

STRESZCZENIE

Powstanie mitochondriów było jednym z najważniejszych wydarzeń w historii życia na Ziemi. Wchłonięta komórka bakteryjna, przekształcona następnie w mitochondrium zachowała swój genom, który następnie uległ licznym modyfikacjom. Na skutek masowej utraty i licznych transferów genów do genomu jądrowego, autonomiczna bakteria uległa ostatecznie przekształceniu w organellum, które znamy dzisiaj. W efekcie zmian zachodzących niezależnie w różnych liniach ewolucyjnych obserwujemy bardzo dużą różnorodność genomów mitochondrialnych na poziomie struktury jak i pod względem zawartości genów. W większości przypadków mitochondrialny DNA zachował kolisty kształt, nie jest to jednak jedyna jego obserwowana forma – w mitochondriach niektórych eukariontów obserwujemy cząsteczki liniowe, a w skrajnych przypadkach, w zredukowanych organellach pochodzenia mitochondrialnego, genom został całkowicie utracony. W niniejszym artykule omawiamy różnorodność struktur genomów mitochondrialnych w obrębie największych grup Eukarya.

WPROWADZENIE

Jednym z najważniejszych wydarzeń w historii życia na Ziemi było powstanie mitochondriów. Pierwszym etapem tego procesu była endosymbioza pomiędzy organizmem protoeukariotycznym a endosymbiotyczną alfa proteobakterią, która uległa następnie przekształceniu w funkcjonalne organellum [1]. Wszystkie mitochondria pochodzą z jednego takiego zdarzenia, które najprawdopodobniej miało miejsce około 1,5 miliarda lat temu [2,3]. W efekcie komórka gospodarza zyskała zdolność do oddychania tlenowego, co znacznie zwiększyło jej budżet energetyczny, a w dalszej perspektywie umożliwiło rozwój różnorodności życia eukariotycznego [4]. W analogiczny sposób powstały chloroplasty roślin, które powstały nieco później w wyniku endosymbiozy między przodkiem roślin a sinicą [5].

Ze względu na bakteryjne pochodzenie, mitochondria posiadają własny genom (również mitochondrialne DNA – mtDNA lub mitogenom). Przemiana endosymbionta w mitochondrium wiązała się z utratą jego autonomii i zmniejszeniem genomu. Redukcja ta jest efektem dwóch zjawisk: utraty wielu genów oraz transferu części z nich do genomu jądrowego gospodarza [6]. Proces redukcji genomu jest typowym zjawiskiem dla pasożytów i symbiontów wewnątrzkomórkowych. Przykładowo, alfa proteobakteria *Rickettsia prowazekii*, wywołująca tyfus plamisty, utraciła około połowy genów typowych dla jej niepaszytniczych krewnych. Utracone zostały geny odpowiedzialne m.in. za syntezę nukleotydów i aminokwasów, czy katabolizm beztlenowy, natomiast zachowane zostały geny związane z oddychaniem tlenowym [6].

Utrata genów wiąże się z mechanizmem nazywanym „zapadką Müllera”. Polega on na gromadzeniu się niekorzystnych mutacji w sytuacji braku występowania rekombinacji genetycznej w organizmach rozmnażających się bezpłciowo. Efektem nagromadzenia niekorzystnych mutacji jest nieodwracalna degeneracja genetyczna. „Zbędne” z adaptacyjnego punktu widzenia geny najpierw ulegają przekształceniu w pseudogeny, a następnie całkowitemu zanikowi. Rezultaty działania tego mechanizmu można zaobserwować u wspomnianej *R. prowazekii*, a także w mitochondriach. W wielu przypadkach rolę utraconych genów mitochondrialnych przejęły te już obecne w genomie jądrowym lub nabyte z innego źródła, np. od wirusów. Geny, które zostały przeniesione do jądra odpowiadają głównie za takie procesy jak biosynteza, metabolizm i ekspresja genomu mitochondrialnego. Natomiast zastąpione genami eukariotycznymi lub wirusowymi zostały geny odpowiedzialne za transport z mitochondrium i do niego, oraz regulujące procesy metaboliczne. Podsumowując, integracja szlaków metabolicznych endosymbionta i jego gospodarza wymagała zajścia skomplikowanych przemian ewolucyjnych obu genomów [6].

mgr Maria Jagielska¹,

mgr Paweł Hałakuc¹,

dr Magdalena Płecha²,

dr hab. Rafał Milanowski,
prof ucz.¹✉

¹Instytut Biologii Ewolucyjnej, Wydział Biologii, Uniwersytet Warszawski

²Pracownia Bioinformatyki Grzybów, Instytut Biochemii i Biofizyki Polskiej Akademii Nauk

https://doi.org/10.18388/pb.2021_486

✉ autor korespondujący: r.milanowski@uw.edu.pl

Słowa kluczowe: genom mitochondrialny, mtDNA, mitogenom, mitochondrium

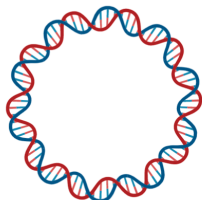
Wykaz skrótów: mtDNA – mitochondrialne DNA; MROs – organelle pochodzące od mitochondriów; ORF – otwarta ramka odczytu

Podziękowania: Praca powstała podczas realizacji projektu badawczego 2021/41/N/NZ8/03760 finansowanego przez Narodowe Centrum Nauki.

TYP 1

**Koliste cząsteczki długości
11-28 kpz**

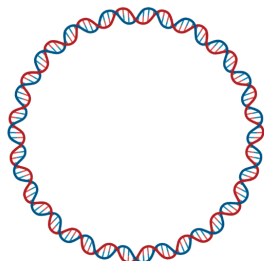
(krótkie odcinki międzygenowe, brak intronów)



TYP 2

**Koliste cząsteczki długości
22-100 kpz**

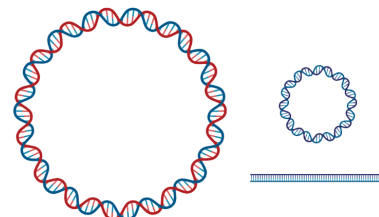
(dłuższe odcinki międzygenowe, obecne introny)



TYP 3

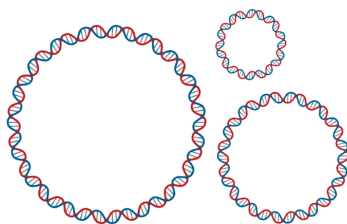
**Koliste cząsteczki długości
powyżej 22 kpz**

(obecność dodatkowych cząsteczek
plazmidopodobnych)



