

Походження евкаріотичної клітини

Професор,
доктор біологічних наук
О.Є. Ходосовцев

Херсон - 2016

План лекції

1. Розвиток ендосимбіотичної теорії
2. Походження та еволюція пластид
3. Походження мітохондрій
4. Походження ядра



Mereschkowsky C. 1905 Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. Biol. Centralbl. 25, 593–604.

Константин Мережковський
(1868-1921)

*

У 20-50-х роках ендосимбіотична гіпотеза була під значною критикою:

В наукових роботах можна було знайти такі вислови як:

« У цікавій фантазії Мережковського»

« В подальших польотах уяви Мережковський передбачає...»

Розділ у монографії Бюхнера [1953] (стр. 79-80) 'Irrwege der Symbioseforschung' (Дослідники симбіозу заблукали).

Ледербергом [1952]: «...дурна слава прикріплена до деяких ідей, з яких такі, як теорія Famintzin-Merechowsky щодо філогенії хлоропластів з ціанофітів або мітохондрій з вільно-існуючих бактерій».



Lynn Margulis (Sagan)
(1938-2011)

Sagan L. 1967 On the origin of mitosing cells.

J. Theoret. Biol. 14, 225–274.

Margulis L. 1970 Origin of eukaryotic cells. New Haven, CT: Yale University Press.

Репопуляризація ендосимбіотичної теорії.

T. Cavalier-Smith



Tomas Cvalier-Smith

Cavalier-Smith *Biology Direct* 2010, 5:7
<http://www.biology-direct.com/content/5/1/7>

BIOLOGY DIRECT BIOLOGY D

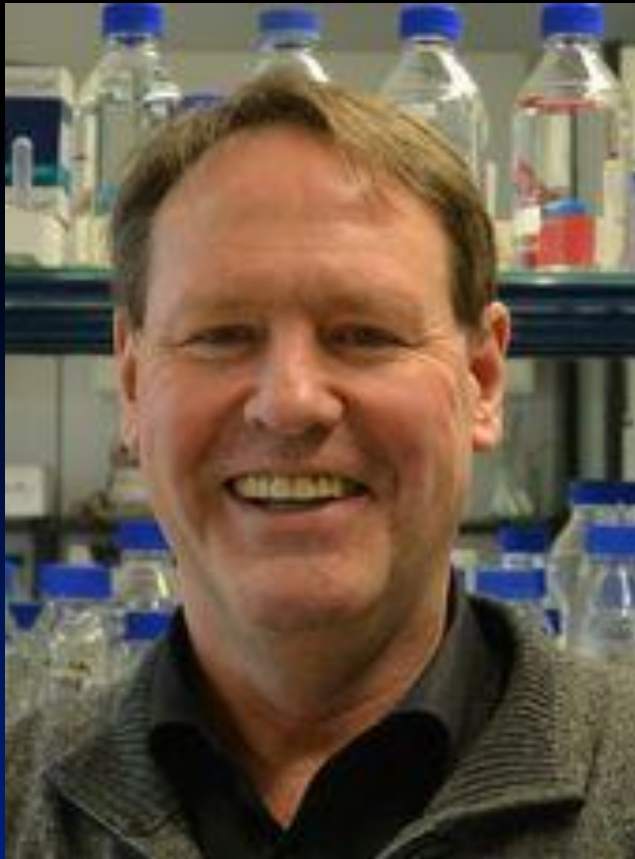
RESEARCH Open

Origin of the cell nucleus, mitosis and sex: roles of intracellular coevolution

Thomas Cavalier-Smith*

Abstract

Background: The transition from prokaryotes to eukaryotes was the most radical change in cell organisation since life began, with the largest ever burst of gene duplication and novelty. According to the coevolutionary eukaryote origins, the fundamental innovations were the concerted origins of the endomembrane system, cytoskeleton, subsequently recruited to form the cell nucleus and coevolving mitotic apparatus, with numerous genetic eukaryotic novelties inevitable consequences of this compartmentation and novel DNA segregation mechanism. Physical and mutational mechanisms of origin of the nucleus are seldom considered beyond



William Martin

A screenshot of a web browser displaying the website for the Molecular Evolution group at Heinrich Heine University Düsseldorf. The browser's address bar shows the URL <http://www.molevol.hhu.de/en/publications.html>. The website header includes the university logo and the text "Molekulare Evolution". Below the header is a banner image featuring a phylogenetic tree, a colorful abstract graphic, and a DNA microarray. A navigation menu below the banner lists: HHU Start, Faculties, MNF, Departments, Biology, Institutes, Molecular Evolution, and Publications. A "Back to Biology" button is visible. The "Publications" section lists three papers from 2016:

- Weiss MC, Sousa FL, Mrnjavac N, Neukirchen S, Roettger M, Nelson-Sathi S, Martin WF: **The physiology and habitat of the last universal common ancestor.** *Nat Microbiol* (2016) *in press*. doi:10.1038/NMICROBIOL.2016.116
- Garg SG, Martin WF: **Mitochondria, the cell cycle, and the origin of sex via a syncytial eukaryote common ancestor.** *Genome Biol Evol* 8:1950–1970 (2016). [PDF](#)
- Martin WF, Neukirchen S, Zimorski V, Gould SB, Sousa FL: **Energy for two: New archaeal lineages and the origin of mitochondria.** *Bioessays* (2016) *in press*. doi:10.1002/bies.201600089

The Windows taskbar at the bottom shows icons for Internet Explorer, File Explorer, Microsoft Office Word, and other applications.

