

# ПЛАСТИДЫ:

## ОТ РАСТЕНИЙ ДО МОРСКИХ СЛИЗНЕЙ И МОЗГОВЫХ ПАРАЗИТОВ

Каждый из нас знает о хлоропластах со школьных времен – эти структуры в клетках растений ответственны за зеленый цвет нашей планеты и возможность дышать кислородом. Однако не всем известно, что хлоропласты – это лишь одна из разновидностей пластид, возможно, самая «скучная». Когда-то все пластиды были свободноживущими организмами, которые оказались запертыми внутри чужих клеток. Это стало началом запутанной истории их эволюции, которая длится уже миллиарды лет и временами порождает организмы, в существование которых сложно поверить

В клетках мха из семейства бриевых хорошо видны многочисленные зеленые хлоропласты и накопленные в них гранулы крахмала (слева вверху). © Des\_Callaghan

Слева: папоротник. © mini\_malist (I'm off)/Museum Insel Hombroich; красные водоросли. © Fitzgerald Marine Reserve Docent; морской слизень. © Rickard Zerpe

**Ключевые слова:** пластиды, фотосинтез, эндосимбиоз, токсоплазма, динофлагелляты, клеттопласты.

**Key words:** plastids, photosynthesis, endosymbiosis, toxoplasma, dinoflagellates, kleptoplasty

© С. П. Мурсалимов, 2021



МУРСАЛИМОВ Сергей Рамильевич – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории биоинженерии растений Института цитологии и генетики СО РАН (Новосибирск). Автор и соавтор 27 научных работ

В клетках животных и растений, а также некоторых одноклеточных имеются свои внутренние «органы», как и в теле человека. Эти специализированные структуры – *клеточные органеллы* – отделены от основной части клетки и выполняют определенную функцию.

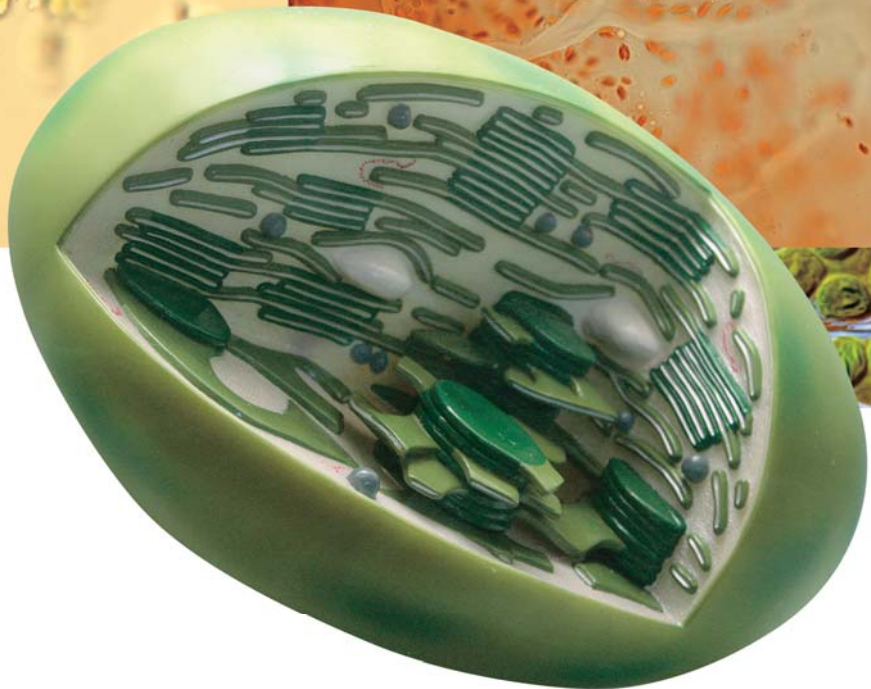
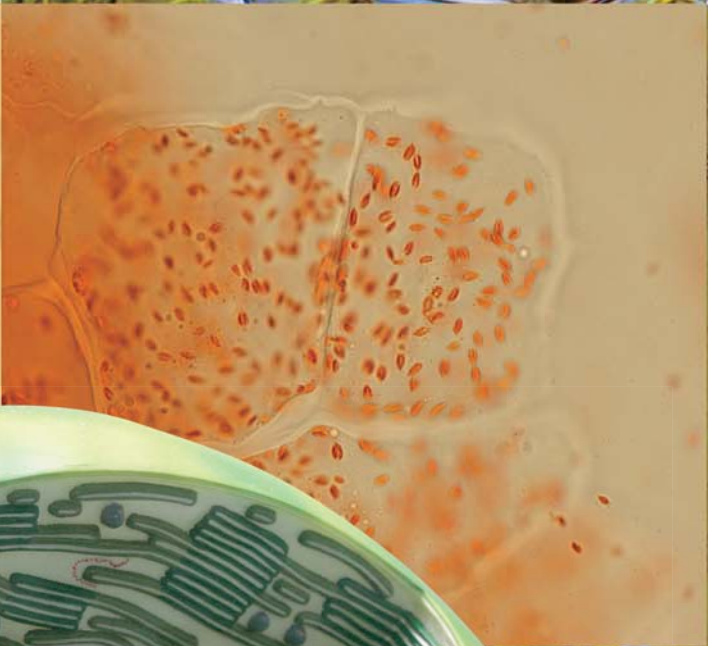
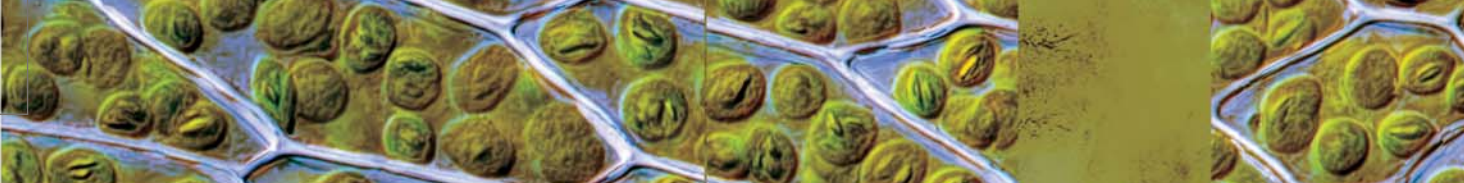
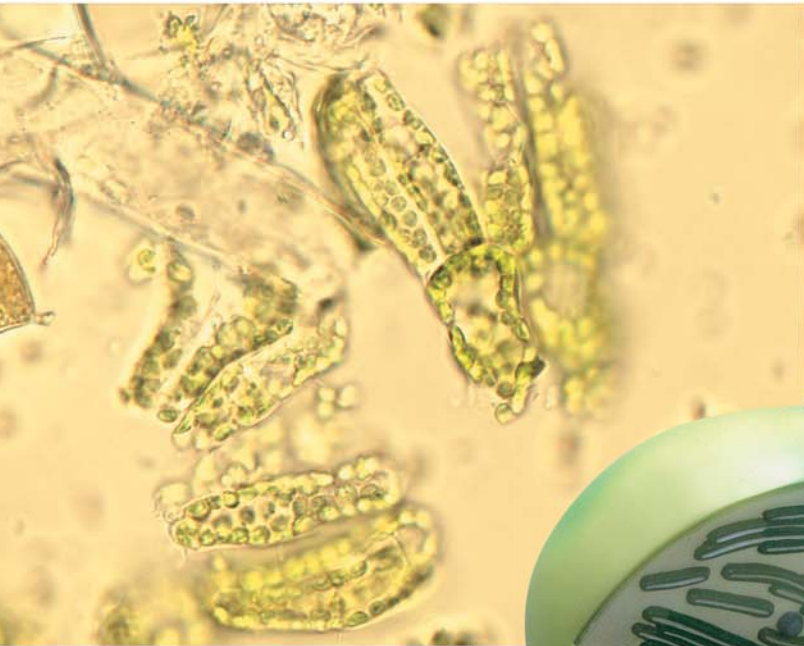
Самой важной органеллой в клетке, конечно же, является ядро, которое содержит хромосомы с закодированной в них генетической информацией. Именно наличие ядра является основной характеристикой, отличающей сложноорганизованные *эукариотические* организмы от примитивных *прокариотических*, у которых нет ядра и других органелл (типичные представители – *бактерии*).

