

# Leszek Kuźnicki

---

## Problem eukariogenezy w świetle badań nad ewolucją i filogenezą pierwotniaków

---

*Studia Philosophiae Christianae* 32/1, 55-72

---

1996

Artykuł został zdigitalizowany i opracowany do udostępnienia w internecie przez Muzeum Historii Polski w ramach prac podejmowanych na rzecz zapewnienia otwartego, powszechnego i trwałego dostępu do polskiego dorobku naukowego i kulturalnego. Artykuł jest umieszczony w kolekcji cyfrowej [bazhum.muzhp.pl](http://bazhum.muzhp.pl), gromadzącej zawartość polskich czasopism humanistycznych i społecznych.

Tekst jest udostępniony do wykorzystania w ramach dozwolonego użytku.

LESZEK KUŹNICKI

## PROBLEM EUKARIOGENEZY W ŚWIETLE BADAŃ NAD EWOLUCJĄ I FILOGENEZĄ PIERWOTNIAKÓW

1. Pierwotniaki (*Protista*) – ich miejsce w systemie klasyfikacji hierarchicznej.
2. Dystans genetyczny między żyjącymi współcześnie organizmami.
3. Prymitywne formy wśród współcześnie żyjących *Eukaryota*.
4. Główne wydarzenie eukariogenezy.
5. Kiedy powstały *Eukaryota*?

### 1. PIERWOTNIAKI (PROTISTA) – ICH MIEJSCE W SYSTEMIE KLASYFIKACJI HIERARCHICZNEJ

Świat organizmów niewidocznych dla nieuzbrojonego oka odkrył (1674-1677) twórca mikroskopii świetlnej (fotonowej) Antonie van Leeuwenhoek. Wśród licznych form, jakie zostały przezeń opisane, znalazło się szereg gatunków pierwotniaków (Dobell 1932). Postępy mikroskopii, jakie dokonały się w XVIII, a szczególnie w XIX wieku, pozwoliły wykazać, że jest to liczna gatunkowo, różnicowana morfologicznie, fizjologicznie i ekologicznie, grupa złożona z organizmów w większości jednokomórkowych. Okazało się, że pierwotniaki w ogromnych liczbach zamieszkują nie tylko wody słodkie, słonawe i słone, lecz również gleby mokre, piaski – niektóre z nich są przyczyną groźnych chorób człowieka i zwierząt lub przeciwnie – są niezbędnymi dla życia symbiontami, jak np. w przewodach pokarmowych u przeżuwaczy.

W roku 1866 Haeckel, proponując pierwszą w dziejach nauki klasyfikację filogenetyczną, wyodrębnił pierwotniaki i nadał im rangę królestwa – *Protista* (rys. 1). Przed rokiem 1866 zaliczano pierwotniaki do królestwa *Animalia*, niektóre zaś gatunki autotroficzne – do królestwa *Plantae*. Haeckel, kreśląc drzewo rodowe, na miejsce dwóch królestw linneuszowskich zaproponował cztery królestwa:

- *Monera* (dzisiejsze *Prokaryota*),
- *Protista*,
- *Plantae*,
- *Animalia*.

Współcześnie, najpełniejszą charakterystykę oraz strukturę królestwa *Protista*, złożoną z 45 typów podał Corliss (1984). Obok *Protista* autor ten wyróżnił trzy inne królestwa należące do *Eukaryota*:

- Fungi,
- Plantae,
- Animalia (rys. 2)

W związku z diagnozą *Protista*, Corliss (1984), zwracał uwagę na dwie szeroko reprezentowane, aczkolwiek nie uniwersalne, cechy wyróżniające to królestwo – jednokomórkowość oraz mikroskopową wielkość. W istocie w wielu typach pierwotniaków pojawia się wielokomórkowość, głównie w postaci kolonii, a niektóre otwornice, szczególnie kopalne, miały znaczne, makroskopowe rozmiary. Współczesne śluznice śluzowców mogą dochodzić do metrowych wielkości. Nie zmienia to faktu, iż nawet w takich wyjątkowych sytuacjach pierwotniaki nie osiągają organizacji wielotkankowej.

Trzecią cechą podkreślaną przez Corlissa (1984) jest ogromna różnorodność organizmów zaliczonych do *Protista*. Ta wielka różnorodność występuje na wszystkich poziomach organizacji: molekularnym, ultrastrukturalnym, morfologicznym i funkcjonalnym. Pod tymi względami pierwotniaki przewyższają różnorodnością istniejącą u pozostałych trzech królestw eukariotów (grzybów, roślin i zwierząt). Mimo różnych odstępstw u przeważającej liczby gatunków pierwotniaków osobnik jest jednocześnie pojedynczą komórką eukariotyczną. Oznacza to, iż badając ewolucję i filogenezę pierwotniaków, jednocześnie analizujemy potencjalne możliwości realizacyjne eukariotyczności na poziomie pojedynczej komórki, a jednocześnie odkrywamy przypuszczalne drogi, na których dokonał się ten szczególnie ważny proces ewolucji.

Od początku lat osiemdziesiątych szybkie postępy w poznawaniu ultrastruktury wielu gatunków pierwotniaków jak i coraz szersze stosowanie metod biologii molekularnej do ustalania pokrewieństw, pozwoliło na znacznie lepsze oszacowanie współzależności filogenetycznych między różnymi grupami eukariotów. Spowodowało to już z początkiem lat osiemdziesiątych poszukiwanie nowych makrosystemów klasyfikacji biologicznej (Cavalier-Smith, 1981). Przede wszystkim uznano, że utrzymywanie królestwa *Protista* jako wyraźnie wyodrębnionej kategorii nie jest już usprawiedliwione. Cavalier-Smith (1983, 1989) zaproponował wyróżnienie sześciu królestw *Eukaryota*. Aprobując tę ideę Corliss (1994), 34 typy i 83 klasy pierwotniaków rozdzielił między pięć z sześciu królestw cesarstwa *Eukaryota* (rys. 3). Trzy pierwsze królestwa: *Archezoa*, *Protozoa*, *Chromista* składają się wyłącznie z gatunków pierwotniaków. W królestwie *Plantae* obok organizmów tkankowych znalazła się również znaczna liczba gatunków reprezentujących organizmy jednokomórkowe. Niewiele gatunków dotychczas zaliczanych do *Protista* trafiło do królestwa *Fungi*. Jedynie zawsze wielotkankowe w diplofazie zwierzęta (*Animalia*) pozostały królestwem w swej pierwotnej struk-

turze. To rozszerzenie udziału gatunków pierwotniaków na 5 królestw oraz ich dominacja pod całym drzewem rodowym *Eukaryota*, zostało podyktowane między innymi próbami odwzorowania dystansu filogenetycznego między współcześnie występującymi organizmami, w oparciu o molekularnochronometryczne techniki porównywania białek a w szczególności kwasów nukleinowych.

