

Arheje i evolucija eukariota

Đura, Mario

Undergraduate thesis / Završni rad

2021

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:466012>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-11-22**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

ARHEJE I EVOLUCIJA EUKARIOTA
ARCHAEA AND THE EVOLUTION OF
EUKARYOTES

Završni rad

Mario Đura

Preddiplomski studij Molekularne biologije

(Undergraduate study of Molecular biology)

Mentor: izv. prof. dr. sc. Damjan Franjević

Zagreb, 2021.

Ovaj rad je izrađen na Zoologijskom zavodu
Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu, pod
voditeljstvom izv. prof. dr. sc. Damjana Franjevića

Sadržaj:

1. Uvod.....	1
2. Raznolikost i ekologija arheja.....	2
▪ 2.1 Razvoj organizacije arhealne domene.....	2
▪ 2.2 Euryarchaeota.....	4
▪ 2.3 TACK supergrupa.....	6
▪ 2.4 DPANN supergrupa.....	7
▪ 2.5 Asgard supergrupa.....	8
▪ 2.6 Ekološka uloga arheja.....	9
3. Filogenija arhealne domene.....	10
4. Fiziologija arheja.....	13
▪ 4.1 Stanična membrana i stijenka.....	13
▪ 4.2 Genom i replikacija DNA.....	14
▪ 4.3 Transkripcija.....	15
▪ 4.4 Translacija.....	15
5. Arheje kao predci eukariota.....	16
▪ 5.1 Ponovni pogled na život u dvije domene.....	16
▪ 5.2 Izvor eukariotskih značajci u arhealnoj domeni.....	17
6. Eukariogeneza.....	19
▪ 6.1 Definiranje pojma i vremena eukariogeneze.....	19
▪ 6.2 Posljednji zajednički eukariotski predak (LECA).....	20
▪ 6.3 Teorije opsega arhealne zasluge u eukariogenezi.....	22
6. Zaključak.....	23
7. Literatura.....	24
8. Sažetak.....	26
9. Summary.....	27

1. Uvod:

Arheje (grč. *archaios* - drevni, prastari, prvobitni) su jednostanični oblici života morfološki nalik bakterijama te često literaturno previđani i okarakterizirani samo kao ekstremofili. No, od njihova prvog pravilnog prepoznavanja kao zasebne domene prije 40-ak godina, u više navrata mijenjaju naš pogled na organizaciju živog svijeta i predstavljaju veliku enigm u biologiji (Eme i sur. 2017).

Pojam arheja, odnosno tada nazvanim arhebakterijama, osmislili su Carl Woese i George Fox 1977. te istovremeno predložili kao treću domenu živog svijeta, uz domene bakterija i eukariota koje su prethodno bile jedine dvije (Woese i Fox 1977). Naime, dotada su neki metanogeni, halofilni i termofilni pripadnici arheja bili istraživani već dva desetljeća, no smatrani bakterijama zbog svojih morfoloških karakteristika, tj. izgleda. Njihove razlike u lipidnim membranama te prisutnost proteina nalik histonima su primijećene, ali smatrane samo prilagodbama na ekstremna staništa i pokazateljem impresivne prokariotske raznolikosti (Jones i sur. 1987).

Kombinacija Woesevog novog pristupa filogeniji uspoređivanjem sekvenci iz 16S-rRNA te slučajnošću da se Fox, suradnik iz susjednog laboratorija, bavio metanogenim „bakterijama“ dovelo je do spomenutog spektakularnog imenovanja arheja kao treće domene života. Pogled na život od tri domene kritizirali su zagovornici tradicionalne dihotomije na prokariote i eukariote te negirali su prednosti molekularnih metoda usporedbe nad fiziološkim i strukturalnim (Eme i Doolittle 2015). Uz rastući broj dokaza o specifičnosti arheja, krajem 20. stoljeća imenovane su domene bakterije, arheje i eukarioti (Woese i sur. 1990). No, u 21. stoljeću zbog novootkrivenih redova arheja te korištenjem modernijih filogenetskih metoda vraća se pogled na život u dvije domene, ali ovoga puta s eukariotima svrstanima kao ogranak domene arheja (Eme i sur. 2017). Također, zbog prepoznavanja arheja kao zasebne domene, predloženo je i napuštanje uporabe izraza „prokarioti“, koji tradicionalno zanemaruje znatne razlike bakterija i arheja (Pace 2006).

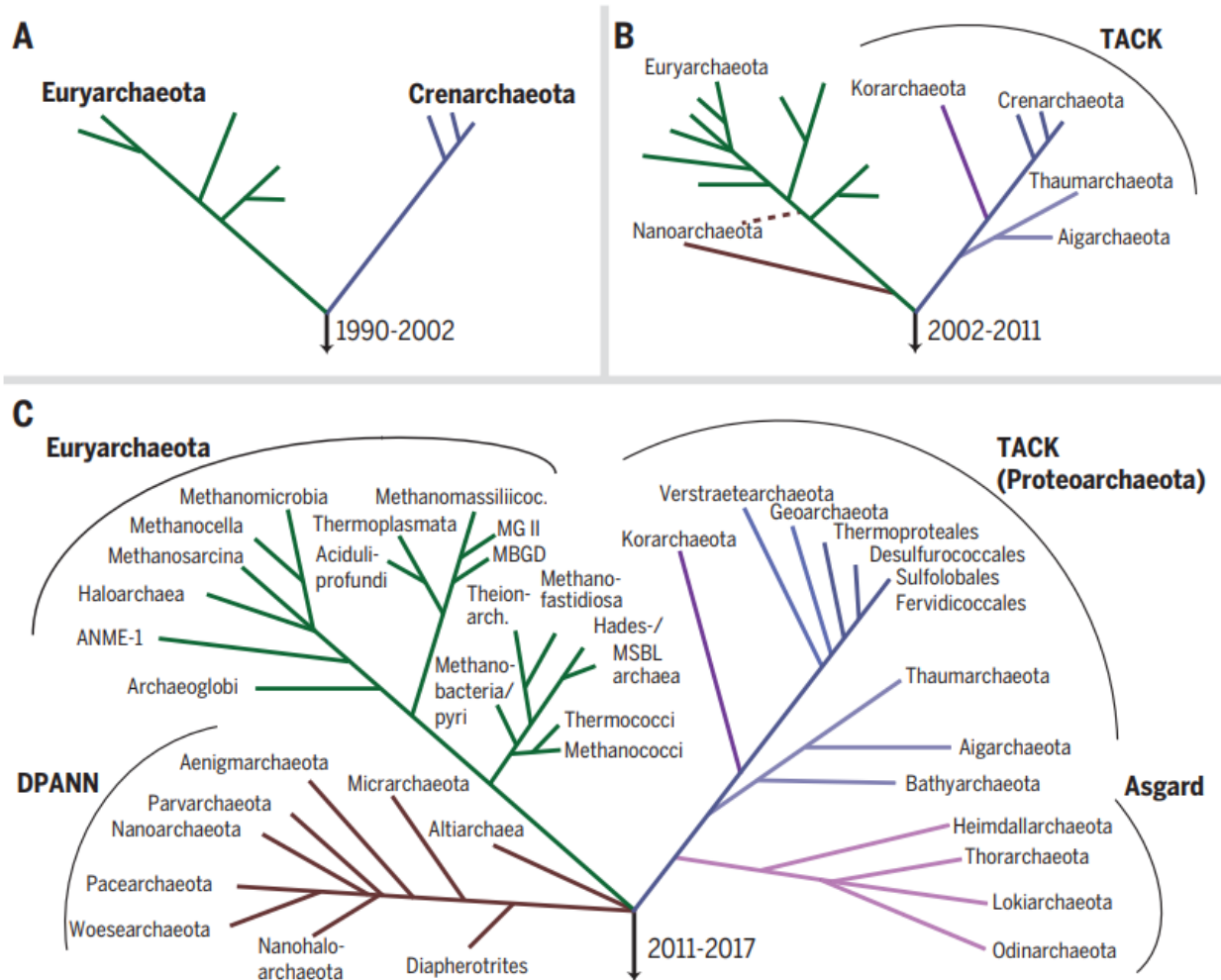
Za bolje razumijevanje arheja kao predaka eukariotske stanice, važno je poznavati opseg njihove raznolikosti i fiziološke značajke koje definiraju današnje arheje. Razvoj filogenije arhealne domene konstantno uspostavlja nove teorije o izvoristima pojedinih značajka današnjih eukariota. Stoga, povijesnim pregledom se ustanovljuju razlozi za određena stajališta, no i naglašava da su trenutne perspektive također spekulativne i subjekt promjene.

2. Raznolikost i ekologija arheja

2.1 Razvoj organizacije arhealne domene

Prvotna saznanja o arhejama, krajem 20. stoljeća, proizlazila su iz malog broja redova i vrsta izoliranih iz ekstremnih staništa. Cijela domena se sastojala od samo dvije grupe, *Euryarchaeota* i *Crenarchaeota*. *Euryarchaeota* se sastojala od halofila (organizama kojima je potrebna visoka koncentracija soli za optimalan rast), dva tipa termofila (organizama kojima su potrebne temperature od 40 do 60 °C za rast) te tri tipa metanogenih arheja. *Crenararchaeota* se sastojala od termoacidofila te hipertermofila (organizama kojima su potrebne temperature iznad 60 °C za optimalan rast). Takva oskudna dihotomija arheja je imala jedino termofiliju kao univerzalnu značajku, zbog čega je smatrano da termofilan fenotip mora biti predački cijeloj domeni (Woese i sur. 1990).