Ядро контролирует все, что происходит в клетке, однако бывают и исключения. Существуют клеточные органеллы, которые имеют большой уровень самостоятельности и не во всем подчиняются ядру. Такие органеллы называются *полуавтономными*, и к ним относятся пластиды. В некоторых отношениях пластиды ведут себя как отдельные независимые организмы – у них есть свои собственные хромосомы и свой аппарат белкового синтеза.

Наиболее распространенным видом пластид являются *хлоропласты*, содержащие зеленый пигмент хлорофилл. Они ответственны за *фотосинтез* – процесс преобразования солнечного света в энергию химических связей органического вещества, который является основным источником энергии для всего живого на нашей планете.

Помимо хлоропластов существует огромное разнообразие пластид. В зависимости от функций и содержащихся в них пигментов пластиды могут быть желтыми или красными, голубыми или бесцветными и даже черными. Только в привычных для нас наземных растениях выделяют





В клетках листьев табака содержатся самые распространенные пластиды – хлоропласты с преобладающим зеленым пигментом хлорофиллом (вверху слева). А хромопласты из кожицы плодов красного перца содержат каротиноиды (вверху справа). Фото автора

Фотосинтез в хлоропластах происходит в стопках мембранных структур – тиллакоидов, которые должны находиться под прямым углом к солнечному свету.  
© Sterilgutassistantin

не менее девяти разновидностей пластид, и куда большее их число встречается у других организмов. При этом пластиды могут сильно отличаться друг от друга по своей структуре и сложности. Так, некоторые из них, в отличие от хлоропластов, окружены не двумя, а тремя и более мембранами, другие могут иметь собственное ядро. А в некоторых случаях пластиды даже могут превращаться в глаза.

Причины такого разнообразия пластид, а также их полуавтономного статуса в клетке нужно искать в далеком прошлом – на заре развития живого мира.

### Счастливым союз

Когда-то очень давно предки пластид были самостоятельными свободноживущими организмами. Они относились к прокариотам, походили на современных *цианобактерий*, которые способны к фотосинтезу и встречаются повсеместно, и имели строение, типичное для бактерий. У них не было не только оформленного ядра, но и других органелл, таких как *митохондрии* (клеточные энергоустановки). Их генетический материал был представлен кольцевой хромосомой, которая просто плавала внутри клетки. Тем не менее эти организмы были способны к фотосинтезу, хотя по эффективности уступали современным растениям. Это, кстати говоря, не помешало им устроить кислородную катастрофу – глобальное изменение состава атмосферы Земли, произошедшее в самом начале *протерозоя*, т.е. около 2,5 млрд лет назад. Результатом этого события стало появление в составе атмосферы свободного кислорода, что вызвало значительный эволюционный скачок в развитии живого мира нашей планеты.

Другими словами, предки пластид изменили правила игры на доисторической Земле и подготовили ее к появлению более сложных форм жизни. А современные цианобактерии, по своей организации не слишком от них

### КРАСНЫЕ, СИНИЕ, ЧЕРНЫЕ

Своим ярким цветом знакомые всем морковь и помидоры обязаны особой разновидности пластид – *хромопластам*, которые содержат желтые, оранжевые и красные пигменты *каротиноиды*. В свою очередь у *красных водорослей* в пластидах накапливаются красные пигменты *фикобилины*, которые маскируют хлорофилл и наряду с ним участвуют в фотосинтезе. Можно представить, что если бы в ходе эволюции наземные растения пошли по пути красных водорослей, то Земля была бы покрыта «марсианскими» лесами всех оттенков красного цвета. А вот если бы деревья и травы последовали примеру *глаукофитовых водорослей*, окружающие нас пространства были бы «раскрашены» синим и голубым, благодаря пигментам *фикоцианину* и *аллофикоцианину*.

А можете ли вы представить леса черного цвета? Удивительно, но в принципе такое возможно: черные пластиды были открыты в 2020 г. специалистами новосибирского Института цитологии и генетики СО РАН в зернах одной из разновидностей ячменя. Эти пластиды накапливают меланин – тот самый пигмент, который делает кожу смуглой, а волосы темными и защищает нас от ультрафиолетового излучения. Оказалось, что у растений тоже есть меланин, и за его образование и накопление ответственны особые пластиды – *меланопласты* (Shoeva *et al.*, 2020). Черные пластиды помимо меланина содержат хлорофилл (его зеленый цвет маскируется черным пигментом) и способны к фотосинтезу, так что полностью черные растения теоретически могли бы существовать, хотя в реальности этот пигмент накапливается только в отдельных частях растений.