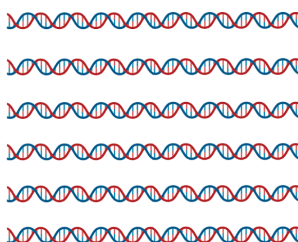
TYP 4

**Pula heterogenicznych
kolistych cząsteczek**



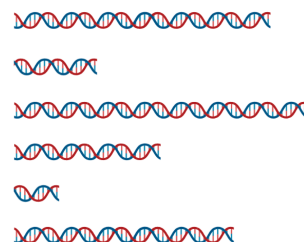
TYP 5

**Pula homogenicznych
liniowych cząsteczek**



TYP 6

**Pula heterogenicznych
liniowych cząsteczek**



Rycina 1. Typy strukturalne genomów mitochondrialnych. Przygotowano z wykorzystaniem BioRender.com

Mitochondrialne DNA posiada wiele cech charakterystycznych. Pierwszą z nich, która odróżnia go od DNA jądrowego, jest wysoka zawartość par A-T, zazwyczaj sięgająca 60–80% [7]. Rozmiar typowego genomu mitochondrialnego wynosi około 30 kpz (kilopar zasad), co stanowi jedynie około 1% długości genomu obecnego u bakteryjnego przodka. Jednocześnie wśród genomów mitochondrialnych obserwowany jest bardzo szeroki zakres różnorodności ich całkowitej długości. Jeden z najmniejszych znanych mitogenomów ma wielkość 6 kpz i występuje u pasożytniczego pierwotniaka, zarodźca malarii (*Plasmodium falciparum*), zaś największe mogą osiągać rozmiary aż do 11,3 Mpz jak u rośliny z rodzaju goździkowatych, lepnicy smułki (*Silene conica*) [5,8]. Co więcej, w odróżnieniu od genomu jądrowego, który występuje najczęściej w postaci licznych liniowych chromosomów w jednej (organizmy haploidalne) lub dwóch (organizmy diploidalne) kopiach, genom mitochondrialny składa się zwykle z jednego typu cząsteczki w licznych kopiach [9]. Może ich być od 10 do ponad 1000 kopii w pojedynczej komórce [7]. W genach mitochondrialnych nie występują charakterystyczne dla genów jądrowych introny spliceosomalne. Natomiast mogą w nich być obecne samowycinające się introny grupy I lub II, w których obrębie często mogą być obecne otwarte ramki odczytu (ORF).

Kodują one białka biorące udział w wycinaniu intronów z transkryptów oraz w ich rozprzestrzenianiu się. Należy też wspomnieć, że w genomach mitochondrialnych bardzo często występują odstępstwa od uniwersalnego kodu genetycznego, np. kodon TGA, który w ludzkim czy drożdżowym genomie jądrowym kończy translację, w mtDNA oznacza przyłączenie tryptofanu [7]. Innym nietypowym zjawiskiem związanym z ekspresją genów mitochondrialnych jest edycja transkryptów. Proces ten może zachodzić na trzy sposoby: (1) poprzez insercje/delecje nukleotydów w transkrypcie, (2) poprzez substytucję nukleotydów, gdzie zmiany następują *in situ* poprzez transaminację lub deaminację (najczęściej jest to zamiana C na U lub U na C, a także A na I) oraz (3) poprzez zmianę nieprawidłowo sparowanych nukleotydów na końcach mitochondrialnych tRNA. Edycja transkryptów mitochondrialnych jest zjawiskiem powszechnym, a w jej efekcie cząsteczki RNA mogą różnić się od matrycy DNA w znaczącym stopniu [10]. Ułożenie genomów mitochondrialnych jest kolejną cechą wpływającą na różnorodność genomów. Zwykle są one ściśle upakowane, choć nie jest to regułą. U niektórych organizmów, np. zielenic czy workowców, niezależnie od siebie w toku ewolucji pojawiły się w mtDNA długie regiony międzygenowe zwiększające w znacznym stopniu rozmiary genomów [7].

Pomimo wielu wspólnych cech, genomy mitochondrialne różnią się diametralnie w różnych grupach należących do Eukarya. Ich różnorodność jest dostrzegalna także w obrębie poszczególnych jednostek taksonomicznych. Należy też wspomnieć, że istnieją grupy organizmów pozbawione całkowicie mitochondriów. Mitogenomy, podobnie jak genomy bakteryjne, najczęściej mają strukturę kolistą, chociaż nie jest to jedyna dopuszczalna forma ich organizacji. W swojej pracy badacze Kolesnikov i Gerasimov [11] podsumowali wiedzę, dotyczącą struktury genomów mitochondrialnych u różnych grup Eukarya. Wyróżnili oni sześć typów ich organizacji, które przedstawiono na rycinie 1.

CHARAKTERYSTYKA GENOMÓW MITOCHONDRIALNYCH U EUKARYA

OPISTHOKONTA

Opisthokonta to grupa obejmująca m.in. zwierzęta oraz grzyby [12]. U zwierząt kolisty genom mitochondrialny (typ 1; Ryc. 1), jest zazwyczaj niewielki (15-20 kpz), chociaż znane są też nieco większe genomy, co wynika z ich duplikacji. Wyjątkiem są np. mitogenomy niektórych wszy, składające się z licznych, niewielkich, kolistych minichromosomów [13]. Genom mitochondrialny zwierząt najczęściej zawiera 37 genów – 13 białkowych (białka kompleksu I: *nad1-6*, *nad4L*, kompleksu III: *cob*, kompleksu IV: *cox1-3* i kompleksu V: *atp6*, *atp8*), dwa kodujące rybosomalne RNA (małej i dużej podjednostki rybosomu: *rns*, *rnl*) i 22 transportujące RNA (tRNA). Generalnie u zwierząt mitochondrialny DNA pochodzi wyłącznie lub prawie wyłącznie z komórki jajowej, aczkolwiek istnieją odstępstwa od tej reguły. Szczególny model dziedziczenia DNA mitochondrialnego występuje na przykład u małża *Mytilus galloprovincialis*. U tego mięczaka mitochondrialny DNA pochodzi zarówno od komórki jajowej jak i od plemnika. Co więcej, obydwie genomy różnią się od siebie pod względem sekwencji nukleotydowej, chociaż sama liczba genów jest identyczna [14].

Drugą dużą grupą w obrębie Opisthokonta są grzyby. Ich genomy mitochondrialne osiągają wielkość od około 20 kpz do ponad 200 kpz i są jednymi z najbardziej zróżnicowanych pod względem wielkości [15]. Mitochondrialny DNA w tej grupie ma strukturę kolistą, ale oprócz głównego chromosomu mogą występować także cząsteczki o charakterze plazmidopodobnym (typ 2 i 3; Ryc. 1), aczkolwiek zdarzają się też wyjątki. Na przykład u niektórych gatunków drożdży mitogenomy mają strukturę liniową z odwróconymi powtórzeniami na końcach (typ 5; Ryc. 1) [16]. U grzybów zróżnicowanie w wielkości genomu mitochondrialnego jest obserwowane zarówno pomiędzy gatunkami w obrębie rodzaju, jak i wśród przedstawicieli szczepów w obrębie gatunku. W pierwszym przypadku, różnica ta może wynosić nawet kilkadziesiąt, a w drugim kilkanaście tysięcy par zasad. Dysproporcje te wynikają w dużej mierze z obecności lub braku intronów w genach białkowych oraz z długości regionów międzygenowych i tandemowych powtórzeń [15]. Grzybowe genomy mitochondrialne zawierają standardowo 14 genów białkowych (*cox1-3*, *nad1-6*, *nad4L*, *cob*, *atp6*, *atp8*, *atp9*), dwa geny kodujące rRNA (*rns* i *rnl*) oraz zmienną liczbę genów tRNA (7 do 28). Kompozycja genomu może się jednak różnić od wspomnianego repertuaru, np.

niektóre gatunki drożdży nie posiadają genów kodujących kompleks I łańcucha oddechowego (*cox1*). W genomach mitochondrialnych tej grupy organizmów zaobserwowano częste zmiany w strukturze, m.in. transfer genów do jądra, redukcje i ekspansje genów czy też przypadki nabywania oraz utraty intronów [15].