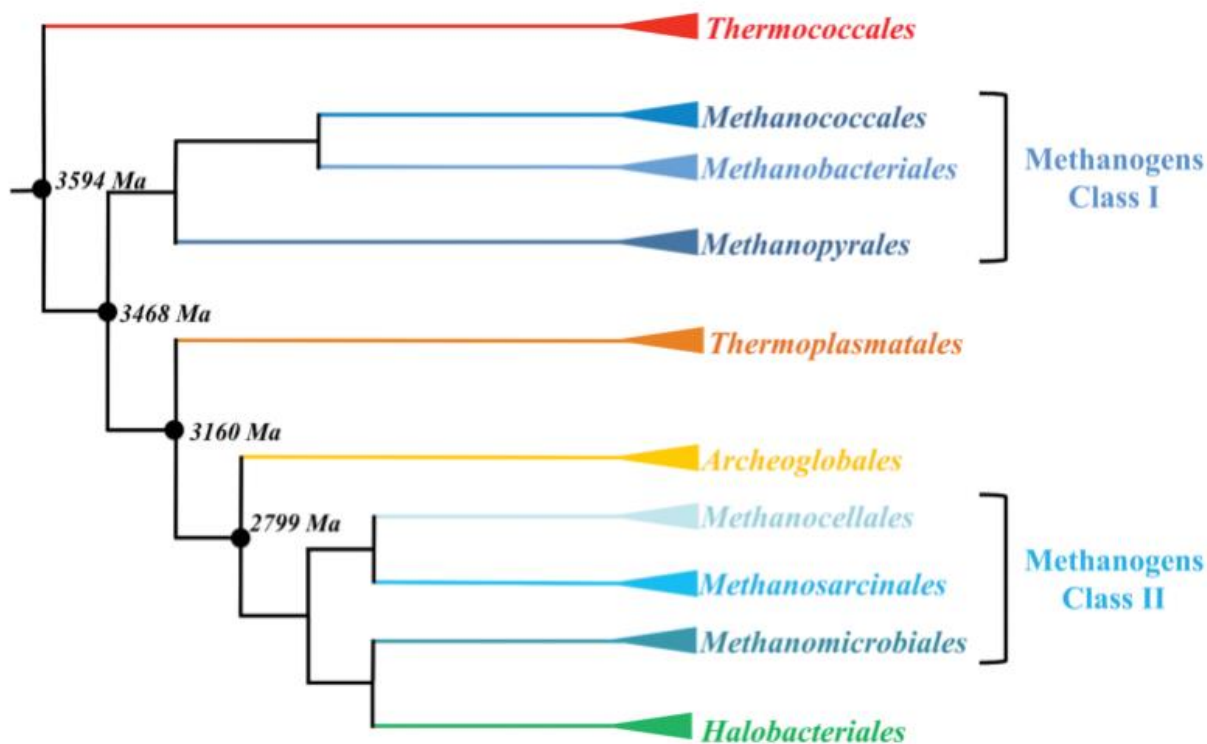
Istraživanja na staničnim kulturama arheja su omogućila uvid u njihove fiziološke posebnosti i osigurale njihovo definiranje kao domenu, no nisu davale uvid u ekološki značaj i realnu rasprostranjenost van ekstremnih staništa. Navedeni nedostatak je ispravljen u 21. stoljeću ustanovljenjem metoda za dobivanje sekvenci RNA malih ribosomalnih podjedinica iz okoliša, što je ukazalo na njihovu prisutnost u gotovo svim staništima. Dodatno, razvijanjem metagenomičkih metoda i genomike bazirane na pojedinačnim stanicama, omogućene su rekonstrukcije gotovo kompletnih genoma za arhealne vrste koje nije moguće uzgojiti. Kao posljedica iznimnog napretka ovih područja proširene su izvorne grupe (slika 1.), a *Crenarchaeota* je time prerasla u supergrupu TACK te otkrivene su dodatne supergrupe DPANN i *Asgardarchaeota* (jednostavnije zvan Asgard) (Spang i sur. 2017).



Slika 1. Shematski prikaz promjene opsega i oblika arhealnog stabla života. **A** – prvotno ustanovljene dvije grupe. **B** – proširenje prvotnih grupa i ustanovljenje *Crenarchaeota* linije kao TACK supergrupe te nesuglasnost o smještanju *Nanoarchaeota*. **C** – iznimno nadopunjavanje postojećih grupa te dodatak DPANN i Asgard supergrupa (Spang i sur. 2017).

2.2 Euryarchaeota

Grupa *Euryarchaeota* je fiziološki i morfološki najheterogenija grupa prokariota te trenutno se sastoji od 7 razreda podijeljenih u 13 redova s ukupno 522 zabilježene vrste (Oren 2019). Većina pripadnika grupe je sposobno vršiti metanogenezu, odnosno tvoriti metan kao nusprodukt svojih biokemijskih reakcija. To je prvotno smatrano predačkom osobinom svih *Euryarchaeota*, no kvalitetnijim filogenetskim analizama uspostavljeno je da prvi razred koji je divergirao od pretka ostalih razreda nije sposoban vršenja metanogeneze (Slika 2.). Stoga, to svojstvo je nastalo naknadno, u više navrata, umjesto da je gubljeno više puta tijekom evolucije grupe (Castro-Fernandez i sur 2017).



Slika 2. Shematski prikaz filogenetskih odnosa unutar grupe *Euryarchaeota*. Čvorovima divergencije nekih razreda pridodano je procijenjeno vrijeme u milionima godina (Ma). Dodatno, prikazana je filogenetska distinkcija dvije grupe metanogena (Castro-Fernandez i sur 2017).

Većina *Euryarchaeota* su striktni anaerobi jer ne posjeduju obrambene mehanizme protiv radikalnih kisikovih spojeva, no pojedine vrste mogu rasti u niskim koncentracijama kisika preusmjeravanjem elektrona iz produkcije vodika u redukciju kisika. Većina pripadnika grupe su autotrofi, a heterotrofija se smatra naknadno razvijenim svojstvom (Castro-Fernandez i sur 2017).

Thermococcales su termofilni ili hipertermofilni heterotrofi te najistraženiji pripadnici arheja zbog relativne lakoće uzgoja, rastući na polisaharidima, šećerima ili peptidima kao izvorima ugljika. Metanogene (autotrofne) arheje nisu sposobne rasti u medijima sa šećerima, peptidima ili spojevima koji sadrže više od tri ugljikova atoma zbog nedostatnih specifičnih transporterskih proteina za navedene spojeve. Koriste ugljični dioksid i ostale spojeve koji se sastoje od jednog ugljika kao izvore ugljika te metanogeneza im je glavni metabolički proces (Castro-Fernandez i sur 2017).

Metanogena klasa I obuhvaća hipertermofile *Methanococcales* i *Methanopyrales* te termofile ili mezofile (organizme kojima je potrebna umjerena temperatura za rast) *Methanobacteriales*. Produkciju metana vrše hidrogenotrofijom, odnosno oksidacijom vodika i koenzimskim prijenosom elektrona na ugljikov dioksid, reducirajući ga i tvoreći metan. Metanogena klasa II obuhvaća termofilne, mezofilne i psihrofilne (organizme kojima je optimalna temperatura za rast ispod 20 °C) *Methanosarcinales*, *Methanocellales* i *Methanomicrobiales*. Oni, uz hidrogenotrofiju, mogu producirati metan acetoklastično (iz acetata) ili metilotrofno (iz metanola, metilamina ili metantiola) (Castro-Fernandez i sur 2017).

U pojedinim filogenetskim topologijama halofilni razred *Halobacteriales* divergira ranije od metanogena klase II, stoga njihove srodnosti i izvor halofilnih svojstava su još uvijek područje debate. Zanimljivo je istaknuti recentno otkrivenu raznolikost ovog razreda jer u njega su svrstane i metanogene heterotrofne halofilne arheje, dok metanogene autotrofne halofilne arheje pripadaju *Methanosarcinales*. Također, većina razreda *Halobacteriales* može respirirati kisik, a neki pripadnici mogu živjeti kao fakultativni anaerobi koristeći nitrat ili dimetil-sulfoksid kao primaoce elektrona (Spang i sur. 2017).

Najrecentnije, proširuje se pogled na značaj i raznolikost uloga *Euryarchaeota* u biogeokemijskim ciklusima u okolišu te zabilježena je dominantna prisutnost zasad neuzgojivih pripadnika u ekosustavima ispod sedimenata (*Hadesarchaea*) i morskim ekosustavima (*Poseidonales* i *Pontarchaea*) (Baker i sur. 2020).

2.3 TACK supergrupa

TACK grupacija arheja je nazvana po prvim razredima arheja svrstanih u nju: *Thaumarchaeota*, *Aigarchaeota*, *Crenarchaeota* i *Korarchaeota* te sada sadržava mnoštvo naknadno otkrivenih razreda. *Crenarchaeota* sadrži hipertermofilne i acidofilne predstavnike te jedan je od prvih i najekstenzivnije kultiviranih razreda arheja. Većina su anaerobni heterotrofi, metabolizirajući šećere i proteine, a ostali pripadnici su sumpor oksidirajući ili sumpor reducirajući kemolitoautotrofi. Srodne arheje su isprva smatrane mezofilnim Crenarhejama, a naknadno su preimenovane i grupirane u svoje zasebne razrede, tvoreći TACK supergrupu (Baker i sur. 2020).

Thaumarchaeota su važni pripadnici morskih ekosustava jer posjeduju sposobnost oksidacije amonijaka pri malo dostupnim koncentracijama, a neki simbiotski pripadnici su jako efikasni u fiksaciji ugljika. Smatra ih se najbrojnijim arhejama na planeti jer čine znatan dio mikrobnih zajednica dubokih oceana i sedimentata pri širokim rasponima pH i temperatura, a pronalaze se i u slatkim vodama. Dodatno, njihova aktivnost se povezuje uz globalno zatopljenje zbog produkcije stakleničkog plina dušikovog (I) oksida (Baker i sur. 2020).