Что до бесцветных пластид, то у них нет пигментов для фотосинтеза, однако их функции не менее важны – это синтез и накопление различных веществ. Например, крахмала, как это делают *амилопласты* растений

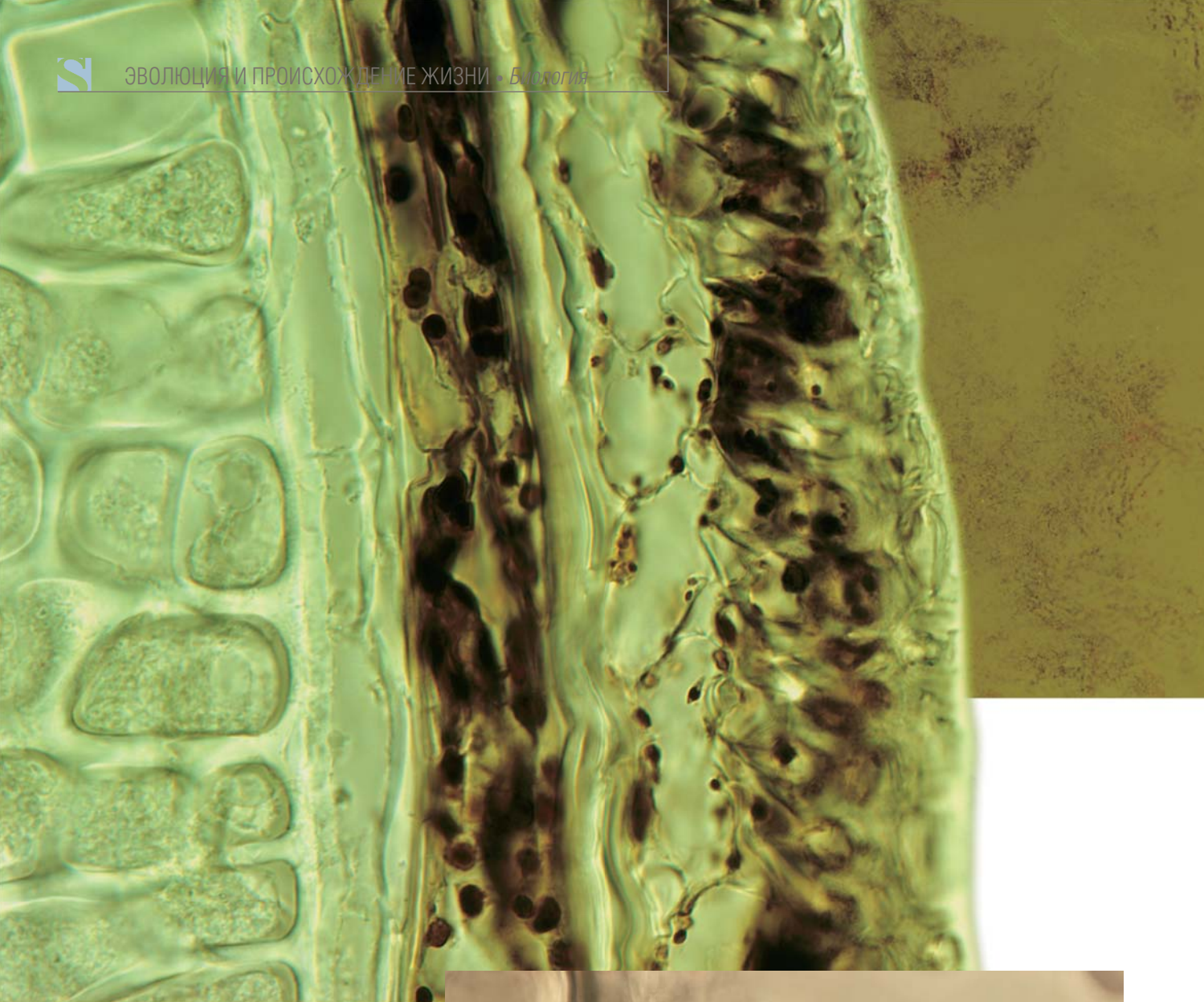


Красные приливы у побережья г. Бенгела (Ангола) вызваны бурным размножением красных водорослей.  
© G. C. Pitcher, S. Bernard and J. Ntuli (Oceanography, 2008)

В клетках глаукофитовых водорослей *Glaucozystis nostochinearum* видны пластиды с голубыми пигментами. © CENTRAL DATACORE





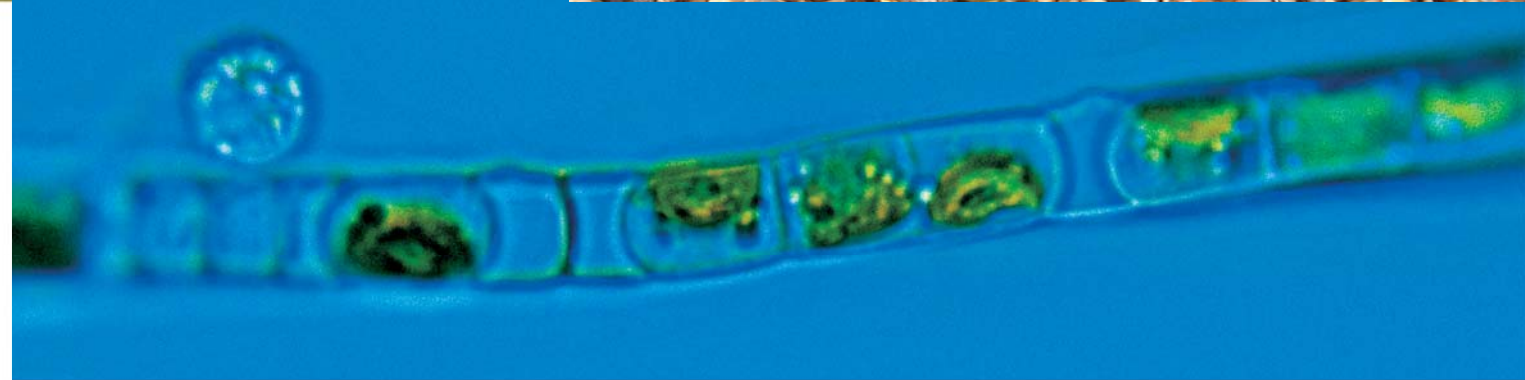


Уникальные черные пластиды (меланопласты) в клетках зерен ячменя содержат пигмент меланин (вверху). Они способны к фотосинтезу благодаря наличию хлорофилла. А бесцветные пластиды (амилопласты) в клетках клубня картофеля играют роль «кладовых» — они набиты зернами крахмала. Фото автора



отличающиеся, до сих пор успешно соревнуются с эволюционно продвинутыми растениями, производя до 40% всего выделяемого в атмосферу кислорода.