Downloaded from <http://rstb.royalsocietypublishing.org/> on September 25, 2016

PHILOSOPHICAL TRANSACTIONS B

rstb.royalsocietypublishing.org

Review



Cite this article: Martin WF, Garg S, Zimorski V. 2015 Endosymbiotic theories for eukaryote origin. *Phil. Trans. R. Soc. B* **370**: 20140330. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2014.0330>

Accepted: 6 May 2015

One contribution of 17 to a theme issue 'Eukaryotic origins: progress and challenges'.

Endosymbiotic theories for eukaryote origin

William F. Martin, Sriram Garg and Verena Zimorski

Institute for Molecular Evolution, Universität Düsseldorf, Universitätsstraße 1, Düsseldorf 40225, Germany

For over 100 years, endosymbiotic theories have figured in thoughts about the differences between prokaryotic and eukaryotic cells. More than 20 different versions of endosymbiotic theory have been presented in the literature to explain the origin of eukaryotes and their mitochondria. Very few of those models account for eukaryotic anaerobes. The role of energy and the energetic constraints that prokaryotic cell organization placed on evolutionary innovation in cell history has recently come to bear on endosymbiotic theory. Only cells that possessed mitochondria had the bioenergetic means to attain eukaryotic cell complexity, which is why there are no true intermediates in the prokaryote-to-eukaryote transition. Current versions of endosymbiotic theory have it that the host was an archaeon (an archaeobacterium), not a eukaryote. Hence the evolutionary history and biology of archaea increasingly comes to bear on eukaryotic origins, more than ever before. Here, we have compiled a survey of endosymbiotic theories

2. Походження та еволюція пластид

Основні гіпотези походження еукаріотичної клітини

АВТОГЕННА

Еукаріотична клітина виникла шляхом поступових перетворень, поступового ускладнення та удосконалення прокаріотичної клітини (Taylor, 1976).

ЕНДОСІМБІОТИЧНА

Еукаріотична клітина з її органелами утворилася внаслідок симбіозу між різnorodними організмами (Schimper, 1883, Mereschkowsky, 1905a,b,1910).

Докази ендосимбіотичного походження пластид

На користь ендосимбіотичного походження пластид свідчить їх подібність з прокаріотичними водоростями за багатьма структурними, хімічними, фізіологічними та молекулярно-генетичними ознаками, серед яких:

- будова фотосинтетичних мембран (тилакоїди)
- будова нуклеоїдів (без ядерної оболонки)
- будова рибосом (70-S)
- ДНК (циклічна)
- РНК (прокаріотичного типу)
- пігменти (хлорофіл а, в, фікобіліни) та ін.

Основні роботи: Margulis, 1970, 1981, 1993; Cavalier-Smith, 1981, 1982, 1987, 1993, 1995, 2000; McFadden, 2001 та ін.

Положення ендосимбіотичної теорії походження пластид

1. Пластиди походять від синьозелених водоростей (Mereschkowsky, 1905).
2. Пластиди виникли в період великої радіації еукаріот 1000 – 900 млн. років тому (Giovannoni & al., 1988; Cavalier-Smith, 1995, 2000).
3. Пластиди мають **монофілетичне** походження внаслідок **одноразового симбіогенезу** еукаріотичного господаря та синьозеленої водорості (Turner, 1997; Bhattacharya, Schmidt, 1977).
4. Еволюція первинної пластиди дала **три типи первинних пластид**: ціанопласти (Glaucocystophyta), хлоропласти (Chlorophyta) та родопласти (Rhodophyta) (Cavalier-Smith, 1987).
5. Поширення пластид у світі еукаріот відбувалося шляхом **вторинних актів симбіогенезу** від червоних та зелених водоростей (Delwiche, Palmer, 1997) 500-300 млн. років тому.
6. Подальше поширення пластид відбувалося внаслідок **третинних актів симбіогенезу** у динофітових водоростей від діатомових та кріптофітових водоростей (Cavalier-Smith, 2000).
7. Симбіогенез – **найрідкіший еволюційний феномен, який протягом 4 млрд. років здійснювався всього кілька разів** (Cavalier-Smith, 2000; Масюк, Костіков, 2002).