Bathyarchaeota su također veoma brojčano zastupljen razred u raznim ekosustavima. Zabilježeni su u anoksičnim morskim i slatkovodnim sedimentima te vrelinim izvorima. Njihovi rekonstruirani genomi ukazuju na ulogu pri razlaganju proteina i celuloze te fiksaciju ugljikova dioksida, a neki pripadnici sadrže metaboličke putove za metanogenezu. *Aigarchaeota* su također smatrani važnim razlagačima organske tvari, ali u aerobnim uvjetima vrelih izvora (Baker i sur. 2020).

Razredi *Korarchaeota* te, recentnije, *Verstraetearchaeota* posjeduju gene za sudjelovanje u ciklusu metana. Točnije, pretpostavlja se da *Korarchaeota* koristi metan za redukciju sulfata, a *Verstraetearchaeota* posjeduje metaboličke puteve za metilotrofnu produkciju metana. Navedeno je dokaz za postojanje takvih metabolizama van *Euryarchaeota* (Baker i sur. 2020).

2.4 DPANN supergrupa

DPANN grupacija arheja također je dobila svoj naziv po prvim i istaknutijim pronađenim predstavnicima: *Diapherotrites*, *Parvarchaeota*, *Aenigmarchaeota*, *Nanohaloarchaeota* i *Nanoarchaeota*. Kao što je ranije shematski prikazano (Slika 1. - B), *Nanoarchaeota* su prvi pripadnici ove supergrupe koji su ukazivali na razred značajno drugačijih karakteristika arheja i potrebu za novom grupacijom. Pronađene su kao znatno manje arheje, rastući u simbiozi s većima koje su bile kultivirane iz uzoraka hidrotermalnih izvora. Njihov genom je među najmanjim poznatima (samo 490 kb) te manjka esencijalne gene za biosintezu lipida, kofaktora, aminokiselina i nukleotida, što ukazuje da su obligatni simbionti i potpuno ovise o svojem domaćinu za sintezu esencijalnih životnih molekula (Baker i sur. 2020).

Naprednijim metagenomskim istraživanjima ukazalo se postojanje dodatnih razreda DPANN sličnih karakteristika, raširenih u mnogim ekosustavima. Unikatna (reducirana) kompozicija rRNA gena je bila razlog njihova previđanja u pretragama arhealne raznolikosti sve do istaknutog nenamjerna kultiviranja uz arhealne domaćine. Reducirani genomi i manjak metaboličkih sposobnosti su temeljna značajka DPANN, no određeni predstavnici posjeduju gene za korištenje nekih organskih izvora ugljika, što ukazuje na raznoliku ovisnost o drugim arhejama. Specifične simbiotske interakcije još uvijek su predmet istraživanja i uvelike nepoznati. Povodom istraživanja arhealnih međuodnosa u biofilmovima, opisani su interesantni načini direktnog kontakta staničnih privjesaka nekih arheja domaćina sa svojim odgovarajućim DPANN pripadnicima u obliku povezanih endomembranskih sustava ili privjescima nalik bodljikavoj žici (Baker i sur. 2020).

Kontrastno, za neke pripadnike razreda *Nanohaloarchaeota* se smatra da su slobodno živući aerobni heterotrofi ili čak fotoheterotrofi, a drugi pripadnici da potencijalno žive u anaerobnim uvjetima iznimno slanih jezera pomoću fermentacije. *Altiarchaea*, prvotno svrstavane u *Euryarchaeota* grupu, smatraju se autotrofima sposobnim rastom na ugljičnom dioksidu i potencijalno na acetatu, formatu ili čak ugljičnom monoksidu kao izvorima ugljika. Njihova pozicija unutar DPANN, kao i pozicija DPANN pri ukorjenjivanju filogenetskog stabla domene arheja, su još uvijek predmet debate i vjerojatan subjekt promjene (Spang i sur. 2017).

2.5 Asgard supergrupa

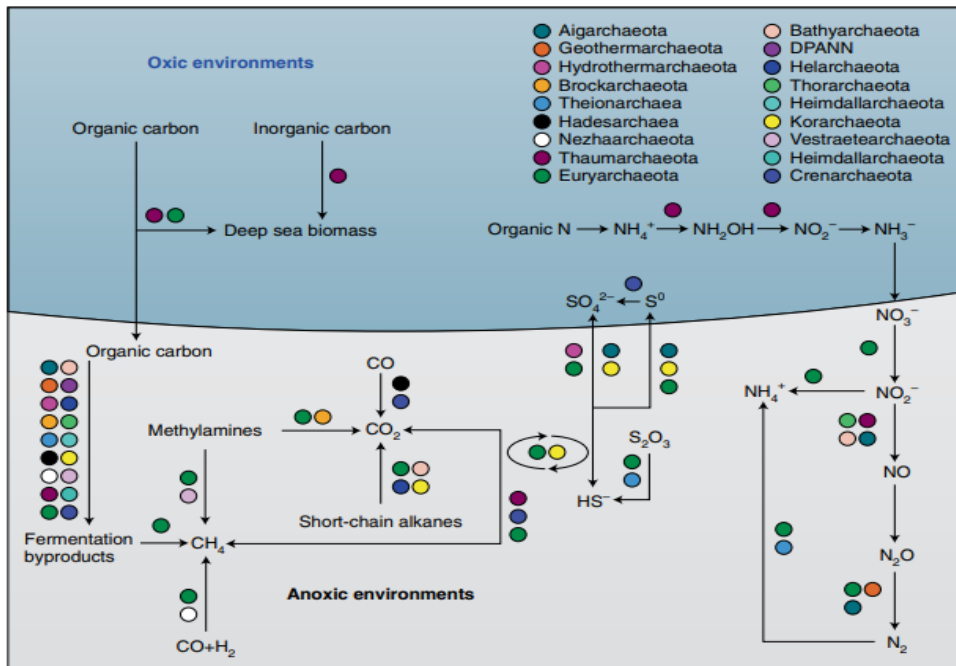
Najrecentnija velika grupacija arheja, Asgard arheje, su također prvotno otkrivene pretraživanjem raznolikosti u dubokomorskim sedimentima. Preciznije, u hidrotermalnim izvorima Atlantskog oceana zvanim Lokijev dvorac, zbog čega je prvo prepoznat razred nazvan *Lokiarchaeota*. Dosljedno ova zanimljivost, svi ostali pripadnici supergrupe su nazivani prema pojedinim bogovima nordijskog panteona te sama supergrupa je nazvana Asgard. Sukladno procesima proširivanja ostalih supergrupa i Asgard je bio inicijalno previđan zbog nepoklapanja rRNA genomskih sekvenci sa konvencionalno korištenim početnicama, a nakon otkrića prve grupe slijedi ubrzano otkriće naknadnih, u mnogim ekosustavima (Baker i sur. 2020).

Tako su genomi *Thorarchaeota* pronađeni u sedimentima estuarija, a *Heimdallarchaeota* i *Odinarchaeota* u vrelinim izvorima i kopnenim vodama. U navedenim sedimentima je metagenomskom analizom određeno da obuhvaćaju manje od 1% mikrobne zajednice, stoga veličina i opseg njihova ekološkog značaja nije toliko evidentna kao kod ostalih grupa arheja. Usprkos tome, Asgard arheje su iznimno važne kao predmet istraživanja. Sadašnjim filogenetskim konstrukcijama svrstaju se u monofiletsku skupinu s eukariotima, odnosno dijele posljednjeg zajedničkog pretka između arheja i eukariota. Razlog tome je posjedovanje najznatnijeg obujma gena koji kodiraju za proteine homologne eukariotskima, tzv. ESP („Eukaryotic signature proteins“). ESP-ovi su pronađeni i unutar drugih supergrupa, no u manjem broju i homologiji, dok u Asgard arheja su najcjelovitiji i najbrojniji dosad (Baker i sur. 2020).

Uz identifikaciju ESP-ova, u genomima Asgard arheja pronađeni su metabolički putevi potrebni za sintezu staničnih membrana kakve posjeduju bakterije i eukarioti, što potkrepljuje hipotezu o zajedničkom pretku Asgard i eukariota. Dodatno, u *Loki*-, *Heimdall*- i *Helarchaeota* pronađeni su metabolički putevi koji ukazuju na sintrofske životne odnose, odnosno suživot tih arheja s određenim bakterijama gdje obje vrste ovise o međusobnim metaboličkim produktima. Istraživanje tih interakcija pomaže razlučiti postanak i formiranje mitohondrija u ranoj eukariotskoj evoluciji, jer trenutni podatci ukazuju na nastanak eukariota iz Asgard arhealnog domaćina i proteobakterijskog simbionta. Najrecentnije, uzgojena je kultura lokiarhealne *Ca. Prometheoarchaeum syntrophicum* i *Halodesulfobivrio*, sulfat-reducirajuće deltaproteobakterije. Između njih je time dokazana sintrofska izmjena formata i vodika, kao što su genomi predviđali, a prisutno je i obuhvaćanje bakterije arhealnim staničnim privjescima (Baker i sur. 2020).