AMOEBOTAZA

Amebozoa to supergrupa protistów, do których zaliczamy takie gatunki jak: *Dictyostelium discoideum* (śluzowiec będący ważnym organizmem modelowym) czy *Physarum polycephalum*. Genomy mitochondrialne przedstawicieli tej grupy są kolisty (typ 2; Ryc. 1) i osiągają wielkość 29–63 kpz [17]. Mogą one różnić się znacząco pod względem liczby kodowanych białek (12-43), ale u większości przedstawicieli tej grupy genom mitochondrialny zawiera ok. 30 genów białkowych, dwa geny rRNA i zmienną liczbę genów tRNA (13-25). W tym mtDNA obecne są także otwarte ramki odczytu bez znanych homologów u innych organizmów. Najprawdopodobniej kodują one białka, które uległy znacznym zmianom w toku ewolucji i trudno je zidentyfikować na podstawie znanych sekwencji referencyjnych [18]. Skład genomu mtDNA Amebozoa może różnić się nawet pomiędzy blisko spokrewnionymi gatunkami, np. ameba *Balamuthia mandrillaris* posiada geny kodujące podjednostkę alfa i C syntetazy ATP, których brakuje u innych gatunków z tej grupy. U Amebozoa nie ma także jednolitego schematu edycji transkryptów. Znane są gatunki, u których proces ten nie występuje, jak również gatunki, gdzie jest on powszechny. Przykładowo u modelowego organizmu *P. polycephalum* w transkryptach mitochondrialnych obserwuje się insercje ponad 1300 nukleotydów, a także konwersje zasad azotowych [18].

ARCHEPLASTIDA

Do grupy Archeplastida zaliczamy wszystkie organizmy posiadające chloroplasty nabyte na drodze pierwszorzędowej endosymbiozy pomiędzy heterotroficzną komórką eukariotyczną a sinicą, czyli glaukofity, krasnorosty, zielenice i rośliny lądowe [12]. Grupą, która posiada najlepiej reprezentowany zbiór znanych sekwencji genomów mitochondrialnych są właśnie rośliny lądowe. Co ważne, w odróżnieniu od genomów chloroplastowych, mitogenomy roślin lądowych charakteryzują się ogromną zmiennością pod względem struktury i wielkości, nawet w blisko spokrewnionych gatunkach. Bardzo często głównemu chromosomowi zawierającemu pełny zestaw genów towarzyszą mniejsze, przeważnie liniowe cząsteczki plazmidopodobne [19]. Pierwszy poznany roślinny genom mitochondrialny pochodził od wątrobowca porostnicy wielokształtnej (*Marchantia polymorpha*) [20]. DNA mitochondrialny tej rośliny jest kolistą, dużą (ok. 183 kpz; typ 3; Ryc. 1) cząsteczką, kodującą 40 białek (w tym białka rybosomalne) i niekompletny zestaw tRNA. Z kolei pierwszą rośliną okrytonasienną, dla której uzyskano sekwencję mitogenomu był modelowy gatunek rzodkiewnika pospilitego - *Arabidopsis thaliana* (typ 2; Ryc. 1). Genom ten różni się dość znacząco od mtDNA *M. polymorpha*, gdyż zawiera m.in. powtórzenia ulegające rekombinacji oraz, co istotne, fragmenty genomu chloroplastowego. Co więcej, transkrypty ulegają często trans-splicingowi i

edycji. Obecnie dostępnych jest wiele sekwencji mitochondrialnego DNA różnych roślin, głównie tych, które pełnią rolę gospodarczą [2]. Rozmiar cząsteczek mtDNA roślin lądowych zawiera się w bardzo szerokim zakresie, bo od 22 kpz u drzewa mangrowego *Avicennia marina* do 11 Mpz u wspomnianej już wcześniej rekordzistki – lepnicy smułki (*S. conica*) [8]. Tak duże zróżnicowanie długości roślinnych genomów jest efektem zróżnicowanej liczby i długości intronów, regionów powtarzalnych oraz obszarów międzygenowych [19]. U roślin nasiennych pre-mRNA mitochondrialny ulega edycji potranskrypcyjnej polegającej na konwersji cytozyny w uracyl poprzez reakcję deaminacji. Prowadzi to do przywracania właściwych kodonów dla konserwowanych aminokwasów oraz generowania kodonów START/STOP. W przypadku sekwencji pre-tRNA edycja zapewnia właściwe parowanie zasad nukleotydowych. Dzięki temu utrzymana zostaje poprawna struktura drugorzędowa intronów, co umożliwia ich usunięcie, a następnie poprawne zwinięcie tRNA [2].

Genomy mitochondrialne zielenic są zazwyczaj mniejsze niż roślin lądowych, ale także w tej grupie obserwujemy dużą różnorodność pod względem rozmiaru i struktury jak również kompozycji obecnych genów. Najczęściej mtDNA zielenic ma formę kolistą o długości kilkudziesięciu kpz (typ 2; Ryc. 1), koduje do 40 białek, trzy rRNA oraz zmienną liczbę cząsteczek tRNA. Podobnie jak w przypadku roślin wyższych długość genomu nie jest skorelowana z liczbą genów. Największe mitogenomy występują u zielenic z rzędu Bryopsidales (ponad 200 kpz). Zawierają one standardowy zestaw genów, a ich wielkość jest efektem obecności licznych intronów, wydłużonych obszarów międzygenowych i regionów powtórzonych [21]. Warto zwrócić uwagę, że nie wszystkie znane mitogenomy zielenic mają formę kolistą. Na przykład mtDNA modelowej zielenicy *Chlamydomonas reinhardtii* jest cząsteczką liniową o długości poniżej 16 kb (typ 5; Ryc. 1), której niewielkie rozmiary są efektem zredukowanej liczby genów. Co istotne, u *Chlamydomonas* geny kodujące rRNA występują w formie pofragmentowanej [22].