Самостоятельная жизнь предков пластид продолжалась до тех пор, пока приблизительно 2 млрд лет назад они не были поглощены хищной эукариотической клеткой. По каким-то причинам она не стала переваривать пойманных бактерий — так наши предки пластид оказались заточенными внутри другой клетки, не утратив при этом способность к фотосинтезу. В итоге выиграли все: поглощенные предки пластид получили надежную защиту, а хищник — новый, практически неограниченный источник энергии. Это оказалось мощным



эволюционным преимуществом для всех участников, так что, пожертвовав независимостью, они начали вести новую совместную жизнь.

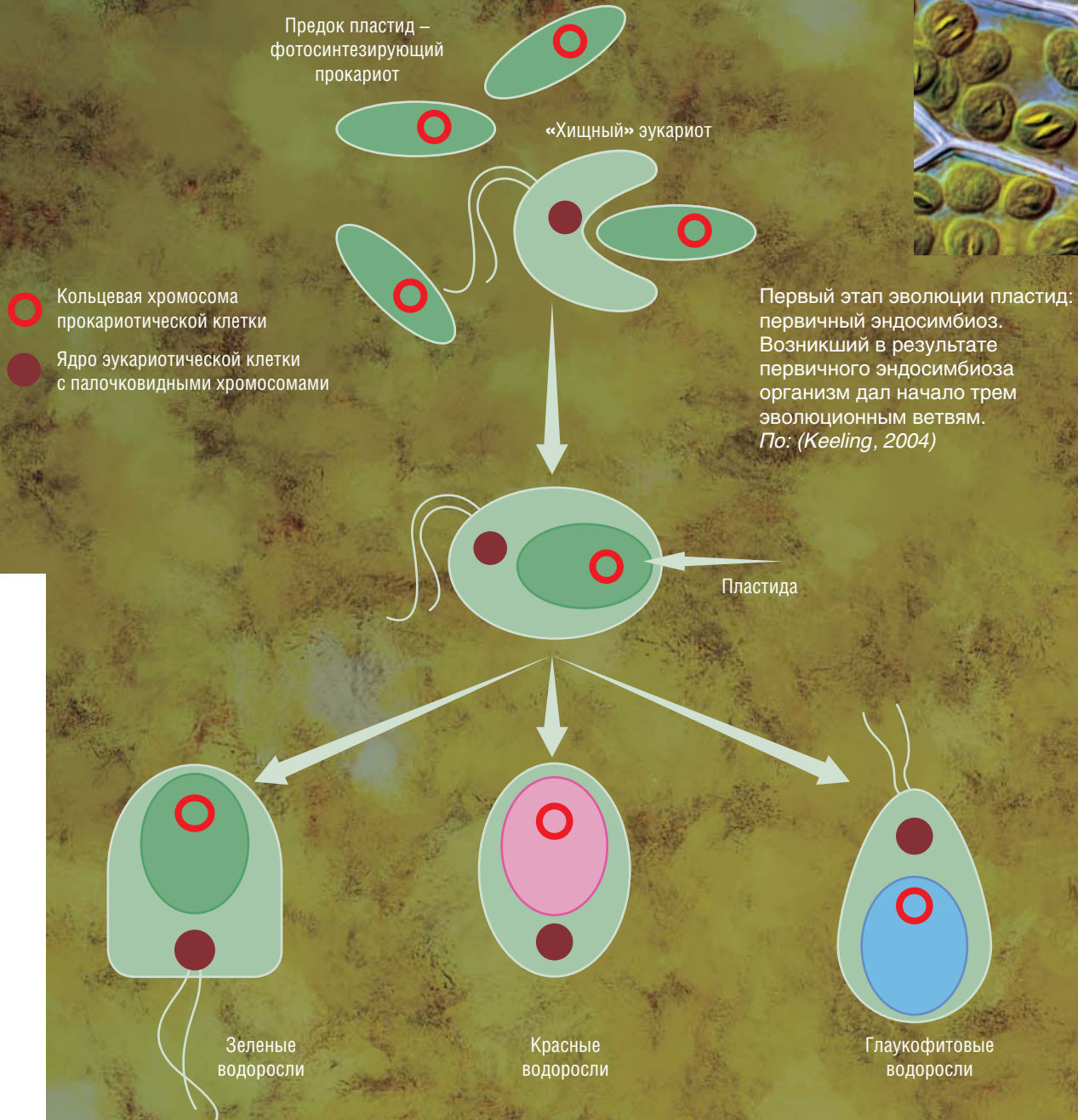
Явление, когда один организм живет внутри другого и оба получают выгоду от сожительства, называется *эндосимбиозом*. И наш случай, кстати сказать, не уникальный. Таким же образом миллиарды лет назад произошли и митохондрии, которые есть и в человеческих клетках. Предками митохондрий были дальние родственники современных риккетсий, к которым относятся такие бактерии, как возбудители *сыпного тифа* и *клещевых риккетсиозов*.

Зеленые водоросли — одно- и многоклеточные эукариотические организмы с фотосинтезирующими хлоропластами, в свое время дали начало всем высшим растениям, у которых сегодня насчитывают девять разновидностей пластид. На фото — представители современных родов зеленых водорослей *Boergesenia* и *Ulothrix*. © B.navez; Javier Santander

Конечно, эндосимбионты не сразу превращаются в клеточные органеллы — для этого требуются миллионы лет. Современные цианобактерии, к примеру, продолжают селиться в клетках водорослей, папоротников и губок, как и предки пластид. Однако на этом этапе своей эволюции они легко могут отделиться и вновь начать жить самостоятельно.

Но чем дольше продолжается совместное сожительство, тем больше каждый из организмов приспосабливается друг к другу и тем сложнее им пуститься в «одиночное плавание». Пластиды наземных растений, как и митохондрии человека, уже нельзя отделить от клеток, в которых они обитают, — оба компаньона по отдельности не выживут. Основным свидетельством утраты самостоятельности является тот факт, что, хотя пластиды и сохранили собственные кольцевые хромосомы, большая часть





Один из самых впечатляющих примеров эндосимбиоза – одноклеточный организм *Mixotricha paradoxa*, который сам является симбионтом термитов и живет в их кишечнике, помогая переваривать целлюлозу. *Mixotricha* не имеет пластид или митохондрий, однако является домом сразу для четырех видов эндосимбиотических бактерий. Эти бактерии вырабатывают энергию и помогают переваривать пищу, а **жгутиковые бактерии** (родственники **бледной трепонемы** – возбудителя сифилиса) помогают *Mixotricha* передвигаться (Wenzel et al., 2003)



Древние одноклеточные родственники современных красных водорослей, получившие свои пластиды в результате поглощения фотосинтезирующих бактерий, в дальнейшем сами превратились в эндосимбионтов. Вверху – многоклеточные красные водоросли родов *Prionitis* и *Plocamium*, выброшенные приливом. © Fitzgerald Marine Reserve Docent

генов была перенесена с этих хромосом на хромосомы клетки-хозяина, которые располагаются в его ядре.