2.6 Ekološka uloga arheja

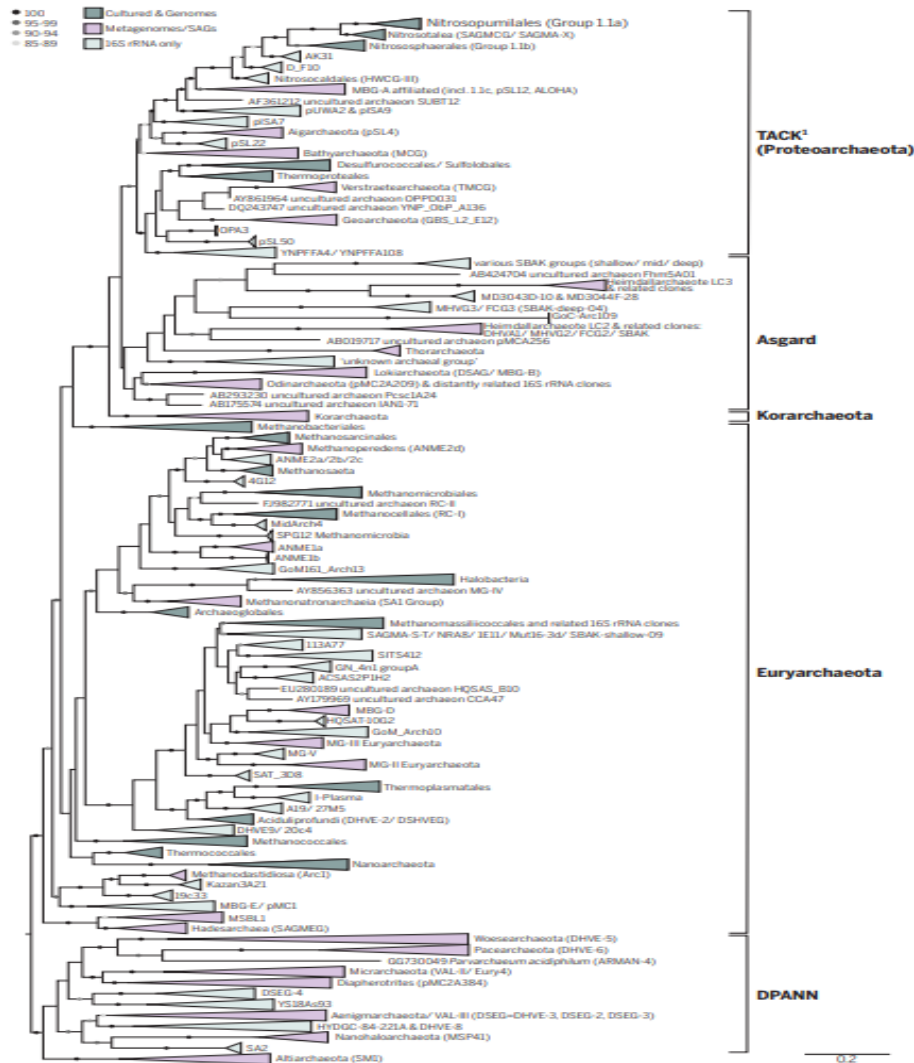
Kao sažetak osobina individualno opisanih grupa arheja, današnja saznanja upućuju na njihovu opću prisutnost u prirodi. U okolišu vrše interakcije s ostalim mikroorganizmima i eukariotima, pretežno kroz sintrofske odnose. Dodatno, čine znatan udio biljnog i ljudskog mikrobioma. U biljaka, pronalaze svoje ekološke niše u anoksičnim uvjetima korijena ili unutar samih biljaka. Kod životinja, sastavnica su crijevnog te mikrobioma usne šupljine i kože. Metanogene arheje su primarno najistraženije, što je od važnosti zbog njihove efikasne produkcije metana i time utjecaja na globalne promjene, no nužno je detaljnije otkriti ekološki značaj ostatka arhealne raznolikosti. Primjerice, nepoznato nam je kako se natječu s bakterijama tj. kako ustanovljuju svoje ekološke niše u kompleksnim mikrobnim staništima (Moissl-Eichinger i sur. 2017).



Slika 3. Pregled arhealnih uloga u biogeokemijskim procesima kruženja ugljika, dušika i sumpora u okolišu. Plava regija predstavlja staništa sa, a siva bez prisutnosti kisika. Neki od ovih procesa su podržani uzgojem arheja u kulturama te ekološkim mjerenjima, dok većina je pretpostavljena prisutnošću metabolizama u rekonstruiranim genomima (Baker i sur. 2020).

3. Filogenija arhealne domene

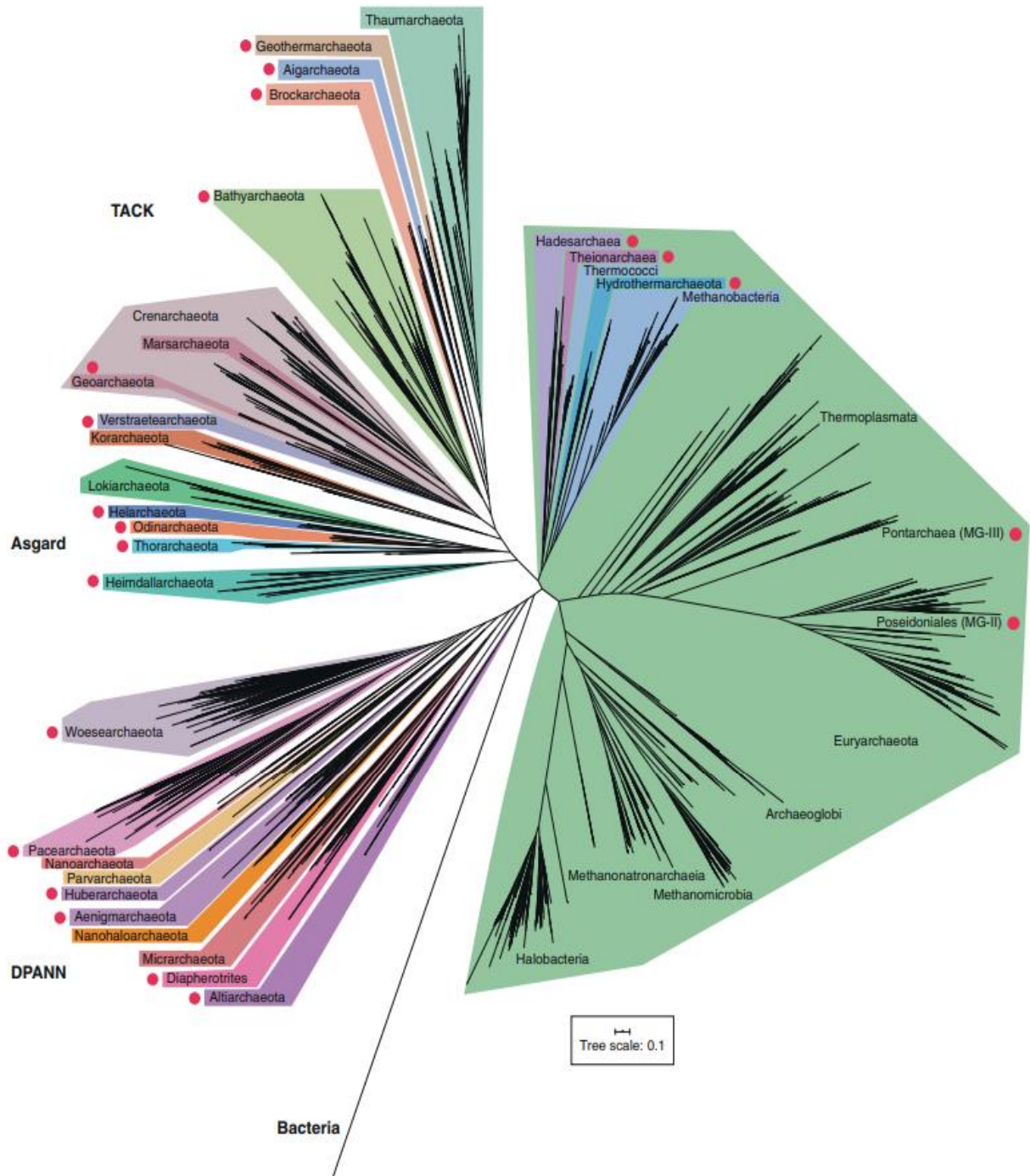
Spang i suradnici rekonstruirali su filogeniju arheja 2017. godine. Ta filogenija prikazuje da Asgard supergrupa ne posjeduje kultivirane predstavnike, što više nije slučaj za *Lokiarchaeota*. Postoje inačice ove konstrukcije, preuzete iz navedenog rada te nadopunjene s novijim podacima, ali ne sadrže informativne podatke poput podržanih vrijednosti grana.



Slika 4. 16S rRNA filogram arhealne raznolikosti. Razredi s uzgojenim predstavnicima i dostupnim genomima su tamno obojeni, razredi koji imaju dostupne samo metagenome su rozo obojeni, a razredi koji su reprezentirani samo sa 16S rRNA sekvencama su svjetlo obojeni. Duljina grana označava broj supstitucija po mjestu prema skali, a grane sa podržanom vrijednosti iznad 85 su označene točkom prema legendi (Spang i sur. 2017).

Najnovija filogenija arheja iz 2020. godine (slika 5.) ukazuje na različit taksonomski pogled na grupu *Euryarchaeota* od supergrupa TACK, DPANN i Asgard, čije grupiranje daje ovoj domeni unikatne srodbene klasifikacije. Zanimljivo je i istaknuti koliko više predstavnika *Euryarchaeota* je uspješno uzgojeno i dublje istraženo od cijele ostale raznolikosti arheja, što je evidentnije ovim prikazom i upućuje na trenutno oskudno razumijevanje domene.

Ukorjenjivanje filogenetskog stabla arheja predstavlja dugo stojeći problem, jer korištenje daleko srodne grupe (bakterije) kao vanjske skupine stvara probleme u razlučivosti grana. Predlagane su razne pozicije korijena filogenetskim konstrukcijama kao što su između TACK i *Euryarchaeota* te između TACK i DPANN, no sadržavale su određene greške. Trenutan konsenzus je postavljanje korijena između DPANN i ostatka arheja. Naknadno razlučivanje srodnosti unutar DPANN supergrupe će najvjerojatnije producirati ispravnu monofiletsku grupu kao bazalnu skupinu (Spang i sur. 2017).