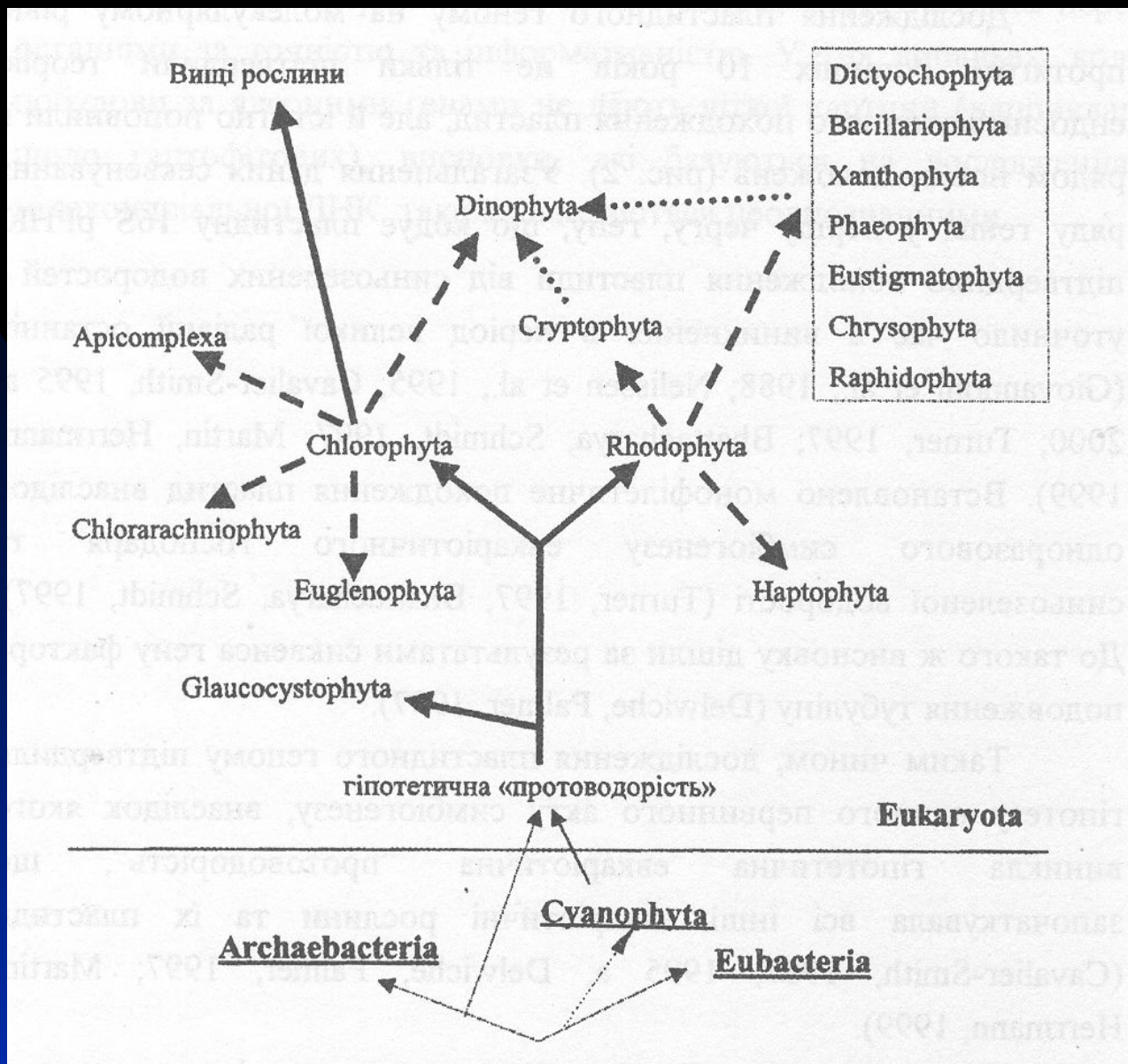


Схема філогенетичних зв'язків водоростей, яка відображає спорідненість пластид, без урахування ступеня спорідненості і рівня організації "хазяїна".

ПЕРВИННО-СИМБІОТИЧНІ ПЛАСТИДИ

ЦІАНОПЛАСТИ

1. Мають дві мембрани.
2. Між мембранами знаходиться шар муреїну.
3. Фікобілісоми.
4. Хлорофіл а, фікобіліни.
5. Переважно одиночні тилакоїди.
6. Обидві субодиниці рибулозо-1,5-біфосфат-карбоксилази кодуються пластидним геномом.

GLAUCOCYSTOPHYTA

РОДОПЛАСТИ

1. Мають дві мембрани.
2. Муреїн відсутній.
3. Фікобілісоми.
4. Хлорофіл а, фікобіліни.
5. Одиночні тилакоїди.
6. Обидві субодиниці рибулозо-1,5-біфосфат-карбоксилази кодуються пластидним геномом.

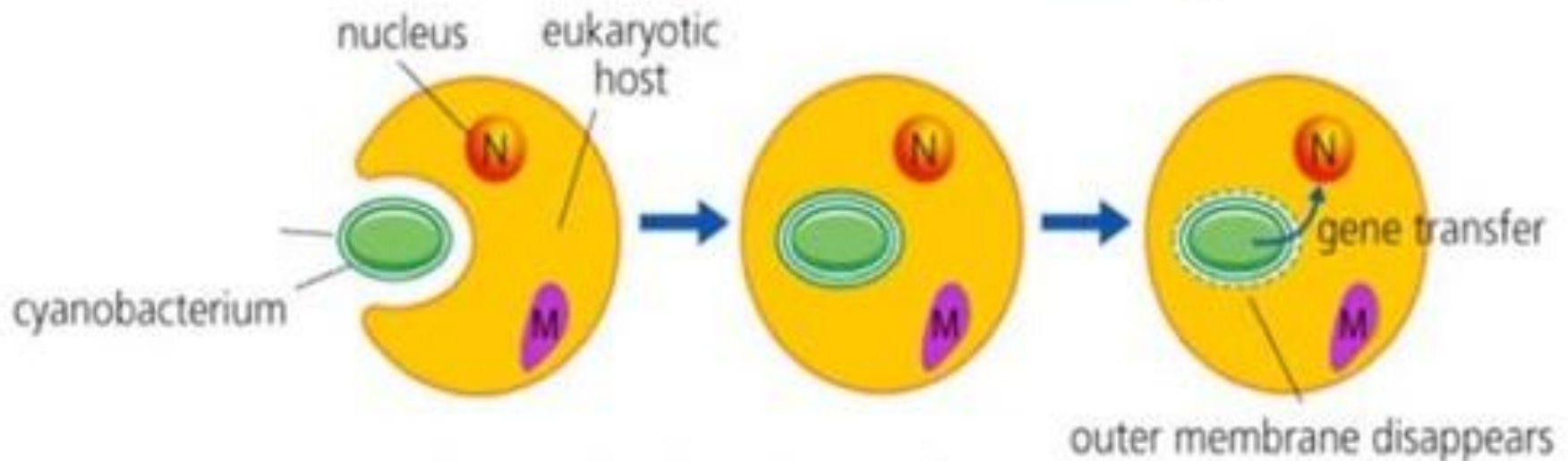
RHODOPHYTA

ХЛОРОПЛАСТИ

1. Мають дві мембрани.
2. Муреїн відсутній.
3. Фікобілісоми відсутні.
4. Хлорофіл а + b
5. Тилакоїди в гранах.
6. Велика субодиниця рибулозо-1,5-біфосфат-карбоксилази кодуються пластидним геномом, а мала – ядерним.