## 2. DYSTANS GENETYCZNY MIĘDZY ŻYJĄCYMI WSPÓLCZEŚNIE ORGANIZMAMI

W roku 1962 Zuckerkandl i Pauling wykazali, że do odtworzenia dystansu filogenetycznego współcześnie występujących gatunków prokariotów i eukariotów nadają się szczególnie badania porównawcze ich molekuł informacyjnych DNA i RNA oraz białek. Od tego czasu szybko postępujące sekwencjonowanie genów i ich produktów kwasów rybonukleinowych i białek, przyniosło nowe i, nie będzie przesady, nieoczekiwane wyniki z zakresu filogenetyki. Szczególnie w okresie ostatnich 10 lat nastąpiło szybkie nagromadzenie faktów dotyczących dystansu filogenetycznego między bliskimi i najbardziej odległymi ewolucyjnie gatunkami uzyskanymi na podstawie porównywania sekwencji RNA z małych i dużych podjednostek rybosomów. Szczególnie zaskakującymi okazały się badania dotyczące gatunków pierwotniaków, ich wzajemnych relacji jak i relacji do prokariotów i tkankowych eukariotów, gdyż wielokrotnie odbiegały od dotychczasowych ustaleń w zakresie pokrewieństw opartych o badania morfologiczne, czy nawet ultrastrukturalne. Zestawienie wyników uzyskanych przez różnych badaczy zebrał i omówił Schegel (1991) pod znamienym tytułem *Protist evolution and phylogeny as discerned from small subunit ribosomal RNA sequence comparisons*.

Rys. 4 ilustruje dystans filogenetyczny, jaki został rozpoznany między dwiema grupami gatunków autotroficznych – chlorofytów i metafytów (Huss i Sogin, 1990). W ten sposób porównano z jednej strony, uznawane dotychczas za blisko spokrewnione organizmy jednokomórkowe, z organizmami tkankowymi należącymi do tego samego królestwa *Plantae*. Zróżnicowanie w obrębie 10 gatunków pierwotniaków morfologicznie bardzo podobnych, okazało się znacznie większe od dystansu filogenetycznego charakterystycznego dla różnorodnych gatunków roślin wyższych, jak ryż, kukurydza, pomidor, czy soja. Niezmiernie pouczające jest *distance matrix tree*, oddający skalę zróżnicowania powstałych w toku ewolucji między kukurydzą i wiciowcem *Chlamydomonas reinhardtii* – obu reprezentantów królestwa *Plantae* do przedstawicieli królestwa *Fungi* (*Saccharomyces*, *Neurospora*) a dystansem genetycznym, jaki powstał

między orzęskami z rodzaju *Tetrahymena* z królestwa *Protozoa* (rys. 5). Najwyraźniej skalę zróżnicowań genetycznych odzwierciedla „drzewo” obejmujące przedstawicieli wszystkich królestw przyrody i to zarówno prokariota jak i eukariota. Włączono tu również organelle komórkowe, jak i mitochondria i chloroplasty, uznawane za przekształcone w toku ewolucji endosymbiotycznej prokariota (rys. 6).

Jak wykazali Baroin-Tourancheau i współautorzy (1993), molekularna filogenetyka stworzyła również zupełnie inny obraz pokrewieństw w obrębie niższych kategorii, np. orzęsków (*Ciliophora*). Klasyczna taksonomia i filogenetyka przyjmowały, iż orzęski z symetrycznie, apikalnie ustawionym aparatem oralnym, to wyjściowe formy prymitywne, podczas gdy *heterotricha* (*Polyhymenophorea*) i *hypotricha* (*Spirotrichia*) to gatunki zaawansowane ewolucyjnie. W świetle badań molekularnych okazało się, iż *heterotricha* łącznie z *Karyorelicta* były pierwotne, natomiast pozostałe zróżnicowania charakteryzujące występujące obecnie klasy orzęsków *Colpodeam*, *Phyllopharyngea*, *Nassophorea*, *Oligohymenophorea*, *Protostomatea*, *Litostomatea* powstały praktycznie równocześnie. Orzęski zróżnicowały się w wyniku ekspozytywnej radiacji, a pewne geny i struktury pojawiały się i znikały, i pojawiały się ponownie. Badania r-RNA z małych i dużych podjednostek rybosomów potwierdziły natomiast, że orzęski wyodrębniły się stosunkowo późno w ewolucji pierwotniaków, ale oczywiście znacznie wcześniej niż formy tkankowe. Zróżnicowanie i dystans filogenetyczny w obrębie *Ciliophora* jest znacznie większy niż między roślinami tkankowymi a zwierzętami. Z tych wszystkich powodów, mimo znacznych podobieństw morfologicznych i fizjologicznych, dystans ewolucyjny między gatunkami zaliczanymi nawet do jednego rodzaju, np. orzęsków *Tetrahymena* – może odpowiadać skali zmian, jakie zaszły między *Xenopus laevis* a *Homo sapiens*.

### 3. PRYMITYWNE FORMY WŚRÓD WSPÓLCZEŚNIE ŻYJĄCYCH EUKARYOTA

Wszystkie najbardziej prymitywne eukarioty zostały przez Corlissa (1994) zakwalifikowane do królestwa *Archezoa*. Istnieje przekonanie, że królestwo jest polifiletyczne, a więc reprezentuje sztuczną kategorię systematyki. Jednocześnie zgrupowane w niej gatunki mają szereg cech wspólnych wśród których wymienić należy przede wszystkim brak: mitochondriów, plastydów, ciała Golgiego, peroksymów, hydrogenosomów. Rybosomy niektórych gatunków *Archezoa* mają cechy rybosomów prokariotycznych. Energia jest pozyskiwana na drodze anaerobowej hydrolizy. Osobniki wszystkich gatunków są pojedyn-

czymi komórkami, a niektóre z nich (mikrospory) odznaczają się bardzo małymi – paromikronowymi – rozmiarami.