Slika 5. Filogram arhealne raznolikosti konstruiran pomoću sekvenca 36 konzerviranih marker proteina (većinom ribosomalnih proteina), uz bakterije kao vanjsku grupu. Grane s crvenom točkom ne posjeduju kultivirane predstavnike. Duljina grana označava broj supstitucija po mjestu prema skali. Filogram je generiran iz 3 549 arhealnih genoma koji sadrže više od pola marker proteina te 40 bakterijskih genoma (Baker i sur. 2020).

4. Fiziologija arheja

4.1 Stanična membrana i stijenka

Molekularne genetičke analize, bazirane na homologijama sekvenca ribosomalnih RNA, ukazuju jasnu distinkciju bakterija i arheja, usprkos njihova sličnog izgleda. Razlog prividno iste morfologije tih dvaju domena, a i unutar domene arheja, objašnjava konvergentna evolucija – odnosno prisutnost sličnih osobina kod nesrodnih vrsta uzrokovana životom u relativno istim uvjetima. No, ako su iznimno genetički različite, evidentno je da posjeduju i brojne fiziološke razlike (Woese i sur. 1978).

Pripadnici domene arheja su najčešće okarakterizirani istovremenim posjedovanjem osobina nalik bakterijama, osobinama nalik eukariotima te zasebnim osobinama koje ih dodatno ističu kao zasebnu domenu. Glavno svojstvo specifično za arheje jest unikatna građa stanične membrane. Fosfatne okosnice membranskih fosfolipida arheja čine glicerol-1-fosfati, a lipidi su povezani eterskim vezama na okosnicu, dok ostatak živog svijeta ima fosfatne okosnice od glicerol-3-fosfata vezanih esterskim vezama za lipide. Dodatno, određeni rodovi arheja imaju tetraeterske fosfolipide, tj. membranski jednosloj, uz klasične dvosloje dieterskih (Landworthy i sur. 1981.)

Omjer prisutnosti dieterskih i tetraeterskih fosfolipida znatno varira između rodova, u tolikoj mjeri da membrane halofilnih arheja ne sadrže tetraetere, dok membrane termoacidofilnih arheja sadrže oko 90%. Unutar lipidnih lanaca tetraetera može doći do ciklizacija, a u nekih rodova i veći broj njih, ovisno o temperaturi pri kojoj su stanice rasle. Pri višim temperaturama stupanj ciklizacije je veći, što uzrokuje smanjenje rotacijske slobode fosfolipida te omogućuje jednosloju kontrolu nad gustoćom i rigidnošću membrane prilikom temperaturnih fluktuacija (Landworthy i sur. 1981.)

Stanične stijenke u arheja se razlikuju od bakterijskih, no, nalik bakterijskima, vrlo rano je zabilježena iznimna raznolikost među rodova u pogledu njihova sastava (Woese i sur. 1978). Najbliži oblik bakterijskoj staničnoj stijenci tj. peptidoglikanu identificiran je kod metanogenih arheja u obliku pseudopeptidoglikana, koji je zbog sličnosti sastava i načina povezivanja sastavnih elemenata ukazivao na zajedničko evolucijsko ishodište, dok neki izvori tvrde za isto kao dodatan primjer konvergentne evolucije. Većina arheja ima staničnu stijenk u obliku tzv. S-sloja, građenog od ograničene raznolikosti proteina i glikoproteina. Spomenuti glikoproteini su česta

meta posttranslacijskog procesiranja N-glikozilacije, što je pretpostavljeno kao prilagodba na promjenjivost saliniteta kod halofilnih arheja te dodatna prilagodba na ekstremne temperature kod hipertermofilnih arheja (Varki i sur. 2017).

4.2 Genom i replikacija DNA

Nalik bakterijskima, arhealni genomi su cirkularni te sadrže gust raspored gena od kojih je mnoštvo organizirano u operone. Ne sadrže introne, uz neke iznimke samo-izrezujućih introna, a intergenski razmaci reguliraju samo susjedne gene ili manje grupacije gena. Usprkos sličnostima, postoji znatna razlika između bakterija i arheja na razini proteina i njihove regulacije. Dodatno, većina arhealnih genoma kodira za histonske proteine koji, nalik u eukariota, navezuju DNA u kromatin. Tako komprimirana i proteinski navezana DNA sudjeluje u regulaciji gena u arheja, no arheje izgledno ne posjeduju komplekse za modifikaciju i modeliranje histona (Wenck i Santangelo 2020).

Arhealni proces replikacije DNA iskazuje više sličnosti s eukariotskim nego bakterijskim, iako posjeduju prokariotsku organizaciju genoma. Filogenomska istraživanja ukazuju na iznimnu raznolikost replikacijske mašinerije unutar domene arheja u obliku gubljenja određenih elemenata u pojedinim rodovima, dok kod drugih su određeni elementi postojani u više kopija. Kontrastno tome, kompozicija replikacije je konstantna duž eukariota. Raznolikost toliko esencijalnog staničnog procesa unutar domene arheja objašnjiva je ekstremnim evolucijskim pritiscima staništa u kojima obitavaju pojedini pripadnici (Ausiannikava i Allers 2017).

Mjesto inicijacije replikacije, najvažnije mjesto kontrole tog procesa, je nalik bakterijskome jer ima jasnu strukturu sačinjenu od regije bogate AT parovima baza okruženu konzerviranim ponavljajućim sljedovima za prepoznavanje inicijacijskih proteina. Replikacija je dvosmjerna od mjesta inicijacije. No, inicijacijski i replikacijski proteini više nalikuju eukariotskima i većina arheja posjeduje više od jednog mjesta inicijacije. Zanimljiva je činjenica da broj mjesta inicijacije ne ovisi o veličini genoma vrste te utjecaj njihova broja na replikaciju nije u potpunosti razjašnjen (Barry i Bell 2006).

4.3 Transkripcija

Arhealna transkripcija, odnosno proces sinteze RNA molekula prema DNA kalupu, također vuče usporedbe s bakterijskom i eukariotskom. Prilikom inicijacije transkripcije, arhealni regulatorni transkripcijski faktori (TF) su nalik bakterijskima, no promotorski elementi i bazalni TF su nalik eukariotskima. Podjedinice arhealne RNA polimeraze su homolozi podjedinica eukariotske RNA Pol II, stoga također ovise o sličnim promotorskim strukturama i proteinskim kofaktorima za formiranje pred-inicijacijskog kompleksa, uz znatnu razliku da arhealni genomi ne kodiraju za sigma podjedinicu. Arhealni genomi kodiraju znatno manje bazalnih TF od eukariotskih te stvaranje otvorenog kompleksa pri inicijaciji ne zahtjeva hidrolizu ATP-a (Wenck i Santangelo 2020).

Elongacijska faza transkripcije arheja okarakterizirana je kao mozaik bakterijskih i eukariotskih regulatornih strategija, uz neke specifične samo arhejama. Terminacija transkripcije se ostvaruje intrinzično ili faktor-ovisno, također uz pojedina svojstva nalik onima iz jedne od dvaju drugih domena. Dakle, arheje pri transkripciji koriste regulatorne strategije poput bakterija, s molekularnom mašinerijom homolognom eukariotima, uz posebne arhealne značajke tih pristupa (Wenck i Santangelo 2020).

4.4 Translacija

Nakon transkripcije, mRNA arheja i bakterija nisu dodatno procesirane, posjeduju Shine-Dalgarno sekvence ili kratku 5'-UTR te translacija (biosinteza proteina) može započeti i prije završetka nastanka mRNA. Navedeno je značajka prokariotskih organizama jer ne postoje stanični kompartimenti da odvoje procese transkripcije i translacije, poput jezgre u eukariota. Arhealni inicijacijski faktori translacije su homologni eukariotskim te, najznačajnije, ribosomi arheja su eukariotskog tipa. Ribosomalna RNA (rRNA) arheja je veličinom manja poput bakterijskih, stoga rezultira istim sedimentacijskim koeficijentima, no na razini sekvence, a time i strukturalno je organizirana više nalik eukariotskim rRNA. Razlog tome je i vjerojatno što ribosomalni proteini arheja su ili univerzalni za arheje (33 proteina) ili specifični za arheje i eukariote (29 proteina), a niti jedan ribosomalni protein nije specifičan za bakterije i arheje (Schmitt i sur. 2020).

