

藻类分子遗传学和基因工程研究的现状和展望(II)

秦 松 曾呈奎

(中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

3 真核藻类的分子遗传学研究

3.1 质体基因组的研究

80年代以来对真核藻类质体基因组的结构和功能、起源和进化进行了较系统的研究。藻类质体 DNA 呈环形, 长度变化幅度大(73~400kb), 据此推测藻类质体可能是多起源的, 藻类分枝程度也较陆地植物广。藻类质体 DNA 以多拷贝形式存在, 占 DNA 总量的 15% 以上^[32]。藻类质体基因同细菌以及高等植物叶绿体基因之间同源性较高, 但基因的组织 and 排列不同。在高等植物和绿藻中, Rubisco 酶的大、小亚基基因(*rbcL* 与 *rbcS*) 分别由叶绿体和核基因组编码, 在红藻紫菜、江蓠中^[33, 35], 在具色藻(Chromophyte) *Olisthodiscus luteus*^[34] 中, *rbcL* 与 *rbcS* 均由叶绿体基因组编码。在分类地位尚有争议的 *Cyanophora paradoxa* 中 *rbcL* 与 *rbcS* 均由 Cyanelle (蓝色体) 基因组编码^[36]。

目前已完成了褐藻网地藻和红藻条斑紫菜质体基因组物理图谱^[37, 33], 发现了反向重复区(inverted repeat) (分别为 4.7kb 与 6.6kb) 的存在。另外在隐藻 *Cryptomonas* 叶绿体基因组以及 *C. paradoxa* Cyanelle 基因组中也发现了长度分别为 5kb 和 10kb 的反向重复区。

研究还发现, 在高等植物和绿藻中由核基因组编码的叶绿体 *rps 10* 基因在 *C. paradoxa* 中由 Cyanelle 基因组编码^[38]。由于 Cyanelle 基因排列与叶绿体有显著不同, 人们推测 Cyanelle 可能由蓝藻内共生并独立分化而来。

条斑紫菜叶绿体基因组中存在两套藻蓝蛋白基因, 分别位于两个单拷贝区, 据推测可能存在加倍复制或反向拼接的机制。

绿藻叶绿体基因图谱于 1978 年完成^[39], 近期综述可参考 Chunaev 的文章^[40]。

3.2 分子系统发育学研究

通过藻类核酸的分析比较研究藻类系统发生的学科称为藻类分子系统发育学(Algal Molecular Systematics)(参见 *J. Phycol.* 26:209-214)。主要采用 DNA-DNA 杂交、限制性酶切分析以及核酸测序技术手段研究藻类系统发生、亲缘关系以及地理种群分布, 目前已积累了大量资料, 解决了许多用常规手段难以定论的问题。通过 DNA-DNA 杂交技术确定了 5 种海带的亲缘关系^[41]、4 种刚毛藻的进化关系^[42]。研究表明, 藻的种间差异程度与陆地植物属间差异程度相当^[43]。通过限制性酶切分析, 确立了 8 种海带的进化和亲缘关系^[44]。Fain 等(1988)还估计了海带目的属间差异程度, 估算了保守系数, 绘制了进化树^[45]。Parsons(1990)用限制性酶切分析方法证明加拿大沿岸与法国沿海的叉枝藻不是一个种^[46]。Goff 等(1988)通过红藻质体 DNA 限制性酶切分析提出了分类新依据, 并确定了一种江蓠的分类地位^[47]。通过似 16sr-RNA 序列分析, 得出具色藻中黄群藻纲(Synurophyceae)与褐子纲较接近, 而黄藻纲(Xanthophyceae)与金藻纲较接近的结论^[48]。Turner 等(1989)通过原丝藻 *Prochlorothrix* 16s rDNA 序列分析发现与蓝藻较为接近^[49], 而 Morden 等(1989)进行 *psb A* 序列分析后得出其与绿藻更接近的结论^[50]。江蓠叶绿体基因组中 *rbcL* 与 *rbcS* 间隔小于 131bp, 可利用 PCR 技术扩增这段间隔序列并进行序列分析, 以区分相近种^[35]。