Corliss (1994) rozdzielił *Archezoa* na trzy, wyraźnie różne grupy: 1. *Archamoebae* (prymitywne ameby), 2. *Metamonada* (prymitywne wiciowce), 3. *Mikrospora* (mikrospory).

Pod względem struktury najbardziej prymitywne są mikrospory, które nie mają nawet wici na żadnym etapie. Wszystkie gatunki *Microspora* są wewnątrzkomórkowymi symbiontami, spotykanymi najczęściej u stawonogów, w szczególności owadów, ale również u ryb, a nawet w cytoplazmie innych pierwotniaków.

Pierwotne ameby to wolnożyjące pierwotniaki z licznymi bakteriami symbiotycznymi, prawie wyłącznie spotykane w wodach słodkich. Niektóre gatunki *Archamoebae* przybierają postać ameno-wiciową, wic ma jednak nikłe zdolności napędowe.

Najliczniejszą i pod wieloma względami najciekawszą grupę stanowią prymitywne wiciowce. *Metamonada* – to grupa gatunków posiadających dwie, cztery, a czasami nawet więcej wici, wolnożyjących, bądź reprezentująca symbionty jelitowe różnych gospodarzy – łącznie z człowiekiem. Takim właśnie szczególnie interesującym wiciowcem jest *Giardia lamblia*. Pierwotniak ten jest uważany za najstarszą znaną dotychczas „żywą skamielinę”. W formie trofozoitu cytoplazma *G. lamblia* nie ma większości, właściwych dla eukariotów, elementów. 70S rybosomy oraz występujące 16s r-RNA to typowo prokariotyczne struktury i cząsteczki informacyjne. Jednocześnie *G. lamblia* ma silnie rozbudowany mikrotubularny cytoszkielet. Związane z mikrotubulami białka wykazują jednocześnie duże podobieństwo do białek występujących u kręgowców. Mogłoby to nasuwać wątpliwości, czy ogromne uproszczenie budowy *Giardia* nie jest wynikiem długiej ewolucji jako symbiontu. Takiemu przypuszczeniu przeczą wyniki badań rybosomalnych r-RNA. Żywymi skamielinami są z pewnością – zarówno wolnożyjąca ameba *Pelomyxa palustris*, jak i wiciowce *Crithisda fasciculata* i *Giardia lamblia* oraz mikrospora *Vairimorpha necatrix*.

#### 4. GŁÓWNE WYDARZENIE EUKARIOGENEZY

Dla współczesnego cytofizjologa komórka eukariotyczna to wielce złożony mikrokosmos w porównaniu z komórką prokariotyczną. Poznanie niektórych prymitywnych pierwotniaków wprowadziło korektę do tego obrazu. Na rysunku 7 przedstawiono zgeneralizowany schemat budowy wewnętrznej, typowej komórki eukariotycznej heterotrofów, tak jak przedstawia się ją we współczesnych podręcznikach, z podobnie uogólnionym rysunkiem komórki w oparciu

o budowę mikrosporidii i pierwotnych ameb. Zestawienie to przez symplifikację ukazuje skalę zmian, jakie dokonały się w tej podstawowej strukturze biologicznej jeszcze przed pojawieniem się jakiegokolwiek organizmu tkankowego. Znaczącą rolę w procesie rozwoju komórki eukariotycznej odegrały wielokrotne endosymbiozy prokariotów. Poznanie ultrastruktury i filogenetyki pierwotniaków pozwalały zatem śledzić proces rozwoju komórki eukariotycznej, pozostawiając jednak nadal sprawą otwartą mechanizm i drogę eukariogenezy. Dla procesu eukariogenezy najważniejszymi były bowiem zachodzące równoległe procesy powstania jądra z wyodrębnionymi chromosomami, powstania cytoszkieletu i systemów ruchowych umożliwiających kariokinezę (mitoza) i cytokinezę oraz lokomocję, zarówno ameboidalną jak i wiciową, powstania mechanizmu endo- i egocytozy.

Patterson (1994) zestawiał ważniejsze wydarzenia o procesie ewolucji komórki eukariotycznej z grupami współczesnych pierwotniaków. Najważniejsze, ale nieznanne drogi wytworzenia jądra chromosomów, mitozy, mejozy, zaszły wcześniej niż pojawiły się organizmy przypominające mikrospory. Wytworzenie zakotwiczonej wici można wiązać z rozwojem prymitywnych ameb. Przy założeniu jednak, że wiciowce przypominające *Giardia* były gatunkami wcześniejszymi od prymitywnych ameb, ten ważny etap ewolucji, związany z rozwojem tubularnodyneinowego mechanizmu ruchu, znalazłby się w okresie poprzedzającym pojawienie się reprezentantów *Archezoa*. Drogi jego powstania, jak i pochodzenie systemów ruchowych aktomiozynowych, wydają się być bardzo pierwotne, ale jednocześnie całkowicie nieznanne u współczesnych prokariotów.

Tak więc pozyskanie tylko niektórych ultrastruktur i organelli można powiązać z *Archezoa* (rys. 8). Bardzo liczne o zróżnicowanej i w pełni wykształconej budowie komórki eukariotyczne gatunku Protozoa, reprezentują królestwo, z którego wywodzą się wszystkie gatunki klasyfikowane jako przynależne do *Chromista*, *Plantae*, *Fungi* i *Animalia*.