5. Arheje kao predci eukariota

5.1 Ponovni pogled na život u dvije domene

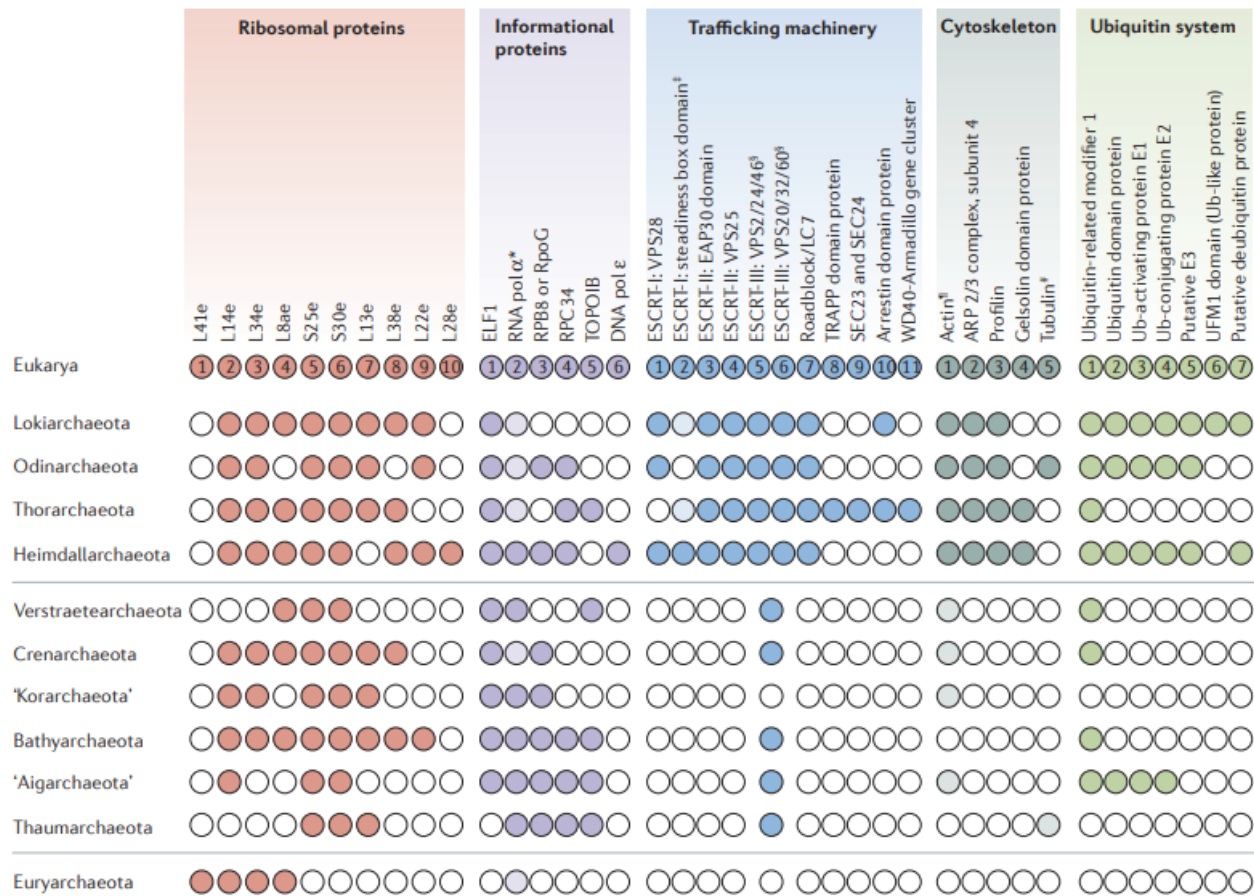
Krajem 20. stoljeća, nedugo nakon ustanovljenja arheja kao zasebne domene, kružile su razne hipoteze o evolucijskom postanku pojedinih domena života. Problem je ležao u ukorjenjivanju stabla života, odnosno odredbi koja domena je prva divergirala od ostalih. Usporedbe sekvenca gena nastalih drevnim duplikacijama, kao što su geni za elongacijske faktore i ATP-azne podjedinice, te usporedbe sekvenca visoko konzerviranih rRNA ukazivale su na bližu srodnost arheja eukariotima. Usprkos tome, konsenzus nije bio ostvaren te filogenije zasebnih proteinskih gena su ukazivale na mogućnost bilo koje od kombinacija divergiranja triju domena (Brown i Doolittle 1997).

Početak 21. stoljeća, opovrgnute su razne predložene konstrukcije korijena stabla života. Ustanovljena je jasnija distinkcija brzine evolucije pojedinih gena i time razina filogenetskih informacija o drevnim linijama koje se mogu iz njih izvući. Filogenije konstruirane iz usporedbe sekvence jednog gena su zamijenjene za analize setova gena konzerviranih u svim genomima. Filogenetički modeli su postali znatnije sofisticiraniji, uzimajući u obzir dodatne evolucijske procese i umanjujući greške tj. artefakte koji uzrokuju pogrešna tumačenja srodnosti. Dodatno, olakšano je dobivanje genetičke informacije iz okoliša i dostupna raznolikost sekvenci je znatno povećana. Time, studije tada otkrivenih TACK arhealnih sekvenci upućivale su na njih kao najbližeg srodnika eukariota i izvornog pretka mnogih eukariotskih struktura. Usprkos tome, pogled na život u tri domene bio je najopćeprihvaćeniji (Williams i sur. 2013.).

Zadnjih godina, potraga za eukariotskim pretkom unutar TACK arheja zamijenjena je potragom unutar novootkrivene Asgard supergrupe. Otkriće ove supergrupe posjeduje izniman značaj jer filogenetske konstrukcije Asgard genoma služe kao najveći zagovor za pogled na život u dvije domene (Zaremba-Niedzwiedzka i sur 2017). Interesantna je pojava da duž istraživanja arheja predlagan je raznolik broj domena, no usprkos tome, današnji broj domena iznosi koliko i prije otkrića arheja, ali sadrži u sebi neusporedivo veću raznolikost i razumijevanje života.

5.2 Izvor eukariotskih značajki u arhealnoj domeni

Genomske analize Asgard supergrupe arheja otkrile su dodatne fiziološke značajke zajedničke arhejama i eukariotima, za koje se prethodno pretpostavljalo da su isključivo eukariotske. Stoga, za te značajke se pretpostavlja arhealno izvorište, prije endosimbioze mitohondrija tj. eukariogeneze. Konkretno, samo genomi Asgard pripadnika među arhejama znatno kodiraju za homologe eukariotske transportne mašinerije, pojedinih komponenta citoskeleta i posttranslacijske regulacije ubikvitinom (slika 6.). Komparativnom genomikom TACK i Asgard arheja možemo pratiti brzinu i vrijeme nastanka tih karakteristika. (Eme i sur. 2017).



Slika 6. Prisutnost homologa eukariotskih proteina (ESP-ova) u arheja. Svjetlije obojeni kružići označavaju manju razinu sličnosti, dok tamniji označavaju jasniju homologiju. Zbog važnosti ovih proteina u esencijalnim strukturama i kompleksnoj regulaciji, pretpostavljeno je isključivo vertikalno nasljeđivanje ovih elemenata (Eme i sur. 2017).

Važno je istaknuti kako današnje arheje vrlo vjerojatno ne posjeduju sve visoko konzervirane značajke kakve je posljednji predak arheja i eukariota posjedovao. Navedeno je evidentno iz raznolike distribucije ESP-ova između razreda Asgard arheja, tj. ne postoji razred koji sadrži sve zabilježene eukariotske homologije. Također, bitno je svojstvo ovih podataka da su isključivo filogenetičkog izvora, jer funkcije i svojstva ovih ESP-ova najznatnije bi potvrdio uspješan uzgoj stanica u kulturi (Zaremba-Niedzwiedzka i sur 2017).

Značajke eukariota najranije pripisane arhealnom izvoru su komponente molekularne mašinerije DNA replikacije, transkripcije i translacije, čije homologije su opisane u poglavlju fiziologije arheja (Eme i sur. 2017). Nadalje, Asgard arheje istaknule su dodatan opseg proteosoma arhealnog podrijetla. Preciznije, genomi *Thorarchaeota* kodiraju za homologe eukariotskih obitelji proteina iz TRAPP kompleksa, koji su zasluženi za vezivanje i prijenos vezikula između endoplazmatskog retikuluma (ER) i Golgijevog aparata (GA) te unutar Golgijevog aparata. Nadalje, genomi *Thorarchaeota* također kodiraju za homologe eukariotske Sec23/24 obitelji proteina, koji su važna komponenta COPII kompleksa za prijenos vezikula između ER i GA. Dodatne homologije eukariotske transportne mašinerije su također pronađene unutar Asgard arheja i upućuju na prisutnost primordijalnog oblika prijenosa vezikula unutar stanice, za kojeg se dotada vjerovalo da je endosimbiontskog podrijetla (Zaremba-Niedzwiedzka i sur 2017).

Homologne komponente citoskeleta, kao što su aktin i profilin su također pronađeni u genomima Asgard arheja, a posebno i homolog tubulina u *Odinarchaeota*. Oni ukazuju na znatniju kompleksnost citoskeleta Asgard arheja u usporedbi s ostalim arhejama, što aludira na vrijeme i način evolucije eukariotskog citoskeleta (Zaremba-Niedzwiedzka i sur 2017). Stoga, pretpostavlja se prisutnost manje složenog oblika eukariotskog citoskeleta u arhealnom pretku (Akil i sur. 2020).

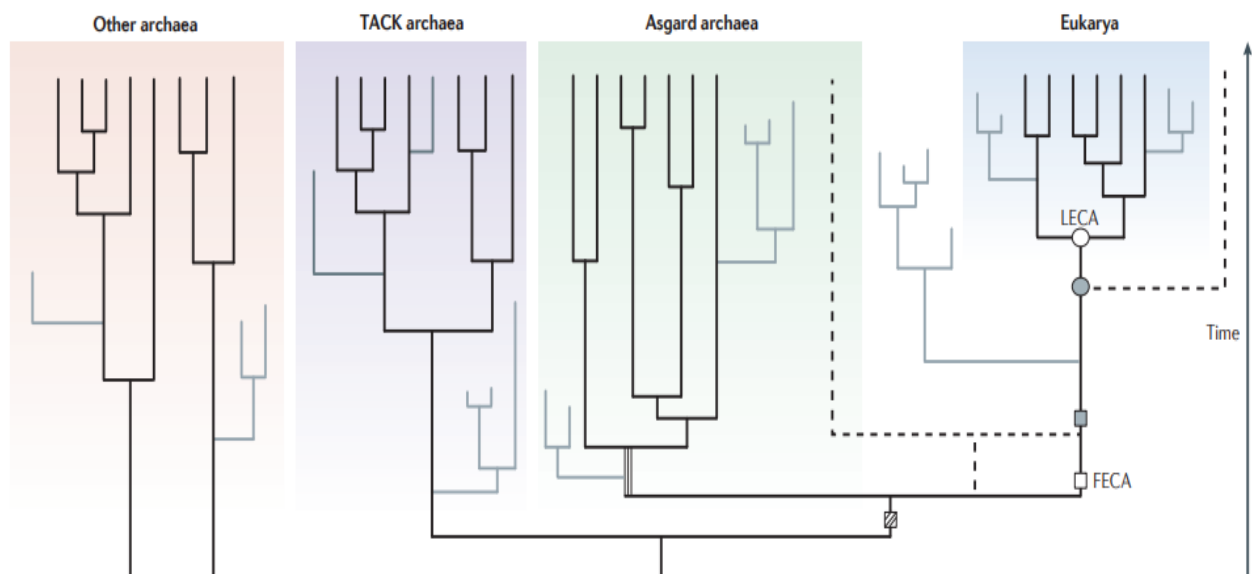
Ubikvitinski sustav proteina služi eukariotima za posttranslacijsku modifikaciju proteina, na način da ih označava za degradaciju ili mijenja njihovu aktivnost, mjesto i međusobne interakcije. Homolozi regulacije tog sustava različito su zastupljeni u genomima Asgard arheja, što dovodi do pretpostavke da je navedeni sustav regulacije proteina u eukariota arhealnog podrijetla (Eme i sur. 2017).

