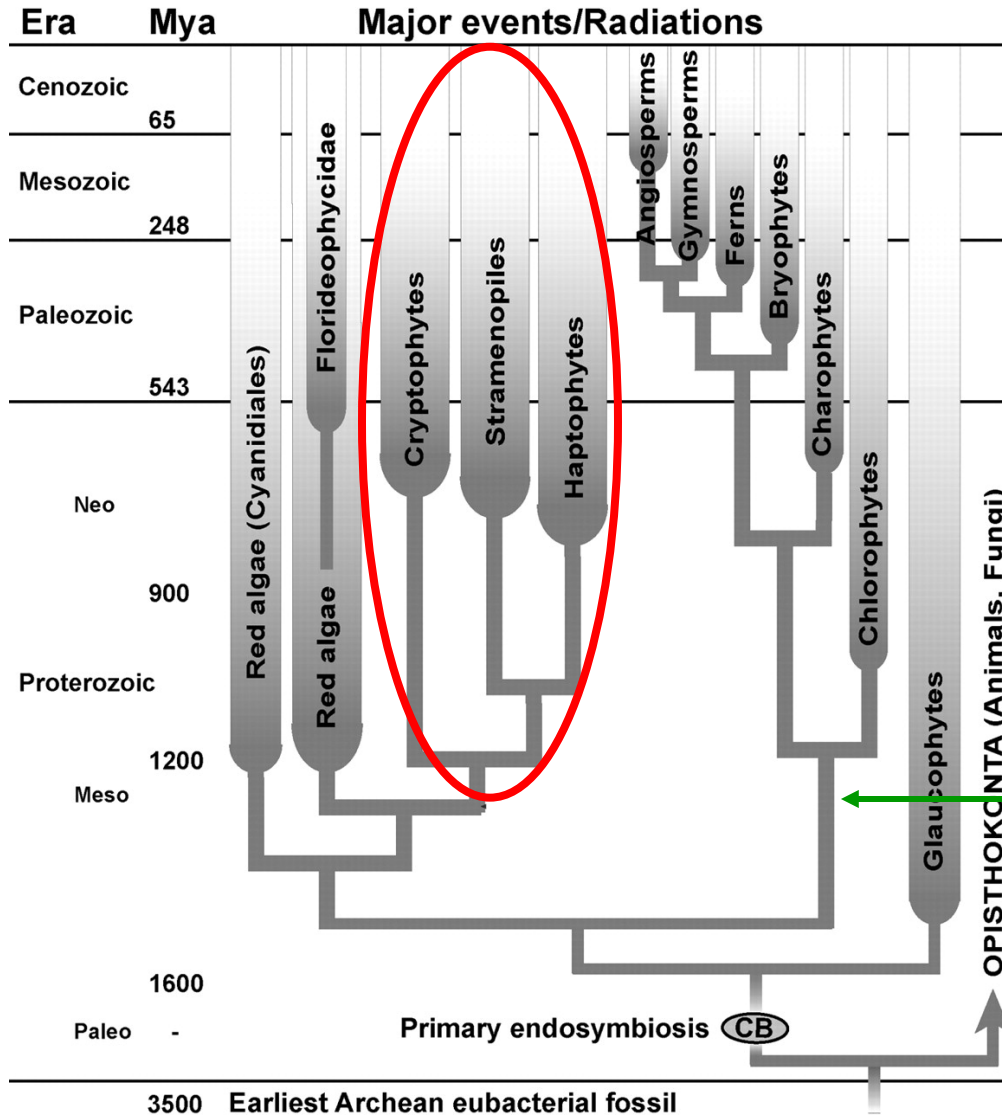
Endosymbiosetheorie

Sekundäre Endosymbiose II

Das einzige Überbleibsel des eukaryontischen Anteils des sekundären Endosymbionten sind meist **zusätzliche Membranen** um den Plastiden.