CHLOROPHYTA

Primary endosymbiosis (plastid with 2 membranes)



ВТОРИННО-СИМБІОТИЧНІ ПЛАСТИДИ

ХЛОРОПЛАСТИ

1. Мають три (Euglenophyta) або чотири мембрани (Chlorarachniophyta).
2. Хлорофіл a + b.
3. Нуклеоморф у перипластидному просторі (Chlorarachniophyta).
4. Нуклеоморф споріднений з ядерним геномом одноклітинних зелених водоростей.
5. Походять від прازیнофіцієвих – *Pyramimonas* (Euglenophyta) та вольвоксових – *Chlamydomonas* (Chlorarachniophyta).

EUGLENOPHYTA

CHLORARACHNIOPHYTA

РОДОПЛАСТИ

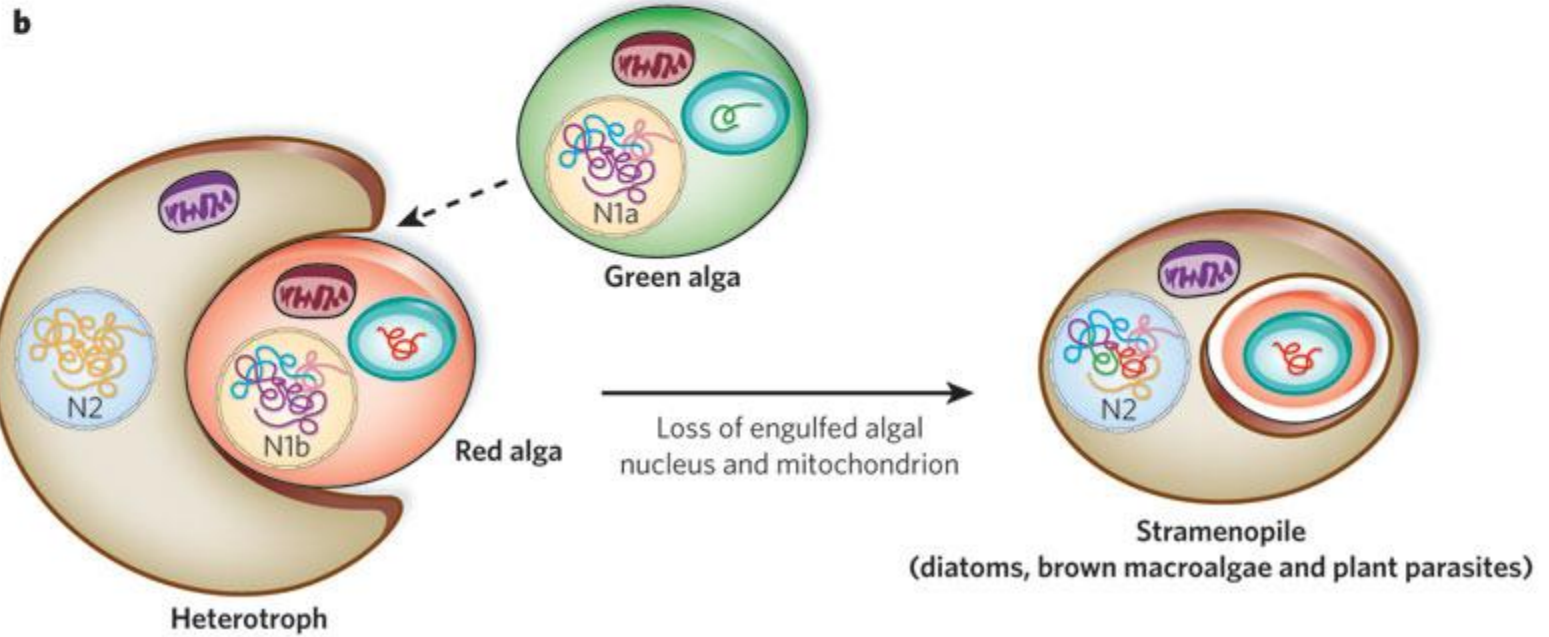
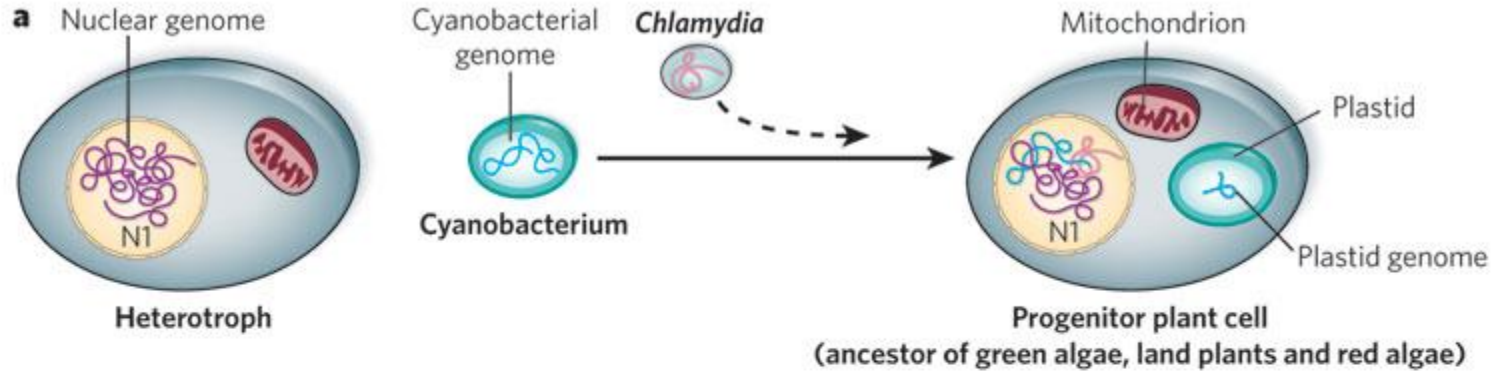
1. Мають чотири мембрани (2 пластидні, 2 – ЕПС, що переходять в ядерну мембрану).
2. Хлорофіл a + c.
3. Нуклеоморф у перипластидному просторі (Cryptophyta).
4. Нуклеоморф кріптофітових споріднений з ядерним геномом одноклітинних червоних водоростей.
5. Р. кріптофітофих походять від червоних водоростей – *Erythrocladia* і *Stilonema*.