W przeciwieństwie do zielenic i roślin lądowych genomy mitochondrialne krasnorostów nie są tak bardzo zróżnicowane [23]. Ich kolistą strukturą zawiera dość stały zestaw genów (nawet w przypadku gatunków pasożytniczych) i osiąga zwykle rozmiar w przedziale 15-45 kpz (typ 2; Ryc. 1) [24]. Krasnorost *Pyropia tenera* posiada jeden z większych genomów mitochondrialnych w swojej grupie. Genom ten osiąga rozmiar 42 kpz oraz zawiera 17 genów białkowych, które zaangażowane są w szlak transportu elektronów i fosforylacji oksydacyjnej (*nad1-6*, *nad4L*, *sdh2-4*, *cob*, *cox1-3*, *atp6*, *atp8*, *atp9*), cztery geny kodujące białka rybosomalne, dwa geny rRNA oraz 24 tRNA [25].

Glaukofity to trzecia i najmniejsza grupa w obrębie Archeplastida. Mitogenomy znanych gatunków mają formę kolistą (typ 2; Ryc. 1), a liczba genów należy do najwyższych wśród glonów. U gatunku *Cyanophora paradoxa* mitogenom ma wielkość 51 kpz i zawiera 38 genów białkowych, trzy geny rRNA, 26 tRNA, a także dodatkowe otwarte ramki odczytu [26].

SAR: ALVEOLATA, STRAMENOPILA, RHIZARIA

Supergrupa SAR obejmuje trzy duże grupy: Alveolata, Stramenopila i Rhizaria. Do Alveolata należą trzy mniejsze grupy protistów: Apicomplexa (apikompleksy), Dinoflagellata (bruzdnice) i Ciliata (orzęski). Grupy te różnią się między sobą pod względem kilku cech, w tym rozmiarem i organizacją genomu mitochondrialnego. U wyłącznie pasożytniczych apikompleksów występują monomeryczne (*Babesia* sp.) lub konkatenuowane (*Plasmodium* sp.) linowe cząsteczki mtDNA (typ 5; Ryc. 1) o rozmiarze od 6 do 69 kpz, na których obok kompletnych genów mogą znajdować się także geny pofragmentowane [27]. W obrębie tej grupy odnaleziono najmniejsze znane do tej pory genomy mitochondrialne. Protisty z rodzaju *Plasmodium* posiadają DNA mitochondrialne o długości zaledwie 6 kb, zawierające, podobnie jak u wszystkich przebadanych apikompleksów, jedynie trzy geny białkowe (*cob*, *cox1*, *cox3*) oraz geny rRNA dużej i małej podjednostki rybosomu. Geny rybosomalnego RNA występują w aż dwudziestu fragmentach kodujących krótkie rRNA, które prawdopodobnie są funkcjonalne właśnie w takiej formie [28]. Nie odnaleziono żadnych genów kodujących tRNA u *Plasmodium* czy gatunków blisko z nim spokrewnionych. U protistów z rodzajów *Babesia* i *Theileria* cząsteczki mitochondrialnego DNA dodatkowo zawierają końcowe odwrócone powtórzenia na obu końcach cząsteczki. Posiadają one także pofragmentowane geny rRNA (23 krótkie geny) o podobnym układzie jak u *Plasmodium*. Warto też wspomnieć, że u większości apikompleksów nie występuje edycja RNA [29].

Genomy mitochondrialne bruzdnic (Dinoflagellata) mają złożoną strukturę liniową (typ 6; Ryc. 1). Tworzą ją liczne linearne cząsteczki o zróżnicowanych sekwencjach zawierające jedynie dwa lub trzy geny białkowe i dwa pofragmentowane geny rRNA. Transkrypty genów białkowych (*cob*, *cox1*, *cox3*) oraz rRNA ulegają edycji, polegającej głównie na substytucjach adeniny na guaninę. Możliwe są także zamiany uracylu na cytozynę i odwrotnie, a także inne podstawienia, szczególnie guaniny na cytozynę; ta ostatnia substytucja jest właśnie cechą szczególną bruzdnic. Edycje te zachodzą w pierwszej lub drugiej pozycji kodonu i szacuje się, że mają wpływ na 2-6% sekwencji. Inną ciekawą właściwością mitogenomu tej grupy organizmów jest struktura genu *cox3*. Występuje on w dwóch fragmentach, z których powstają dwa niezależne transkrypty, składane w jedną dojrzałą cząsteczkę mRNA w procesie transplicingu [30]. W tym miejscu warto wspomnieć o niespotykanym mitogenomie endosymbionta parzydełkowców, *Symbiodinium minutum*. W przypadku tego gatunku na jednej cząsteczce o długości ponad 300 kpz znajdują się tylko wspomniane trzy geny białkowe i pofragmentowane geny rRNA [31].

Genomy orzęsków, podobnie jak mitogenomy apikompleksów i bruzdnic, mają formę liniową (typ 5; Ryc. 1), a ich rozmiar zawiera się w przedziale 40-75 kpz. Zawierają one więcej genów niż mitogenomy innych alveolatów, przy czym różnice w składzie, zwłaszcza genów białkowych, są niewielkie. Na przykład w mtDNA modelowego gatunku *Tetrahymena pyriformis* obecnych jest 14 genów kodujących białka łańcucha oddechowego (*nad1-7*, *nad4L*, *nad9*, *nad10*, *cob*, *cox1*, *cox2*, *atp9*), dziewięć genów kodujących białka ry-

bosomalne, sześć genów rRNA, siedem genów tRNA oraz liczne inne ORF. Takie geny jak *nad1*, *nad2* czy *rps3* (a także geny rRNA) są podzielone na fragmenty, jednak niewiele wiadomo o mechanizmie procesowania produktów tych genów [32].

Stramenopila to grupa protistów, do których zalicza się m.in. okrzemki (Bacillariophyta) czy też brunatnice (Phaeophyta) [12]. U brunatnic występują koliste cząsteczki mtDNA, wielkości około 34–50 kpz (typ 2; Ryc. 1). Kodują one ponad 30 białek, od dwóch do 25 cząsteczek rRNA oraz około 25 tRNA [33–35]. Genomy mitochondrialne okrzemek mają podobną strukturę jak u brunatnic, np. u *Synedra acus* występuje kolista cząsteczka mtDNA o wielkości 47 kpz, zawierająca 33 geny białkowe, 24 tRNA oraz dwa geny rRNA [36].

W grupie Rhizaria najlepiej poznano organizację genomu mitochondrialnego u fotosyntetyzujących chlorarachniofitów oraz pasożytniczych Phytomyxea. W obu tych grupach struktura mtDNA jest inna. U dwóch dobrze zbadanych chlorarachniofitów *Bigeloviella natans* i *Lotharella oceanica* mtDNA to liniowe cząsteczki o wielkości około 40 kpz (typ 5; Ryc. 1). Zawierają sporą liczbę gęsto ułożonych i pozbawionych intronów genów białkowych (34–35) oraz genów rRNA (3) i tRNA (24–26) [37]. Tymczasem genom mitochondrialny pasożytniczych Phytomyxea zawiera co prawda bardzo podobny zestaw genów, jednak ma on formę kolistą (typ 2; Ryc. 1). Co więcej, w genach występują bardzo liczne introny, co wpływa znacząco na rozmiar genomu. Na przykład u *Spongospora subterranea*, patogenu wywołującego parch prószysty u ziemniaka, intronów w genach jest tylko pięć, natomiast u *Plasmodiophora brassicae* (kiła kapusty), występują aż 54 introny. W efekcie genom *P. brassicae* jest aż trzy razy większy niż *S. subterranea* (100 kpz vs. 37 kpz) [38].