## 5. KIEDY POWSTAŁY EUKARIOTA?

Postępy na polu poznawania filogenezy pierwotniaków ujawniły z całą mocą szereg kontrowersji, które dotychczas większość badaczy uważała za sprawy nieistotne (Kuźnicki and Walne, 1993). Przede wszystkim rozbieżności dotyczą czasu pojawienia się eukariota. Przez lata utrzymywało się przekonanie o długiej ewolucji prokariotów i późnym powstaniu eukariotów. Ten punkt widzenia został podważony jednocześnie z kilku stron i to na podstawie informacji z niezależnych obszarów badań. Jak podaje Knoll (1992), geologiczna perspektywa pozwala przypuszczać, że eukariota istniały już

1900 mln lat temu, ale z pewnością nie później niż 1700 mln lat. Z tego okresu znane są sferomorficzne akrytarki (*Acritarcha*) o średnicy od 40  $\mu\text{m}$  do 240  $\mu\text{m}$ . W tym samym roku, co opracowanie Knolla, ukazała się również w *Science* praca Hana i Runnegara (1992), którzy odkryli setki osobników przypominających fotosyntetyzujący glon *Grypania spiralis*. Jest to dobrze znany z młodszych osadów gatunek kopalny, o strukturze wstęgi o szerokości 2 mm i długości dochodzącej do 500 mm. Nie ulega wątpliwości, że Han i Runnegar natrafili na ślad po wielokomórkowym, zaawansowanym ewolucyjnie, organizmie eukariotycznym. W konsekwencji autorzy uważają, że proces eukariogenezy musiał mieć miejsce około 2700 mln lat temu.

Starsze ślady życia o wieku do 3500 mln lat sugerują możliwość występowania już wtedy pierwotnego ekosystemu (Schopf, 1992). Nie ma jednak obecnie żadnych możliwości rozstrzygnięcia, czy był to ekosystem złożony z prokariota, czy też jego elementem były również prymitywne eukariota. Najmniejsze, znane współcześnie, komórki eukariotyczne mają 3,5  $\mu\text{m}$  średnicy. Ślady organizmów o takich średnicach występują już w najstarszych pokładach osadowych, co jednak nie może stanowić pewnego dowodu. Wszystkie natomiast badania filogenezy oparte o porównawcze studia r-RNA z małych i dużych podjednostek rybosomów, przemawiają za archeanem (4600-2500 mln) jako epoką, w której wykształciły się eukariota. Ten punkt widzenia reprezentują Kuźnicki (1989) i Sogin (1991). Z dużą dozą prawdopodobieństwa można założyć, że pojawienie się prymitywnych eukariotów jako odrębnej gałęzi rozwojowej – kładu musiało mieć miejsce nie później niż 3500 mln lat temu. Brak tlenu w atmosferze (czy też bardzo niski jego poziom), jak również osłony ozonowej, mógł stanowić raczej warunki korzystne dla pierwotnych eukariotów niż czynniki uniemożliwiające powstanie.

Źródłem energii wszystkich gatunków zaliczanych do *Archezoa* jest anaerobowa glikoliza. Co więcej – niektóre współczesne gatunki należące do *Protozoa*, a więc niewątpliwie formy późniejsze, to anaeroby fakultatywne. W warunkach beztlenowych organizmy te uzyskują energię wskutek fermentacji. Kiedy dostępny staje się tlen utleniają one produkty fermentacji aż do wody i tlenu. Twierdzenie, że eukarioty nie mogły się pojawić na powierzchni Ziemi, dopóki nie nastąpił dostateczny wzrost stężenia tlenu atmosferycznego, nie ma żadnych podstaw. DNA jądrowy pierwotniaków jest też znacznie odporniejszy na niszczący wpływ promieniowania ultrafioletowego od DNA *Prokaryota*. Mamy więc wiele powodów, aby uznać za możliwą tezę o długiej w czasie ewolucji eukariotów. Co więcej



– tylko przy takiej hipotezie obraz pokrewieństw i dystansu filogenetycznego, jaki został zbudowany o biologię molekularną, jest zrozumiały. Bronię tego założenia konsekwentnie od dziesięciu lat. W związku z tym jako podsumowanie przedstawiam moją propozycję (Kuźnicki, 1995) prawdopodobnych związków rodowych obejmujących całą przyrodę żywą (rys. 9) i naniesionych na skalę czasu. Rysunek 9 przedstawia również relacje protobionty a eocyty i archezoa. Tematyka ta wykracza jednak poza tytuł mojego wystąpienia.

#### LITERATURA

- Baroin-Tourancheau A., Delgado P., Perasso R., Adoutte A. (1992) *A broad molecular phylogeny of ciliates: identification of major evolutionary trends and radiations within the phylum. Proc. natl. Acad. Sci. USA* **89**: 9764-9768.
- Cavalier-Smith T. (1981) *Eukaryotic kingdom: seven or nine? BioSystems* **14**: 461-481.
- Cavalier-Smith T. (1983) *A 6-kingdom classification and a unified phylogeny. In: Endocytobiology II (Eds. H. E. A. Schenk, W. Schwemmler), Walter de Gruyter, Berlin, 1027-1034.*
- Cavalier-Smith T. (1989) *Systems of kingdoms, In: McGraw-Hill (1989) Yearbook of Science and Technology, 175-179.*
- Corliss J. O. (1984) *The kingdom Protista and its 45 phyla, BioSystems* **17**: 87-126.
- Corliss J. O. (1994) *An interim utilitaria („User-friendly”) hierarchical classification of the Protista. Acta Protozool.,* **33**: 1-51.
- Dobell C. (1932) *Antonie van Leeuwenhoek and his „Little Animals”, New York Harcourt Brace and Co.*
- Elwood H. J., Olsen G. J. and Sogin M. L. (1985) *The small-subunit ribosomal RNA gene sequences from the hypotrichous ciliates Oxytricha nova and Stylonychia pustulata. Mol. Biol. Evol.,* **2**: 399-410.
- Greewood S. J., Schlegel M., Sogin M. L. and Lynn D. H. (1991) *Phylogenetic relationships of Blepharisma americanum and Colpoeda inflata within the phylum Ciliophora inferred from complete small subunit rRNA sequences. J. Protozool.,* **38**: 1-7.
- Haeckel E. (1866) *Generelle Morphologie der Organismen, Vol, 2, Reimer, Berlin.*
- Han T.-M. and Runnegar B. (1992) *Megascopic Eukaryotic Algae from the 2.1-Billion-Year-Old Negaunee Iron-Formation, Michigan. Science* **257**: 232-235.
- Huss V. A. R. and Sogin M. L. (1990) *Phylogenetic position of some Chlorella species within the Chlorococcales based upon complete small-subunit ribosomal RNA sequences. J. Mol. Evol.,* **31**: 432-442.
- Knoll A. H. (1992) *The early evolution of eukaryotes: a geological perspective. Science* **256**: 622-627.
- Kuźnicki L. (1989) *Wczesna ewolucja komórek eukariotycznych– fakty i hipotezy. Post. Biol. Kom.,* **18 (3)**: 323-334.
- Kuźnicki L., Walne P. L. (1993) *Protistan evolution and phylogeny: current controversies. Acta Protozool.* **32**: 135-140.
- Kuźnicki L. (1995) *4. Prokaryota i Eukaryota – ewolucja systemów komórkowych. W: Podstawy cytofizjologii. (Red. J. Kawiak, J. Mirecka, M. Olszewska, J. Warchoń), Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 50-57.*
- Patterson D. J. (1994) *Protozoa: Evolution and Systematic. In: Eds. K. Hausmann and N. Hülsmann: Progress in Protozoology, Proceedings of the IX International Congress of Protozoology, Berlin 1993, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York, 1-14.*