ХРОМОФІТОВІ ВОДРОСТІ

DYNOPHYTA

CRYPTOPHYTA

HAUTOPHYTA



ТРЕТИННО-СИМБІОТИЧНІ ПЛАСТИДИ (РОДОПЛАСТИ)

Мають п'ять мембран (2 пластидні, 2 мембрани пластидної ЕПС, 1 – перисимбіотична мембрана - залишок травної мембрани господаря (Dinophyta).

Perinidium foliaceum

1. В перипластидному просторі знаходяться залишки редукованої цитоплазми еукаріотичного симбіонта, редукована ЕПС симбіонта, рибосоми еукаріотичного типу, мітохондрії з трубчастими кристами та нуклеоморф.
2. Хлорофіл а + с.
3. Пластида характеризується як фотоавтотрофний ендосимбіонт-страменопіл із діатомових водоростей.

Gymnodinium aequinosum

1. Між пластидними мембранами та ЕПС виявлено рибосоми еукаріотичного типу, гранули крохмалю, мембранні структури.
2. Між ЕПС та перисимбіотичною мембраною виявлено рудиментарну цитоплазму, мітохондрії з платівчастими кристами, ЕПС, рибосоми еукаріотичного типу, нуклеоморф відсутній.
3. Хлорофіл а + с, фікобіліни.
4. Пластида характеризується як фотоавтотрофна криптофітова водорість.