6. Eukariogeneza

6.1 Definiranje pojma i vremena eukariogeneze

Generalno, izraz eukariogeneza se odnosi na evolucijske događaje koji su se dogodili tijekom odvajanja eukariotske stanice od njezinih prokariotskih predaka. Preciznije definirano, eukariogeneza je slijed evolucijskih događaja između postojanja prvog eukariotskog zajedničkog pretka (FECA) i posljednjeg eukariotskog zajedničkog pretka (LECA) (slika 7.). FECA reprezentira prvu generaciju nakon divergencije od prokariotskog pretka, odnosno svi danas živeći potomci su mu nužno eukarioti. LECA je posljednji potomak FECA koji je zajednički predak svim živućim eukariotima, odnosno svi eukarioti divergiraju iz njega. Razlog naglaska danas živućih među potomcima su brojna povijesna masovna izumiranja, zbog kojih su ne-eukariotski potomci FECA potencijalno izumrli i stoga nisu poznati (Eme i sur. 2017).

Pozicije LECA i FECA subjekt su promjene, FECA može biti pomaknuta više prema sadašnjosti ako se ustanovi novi arhealni predak srodniji eukariotima od ostalih poznatih. Navedeno se i dogodilo otkrićem Asgard arheja, koje su zamijenile TACK supergrupu kao najbliži srodnici eukariotima. Sukladno, LECA može biti pomaknuta dalje u prošlost ako se otkrije ranije divergirajuća linija eukariota od danas poznatih. Dakle, moguće je jedino buduće približavanje tih dvaju predaka u smislu vremena i značajki (Eme i sur. 2017).

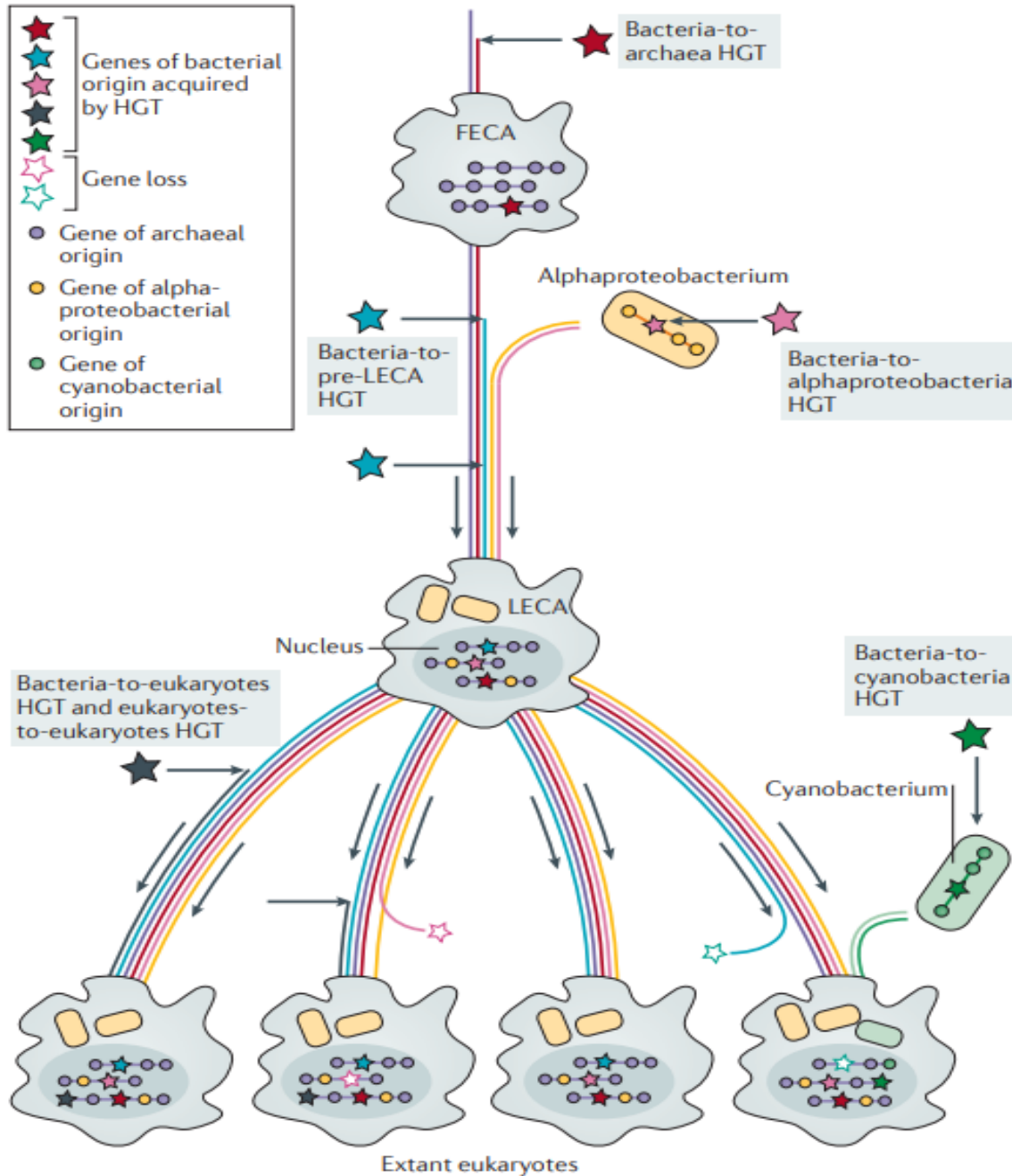


Slika 7. Shematski prikaz raspona eukariogeneze, odnosno filogenetska pozicija LECA i FECA. Sadašnja pozicija LECA obilježena je bijelim krugom, a nova pozicija ukoliko se pronađe ranije divergirajuća linija eukariota obilježena je sivim krugom. Sadašnja pozicija FECA obilježena je bijelim kvadratom, a nova pozicija ukoliko se pronađe linija arheja srodnija eukariotima od Asgard arheja obilježena je sivim kvadratom. Pozicija FECA prije ustanovljenja Asgard kao trenutno najrodnijih arheja eukariotima obilježena je iscrtkanim kvadratom (Eme i sur. 2017).

6.2 Posljednji zajednički eukariotski predak (LECA)

Pretpostavlja se da je posljednji zajednički eukariotski predak živio prije oko 1 – 1.9 milijardi godina. Komparativne genomičke i filogenomičke analize nalažu da je već posjedovao mnogo značajki specifičnih za današnje eukariote. Posjedovao je jezgru s porama i asociranim kompleksima, unutar koje su linearni kromosomi s telomerama kodirali za oko 4000 gena. Sukladno se vjeruje i da je transkripcija bila odvojena od translacije te da je stanica bila podijeljena u mnoge stanične organele s eukariotskim tipom membrana, uz sofisticiran citoskelet koji je, između ostaloga, omogućavao mejozu. Također, smatra se da je LECA bio domaćinom aerobnog ili fakultativno anaerobnog mitohondrija koji je bio potomak nekoć slobodno živuće alfa-proteobakterije (Eme i sur. 2017).

Horizontalni prijenos gena (HGT) je vjerojatno bio značajniji za evoluciju eukariota nego se često tvrdilo. HGT uzrokuje prisutnost istih značajka između udaljenih linija, bez njihove prisutnosti u prijašnjem pretku. Važan je evlucijski mehanizam prokariota, no također i između prokariota i eukariota te među eukariotima. Sukladno, raznim procjenama se ustanovljuje da oko 500 – 1100 gena LECA potječe iz prokariota. Izvori tih gena su većinom HGT prije i nakon alfa-proteobakterijskog endosimbionta, a manjinom geni od endosimbionta te HGT kojima je endosimbiont bio podvrgnut prije ulaska u predačku arhealnu stanicu (slika 8.). Dodatno, konkretno vrijeme uspostavljanja endosimbioze mitohondrijskog pretka i arheje, a time i opseg njegovog utjecaja na eukariogenezu, još uvijek je predmet debate (Eme i sur. 2017).



Slika 8. Shematski prikaz evolucijskih izvora bakterijskih i arhealnih gena u eukariota. Većina gena bakterijskog izvora ne potječe od endosimbionta, nego iz drugih bakterijskih linija horizontalnim prijenosom gena (HGT), označeno zvjezdicama. Gubitak nekih od tih gena u daljnjim eukariotskim linijama označen je praznim zvjezdicama. Geni arhealnog izvora su označeni ljubičastim, a endosimbiontskog bakterijskog izvora žutim kružićima (Eme i sur. 2017).