3.3 真核藻类的质粒

Goff 等(1988)用 Hoechst-CsCl 密度梯度离心法分离江蓠等红藻叶绿体 DNA 的同时分离到了共价闭合环状(CCC型)的质粒, 其种间分布差异很大。尽管浮力密度同叶绿体 DNA 接近, 但不能确定在细胞中的分布位置^[47]。目前已对 20 余种红藻进行了研究, 在 14 种红藻中发现了质粒的存在(表 3)。

表 1 已克隆的蓝藻基因(主要引自王业勤等,1991)

英文缩写	编码功能	英文缩写	编码功能
als	乙酰乳酸合成酶	met	蛋氨酸合成酶
apc	别藻蓝蛋白	MS	金属硫蛋白
aquIMR	aguI 甲基化酶	nar	硝酸还原酶
arg	精氨酸合成酶	nif	固氮酶
atp	ATP 酶	ntc	氮同化调节蛋白
avaIMR	avaI 甲基化酶	pet	光合电子传递体
cbp	胡萝卜素结合蛋白	phr	光修复酶
Ci	无机碳运输因子	ppc	PEP 羧化酶
cpc	藻蓝蛋白	psa	光系统 I 复合体
cpe	藻红蛋白	psb	光系统 II 复合体
crt	植烯脱氢酶	prc	需钙蛋白酶
des	脂肪酸脱饱和酶	rbc	Rubisco
fdx	铁氧化还原蛋白	rec	同源重组酶
fus	延伸因子 EF-G	rpl	核糖体大亚基蛋白
glg	分歧酶	rps	核糖体小亚基蛋白
gln	谷氨酸合成酶	rrn	rRNA
glt	葡萄糖转移蛋白	smt	抗 Cd 蛋白
gnd	6-磷酸葡萄糖脱氢酶	sod	超氧化物歧化酶
gro	伴侣蛋白	soh	可溶性氢酶
gvp	气泡蛋白	thi	硫胺素合成酶
het	异形胞特异表达基因	trn	tRNA
ipg	磷酸吡嗪水解酶	trx	硫氧化还原蛋白
irp	铁调控膜蛋白	tsf	延伸因子 EF--Ts
IS	插入因子	tuf	延伸因子 EF--Tu
leu	亮氨酸合成酶	xis	剪切酶

研究发现,江蕨 *G. chilensis* GC2(3.8kb)、GC3(3.4kb)质粒与核、叶绿体和线粒体 DNA 之间无同源性,而与 *G. scordida* 质粒之间有一定同源性^[51]。对 GC2 测序后发现富含 A-T(75%),含有一个主要的 ORF(编码 411 个氨基酸),两个 290bp 的反向重复区位于 4 个长串联重复区(LDTR)(216bp)边缘,另外还含有 4 个短串联重复区(SDTR)(21-22bp)。同时发现 GC2 具有转录活性^[53]。*Gracilariaopsis lemaneiformis* GL4.4 与 GL3.5 质粒之间无同源性,与本身或其它种类红藻核、质体和线粒体基因组之间无同源性,均具转录活性。对 GL3.5 测序后发现含

有两个 ORF,并有转录产物,这两个质粒拷贝数很多,可能担负某项重要功能^[52]。红藻质粒的发现为红藻遗传分析提供了新的途径,将会促进红藻分子遗传学的发展,为红藻基因工程提供了潜在的载体。

4 真核藻类基因工程展望

衣藻基因工程研究已取得重要进展。Rochaix 曾用带 arg4 位点的酵母质粒转化莱茵衣藻缺壁突变体,得到了能在不加精氨酸的培养基上生长的转化藻株^[54]。

表 2 部分人工构建的蓝藻-细菌穿梭载体

穿梭载体	宿主	选择标记	文献
pCH1-pCH5	<i>Anacystis nidulans</i> - <i>E. coli</i>	Ap ^r	[13]
pUC104, pUC105	同上	Cm ^r	[14]
pSG111	同上	Cm ^r , Ap ^r	[15]
pRNA404	同上	Cm ^r	[15]
pDF30	同上	Cm ^r , Ap ^r	[16]
pRL1,5,6,8	<i>Anabaena</i> - <i>E. coli</i>	Cm ^r	[17]
pUF3,12,311	<i>Synechocystis</i> PCC6803- <i>E. coli</i>	km ^r	[18]
pFCLV7	同上	Km ^r , Cm ^r	[18]