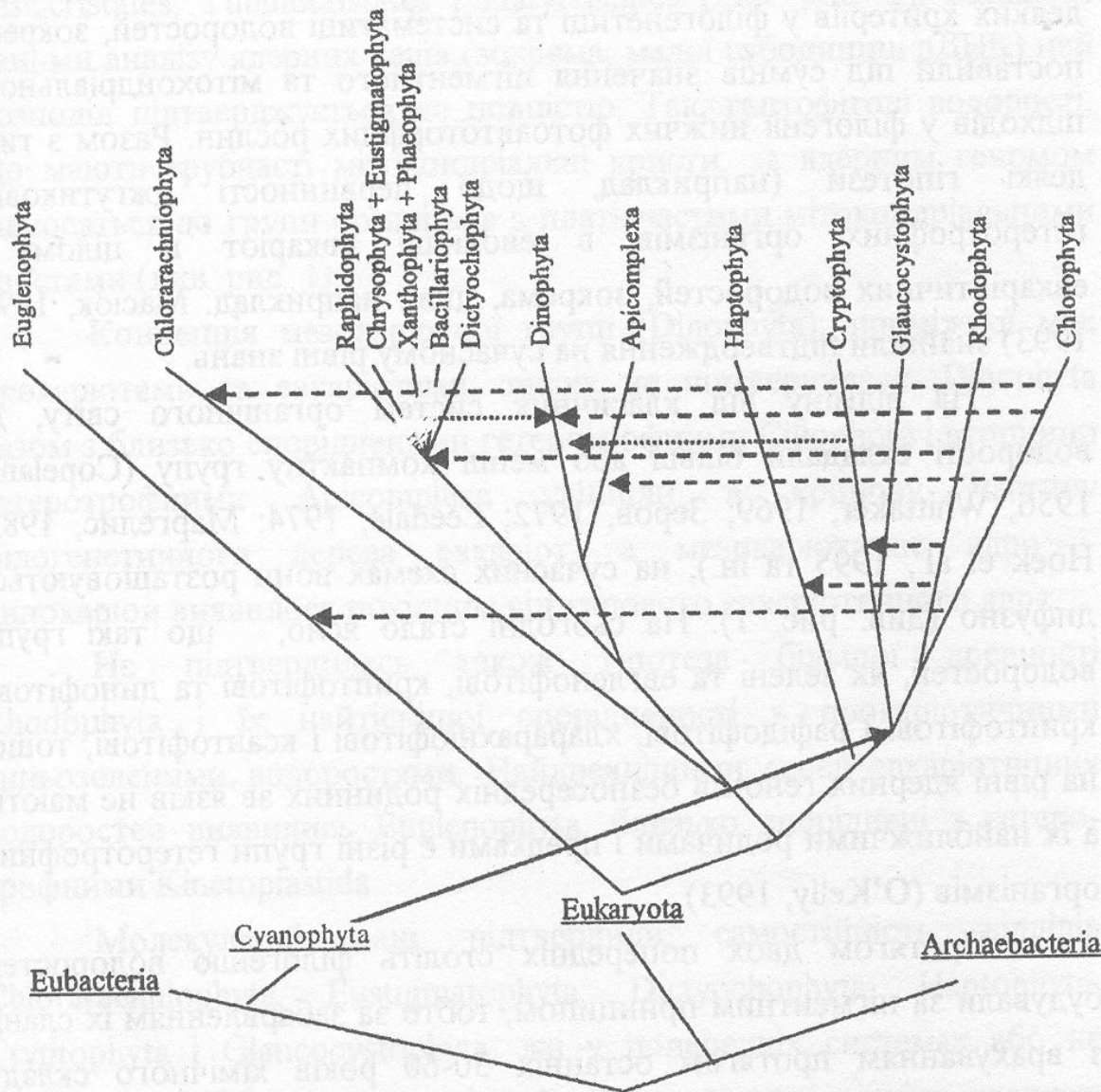
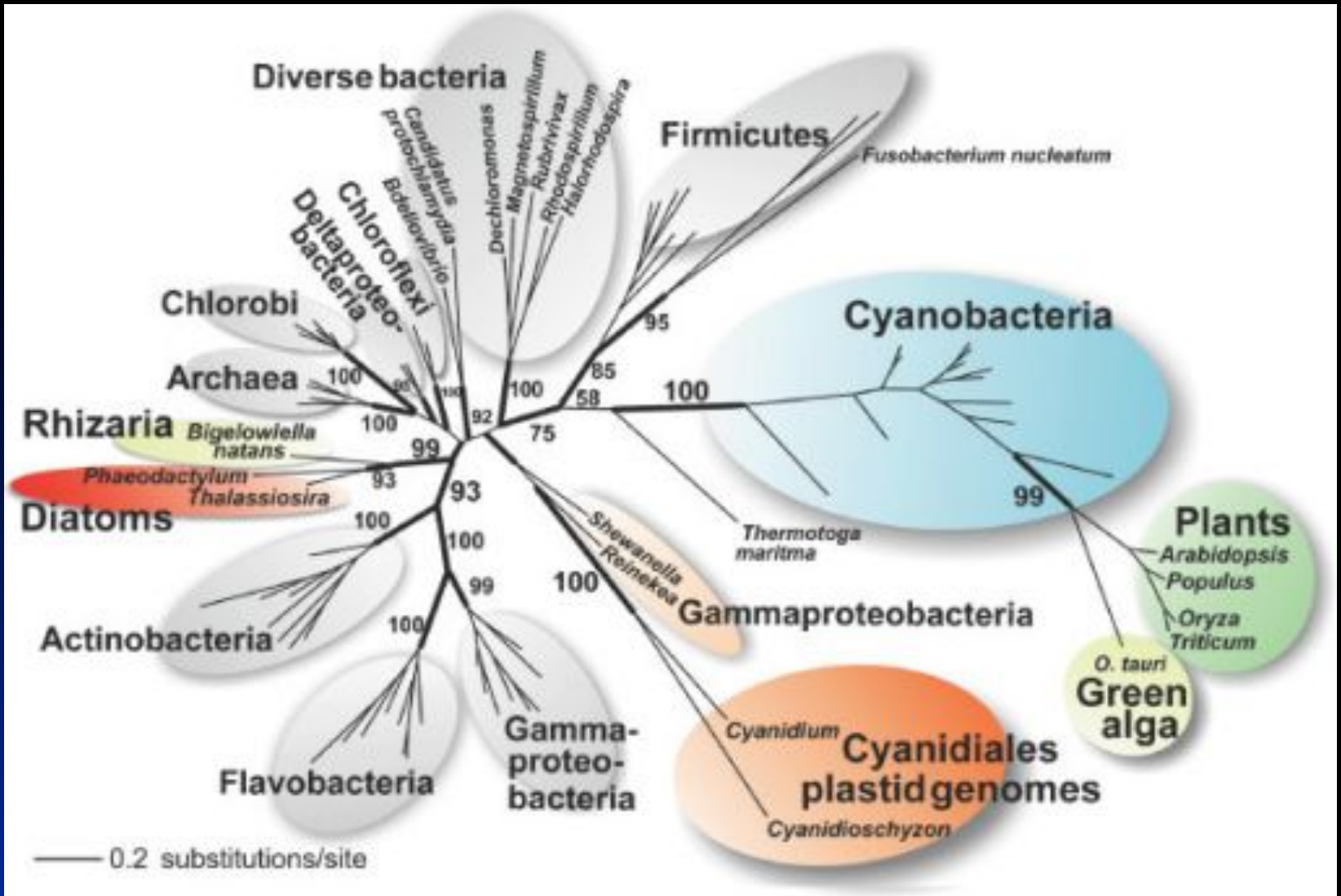
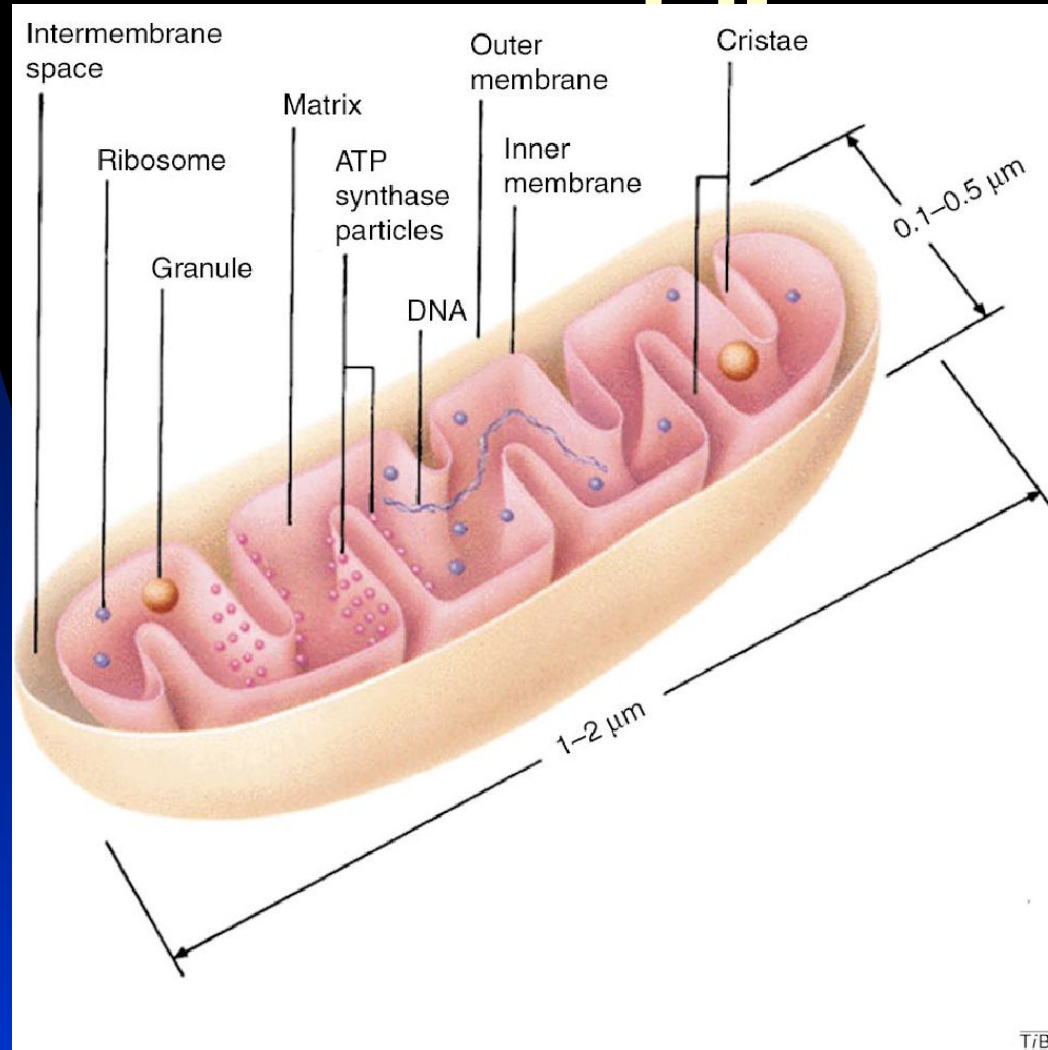