Так возникли первые клетки, содержащие пластиды, и это событие получило название *первичного эндосимбиоза*. Среди них были зеленые водоросли (предки наземных растений), красные водоросли и глаукофиты. Однако история пластид на этом далеко не закончилась: за первичным эндосимбиозом последовал новый этап эволюции – *вторичный эндосимбиоз*.

### От партнерства – к рабству

Красные водоросли, получившие свои пластиды в результате первичного эндосимбиоза, решили не останавливаться на достигнутом и поучаствовали в эндосимбиозе еще несколько раз. Вот только роль у них поменялась. По уже описанной схеме они были поглощены другими хищными одноклеточными эукариотами и сами превратились в эндосимбионтов, сохранив при этом пластиды, полученные ранее.

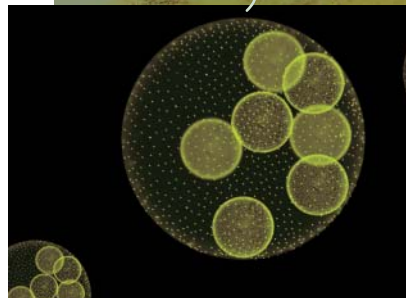
Однако превращение красных водорослей в новые клеточные органеллы было не таким простым, как

раньше, – они, как и хищная клетка, их поглотившая, относились к сложным эукариотическим организмам, пусть и одноклеточным. Поэтому получившейся клетке пришлось решать сложные проблемы, чтобы не только сохранить, но и эффективно использовать новые органеллы.

Во-первых, в этой клетке оказалось сразу два ядра из разных организмов (не считая отдельного генома пластид в самой глубине этой «матрешки»). Поэтому новые хозяева в ходе эволюции пытались избавиться от одного из ядер, но не у всех это получилось. Пример – *криптофиты*, одноклеточные фотосинтезирующие эукариоты, всего около 165 видов. У них есть свое ядро и митохондрии, пластиды, а также редуцированное ядро бывшей красной водоросли – настоящее эукариотическое, но в миниатюре. Такое мини-ядро (*нуклеоморф*) имеет несколько механизмов защиты, не позволяющих клетке-хозяину от него избавиться.

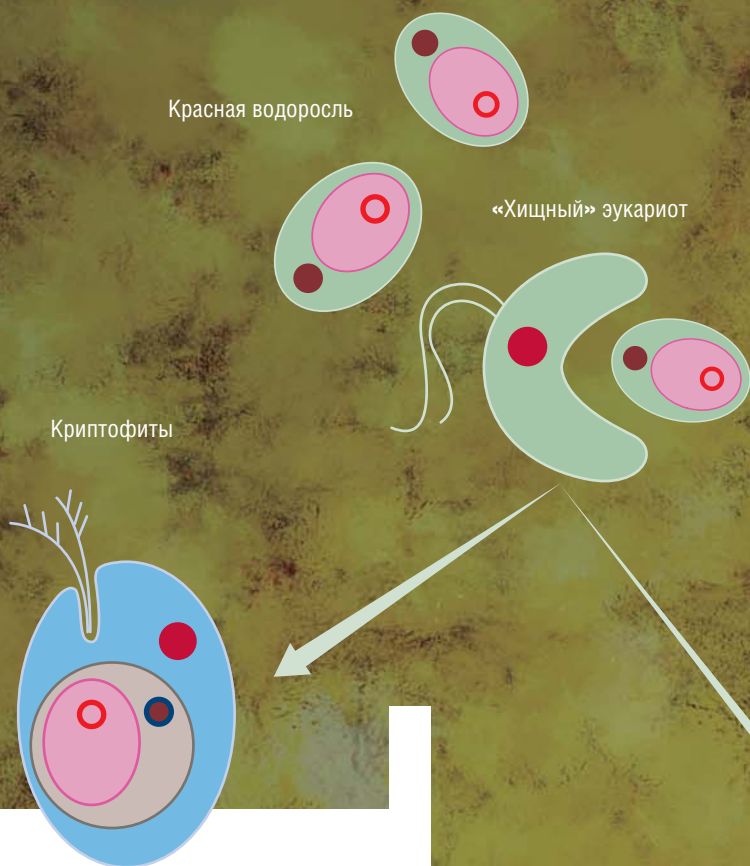
Во-вторых, существенная проблема «матрешки», образовавшейся в результате вторичного эндосимбиоза, – изолированность от цитоплазмы пластид, окруженных сразу четырьмя мембранами (две мембраны достались от первичной пластиды, плюс мембрана, окружавшая клетку первого хозяина, и, наконец, мембрана пищеварительной вакуоли второго хозяина), что очень мешает прямому взаимодействию. Для эффективного фотосинтеза и контроля над своим приобретением новым хозяевам пришлось изобрести и новый способ молекулярного транспорта.

Так появились особые поровые белки, встроенные в мембраны, – настоящие «ворота», через которые в двух направлениях идет транспортный поток.



© Zappys Technology Solutions; Eric Guinther; ja>User:NEON

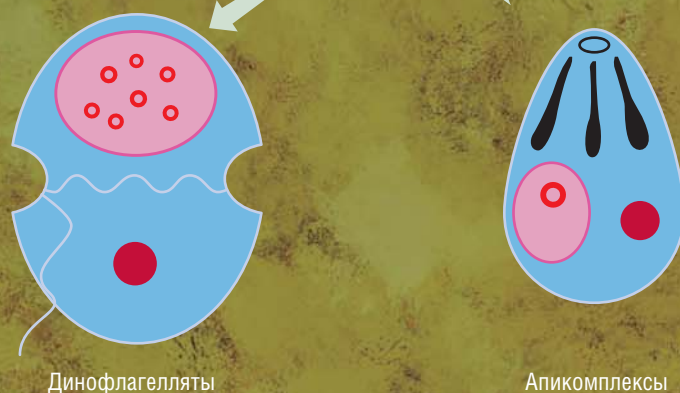




Второй этап эволюции пластид: вторичный эндосимбиоз. В ходе него красные водоросли сами превратились в клеточные органеллы внутри других эукариотических организмов. В результате получилось что-то вроде матрешки: в одном эукариоте скрывается другой, в котором, в свою очередь, «сидят» останки древнего прокариота. По: (Keeling, 2004)