DISCOBA

Do Discoba zalicza się protisty z grup: Jakobida, Heterolobosea oraz Euglenozoa. Jakobidy to wolnożyjące, heterotroficzne wiciowce, których genomy mitochondrialne są najbardziej podobne do genomu alfaproteobakterii, ponieważ zawierają dużą liczbę gęsto ułożonych genów [39]. Ze względu na wspomniane podobieństwo często wskazuje się tę grupę jako linię, która bardzo wcześniej oddzieliła się od pozostałych eukariontów, jednak niezależnie od tego w ich mtDNA także zaszły liczne zmiany ewolucyjne [7]. Genomy mitochondrialne jakobidów mają zazwyczaj formę kolistą o wielkości około 70 kpz. U słodkowodnego *Reclinomonas americana*, którego sekwencja mtDNA wśród jakobidów została poznana jako pierwsza, obecnych jest aż 98 genów, w tym 67 białkowych, pięć genów kodujących rRNA małej i dużej podjednostki rybosomu i 26 genów tRNA [40]. Co ciekawe, 18 z 96 genów o poznanej funkcji jest specyficznych tylko dla genomów mitochondrialnych jakobidów. Warto też wspomnieć o gatunku *Jakoba libera*, gdyż jego genom o rozmiarze nieznacznie większym od średniej w tej grupie (ok. 100 kpz) oraz standardowym zestawie i układzie genów ma jednak formę liniową (typ 5; Rycina 1), z odwróconymi powtórzeniami na końcach [40].

Heterolobosea to grupa reprezentowana głównie przez protisty ameboidalne. Należą do niej m. in. *Naegleria gruberi*, czy też *N. fowleri*. Szczególnie ten ostatni gatunek jest dobrze poznany i opisany, ponieważ jest groźnym ludzkim pasożytem atakującym mózg. Genomy mitochondrialne w tej grupie są zwykle koliste (typ 2; Ryc. 1) i mają wielkość ok. 50 kpz, natomiast skład genowy może być dość zróżnicowany. U przedstawicieli rodzaju *Naegleria* mtDNA zawiera stosunkowo dużą liczbę genów, blisko 70, w tym ponad 40 genów białkowych i ponad 20 kodujących tRNA. Natomiast u innego przedstawiciela Heterolobosea, *Acrasis kona*, genom mitochondrialny o zbliżonej wielkości do tych spotykanych u *Naegleria* koduje znacznie mniej białek (26) i tRNA (11). Wynika to z tego, że zdecydowana większość brakujących genów została przeniesiona i włączona do genomu jądrowego. Warto też dodać, że u Heterolobosea obserwuje się edycję transkryptów polegającą na substytucjach cytozyny na uracyl [41].

W obrębie Euglenozoa wyróżniamy trzy główne grupy protistów: kinetoplastydy (Kinetoplastida), diplonemidy (Diplonemida) i eugleniny (Euglenida) [42]. Struktura genomów mitochondrialnych u przedstawicieli Euglenozoa jest bardzo zróżnicowana i niestandardowa. Jak dotąd najlepiej poznany przedstawicielami pierwszej z grup, kinetoplastydów, są chorobotwórcze wiciowce, takie jak świdrowce (*Trypanosoma*) czy przedstawiciele rodzaju *Leishmania*. Kinetoplastydy posiadają skomplikowany i charakterystyczny genom mitochondrialny (typ 4; Ryc. 1). Najczęściej składa się on z agregatów małych kolistych cząsteczek (ang. *minicircles*), połączonych ze sobą w sieć przypominającą kolczugę [43]. Towarzyszą im duże koliste cząsteczki DNA (ang. *maxicircles*). Obie cząsteczki różnią się nie tylko rozmiarem, ale także liczbą i funkcją w mitochondrium. Te większe, o wielkości ok. 20–40 kpz, zawierają geny i są odpowiednikami właściwego chromosomu mitochondrialnego [7]. U modelowego gatunku świdrowca nagany (*Trypanosoma brucei*) mtDNA zawiera geny kodujące 18 białek mitochondrialnych, jedno białko rybosomalne oraz geny rRNA małej i dużej podjednostki rybosomu, brak natomiast genów tRNA. Mniejsze cząsteczki, o rozmiarze ok. 0,65–2,5 kpz występują w komórce w znacznie większej liczbie kopii i kodują gRNA (ang. *guide RNA*). Są to cząsteczki tzw. RNA kierunkowego, zaangażowane w edycję transkryptów [7]. W transkryptach mitochondrialnych większości genów kodujących białka dochodzi do insercji i delekcji nukleotydów urydynowych w oparciu o sekwencje wspomnianych gRNA. Obecne są także substytucje cytozyny i uracylu w jądro kodowanym tRNA, co zapewnia odczytywanie kodonu UGA jako tryptofanu (edycja w antykodonie tryptofanowym) zamiast kodonu STOP. Zapewnia to zgodność z odmiennym od jądrowego kodem genetycznym mitochondriów [44].

W przypadku diplonemidów, wolnożyjących wiciowców, organizmem modelowym jest *Diplonema papillatum*. Genom mitochondrialny tego gatunku składa się z bardzo licznych kolistych cząsteczek dwóch typów: o wielkości ok. 6 kpz (klasa A) i 7 kpz (klasa B) (typ 4; Ryc. 1) [9,45]. Skład genów diplonemidów jest dość podobny do tego u kinetoplastydów (10 genów białkowych, dwa geny rRNA, brak genów tRNA). Każda kolista cząsteczka zawiera jedynie

krótki fragment genu (tzw. moduł, czyli pojedynczy ekson). Regiony kodujące zajmują zaledwie około 5% sekwencji pojedynczej kolistej cząsteczki. Jedynym genem o ciągłej sekwencji w DNA mitochondrialnym u *D. papillatum* jest odcinek kodujący rRNA małej podjednostki rybosomu [9]. Pofragmentowane geny ulegają transkrypcji, w efekcie czego powstają pojedyncze prekursorowe RNA, których końce mogą ulegać edycji. Cząsteczki RNA są następnie łączone w ciągle, dojrzałe cząsteczki RNA (trans-splicing). Transkrypty RNA mogą ulegać jeszcze dodatkowej edycji, która polega na substytucjach guaniny i adeniny oraz cytozyny i uracylu [44].