Durch sekundäre Endosymbiose entstanden z.B. Euglenen, Haptophyten, Diatomeen, Braunalgen, Chrysophyten, Dinoflagellaten, Apicomplexa

Evolution Zeitskala



Diatomeen, Braunalgen, Chrysophyten
sind zu Stramenopile zusammengefasst

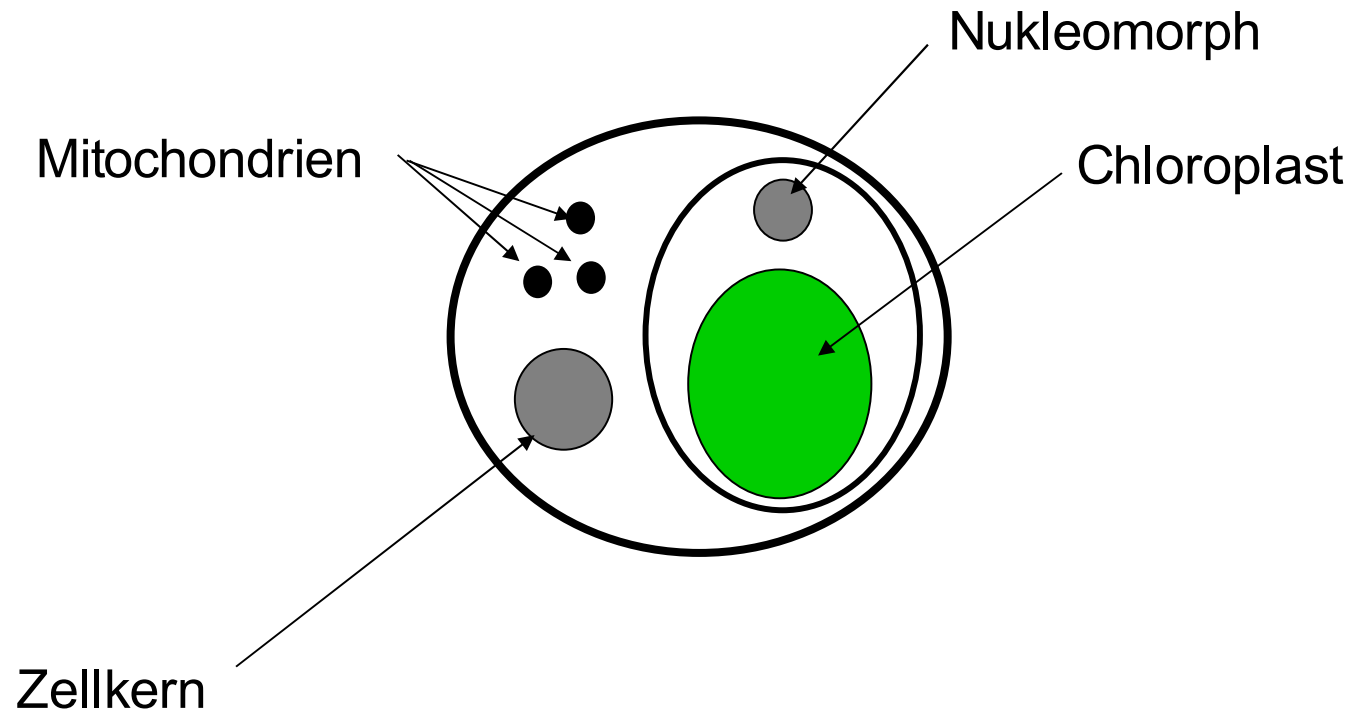
sekundäre Endosymbiose
auf dem „grünen“ Ast

Chlorarachnophyta
Euglenophyta

Endosymbiosetheorie

Nukleomorph

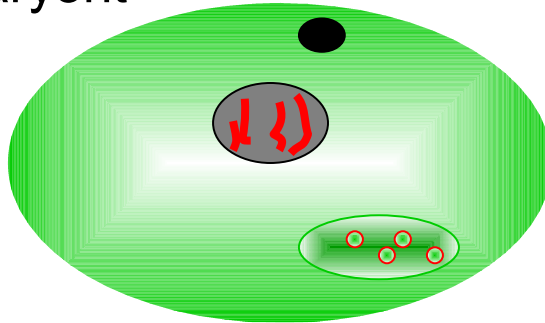
Guillardia theta enthält einen sogenannten Nukleomorph
mit eigenständigem Genom (550 kb)
mit eukaryontisch organisierten Chromosomen
die transkriptionsaktiv sind