- Patterson D. J., Sogin M. L. (1993) *Eukaryote origin and protistan diversity*. In: *The Origin and Evolution of the Cell* (Eds. H. Hartman, K. Matsuno), year 1992, World Scientific Publishing, Singapore, 13-46.
- Schlegel M. (1991) *Protist evolution and phylogeny as discerned from small subunit ribosomal RNA sequence comparisons*. *Europ. J. Protistol.* 27: 207-219.
- Schopf J. W. (1992) *Major Events in the History of Life*. Ed. (Jones & Barlett, Boston, MA).
- Sogin M. L. (1991) *Early evolution and the origin of eukaryotes*. *Curr. Opinion Genet. evelop.* 1: 457-463
- Sogin M. L., Elwood H. J., Edman U and Peattie D. (1989) *A single kingdom of eukaryotes*. In: Fernholm B., Bremer K. and Joernwall H. (eds.): *The hierarchy of life*, 133-143. Elsevier, Amsterdam.
- Zuckerkindl E., Pauling L. (1962) *Molecular disease, evolution, and genetic heterogeneity*. In: *Horizons in Biochemistry*. (Eds. M. Kasha, B. Pullman). Academic Press, New York, 189-225.

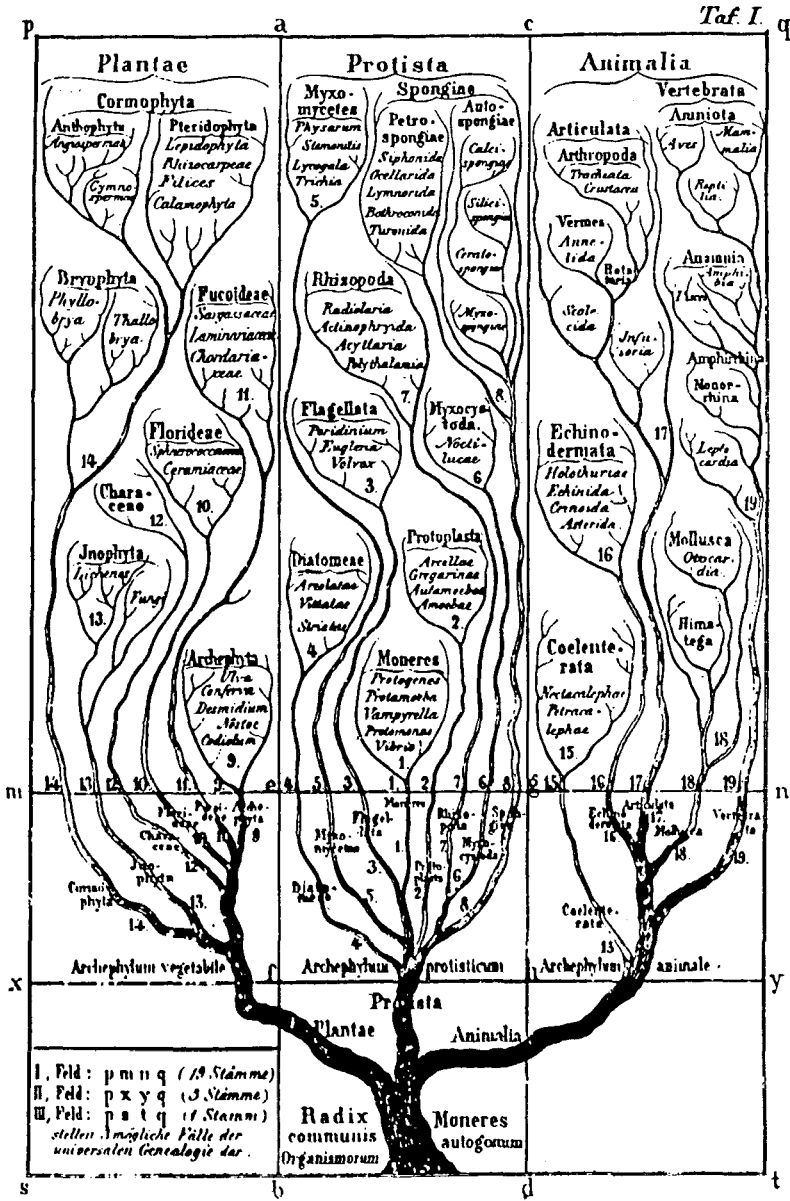
## EUKARYOTA ORIGINS FROM THE PERSPECTIVE OF PROTISTS EVOLUTION AND PHYLOGENY STUDIES

### Summary

Significant progress has been made from the first phylogenetic classification (Haeckel 1866) to recent ones of Corliss (1994). Based on evolutionary considerations the three eukaryotic kingdoms (Protista, Plantae, Animalia) proposed by Haeckel can no longer be justified. A new Corliss (1994) hierarchical classification recognizing six kingdoms of eukaryotes (Archezoa, Protozoa, Chromista, Plantae, Fungi, Animalia). Five of which contain species of protists except kingdom Animalia.

Archezoa the most primitive among living eukaryotes lack mitochondria, plastides, typical Golgi bodies and manifesting various prokaryotic features in their ribosomes and their r-RNAs. Energy produced anaerobic glycolysis. The Kingdom of Archezoa is possibly polyphyletic but some species resemble a primitive eukaryotes.