表 3 检测到质粒的红藻

种类	质粒数目	文献
<i>Gracilaria asiatica</i>	1	作者,未发表资料
<i>G. chilensis</i>	4	[51]
<i>G. pacifica</i>	4	[52]
<i>G. robusta</i>	1	[52]
<i>G. sordida</i>	1	[51]
<i>G. textorii</i>	2	[52]
<i>G. tikvahiae</i>	3	[51]
<i>Gracilariophila oryzoides</i>	2	[52]
<i>Gracilariopsis lemmeiformis</i>	3	[52]
<i>Gymnogongrus</i> sp.	2	[51]
<i>Laurencia spectabilis</i>	未确定	[52]
<i>Porphyra minima</i>	3	[51]
<i>P. yezoensis</i>	未确定	[33]
<i>Smithora nasutum</i>	3	[52]

Ausich 等用高等植物基因工程常用载体——Ti 质粒转化莱茵衣藻突变体细胞,推测 Tn^5 转座子可能整合到基因组中。Lemig(1989)利用由 SV40 启动子、neo(新霉素)基因和 RNA 终止子构成的 2.2 μ m 长的质粒 pSV_{2neo}2.2 μ m 转化莱茵衣藻缺壁突变体,得到能在新霉素类似物 G-418 选择培养基上生长的藻株^[55]。Boynton 等(1988)成功地用基

因枪将野生型叶绿体 DNA 片段导入距细胞膜很近的莱茵衣藻杯状叶绿体中,使发生 25kb 删除突变的叶绿体基因组恢复原长度和功能^[56]。Jarvis 等(1991)进行了萤火虫荧光素酶基因在绿藻小球藻 *Chlorella ellipsoidea* 中的瞬间表达的实验,将装有 CaMV35S 启动子的质粒 pDO432 转化小球藻原生质体后 7h 内可合成荧光素酶,几天后酶的活性丧失^[57]。在绿藻中进行的先锋性工作为单细胞真核藻类的基因工程研究建立了模式系统。

据报道 *Cyanophora paradoxa* 的别藻蓝蛋白基因在大肠杆菌中得到表达^[30]。

目前已有数十种大型藻类(包括海带、紫菜、裙带菜、江蓠等经济海藻)的组织、营养细胞或原生质体成功地再生植株,建立大型藻类基因工程受体系统的时机已经到来。特别是红藻质粒的发现为紫菜、江蓠的遗传改良提供了便利条件。紫菜是我国第二大栽培海藻,江蓠是琼胶生产的重要原料,采用基因工程手段改进品质、提高产量、增强抗病能力,促使海藻栽培业由传统产业向现代产业发展,成为藻类工作者面临的重要任务。海藻栽培的中心是“种”的问题,60 年以来藻类工作者采用常规育种手段培育出一系列高产、早熟、耐高温的海藻新品种,使我国海带年产量跃居世界首位,亩产可达两吨(干品)以上,能同陆地高产的四碳植物——甘蔗相媲美。美中不足的是蛋白质含量低(8%左右),某些必需氨基酸(如赖氨酸、甲硫氨酸)含量很低。为此我们正在对海带蛋白质基因工程改造研究,在改善蛋白质质量的同时适当提高含量,为海洋水产生产农牧化实践提供可“耕种”的优质高产的海洋作物。

高等植物基因工程研究的成果表明,植物胚囊等生殖器官可以直接导入外源基因。藻类学家也发现,真菌可使海藻长“瘤”^[58],寄生红藻能用特殊小管将自身细胞核注入宿主红藻细胞中^[59]。对藻类“天然基因工程”行为的进一步研究必定会给藻类基因工程研究以启发。大型藻类基因工程载体的研究正在加紧进行中,高等植物基因工程研究中发展起来的一系列直接导入外源基因的方法可能成为藻类转基因的有效手段。借鉴陆地植物和微生物基因工程的成功经验,加紧发展藻类分子遗传学基础研究,积极开展基因工程的各项实践,藻类基因工程定将早日实现突破。

我国仅有耕地 15 \times 10⁸ 亩(1 亩=666.6m²,其中一亿亩为盐碱地),尚以每年 300~500 \times 10⁴ 亩的速度锐减。另一方面,20 亿亩领海和专属经济海区亟待开发。耐盐作物的培育已成为陆地植物基因工程的主攻目标之一。藻类工作者应抓住国际上藻类基因工程研究正在起步这一有利时机,开发藻类高蛋白、耐盐、固氮等优