6.3 Teorije opsega arhealne zasluge u eukariogenezi

Izvođeni su razni pokušaji ustanovljenja koliki udio izvorno arhealnih te koliko izvorno bakterijskih gena posjeduju današnji eukarioti. Prvotne procjene pretpostavljaju konstantnu izloženost prokariotskih predaka horizontalnom prijenosu gena (HGT) kao najveći izvor bakterijske genetske informacije u modernih eukariota. Navedeno ukazuje da su arhealni predak i endosimbiotski predak prije eukariogeneze sadržavali gene drugih bakterijskih linija. Sukladno tome, sam genom bakterijskog endosimbionta smatraju manjinom današnjih eukariotskih gena bakterijskog podrijetla (Eme i sur. 2017).

Neke novije studije, analizom većeg broja bakterijskih i arhealnih gena, tvrde da današnji eukarioti posjeduju više bakterijskih gena nego arhealnih. Time nalažu eukariote domenom koja se grana iz obje prokariotske, umjesto eukariota kao produktom evolucije arheja. Ovakve tvrdnje potkrepljuju teorije o bakterijskom izvoru staničnih membrana i jezgrine ovojnice eukariota, uvelike ističući događaj endosimbioze mitohondrijskog pretka kao pokretačku silu promjena u eukariogenezi. (Brueckner i Martin 2020). Zanimljivo je istaknuti činjenicu da navedena „kimerna“ topologija filogenetskog izvora eukariota pretpostavljena već krajem 20. stoljeća, ali kao jedna od nekoliko mogućih. Također, tada se vjerovalo da je bakterijska stanica unijela u sebe arhealnog endosimbionta (Brown i Doolittle 1997).

Kao moderniji zagovor za veću arhealnu ulogu prilikom eukariogeneze, postoji teorija o arhealnom postanku jezgre prije endosimbioze mitohondrijskog pretka. U njoj se predlaže stapanje dvaju drevnih arhealnih predaka (jednog s aktinskim citoskeletom, a drugog s tubulin-centrin citoskeletom) kao formiranje prve eukariotske stanice. Ovakav pogled zagovara manju ulogu bakterijskih gena stečenih endosimbiozom u brojnim promjenama tijekom eukariogeneze (Baluška i Lyons 2021).

7. Zaključak

Istraživanja arhealne domene života uvelike su promijenila naš pogled na raznolikost i evoluciju živog svijeta. Ukazuju koliko malo smo znali o obujmu mikroba u okolišu i u nama te koliko još toga moramo otkriti. Dodatno, svjedoče o promjenjivosti dugo utemeljenih znanja u biologiji, kao što vrijedi i za druga područja znanosti. Saznanja o arhejama eksponencijalno su napredovala posljednjih desetljeća, uvelike ističući njihovu važnost, a brzina i detaljnost novijih otkrića će bez sumnje pratiti isti trend.

Razlozi oskudnog znanja o ovoj domeni primarno su bili manjak danas dostupnih sofisticiranih molekularnih metoda, no i antropocentričnost. Najšira saznanja u vezi jednostaničnih organizama iz sve tri domene posjedujemo o patogenim vrstama. Stoga, izostankom direktno patogenih predstavnika arheja donekle je opravdana posvećenost organizmima štetnima čovjeku. Podjednako tome, proširivanjem znanja o nepatogenim jednostaničnim eukariotima mogli bismo nadopuniti naša znanja o eukariogenezi iz suprotnog smjera filogenetskog stabla.

Eukariogeneza, odnosno set evolucijskih događaja koji su oblikovali eukariotsku stanicu, nerazrješen je proces. Pregledom dostupne genetske informacije nastojimo ustanoviti karakteristike drevnih prokariotskih predaka. Dodatno, nastojimo razlučiti vrijeme i način njihovih interakcija koje su dovele do nastanka eukariota. Postoje brojne primamljive teorije, podržane obiljem podataka, no konsenzusu se još moramo nadati.

8. Literatura

Akil C., Kitaoku Y., Tran L.T. et al. (2020): Mythical origins of the actin cytoskeleton. *Current Opinion in Cell Biology* 68: 55-63

Albers S., Eichler J., Aebi M. (2017): Archaea. Chapter 22. U: Varki A., Cummings R.D., Esko J.D., et al. (ur.) *Essentials of Glycobiology* [Internet]. 3rd edition. Cold Spring Harbor (NY): Cold Spring Harbor Laboratory Press; 2015-2017.

Ausiannikava D., Allers T. (2017): Diversity of DNA Replication in the Archaea. *Genes* 8(2):56

Baker B.J., De Anda V., Seitz K.W. et al. (2020): Diversity, ecology and evolution of Archaea. *Nature Microbiology* 5: 887–900

Baluška F., Lyons S. (2021): Archaeal Origins of Eukaryotic Cell and Nucleus. *Biosystems* 203: članak 104375

Barry E.R., Bell S.D. (2006): DNA replication in the archaea. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 70(4):876-887

Brown J.R., Doolittle W.F. (1997): Archaea and the Prokaryote-to-Eukaryote Transition. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 61(4): 456-502

Brueckner J., Martin W.F. (2020): Bacterial Genes Outnumber Archaeal Genes in Eukaryotic Genomes. *Genome Biology and Evolution* 12(4): 282–292

Castro-Fernandez V., Zamora R., Herrera- Morande A. et al. (2017): Evolution, Metabolism and Molecular Mechanisms Underlying Extreme Adaptation of Euryarchaeota and Its Biotechnological Potential. U: Sghaier H., Najjari A., Ghedira K. (ur.) *Archaea – New Biocatalysts, Novel Pharmaceuticals and Various Biotechnological Applications*, IntechOpen

Eme L., Spang A., Lombard J. et al. (2017) Archaea and the origin of eukaryotes. *Nature Reviews Microbiology* 15: 711–723

Jones W.J., Nagle D.P. Jr., Whitman W.B. (1987): Methanogens and the diversity of archaeobacteria. *Microbiological reviews* 51: 135-177

Langworthy T.A., Tornabene T.G., Holzer G. (1982): Lipids of Archaeobacteria. *Systematic and Applied Microbiology* 3(2): 228-244

Moissl-Eichinger C., Pausan M., Taffner J. (2018): Archaea Are Interactive Components of Complex Microbiomes. *Trends in Microbiology* 26: 70-85

Oren A. (2019): Euryarchaeota. *Wiley Online Library*

Pace, N. (2006): Time for a change. *Nature* 441: 289

Spang A, Caceres E.F., Ettema T.J.G. (2017): Genomic exploration of the diversity, ecology, and evolution of the archaeal domain of life. *Science*: 357(6351)

Wenck B.R., Santangelo T.J. (2020): Archaeal transcription. *Transcription* 11(5), 199-210

Williams T., Foster P., Cox C. et al. (2013): An archaeal origin of eukaryotes supports only two primary domains of life. *Nature* 504: 231–236

Woese C.R., Fox G.E. (1977): Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms. *PNAS* 74(11): 5088-5090

Woese C.R., Kandler O., Wheelis M.L. (1990): Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *PNAS* 87(12): 4576-4579

Zaremba-Niedzwiedzka K., Caceres E., Saw J. et al. (2017): Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity. *Nature* 541: 353–358

9. Sažetak

Samo posljednja 4 desetljeća, arheje su prepoznate kao zasebna domena života, prije čega su bile svrstavane pod domenu bakterija. Inicijalna saznanja su se oslanjala isključivo na uzgojive ekstremofilne predstavnike arheja, sve do razvoja sofisticiranijih molekularnih metoda pretraživanja genoma u okolišu. Njima se ispostavilo da arheje obitavaju u gotovo svim okolišima i to u znatnoj zastupljenosti. Recentnijih desetljeća se ponajviše proširilo znanje o njihovoj genetskoj raznolikosti i sličnostima s eukariotskom domenom. Monofilija svih grupa još uvijek je predmet istraživanja te veoma često se pronalaze dublja grananja grupa ili novi razredi. Fiziološki, arheje sadrže karakteristike nalik bakterijama, karakteristike nalik eukariotima te potpuno individualne značajke. Štoviše, sličnije su eukariotima nego bakterijama na molekularnoj razini. Otkriće Asgard supergrupe arheja približava nas spoznaji događaja tijekom postanka i ranog razvoja eukariota. Sukladno tome, ustanovljeno je da su eukarioti ogranak arhealne domene, kao potomci Asgard arheja i bakterijskih endosimbionata. Potpuni opseg eukariotskih značajki koje možemo pripisati arhealnom pretku predmet su mnogih teorija. Njih će jedino razlučiti daljnje proširenje filogenetske raznolikosti te buduće kultivacije arheja.

Ključne riječi: arheje, raznolikost, ekologija, filogenija, Asgard, evolucija, eukariogeneza, LECA

10. Summary

Only for the past 4 decades, archaea have been recognised as a separate domain of life, being classified as bacteria beforehand. Our initial findings have exclusively relied upon cultivatable extremophilic representatives of archaea, up until the development of more sophisticated molecular methods for surveying environmental genomes. Their use made apparent that archaea appear in all environments and in substantial quantities. In the recent decades we have most expanded our knowledge about their genetic diversity and their similarities with the domain of eukaryotes. The monophyly of all groups is still a subject of research and, very often, deeper branchings or new phyla are being found. Physiologically, archaea possess bacterial-like characteristics, eukaryote-like characteristics and distinctly archaeal properties. Furthermore, they are more alike eukaryotes than bacteria on the molecular scale. The discovery of the Asgard superphylum has brought us closer to understanding events that happened during eukaryogenesis. Following that notion, it has been established that eukaryotes are a branch of the archaeal domain, as descendants of Asgard archaea and bacterial endosymbionts. The full extent of eukaryotic properties which we ascribe to an archaeal ancestor is a subject of many theories. They will only be resolved by further expansion of phylogenetic diversity and future archaeal culturing.

Key words: archaea, diversity, ecology, phylogeny, Asgard, evolution, eukaryogenesis, LECA