The date for the origin of the first archezoan species is difficult to establish. In order to reconcile some diagnostic fossils and molecular biological data it is suggested that the some monophyletic groups of primitive protists appeared no later than the Late Archean time.



Rys. 1 Drzewo rodowe żywej przyrody zaproponowane przez Haeckla w roku 1866.

# PROKARYOTA (MONERA)

---

## EUKARYOTA

### PROTISTA

### FUNGI

### PLANTAE

### ANIMALIA

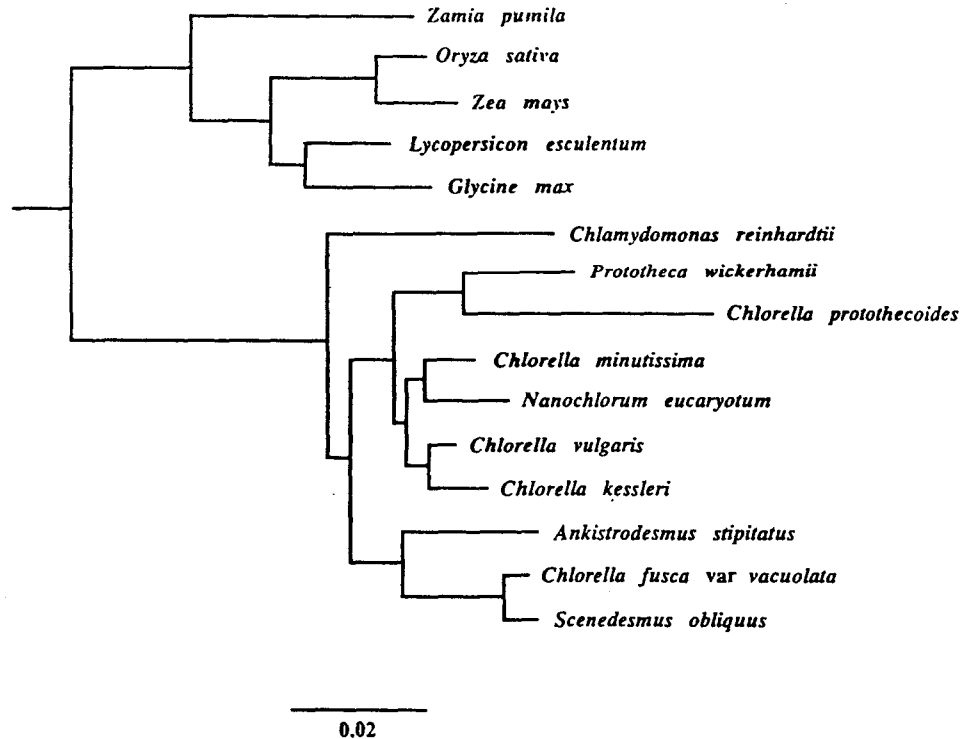
Rys. 2 Miejsce pierwotniaków (*Protista*) w układzie królestw wg Corlisa (1984)

Cesarstwo (Nadkrólestwo)	Królestwo	
	I	II
Prokaryota	Eubacteria	Eubacteria
	Cyanobacteria	
	Archaeobacteria	Photocyta
		Archaeobacteria
Eukaryota	Protista	Eocyta
		Archaezoa
		Protozoa
	Plantae	Chromista
	Fungi	Plantae
	Animalia	Fungi
	Animalia	Animalia

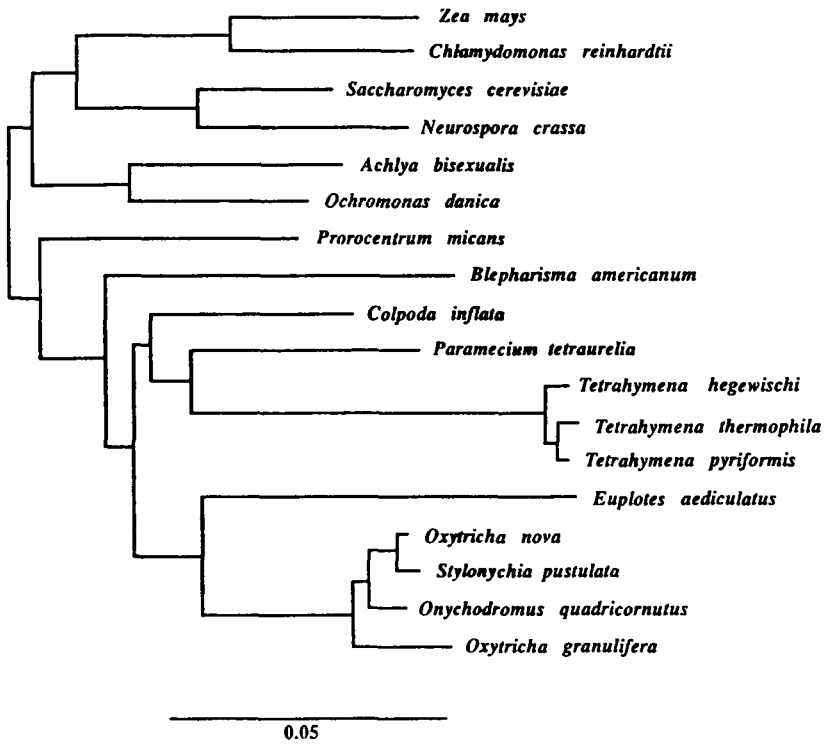
Rys. 3 Zmiany w głównych podziałach (cesarstwa, królestwa) przyrody żywej, jakich dokonano w ostatnim 10-leciu w wyniku badań porównawczych molekuł informacyjnych DNA i RNA.