- Пластида красной водоросли
- Хромосома пластиды
- Ядро красной водоросли
- Ядро второго хозяина-эукариота
- Нуклеоморф

Ядро бывшей красной водоросли, доставшееся криптофитам вместе с пластидами (нуклеоморф), устроено чрезвычайно интересно. Это самое маленькое клеточное ядро из всех эукариотических, известных на сегодня: в нем всего три хромосомы, а большая часть генов «переехала» на местожительство в ядро нового хозяина. Гены, оставшиеся в нуклеоморфе криптофитов, очень редко мутируют, к тому же у них есть механизмы, не позволяющие перенести их в хозяйское ядро без утраты работоспособности. Благодаря таким уловкам ядро красной водоросли продолжает существовать, несмотря на то, что новый хозяин всеми силами пытается от него избавиться



Криптофитовые водоросли покрыты особым пластинчатым покровом, что хорошо видно с помощью сканирующей электронной микроскопии (справа), и имеют два неравных жгутика, обеспечивающих им подвижность. © CSIRO

При этом у белков-переносчиков имеется специальный ключ – короткая аминокислотная последовательность на конце молекулы, которая отщепляется после перехода через мембрану. И для каждой из четырех мембран нужен свой «ключ».

Таким образом, некогда свободноживущие предки пластид, «решившие» взаимовыгодно и на условиях равноправия жить внутри другой клетки, в результате вторичного эндосимбиоза оказались в подчиненном положении и полностью утратили «право голоса». Новый хозяин может делать с ними все, что ему вздумается, в чем можно убедиться на нижеследующих примерах.

### На службе у паразитов

Вторичный эндосимбиоз породил большое число удивительных видов, включая пользующихся дурной славой *апикомплексов* – группу паразитических организмов, к которым относятся возбудители опасных заболеваний человека и животных, таких как *малярия* и *токсоплазмоз*.

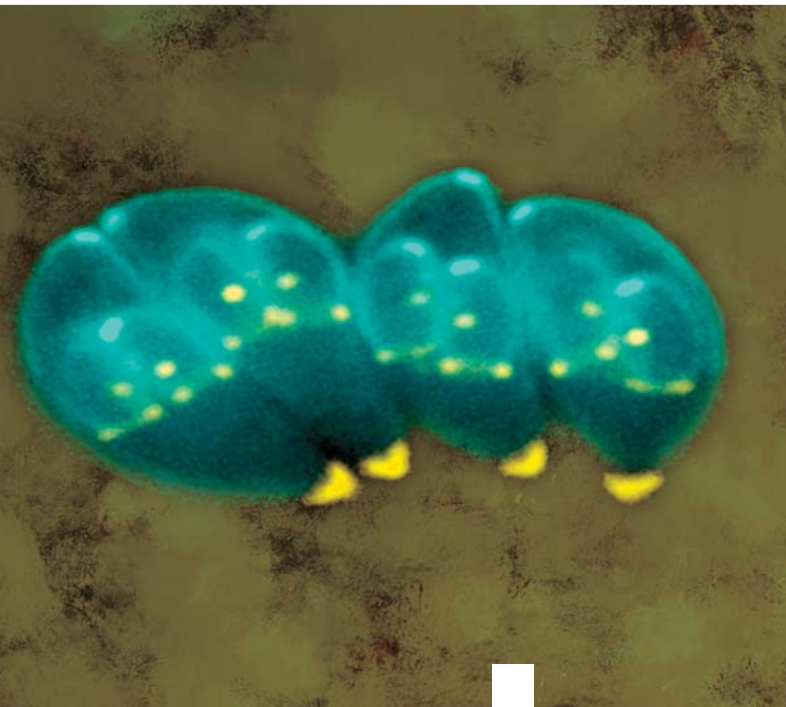
*Малярийный плазмодий* не нуждается в представлении. Именно эти эукариотические одноклеточные

превращают комаров в самых смертоносных животных на планете, убивая сотни тысяч человек ежегодно.

Другой представитель апикомплексов – *токсоплазма* – менее известна широкой публике, что не делает ее менее опасной. У взрослых людей вызываемое токсоплазмозом заболевание – *токсоплазмоз* – имеет хроническое бессимптомное течение и угрожает летальным исходом лишь больным с иммунодефицитом. По-настоящему болезнь опасна во время беременности, поскольку паразит легко может проходить через плаценту, поражая развивающийся плод, что приводит к порокам развития и даже гибели эмбриона. И все же для подавляющего большинства людей заражение токсоплазмозом не является смертным приговором: самая большая неприятность в том, что, однажды заразившись токсоплазмозом, избавиться от нее уже невозможно.

С точки зрения эволюции эти организмы интересны тем, что они также имеют пластиды, хоть они и изменились до неузнаваемости. Их пластиды превратились в *апикопласты* – разновидности, окруженные четырехслойной мембраной и полностью утратившие все фотосинтезирующие пигменты. Да и зачем паразитам фотосинтез, если у них нет доступа к свету, зато





Этап размножения токсоплазмы (*Toxoplasma gondii*): внутри материнских клеток паразита строятся цитоскелетные каркасы дочерних клеток. Зеленым цветом помечен белок, из которого состоят микротрубочки.  
© Ke Hu and John M. Murray

есть неограниченный источник питательных веществ в виде тканей хозяина?

Несмотря на то, что пластиды утратили свою первоначальную функцию фотосинтеза, избавляться от них паразиты не стали: эти органеллы играют у них жизненно важную роль в метаболизме жиров. Апикопласты, как и другие пластиды, по-прежнему имеют свой собственный геном в виде кольцевой хромосомы, хотя и значительно усеченный (он кодирует всего несколько белков) (McFadden, Yeh, 2017).

Тот факт, что у паразитов есть пластиды, которые выполняют жизненно важные функции, может стать их «ахиллесовой пятой» при разработке лекарств, так как



Кит, выброшенный на берег в окрестностях с. Лорино (Чукотский автономный округ). Предполагается, что к такому поведению морских млекопитающих может приводить заражение токсоплазмой. Фото И. Питалева

Плазмодий *Plasmodium gallinaceum*, вызывающий малярию у домашней птицы, в тканях малярийного комара. © NIH



у человека и животных пластид нет. Так что можно создать лекарства, направленные только на пластиды, которые будут и эффективными, и безопасными.