Unvollständige sekundäre Endosymbiose

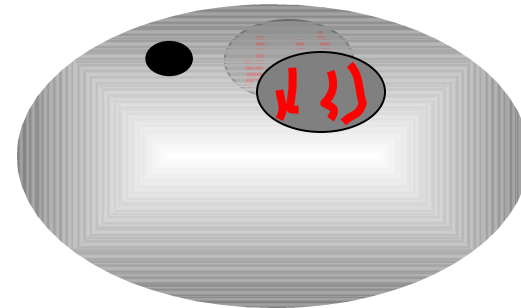
Mechanismus

photosynthetischer
Eukaryont

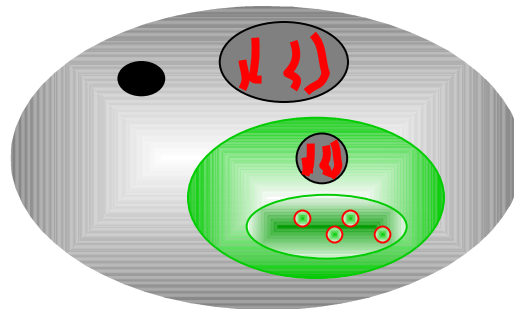


+

Eukaryont



Transfer von Kerngenen in den Wirt
Einbau benötigter Gene in existierende Chromosomen
Reduktion des eukaryontischen Symbiontengenoms
aber Erhalt mancher Funktionen



Unvollständige sekundäre Endosymbiose

Verschiedene Endosymbionten

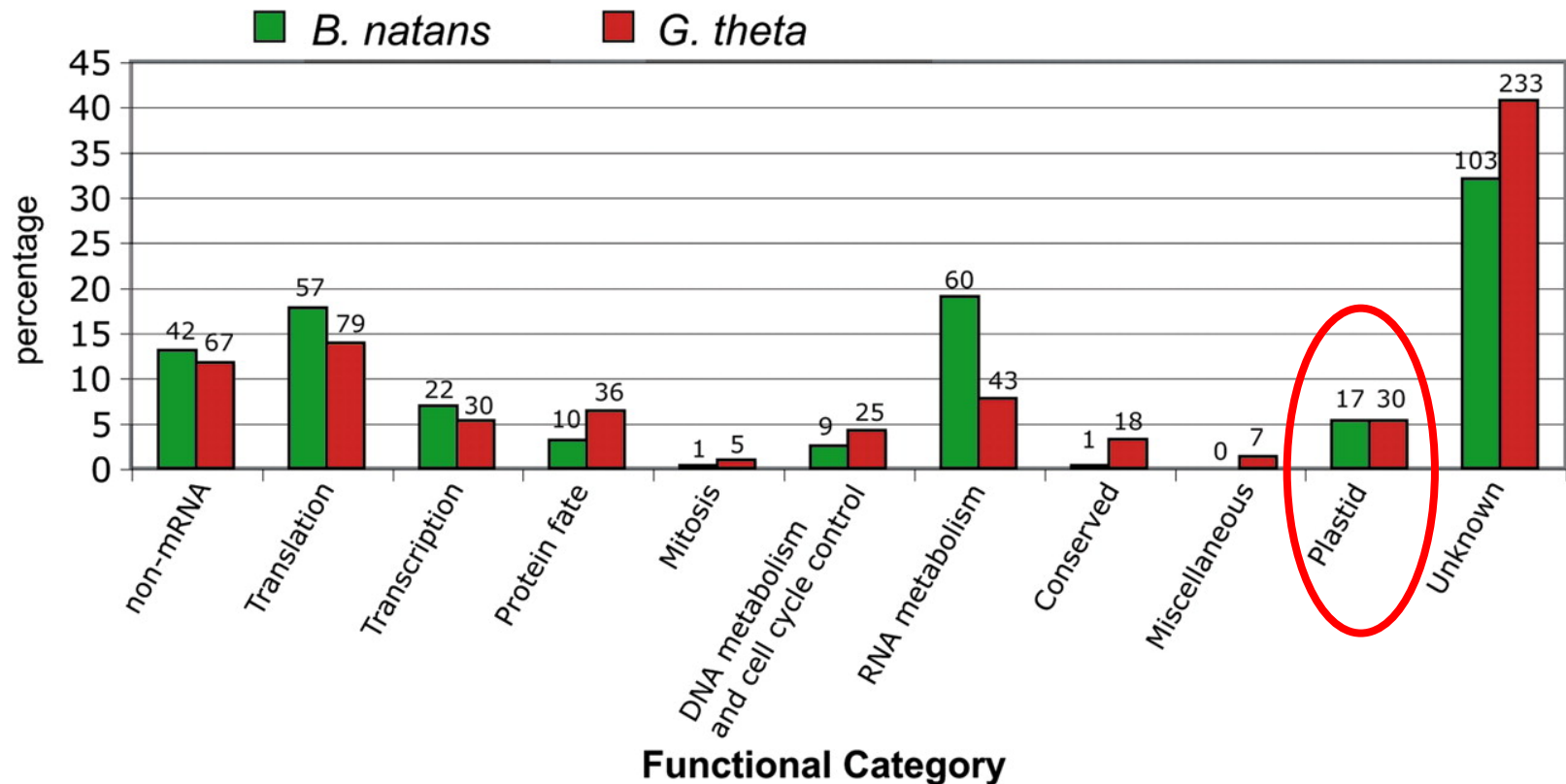
Bei einer unvollständigen sekundären Endosymbiose werden nicht alle eukaryontischen Genomanteile des Endosymbionten gelöscht, bzw. in den Wirt transferiert. Es bleiben Nukleomorphe zurück.