Схема філогенетичних зв'язків водоростей, яка відображає ступінь їх спорідненості за ядерними геномами та шляхи надбання ними пластид.

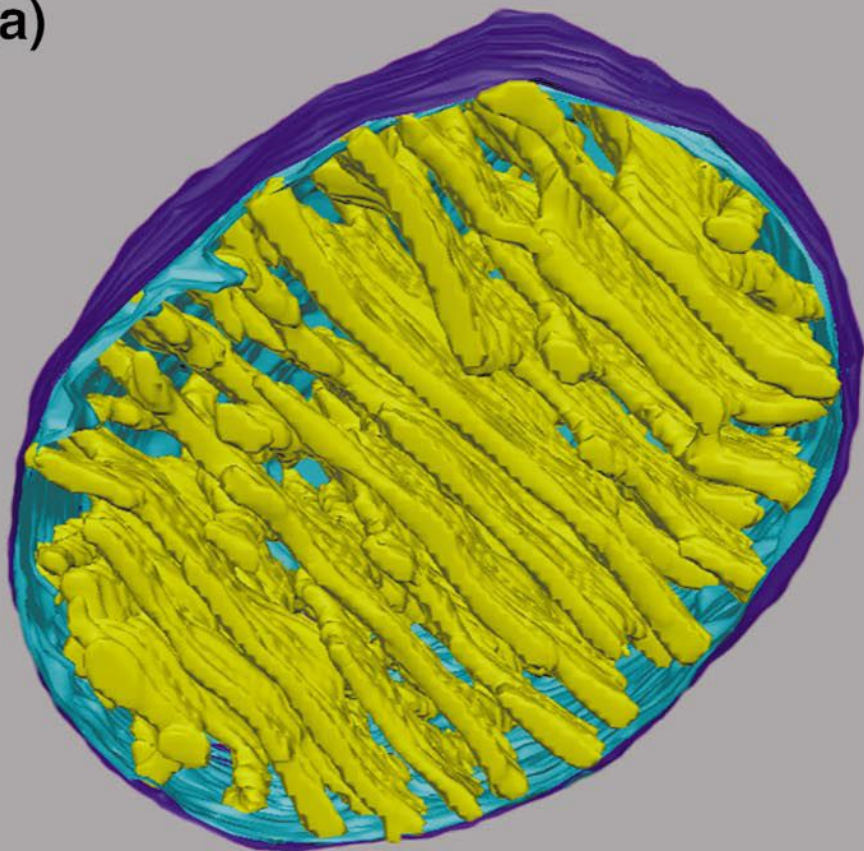


Gross J, Meurer J, Bhattacharya D. (2008). Evidence of a chimeric genome in the cyanobacterial ancestor of plastids. BMC Evol. Biol.