良性状,采用基因工程手段培育优质、高产、抗逆的盐生植物品种,利用不能发展常规农业的盐湖碱地、开发海洋这一人类“二十一世纪的星球”,为解决粮食、资源危机,弥补我国人民膳食结构中的蛋白不足做出应有的贡献。

参考文献

- [1] 李庆顺,1991.蓝藻的抗药性及其诱导与质粒关系.厦门大学学报(自然科学版) 30(2):198~203.
- [2] 秦松,1993.藻胆蛋白分子生物学研究进展以及基因工程前景.海洋科学进展论文集(一).科学出版社(印刷中).
- [3] Qin, S. *et al.*, 1992. PCR amplification of allophycocyanin genes from cyanophytes. (unpublished manuscript)
- [4] Delaney, S. and N. G. Carr, 1975. Temporal genetic mapping in the blue-green alga *Anacystis nidulans* using ethyl methanesulphonate. *J. Gen. Microbiol.* 88: 259-268.
- [5] Herrero, A. and C. P. Wolk, 1986. Genetic mapping of the chromosome of the cyanobacterium, *Anabaena variabilis*, proximity of the structural gene for nitrogenase and ribulose-biphosphate carboxylase *J. Biol. Chem.* 261: 7748-7754.
- [6] Bancroft, I., C. P. Wolk and E. V. Oren, 1989. Physical and genetic maps of the heterocyst-forming cyanobacterium *Anabaena* sp. strain PCC 7120. *J. Bacteriol.* 171: 5 940-5 948.
- [7] Golden, J. W. and D. R. Wiest, 1988. Genome rearrangement and nitrogen fixation blocked by inactivation of xis A gene. *Science* 242: 1 421-1 423.
- [8] Asato, Y. and H. S. Ginoza, 1973. Separation of small circular DNA molecules from the blue-green alga *Anacystis nidulans*. *Nature New Biol.* 244: 132-133.
- [9] Schwabe, W. *et al.*, 1990. Transcription and *in vitro* expression of a *Microcystis aeruginosa* plasmid. *Curr. Microbiol.* 20: 365-368.
- [10] Gruber, M. Y. *et al.*, 1987. *In vitro* expression of a cyanobacterial plasmid. *Curr. Microbiol.* 15:265-268.
- [11] Bose, S. J. and W. W. Carmichael, 1990. Plasmid distribution among unicellular and filamentous toxic cyanobacteria. *J. Appl. Phycol.* 2:131-136.
- [12] Lau, R. H., C. Sapienza and W. F. Doolittle, 1980. Cyanobacterial plasmids; their widespread occurrence, and the existence of regions of homology between plasmids in the same and different species. *Mol. Gen. Genet.* 178: 203-211.
- [13] Hondel, van den C. A. M. J. *et al.*, 1980. Introduction of transposon Tn901 into a plasmid of *Anacystis nidulans*; preparation for cloning in cyanobacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 77:1 570-1 574.
- [14] Kuhlemeier, C. J. *et al.*, 1981. Vectors for cloning in cyanobacteria; construction and characterization of two recombinant plasmids capable of transformation to *Escherichia coli* K12 and *Anacystis nidulans* R2. *Mol. Gen. Genet.* 184: 249-254.
- [15] Golden, S. S. and L. A. Sherman, 1983. A hybrid plasmid is a stable cloning vector for the cyanobacterium *Anacystis nidulans* R2. *J. Bacteriol.* 155: 966-972.
- [16] Friedberg, D. and J. Seiffers, 1983. A new hybrid plasmid capable of transforming *Escherichia coli* and *Anacystis nidulans*. *Gene* 22: 267-275.
- [17] Wolk C. P. *et al.*, 1984. Construction of shuttle vectors capable of conjugative transfer from *Escherichia coli* to nitrogen-fixing filamentous cyanobacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 81:1 561-1 565.
- [18] Chauvat, F. *et al.*, 1986. A host-vector system for gene cloning in the cyanobacterium *Synechocystis* PCC6803. *Mol. Gen. Genet.* 204: 185-191.
- [19] Takeyama, H., N. Takemura and T. Matsunaga, 1989. Transformation of marine cyanobacterium *Synechococcus* sp. by electroporation. *Current Topics in Marine Biotechnology.* Fuji Technology Press Ltd., 159-160.
- [20] Thiel, T. and H. Poo, 1989. Transformation of a filamentous cyanobacterium by electroporation. *J. Bacteriol.* 171: 5 743-5 746.
- [21] Daniell, H., G. Sarojini and B. A. McFadden, 1986. Transformation of the cyanobacterium *Anacystis nidulans* 6301 with the *Escherichia coli* plasmid pBR322. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 83: 2 546-2 550.
- [22] Conley, P. B., P. G. Lemaux and A. R. Grossman, 1985. Cyanobacterial light-harvesting complex subunits encoded in two red light-induced transcripts. *Science* 230: 550-553.
- [23] Marsac, de N. T. *et al.*, 1988. Photoregulation of gene expression in the cyanobacterium *Calothrix* sp. PCC7601; light-harvesting complexes and cell differentiation. *Photosynth. Res.* 18: 99-132.
- [24] Schaefer, M. R. and S. S. Golden, 1989. Differential expression of members of a cyanobacterial psbA gene family in response to light. *J. Bacteriol.* 171: 3 973-3 981.
- [25] Wealand, J. L. *et al.*, 1989. Changes in gene expression during nitrogen starvation in *Anabaena variabilis* ATCC 29413. *J. Bacteriol.* 171: 1 309-1 313.