Dies ist mindestens zweimal in der Evolution geschehen:

Alge	Spezies	geschluckte Alge	Nukleomorph
Cryptomonaden	<i>Guillardia theta</i>	Rotalge	550 kb
Chlorarachniophyta	<i>Bigelowiella natans</i>	Grünalge	373 kb

Unvollständige sekundäre Endosymbiose

Plastidengene im Nukleomorph



Nur wenige nukleomorphkodierte Gene sind für den Plastiden notwendig.
Der Rest dient nur dem Erhalt des Nukleomorphs!

Unvollständige sekundäre Endosymbiose

Warum?

Warum wurde in diesen beiden Gruppen der Nukleomorph
nicht vollständig aufgelöst?

Einfachste Begründung:

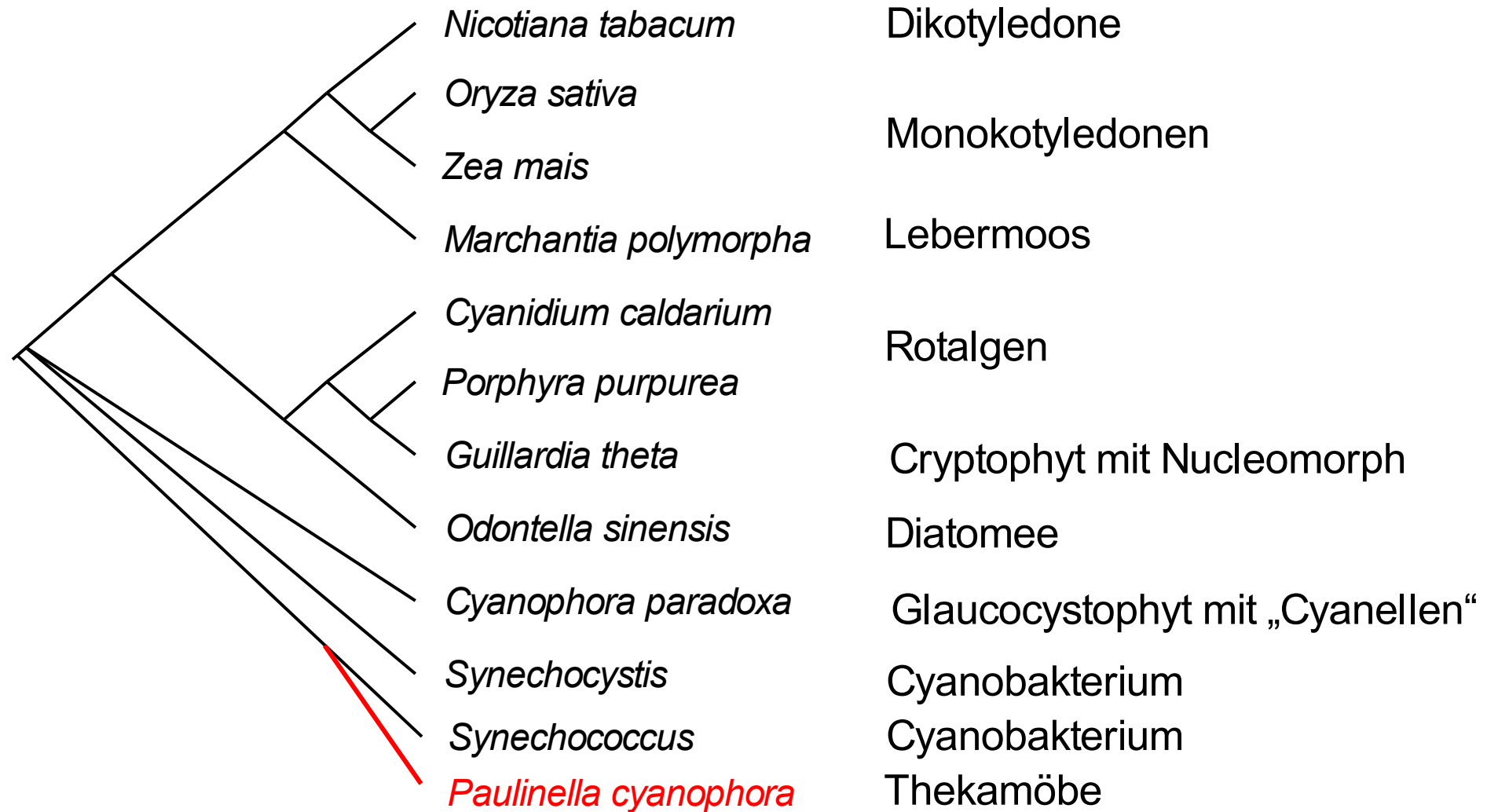
Der Nukleomorph stellt ein Übergangsstadium dar

Dafür spricht:

In beiden aus verschiedenen Entwicklungslinien stammenden Nukleomorphen sind **unterschiedliche** für die Plastidenfunktion essentielle Gene kodiert. Das spricht für eine zufällige Auswahl, und dementsprechend für eine weitere Reduktion in der Zukunft.

Evolution

Wie viele primäre Endosymbiosen?



Zusammenfassung

Take Home Messages

Primäre und sekundäre Endosymbiosen erzeugten die heutige Vielfalt an photosynthetischen Eukaryonten.

Komplexe Plastiden entstanden nach einer sekundären Endosymbiose.

Das Genom des Endosymbionten wurde auf meist weniger als 200 proteinkodierende Gene reduziert.

Alle Plastidengenome außer bei Dinoflagellaten haben einen Kern von 45 proteinkodierenden Genen gemeinsam.

Landpflanzen haben Plastidengenome, die, verglichen mit dem übrigen Spektrum an Plastidengenomen, stark konserviert sind sowohl in Anzahl und Identität von Genen, als auch deren Reihenfolge.

Verzicht auf Photosynthese führt zu weiteren Plastiden-Genomreduktionen.