## От глазастой клетки – к клеточным пиратам

Если апикомплесы показались вам самыми удивительными организмами с пластидами – самое время познакомиться с *динофлагеллятами*! Этих одноклеточных организмов насчитывается несколько тысяч видов, и в своих экспериментах с пластидами они зашли дальше всех.

Широкой публике динофлагелляты известны тем, что они вызывают «свечение» (*биолюминесценцию*) морской воды, а также «красные приливы», когда морская вода окрашивается в красно-коричневый цвет, а все живое в ней погибает, включая рыб, птиц и морских млекопитающих. Причиной этих феноменов служит бурное размножение динофлагеллят, которые в случае «красных приливов» тратят весь содержащийся в воде кислород и выделяют опасные нейротоксины.

Динофлагелляты также получили свои пластиды в ходе вторичного эндосимбиоза, поглотив красные водоросли, однако их дальнейшая эволюция была удивительно бурной и разнонаправленной. Глядя на все разнообразие пластид динофлагеллят, возникает ощущение, что они никак не могут определиться: быть им фотосинтезирующими организмами, хищниками или паразитами.

У тех динофлагеллят, которые «по старинке» используют пластиды для фотосинтеза, эти органеллы окружены тройной мембраной, а нуклеоморф от первого хозяина не сохранился. При этом геном этих пластид устроен уникальным образом. Вместо типичной кольцевой

## Одноклеточный кукловод

Заражая человека, токсоплазма внедряется в мышцы, сердце, глаза и, в первую очередь, головной мозг, образуя там *цисту* – покоящуюся форму, окруженную плотной защитной оболочкой. Цисты могут сохраняться в теле хозяина на протяжении всей его жизни. Такое поведение может показаться нелогичным, ведь главная цель любого паразита – размножиться, максимально используя ресурсы хозяина.

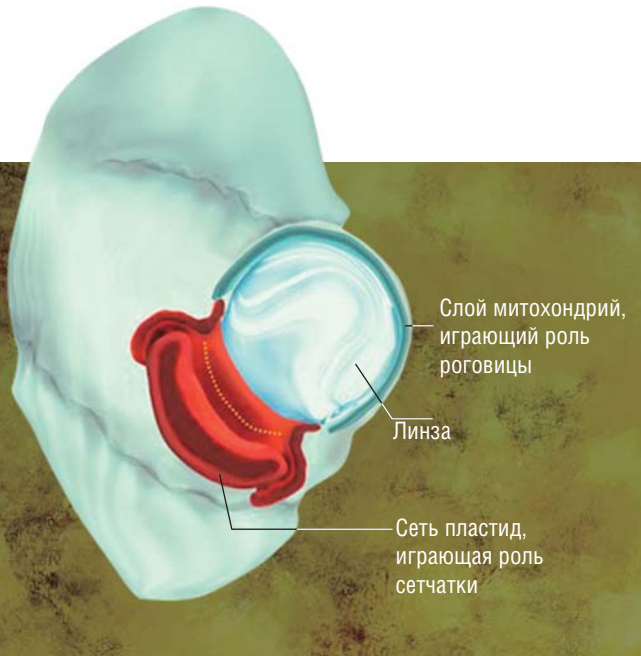
Но дело в том, что конечный хозяин токсоплазмы – вовсе не человек. В своем сложном жизненном цикле паразит меняет нескольких хозяев и, в конечном итоге, мечтает быть съеденным хищником из семейства кошачьих, поскольку только в его кишечнике токсоплазма может размножиться половым путем. Изначально промежуточным хозяином для паразита служили преимущественно грызуны. Токсоплазма попадала в мозг мышей и крыс, тех съедали кошки, в результате чего паразит оказывался в их кишечнике и производил огромное количество яиц. Последние вместе с фекалиями попадали в окружающую среду, где у них был шанс вновь заразить грызуна. Но так было до появления цивилизации.

Благодаря одомашниванию кошек число яиц паразита в окружающей среде резко выросло, а поскольку у токсоплазмы отсутствует специфичность в выборе промежуточного хозяина (главное, чтобы он был теплокровным), началось массовое заражение этим паразитом неспецифических хозяев – разных видов животных, людей и даже птиц. Считается, что сегодня этим паразитом заражено более 60% человечества. Правда, с нами токсоплазме не слишком повезло, так как у наших питомцев практически нет шанса полакомиться человеческим мозгом. Попав туда, паразит оказывается в ловушке. Помимо человека, токсоплазма представляет большую проблему и для морских млекопитающих, так как большое количество яиц паразита попадает в океан со сточными водами. Предполагается даже, что именно заражение токсоплазмой может быть причиной того, что киты и дельфины выбрасываются на берег (Díaz-Delgado *et al.*, 2020).

Тот факт, что у большинства из нас в мозгу находятся цисты паразита, мягко говоря, неприятен. Но на этом плохие новости не заканчиваются. Установлено, что, хотя цисты токсоплазмы не движутся и не растут, они способны выделять химические вещества, влияющие на работу мозга и поведение хозяина. Так, грызуны, зараженные токсоплазмой, перестают бояться кошек и становятся легкой добычей хищника.

Что касается человека, то у зараженных людей отмечена повышенная склонность к риску и снижение скорости реакции. Предполагается, что такие люди чаще страдают невротами и попадают в автомобильные аварии. Однако есть и позитивный момент в этой истории: токсоплазма может помочь в лечении разнообразных заболеваний мозга. Так, было установлено, что грызуны, зараженные токсоплазмой, легче переносят инсульты, у них реже развивается болезнь Альцгеймера (Martínez *et al.*, 2018; Johnson, Koshy, 2020). Что касается наших домашних хищников, то есть мнение, что популярность кошек в современном обществе является следствием высокой инфицированности токсоплазмой, которой не терпится, чтобы ваша кошка вас съела. Другими словами, именно токсоплазма заставляет нас любить котиков и желать контакта с ними. И хотя выводы о влиянии токсоплазмы на поведение человека делаются лишь на основании косвенных данных (поскольку эксперименты по принудительному заражению людей мозговым паразитом, мягко говоря, неэтичны), не стоит относиться к ним легкомысленно. Поэтому когда в следующий раз захотите поцеловать своего кота – позаботьтесь сначала о том, чтобы протестировать его на токсоплазмоз





У некоторых одноклеточных динофлагеллят имеется «глаз» (оцелоид). «Сетчатка» такого глаза формируется пластидами, которые утратили способность к фотосинтезу и стали светочувствительным элементом оцелоида. По: (Hayakawa, 2015)

хромосомы, которая несет все гены сразу, они имеют сотни отдельных кольцевых мини-хромосом, каждая из которых содержит только один ген. Зато все эти мини-хромосомы представлены во множестве (до 500 штук) копий (Zhang *et al.*, 2002). Зачем это нужно – загадка.