- [26] Marsac, de N. T., F. de la Torre and J. Szulmajster, 1987. Expression of the larvicidal gene of *Bacillus sphaericus* 1593M in the cyanobacterium *Anacystis nidulans* R2. *Mol. Gen. Genet.* **200**: 396-398.
- [27] Wada, H., A. Gombos and N. Murata, 1990. Enhancement of chilling tolerance of a cyanobacterium by genetic manipulation of fatty acid desaturation. *Nature* **347**: 200-203.
- [28] Buzby, J. S., R. D. Porter and A. E. Stevens, Jr., 1985. Expression of the *Escherichia coli* lacZ gene on a plasmid vector in a cyanobacterium. *Science* **230**: 805-807.
- [29] Schmetterer, G., C. P. Wolk and J. Elhai, 1986. Expression of luciferase from *Vibrio harveyi* and *Vibrio fischeri* in filamentous cyanobacteria. *J. Bacteriol.* **167**: 411-414.
- [30] Bryant, D. A. et al., 1985. Expression of phycobiliprotein genes in *Escherichia coli*. *FEMS Microbiol. Lett.* **29**: 343-349.
- [31] Gatenby, A. A., S. M. van der Vies and D. Bradley, 1985. Assembly in *E. coli* of a functional multi-subunit ribulose biphosphate carboxylase from a blue-green alga. *Nature* **314**: 617-620.
- [32] Coleman, A. W. and L. J. Goff, 1991. DNA analysis of eukaryotic algal species. *J. Phycol.* **27**: 463-473.
- [33] Shivji, M. S., 1991. Organization of the chloroplast genome in the red alga *Porphyra gezoensis*. *Curr. Genet.* **19**: 49-54.
- [34] Cattolico, R. A., B. Boczar and T. Delaney, 1988. Analysis of chloroplast encoded small subunit. *J. Phycol.* **24**: (Suppl.); 23.
- [35] Destombe, C. and S. E. Douglas, 1991. Rubisco spacer sequence in the rhodophyte alga *Gracilaria verrucosa* and closely related species. *Curr. Genet.* **19**: 395-398.
- [36] Lambert, D. H. et al., 1985. Gene map for the *Cyanophora paradoxa* Cyanelle genome. *J. Bacteriol.* **164**: 659-664.
- [37] Kuhse, M. and K. V. Kowallik, 1987. The plastome of a brown alga, *Dictyota dichotoma*. *Mol. Gen. Genet.* **207**: 361-368.
- [38] Neumann-Spallart, C. et al., 1991. rps10, unreported for plastid DNAs, is located on the cyanelle genome of *Cyanophora paradoxa* and is cotranscribed with the str operon genes. *Curr. Genet.* **19**: 313-315.
- [39] Rochaix, J.-D., 1978. Restriction endonuclease map of the chloroplast DNA of *Chlamydomonas reinhardtii*. *J. Mol. Biol.* **126**: 597-617.
- [40] Chunaev, A. S., 1990. Genetics of photosynthesis in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Photosynthetica* **24**: 283-308.
- [41] Stam, W. T. et al., 1988. Single-copy DNA-DNA hybridization among five species of *Laminaria* (Phaeophyta): phylogenetic and biogeographic implications. *Helgol. Meeresunters.* **42**: 251-267.
- [42] Bot, P. V. M. et al., 1991. Evolutionary relationships between four species of *Cladophora* (Cladophorales, Chlorophyta) based on DNA-DNA hybridization. *J. Phycol.* **27**: 617-623.