Trzecią grupą w obrębie Euglenozoa są eugleniny, foto-, mikro- lub heterotroficzne wiciowce, wśród których modelowym gatunkiem jest *Euglena gracilis*. Genom mitochondrialny tego organizmu jest reprezentowany przez pulę heterogenicznych liniowych cząsteczek o różnej długości (dominująca długość 4 i 7,5 kb; typ 6; Ryc. 1). W mtDNA *E. gracilis* występuje jeszcze mniej genów niż u diplonemidów, bo jedynie osiem genów białkowych i cztery geny rRNA (po dwie cząsteczki rRNA małej i dużej podjednostki rybosomu). Podobnie jak u dwóch pozostałych grup Euglenozoa brak jest genów tRNA. Co ciekawe, pojedyncza liniowa cząsteczka mtDNA zawiera zazwyczaj tylko jeden gen; wyjątkiem są geny *cox2* i *cox3*, które występują w klastrze i są zwykle zlokalizowane na tej samej cząsteczce [46,47]. W odróżnieniu od kinetoplastydów i diplonemidów, transkrypty genów mitochondrialnych euglenin nie ulegają edycji [47,48].

ORGANIZMY AMITOCHONDRIALNE

Poza organizmami zawierającymi mitochondria w obrębie Eukarya możemy odnaleźć także organizmy nieposiadające tych organelli w klasycznej formie – są to głównie anaerobowe i mikroaerofilne protisty, należące do wielu niespokrewnionych ze sobą taksonów. Jedną z największych grup, która utraciła typowe mitochondria oraz genomy mitochondrialne są metamonady (Metamonada), do których zalicza się m.in. rodzaje *Trichomonas* i *Giardia* [49]. Redukcja mitochondriów jest procesem ciągłym, ale wyróżnia się dwa podstawowe rodzaje organelli pochodzących od mitochondriów (ang. *Mitochondrion-Related Organelles*, MROs), które nie posiadają własnych genomów: hydrogenosomy i mitosomy [50]. Pierwsze z nich to otoczone podwójną błoną organelle posiadające zdolność do syntezy ATP; są one obecne m. in. u wiciowców z rodzaju *Trichomonas* [50]. Mitosomy, organelle również otoczone podwójną błoną, występują u takich protistów jak *Entamoeba histolytica* (Amebozoa) czy *Giardia intestinalis* (ogoniastek jelitowy). Organelle te są miejscem tworzenia centrów żelazowo-siarkowych, jednak nie zachodzi w nich synteza ATP [7,50,51]. Są one także bardziej zredukowane strukturalnie niż hydrogenosomy [50]. Obecność mitosomów i hydrogenosomów jest ściśle związana z beztlenowym środowiskiem życia organizmów, u których występują [50,51]).

Wyjątkowym przypadkiem amitochondrialnego organizmu eukariotycznego jest *Hennegua salminicola*, parzydełkowiec będący pasożytem dwużywielskim ryb łososiowatych. Utracił on zarówno genom mitochondrialny jak i

szlaki metabolizmu tlenowego, a zamiast mitochondriów, które są obecne u wszystkich zwierząt, posiada organelle mitochondriopodobne. Gatunek ten nie posiada także większości genów jądrowych, odpowiedzialnych za oddychanie tlenowe, m.in. nie występują żadne geny kodujące hydrogenazy pochodzenia prokariotycznego – zatem organelle obecne u *H. salminicola* nie są hydrogenosomami. Posiadają one jednak krysty, które zwykle są nieobecne w beztlenowych organellach mitochondriopodobnych. Sugeruje to, że utrata DNA mitochondrialnego u tego pasożyta nastąpiła niedawno. Jest ona najprawdopodobniej wynikiem przystosowania do pasożytniczego trybu życia w warunkach niskiej zawartości tlenu. *H. salminicola* jest jedynym dotąd poznanym zwierzęciem pozbawionym mitochondriów [52].

W 2016 roku opisano jedyny znany dotąd organizm eukariotyczny całkowicie pozbawiony jakiegokolwiek formy mitochondrium – *Monocercomonoides exilis*, organizm należący do grupy Metamonada. U tego gatunku nie tylko nie odnaleziono organelli przypominających mitochondria, ale także jakichkolwiek śladów mtDNA i kodowanych jądrowo białek charakterystycznych dla wszystkich organelli pochodzenia mitochondrialnego, takich jak np. białka błonowe o funkcji transportującej do i na zewnątrz tego organellum [53,54].

PODSUMOWANIE

Pomimo wspólnego pochodzenia, genomy mitochondrialne charakteryzują się dużą różnorodnością, począwszy od kształtu cząsteczki, liczby tych cząsteczek w mitochondrium po repertuar i kompozycję kodowanych w nich genów. Według aktualnych danych rozmiar najmniejszego znanego mitogenomu to 6 kbp (*P. falciparum*), a największego – 11,3 Mbp (*S. conica*). Należy jednak podkreślić, że zmienność pod względem wielkości to zaledwie jedno z kryteriów porównawczych. Genomy mitochondrialne, nie są wyłącznie koliste, jak się powszechnie uważa. Mogą być także zbudowane w sposób bardzo specyficzny i składać się z małych oraz dużych cyrkularnych lub liniowych cząsteczek DNA obecnych w różnych wariantach długości. Skład genów także jest zróżnicowany, część z nich jest nieobecna lub zduplikowana. Geny mogą być ciasno upakowane w obrębie chromosomu mitochondrialnego lub też poprzdzielane sekwencjami międzygenowymi o różnej długości. Poza wielką różnorodnością, w której ciężko wyodrębnić stały wzorzec, wiadomo również, że występują organizmy zupełnie pozbawione mitochondriów, a tym samym genomu mitochondrialnego. Wydaje się, że wiele z wymienionych cech charakteryzujących mtDNA u różnych organizmów, w tym takie jak zasobność w geny mitochondrialne czy ich przeniesienie do genomu jądrowego, mogą być związane z adaptacyjnością i ograniczaniem kosztów utrzymania i funkcjonowania dodatkowych struktur w komórce. Bogactwo form, konfiguracji i składu mitochondrialnych DNA wśród Eukarya oraz ich odmienność od genomu bakteriowego przodka nasuwa pytanie: jak przebiegała ewolucja tych cząsteczek? Dzięki licznym badaniom wiemy coraz lepiej, jak doszło do tak dużego zróżnicowania genomów mitochondrialnych, jednak ciągle do rozwiązania pozostaje wiele zagadek.