I-poprzednie podziały

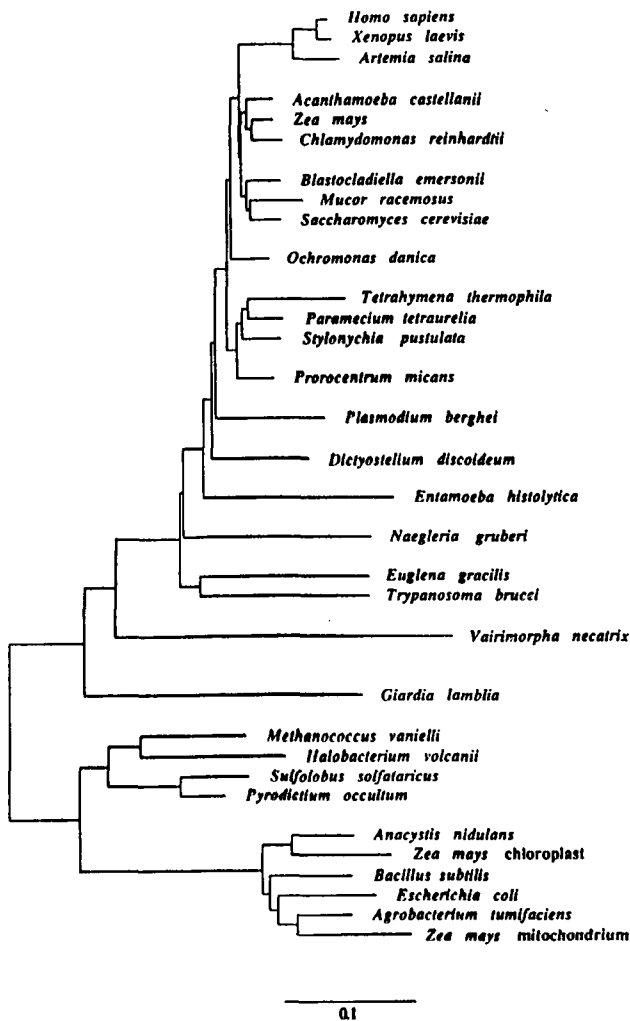
II-nowe podziały oparte o chronometryczne techniki porównywania sekwencji rybosomalnych RNA z małych podjednostek rybosomów (wg Kuźnicki 1995).



Rys. 4 Zależności filogenetyczne między chlorofytami (pierwotniaki) a metafytami (rośliny tkankowe) ustalone na podstawie porównywania sekwencji nukleotydów rRNA z małych podjednostek rybosomów (wg Huss and Sogin 1990).

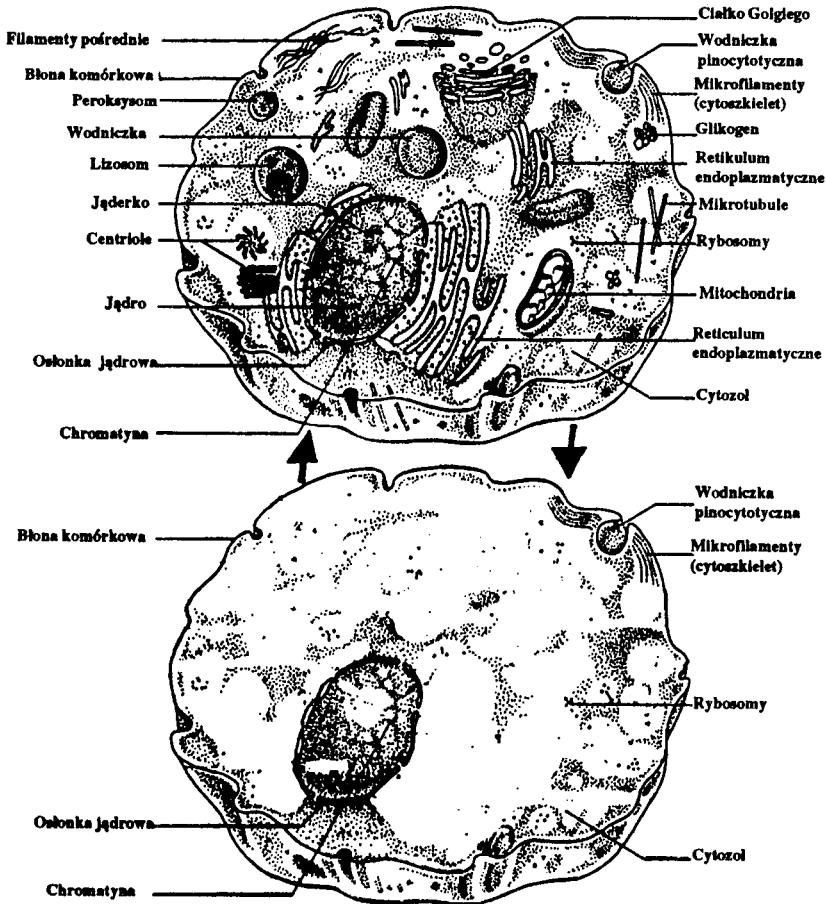


Rys. 5 Zależności filogenetyczne między niektórymi przedstawicielami królestwa *Plantae* (*Zea mays*, *Chlamydomonas reinhardtii*), *Fungi* (*Saccharomyces cerevisiae*, *Neurospora crassa*), *Chromista* (*Achlya bisexualis*, *Ochromonas danica*) a pozostałymi gatunkami należącymi do królestwa *Protozoa* (wg Greenwood i inni 1991).