А у динофлагеллят из семейства Warnowiaceae пластиды превратились в глаза, точнее, в часть глаза. И вполне полноценного, по устройству соответствующему глазу животных. Но так как сам организм одноклеточный, «роговица» сформирована большим количеством митохондрий, связанных в единую систему, «хрусталик» – мембранами внутриклеточной транспортной системы, а пластиды стали играть роль светочувствительной «сетчатки» (Hayakawa *et al.*, 2015). Глаз внутри клетки, названный *оцелоидом*, позволяет динофлагеллятам, как минимум, оценивать уровень освещенности окружающей среды.

С другой стороны, многие динофлагелляты не нашли применение пластидам и полностью утратили их. Но некоторые из них затем «одумались» и решили

завести пластиды повторно, ворюя их у других организмов (это явление называется *клеттопластией*). Для этого они пошли по проторенному пути: поедая других одноклеточных, у которых есть пластиды, они переваривают все, кроме пластид. Какое-то время (дни и даже месяцы) украденные пластиды выполняют свои фотосинтетические функции, питая нового хозяина, но рано или поздно также перевариваются. Затем процесс повторяется.

Некоторые динофлагелляты даже умудряются воровать у вора. Так, динофлагеллят *Dinophysis acuminata* поедает инфузорию *Myrionecta rubra* и забирает себе ее пластиды, при этом сама инфузория ранее украдала эти пластиды у криптофита *Teleaulax amphioxeia* (Minnhagen *et al.*, 2011). Ну а криптофиту эти пластиды достались в ходе вторичного эндосимбиоза от красных водорослей, которые когда-то поглотили свободноживущих предков пластид. Вот такие «пирогии»... с пластидами.

Но динофлагелляты не были бы динофлагеллятами, если бы остановились только на краже чужих пластид. Оказалось, что эти клеточные пираты могут красть митохондрии и даже ядра из клеток других видов (Yamada *et al.*, 2019). Так поступают представители группы *динотомов* в отношении диатомовых водорослей, причем иногда они могут красть органеллы сразу у нескольких видов.

В некоторых случаях краденые органеллы остаются лишь до следующего деления клетки-хозяина, но у отдельных видов они начинают жить внутри нового хозяина как ни в чем не бывало. В последнем случае грань между клеттопластией и *третичным* (!) эндосимбиозом становится очень тонкой. Вполне вероятно, что через парочку миллионов лет они станут неразлучны, открыв новую страницу в эволюции динофлагеллят.

**Клеттопластия (кража пластид у других организмов для использования в своих целях) распространена в природе довольно широко и обнаружена даже у многоклеточных организмов. Яркий пример – морские слизни. Эти моллюски захватывают хлоропласты водорослей, которыми питаются, и сохраняют их в специальном органе (Marie *et al.*, 2017). Там хлоропласты живут и активно фотосинтезируют – благодаря такому дополнительному источнику энергии слизни могут жить без еды до года! Украденные хлоропласты не сохраняются внутри моллюска всю его жизнь, но им на смену постоянно приходят новые**

Таким образом, существование всего разнообразия современных пластид является следствием одного акта первичного эндосимбиоза, произошедшего миллиарды лет назад.

Однако предки пластид вряд ли могли представить, какая судьба их ожидает, когда соглашались на взаимовыгодное сожительство со своим первым хозяином, и как глубоко в конце концов они окажутся внутри этой клеточной «матрешки». Важен итог: некогда свободноживущие организмы стали неотъемлемым компонентом одноклеточных животных, водорослей и наземных растений, радикально изменив облик нашей планеты.

И конца этой драматичной истории приобретений, изменений, потерь и краж пластид не предвидится. Нам неизвестно, сколько еще актов эндосимбиоза с участием пластид может произойти, но можно быть уверенными – их эволюция не закончилась.

В заключение подчеркнем, что читателю была представлена лишь упрощенная версия эволюционной истории пластид, которая в реальности гораздо сложнее и запутаннее, и исследования в этой области постоянно добавляют к ней все новые и новые удивительные детали.

У морского слизня (*Costasiella kuroshimae*) украденные хлоропласты находятся в листообразных выростах на поверхности тела, что увеличивает эффективность фотосинтеза. © Rickard Zerpe

*Лумератипа*

Hayakawa S., Takaku Y., Hwang J. S., et al. Function and Evolutionary Origin of Unicellular Camera-Type Eye Structure // PLoS ONE. 2015. V. 10(3). P. e0118415.

Keeling P.J. Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts // American Journal of Botany. 2004. V. 91(10). P. 1481–1493.

Marie E., Laetz J., Wägele H. Chloroplast digestion and the development of functional kleptoplasty in juvenile Elysiatimida (Risso, 1818) as compared to short-term and non-chloroplast-retaining sacoglossan slugs // PLoS One. 2017. V. 12(10). P. e0182910.

McFadden G.I., Yeh E. The apicoplast: now you see it, now you don't // Int. J. Parasitol. 2017. V. 47(2-3). P. 137–144.

Minnhagen S., Kim M., Salomon P.S., et al. Park Active uptake of kleptoplastids by *Dinophysis caudata* from its ciliate prey *Myrionecta rubra* // Aquatic Microbial Ecology. 2011. V. 62(1). P. 99–108.

Shoeva O. Y., Mursalimov S. R., Gracheva N. V., et al. Melanin formation in barley grain occurs within plastids of pericarp and husk cells // Sci. Rep. 2020. V. 10. P. 179.

Wenzel M., Radek R., Brugerolle G., et al. Identification of the ectosymbiotic bacteria of *Mixotricha paradoxa* involved in movement symbiosis // European Journal of Protistology. 2003. V. 39. N. 1. P. 11–23.

Yamada N., Bolton J. J., Trobajo R., et al. Discovery of a kleptoplastic 'dinotom' dinoflagellate and the unique nuclear dynamics of converting kleptoplastids to permanent plastids // Sci. Rep. 2019. V. 9. P. 10474.

Zhang Z., Cavalier-Smith T., Green B. R. Evolution of dinoflagellate unigenic minicircles and the partially concerted divergence of their putative replicon origins // Mol. Biol. Evol. 2002. V. 19(4). P. 489–500.