PIŚMIENNICTWO

- Roger AJ, Muñoz-Gómez SA, Kamikawa R (2017) The origin and diversification of mitochondria. *Curr Biol* 27: R1177-R1192
- Mower JP, Sloan DB, Alverson AJ (2012) Plant Mitochondrial Genome Diversity: The Genomics Revolution. W: Wendel J, Greilhuber J, Dolezel J, Leitch I (red) *Plant Genome Diversity Volume 1*. Springer, Vienna, str. 123-144
- Archibald, J M (2015) Endosymbiosis and eukaryotic cell evolution. *Curr Biol* 25: R911-R921
- Embley T, Martin W (2006) Eukaryotic evolution, changes and challenges. *Nature* 440: 623-630
- Smith D, Keeling P (2015) Mitochondrial and plastid genome architecture: Reoccurring themes, but significant differences at the extremes. *Proc Natl Acad Sci U S A* 112: 10177-10184
- Golik P (2009) Pochodzenie i ewolucja genomu mitochondrialnego. *Kosmos* 58: 547-554
- Gray MW, Lang BF, Burger G (2004) Mitochondria of protists. *Annu Rev Genet* 38: 477-524
- Sloan DB, Alverson AJ, Chackalovcak JP, Wu M, McCauley DE, Palmer JD, Taylor, DR (2012) Rapid evolution of enormous, multichromosomal genomes in flowering plant mitochondria with exceptionally high mutation rates. *PLoS Biol* 10: e1001241
- Burger G, Valach M (2018) Perfection of eccentricity: Mitochondrial genomes of diplomonads. *IUBMB Life* 70: 1197-1206
- Moreira S, Valach M, Aoulad-Aissa M, Otto C, Burger G (2016) Novel modes of RNA editing in mitochondria. *Nucleic Acids Res* 44: 4907-4919
- Kolesnikov AA, Gerasimov ES (2012) Diversity of mitochondrial genome organization. *Biochemistry* 77: 1424-1435
- Adl SM, Bass D, Lane CE, Lukeš, J, Schoch CL, Smirnov A, Agatha S, Berney C, Brown MW, Burki F, Cárdenas P, Čepička I, Chistyakova L, del Campo J, Dunthorn M, Edvardsen B, Eglit Y, Guillou L, Hampl V, Heiss AA, Hoppenrath M, James TY, Karnkowska A, Karpov S, Kim E, Kolisko M, Kudryavtsev A, Lahr DJ, Lara E, Le Gall L, Lynn DH, Mann DG, Massana R, Mitchell EA, Morrow C, Park JS, Pawlowski JW, Powell MJ, Richter DJ, Rueckert S, Shadwick L, Shimano S, Spiegel FW, Torruella G, Youssef N, Zlatogursky V, Zhang Q (2019) Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes. *J Eukaryot Microbiol* 66: 4-119
- Cameron SL, Yoshizawa K, Mizukoshi A, Whiting MF, Johnson KP (2011) Mitochondrial genome deletions and minicircles are common in lice (Insecta: Phthiraptera). *BMC Genomics* 12: 394
- Mizi A, Zouros E, Moschonas N, C Rodakis GC (2005) The Complete Maternal and Paternal Mitochondrial Genomes of the Mediterranean Mussel *Mytilus galloprovincialis*: Implications for the Doubly Uniparental Inheritance Mode of mtDNA. *Mol Biol Evol* 22: 952-967
- Sandor S, Zhang Y, Xu J (2018) Fungal mitochondrial genomes and genetic polymorphisms. *Appl Microbiol Biotechnol* 102: 9433-9448
- Valach M, Farkas Z, Fricova D, Kovac J, Brejova B, Vinar T, Pfeiffer I, Kucsera J, Tomaska L, Lang BF, Nosek J (2011) Evolution of linear chromosomes and multipartite genomes in yeast mitochondria. *Nucleic Acid Res* 39: 4202-4219
- Bondarenko N, Glotova A, Nassonova E, Masharsky A, Kudryavtsev A, Smirnov A (2018) The complete mitochondrial genome of *Vannella simplex* (Amoebozoa, Discosea, Vannellida). *Eur J Protistology* 63: 83-95
- Bondarenko N, Smirnov A, Nassonova E, Glotova A, Fiore-Donno AM (2019) Mitochondrial genomes of Amoebozoa. *Protistology* 13: 179-191
- Łojewska E, Sakowicz T (2019) Roślinne genomy mitochondrialne. *Postępy Biologii Komórki* 46: 389-404
- Oda K, Yamato K, Ohta E, Nakamura Y, Takemura M, Nozato N, Akashi K, Kanegae T, Ogura Y, Kohchi T et al (1992) Gene organization deduced from the complete sequence of liverwort *Marchantia polymorpha* mitochondrial DNA. A primitive form of plant mitochondrial genome. *J Mol Biol* 223:1-7
- Repetti SI, Jackson CJ, Judd LM, Wick RR, Holt KE, Verbruggen H (2020) The inflated mitochondrial genomes of siphonous green algae reflect processes driving expansion of noncoding DNA and proliferation of introns. *PeerJ* 8:e8273
- Gray MW, Boer PH (1988) Organization and expression of algal (*Chlamydomonas reinhardtii*) mitochondrial DNA. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 319:135-47
- Yang EC, Kim KM, Kim SY, Lee J, Boo GH, Lee J, Nelson WA, Yi G, Schmidt WE, Fredericq S, Boo SM, Bhattacharya D, Yoon HS (2015) Highly Conserved Mitochondrial Genomes among Multicellular Red Algae of the Florideophyceae. *Genome Biol Evol*, 7 (8) pp 2394-2406
- Salomaki ED, Lane CE (2017) Red Algal Mitochondrial Genomes Are More Complete than Previously Reported Genome. *Biol Evol* 9(1): 48-63
- Hwang, M S, Kim, S O, Ha, D S, Lee, J E, & Lee, S R (2013) Complete sequence and genetic features of the mitochondrial genome of *Pyropia tenera* (Rhodophyta). *Plant Biotech Rep* 7: 435-443
- Jackson CJ, Reyes-Prieto A (2014) The Mitochondrial Genomes of the Glaucophytes *Gloeochaete wittrockiana* and *Cyanopythe gloeocystis*: Multilocus Phylogenetics Suggests a Monophyletic Archaeplastida. *Genome Biol Evol* 6(10): 2774-2785
- Namasivayam S, Baptista RP, Xiao W, Hall EM, Doggett JS, Troell K, Kissinger JC (2023) A novel fragmented mitochondrial genome in the protist pathogen *Toxoplasma gondii* and related tissue coccidia. *Genome Research* 31: 852-865
- Dass, S, Mather, M W, & Ke, H (2020) Divergent mitochondrial ribosomes in unicellular parasitic protozoans. *Trends Parasitol* 36(4): 318-321
- Berná, L, Rego, N, & Francia, M E (2021) The Elusive Mitochondrial Genomes of Apicomplexa: Where Are We Now? *Front Microbiol* 12: 751775
- Waller, R F, & Jackson, C J (2009) Dinoflagellate mitochondrial genomes: stretching the rules of molecular biology. *Bioessays* 31(2): 237-245
- Shoguchi E, Shinzato C, Hisata K, Satoh N, Mungpakdee S (2015) The Large Mitochondrial Genome of *Symbiodinium minutum* Reveals Conserved Noncoding Sequences between Dinoflagellates and Apicomplexans. *Genome Biol Evol* 7: 2237-2244
- Swart EC, Nowacki M, Shum J, Stiles H, Higgins BP, Doak TG, Schotanus K, Magrini VJ, Minx P, Mardis ER, Landweber LF (2012) The *Oxytricha trifallax* Mitochondrial Genome. *Genome Biol Evol* 4: 136-154
- Chesnick JM, Goff M, Graham J, Ocampo C, Lang BF, Seif E, Burger G (2000) The mitochondrial genome of the stramenopile alga *Chrysochromulina synuroides* Complete sequence, gene content and genome organization. *Nucleic Acids Res* 28: 2512-2518
- Oudot-Le Secq MP, Fontaine JM, Rousvoal S, Kloareg B, Loiseaux-de Goer S (2000) The Complete Sequence of Brown Algal Mitochondrial Genome, the Ectocarpale *Pylaiella littoralis* (L) Kjellm. *J Mol Evol* 53: 80-88
- An SM, Kim SY, Noh JH, Yang EC (2017) Complete mitochondrial genome of *Skeletonema marinoi* (Mediopyhyceae, Bacillariophyta), a clonal chain forming diatom in the west coast of Korea. *Mitochondrial DNA Part A* 28: 19-20
- Ravin NV, Galachyants YP, Mardanov AV, Beletsky AV, Petrova DP, Sherbakova TA, Grachev MA (2010) Complete sequence of the mitochondrial genome of a diatom alga *Synedra acus* and comparative analysis of diatom mitochondrial genomes. *Curr Genet* 56: 215-223
- Tanifuji G, Archibald J, Hashimoto T (2016) Comparative genomics of mitochondria in chlorarachniophyte algae: endosymbiotic gene transfer and organellar genome dynamics. *Sci Rep* 6: 21016
- Stjelja S, Fogelqvist J, Tellgren-Roth C et al (2019) The architecture of the *Plasmodiophora brassicae* nuclear and mitochondrial genomes. *Sci Rep* 9: 15753
- Yang J, Harding T, Kamikawa R, Simpson AGB, Roger AJ (2017) Mitochondrial Genome Evolution and Novel RNA Editing System in Deep-Branching Heteroloboseids. *Genome Biol Evol* 9:1161-1174