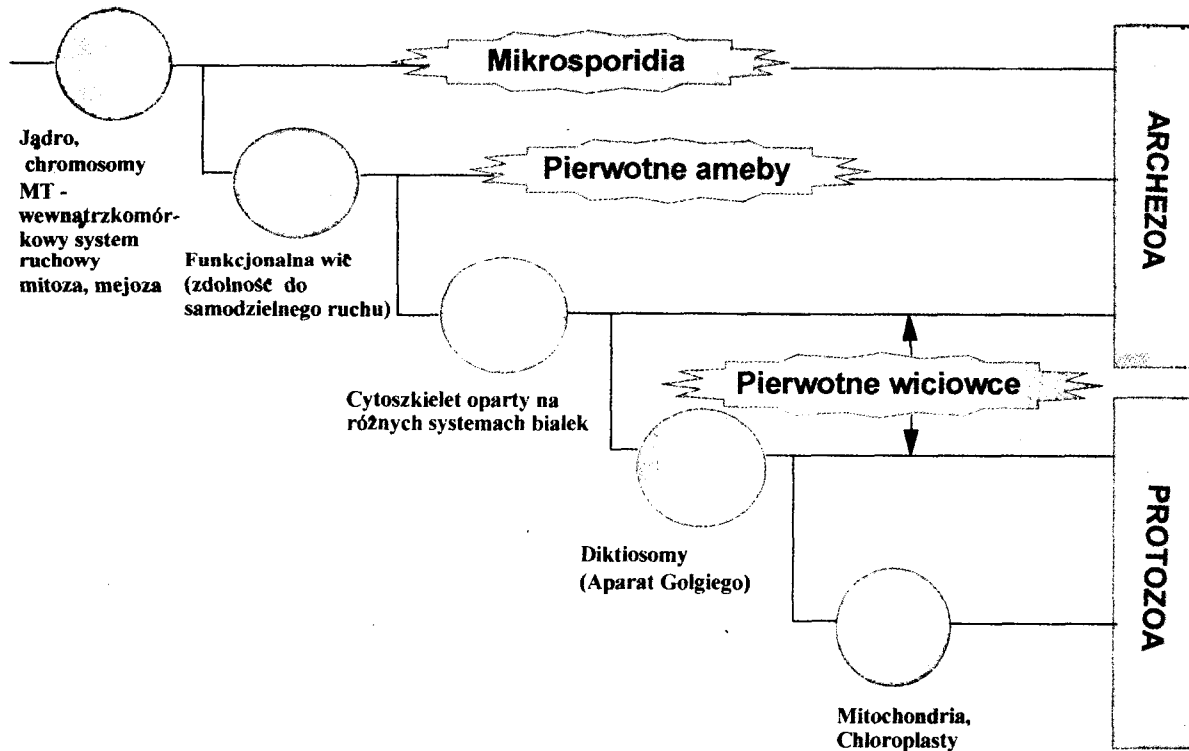


Rys. 6 Zależności i dysonanse filogenetyczne przedstawicieli wszystkich królestw eukariota i prokariota ustalone na podstawie porównywania rRNA z małych podjednostek rybosomów. *Giardia lamblia* i *Vairimorpha necatrix* – pierwotniaki zakwalifikowane do *Archeozoa*. *Homo sapiens* – człowiek, *Xenopus laevis* – żaba, *Artemia salina* – skorupiak morski, trzy gatunki z królestwa *Animalia*. Dystans filogenetyczny między nimi odpowiada zróżnicowaniu orzęsków *Tetrahymena thermophila*, *Paramecium tetraurelia*, *Stylonychia pustulata* – przedstawicielami jednego z 12 typów pierwotniaków tworzących królestwo *protozoa* (wg Sogin i inni 1989).

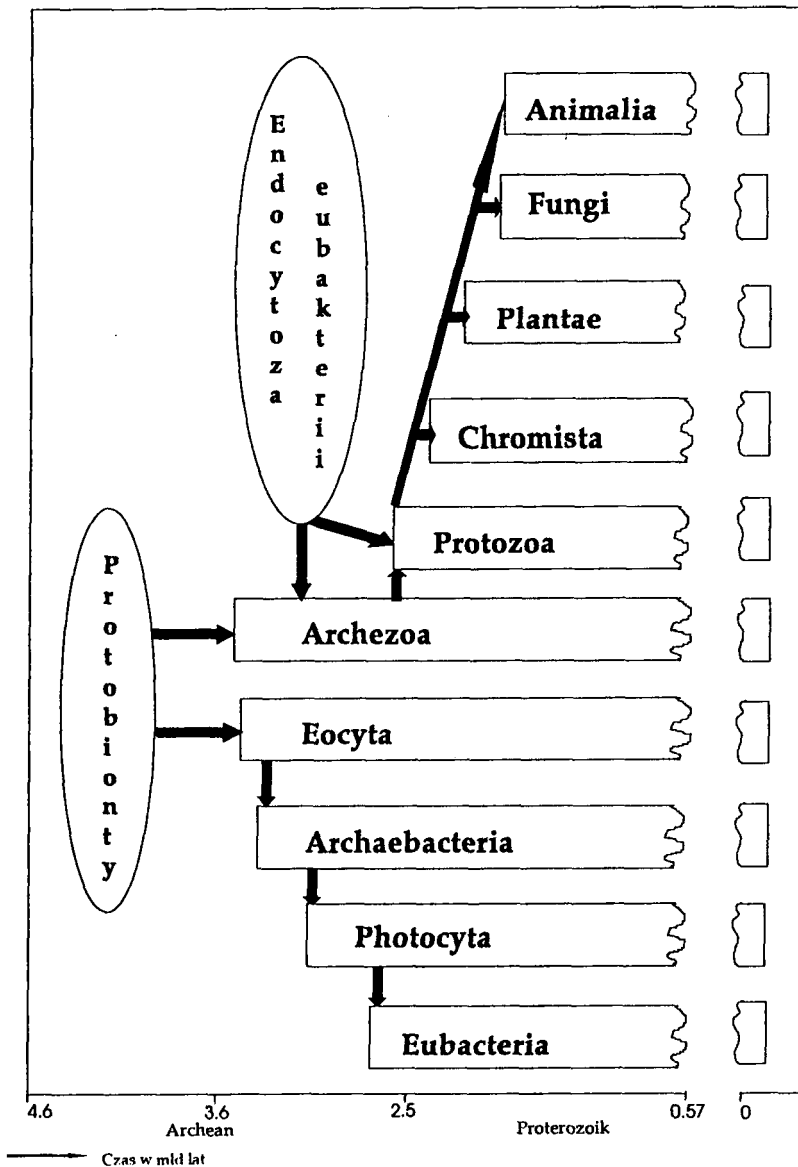




Rys. 7 Uogólniony (podręcznikowy) schemat komórki zwierzęcej ssaka (*Animalia*) porównany ze schematem w podobny sposób uogólnionej komórki pierwotnej ameby (*Archezoa*). Strzałki kierunku zmian, jakie zachodziły w rozwoju komórki eukariotycznej i jakie mogą potencjalnie wynikać z uwstecznienia wywołanego komensalizmem czy pasożytnictwem.



Rys. 8 Prawdopodobne kolejne wydarzenia w rozwoju komórki eukariotycznej, jakie można odtworzyć z badań porównawczych współcześnie żyjących gatunków *Archezoa* i niektórych *Protozoa*.



Rys. 9 Prawdopodobne związki rodowe między królestwami prokariotów i eukariotów na tle skali czasu (wg Kuźnicki 1995).