- [43] Olsen, J. L. et al., 1987. scDNA-DNA hybridization studies in Pacific and Caribbean isolates of *Dictyosphaeria cavernosa* (Chlorophyta) indicate a long divergence. *Helgol. Meeresunters.* **41**: 337-383.
- [44] Bhattacharya, D., C. Mayes and L. D. Druehl, 1991. Restriction endonuclease analysis of ribosomal DNA sequence variation in *Laminaria* (Phaeophyta). *J. Phycol.* **27**: 624-628.
- [45] Fain, S. R., L. D. Druehl and D. L. Baillie, 1988. Repeat and single copy sequence are differentially conserved in the evolution of kelp chloroplast DNA. *J. Phycol.* **24**: 292-302.
- [46] Parsons, T. J. et al., 1990. Plastid DNA restriction analysis links the heteromorphic phases of an apomictic red algal life history. *J. Phycol.* **26**: 495-500.
- [47] Goff, L. J. and A. W. Coleman, 1988. The use of plastid DNA restriction endonuclease patterns in delineating red algal species and populations. *J. Phycol.* **24**: 357-368.
- [48] Ariztia, E. V., R. A. Andersen and M. L. Sogin, 1991. A new phylogeny for chromophyte algae using 16S-like rRNA sequences from *Mallomonas papillosa* (Synurophyceae) and *Tribonema aequale* (Xanthophyceae). *J. Phycol.* **27**: 428-436.
- [49] Turner, S. et al., 1989. The relationship of a prochlorophyte *Prochlorotrix hollandica* to green chloroplasts. *Nature* **337**: 380-382.
- [50] Morden, C. W. and S. S. Golden, 1989. psbA genes indicate common ancestry of prochlorophytes and chloroplasts. Corrigendum. *Nature* **337**: 382-385.
- [51] Villemur, R., 1990. Circular plasmid DNAs from the red alga *Gracilaria chilensis*. *Curr. Genet.* **18**: 251-257.
- [52] Goff, L. J. and A. W. Coleman, 1990. Red algal plasmids. *Curr. Genet.* **18**: 557-565.
- [53] Villemur, R., 1990. The DNA sequence and structural organization of the GC2 plasmid from the red alga *Gracilaria chilensis*. *Plant Mol. Biol.* **15**: 237-243.
- [54] Rochaix, J.-D. and J. van Dillewijn, 1982. Transformation of the green alga *Chlamydomonas reinhardtii* with yeast DNA. *Nature* **296**: 70-72.

①

- [55] Leung, W. -C. , 1988. Post-translational modifications of recombinant proteins by eukaryotic algal and fungal cells and its application in protein engineering studies. Recent Advances in Biotechnology and Applied Biology. The Chinese Univ. Press, 143-154.
- [56] Boynton, J. E. *et al.* , 1988. Chloroplast transformation in *Chlamydomonas* with high velocity microprojectiles. *Science* **240**: 1534-1538.
- [57] Jarvis, E. E. , and L. M. Brown, 1991. Transient expression of firefly luciferase in protoplast of the green alga *Chlorella ellipsoidea*. *Curr. Genet.* **19**: 317-321.
- [58] Apt, K. E. , 1988. Morphology and development of hyperplasia on *Cryptoseira osmundacea* (Phaeophyta) associated with *Haloguignardia irritans* (Ascomycotina). *Amer. J. Bot.* **75**: 979-984.
- [59] Goff, L. J. and A. W. Coleman, 1984. Transfer of nuclei from a parasite to its host. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **81**: 5 420-5 424.