40. Burger G, Gray MW, Forget L, Lang BF (2013) Strikingly bacteria-like and gene-rich mitochondrial genomes throughout jakobid protists. *Genome Biol Evol* 5: 418-438
41. Fu CJ, Sheikh S, Miao W, Andersson SG, Baldauf SL (2014) Missing genes, multiple ORFs, and C-to-U type RNA editing in *Acrasis kona* (Heterolobosea, Excavata) mitochondrial DNA. *Genome Biol Evol* 6: 2240-2257
42. Kostygov AY, Karnkowska A, Votýpka J, Tashyreva D, Maciszewski K, Yurchenko V, Lukeš J (2021) Euglenozoa: Taxonomy, diversity and ecology, symbioses and viruses. *Open Biol* 11: 200407
43. Gluenz E, Povelones ML, Englund PT, Gull K (2011) The kinetoplast duplication cycle in *Trypanosoma brucei* is orchestrated by cytoskeleton-mediated cell morphogenesis. *Mol Cell Biol* 31:1012-21
44. Lukeš J, Kaur B, Speijer D (2021) RNA Editing in Mitochondria and Plastids: Weird and Widespread. *Trends Genet* 37: 99-102
45. Marande W, Burger G (2007) Mitochondrial DNA as a genomic jigsaw puzzle. *Science* 318: 415
46. Spencer DF, Gray MW (2011) Ribosomal RNA genes in *Euglena gracilis* mitochondrial DNA: fragmented genes in a seemingly fragmented genome. *Mol Genet Genomics* 285: 19-31
47. Dobáková E, Flegontov P, Skalický T, Lukeš J (2015) Unexpectedly streamlined mitochondrial genome of the euglenozoan *Euglena gracilis*. *Genome Biol Evol* 7: 3358-3367
48. Hammond MJ, Nenarokova A, Butenko A, Zoltner M, Dobáková EL, Field MC, Lukeš J (2020) A uniquely complex mitochondrial proteome from *euglena gracilis*. *Mol Biol Evol* 37: 2173-2191
49. Cavalier-Smith T (2013) Early evolution of eukaryote feeding modes, cell structural diversity, and classification of the protozoan phyla Lokozoa, Sulcozoa, and Choanozoa. *Europ J Protistol* 49: 115-178
50. Gray M W (2012) Mitochondrial evolution. *Cold Spring Harb Perspect Biol* 4: a011403
51. Yarlett N (2004) Anaerobic protists and hidden mitochondria. *Microbiology* 150: 1127-1129
52. Yahalomi D, Atkinson SD, Neuhof M, Sally Chang E, Philippe H, Cartwright P, Batholomew J L, Huchon, D (2020) A cnidarian parasite of salmon (Myxozoa: *Henneguya*) lacks a mitochondrial genome. *Proc Natl Acad Sci U S A* 117: 5358-5363
53. Karnkowska A, Vacek V, Zubáčová Z, Treitli SC, Petrželková R, Eme L, Novák L, Žárský V, Barlow LD, Herman EK, Soukal P, Hroudová M, Doležal P, Stairs CW, Roger AJ, Eliáš M, Dacks JB, Vlček Č, Hampl V (2016) A eukaryote without a mitochondrial organelle. *Curr Biol* 26: 1274-1284
54. Karnkowska A, Treitli SC, Brzoň O, Novák L, Vacek V, Soukal P, Barlow LD, Heman EK, Pipaliya SV, Pánek T, Žihala D, Petrželková R, Butenko A, Eme L, W Stairs CW, Roger AJ, Eliáš M, Dacks JB, Hampl V (2019) The Oxymonad Genome Displays Canonical Eukaryotic Complexity in the Absence of a Mitochondrion. *Mol Biol Evol* 36: 2292-2312

Mitochondrial genomes - unity and diversity

Maria Jagielska¹, Paweł Hałakuc¹, Magdalena Płecha², Rafał Milanowski^{1*}✉

¹Institute of Evolutionary Biology, Faculty of Biology, University of Warsaw

²Laboratory of Fungal Bioinformatics, Institute of Biochemistry and Biophysics Polish Academy of Science

✉Corresponding author: r.milanowski@uw.edu.pl

Keywords: mitochondrial genome, mtDNA, mitogenome, mitochondrion

ABSTRACT

The emergence of mitochondria was one of the most important events in the history of life on Earth. The engulfed bacterial cell, transformed into a mitochondrion, retained its genome, which then underwent numerous modifications. Through massive loss and numerous gene transfers into the nuclear genome, the autonomous bacterium eventually evolved into the organelle we know today. As a result of changes taking place independently in different evolutionary lineages, we observe a great diversity of mitochondrial genomes with respect to structure and gene content. In most cases, mitochondrial DNA has a circular shape, but linear molecules of mitochondrial DNA are also observed in some eukaryotes. In extreme cases, such as in reduced mitochondrial-derived organelles, the genome has been completely lost. In this article, we discuss the diversity of mitochondrial genome structures within the largest groups of Eukarya.