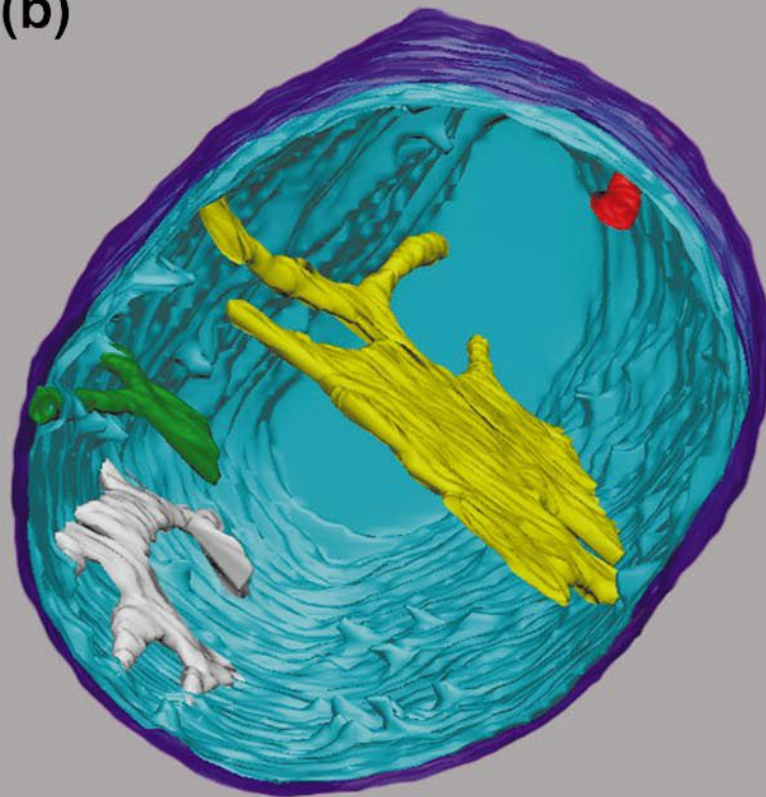
3. Походження мітохондрій



(a)

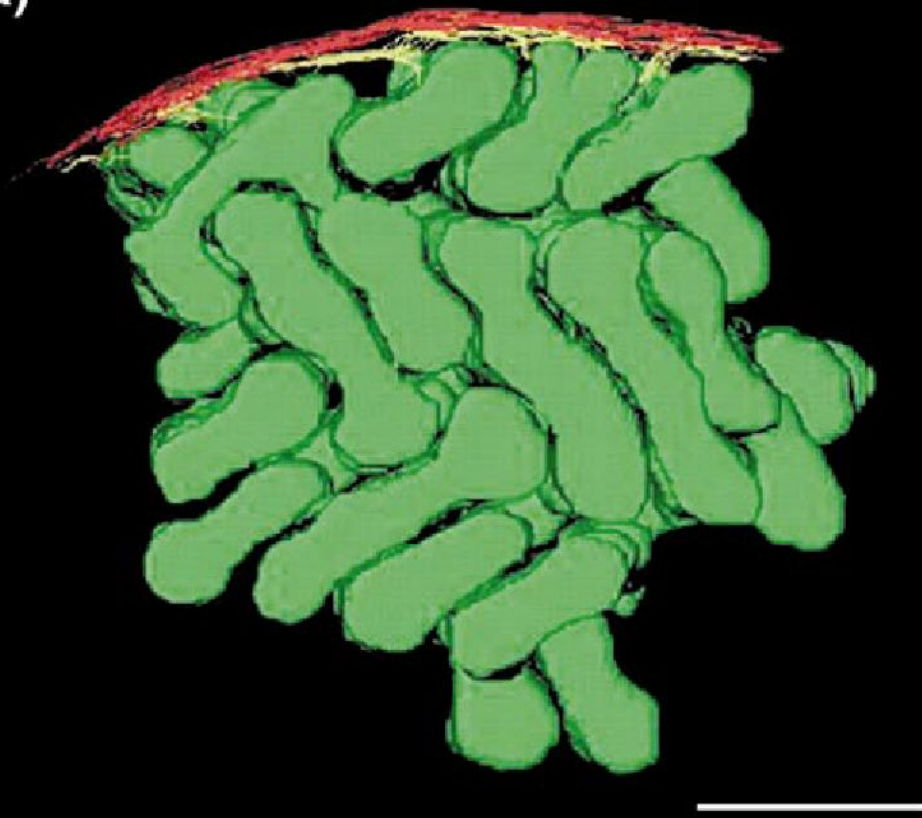


(b)



Платівчасті кристи мітохондрій (Fray, Manella, 2000)

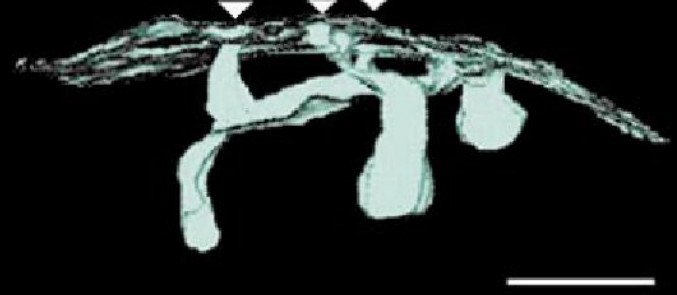
(a)



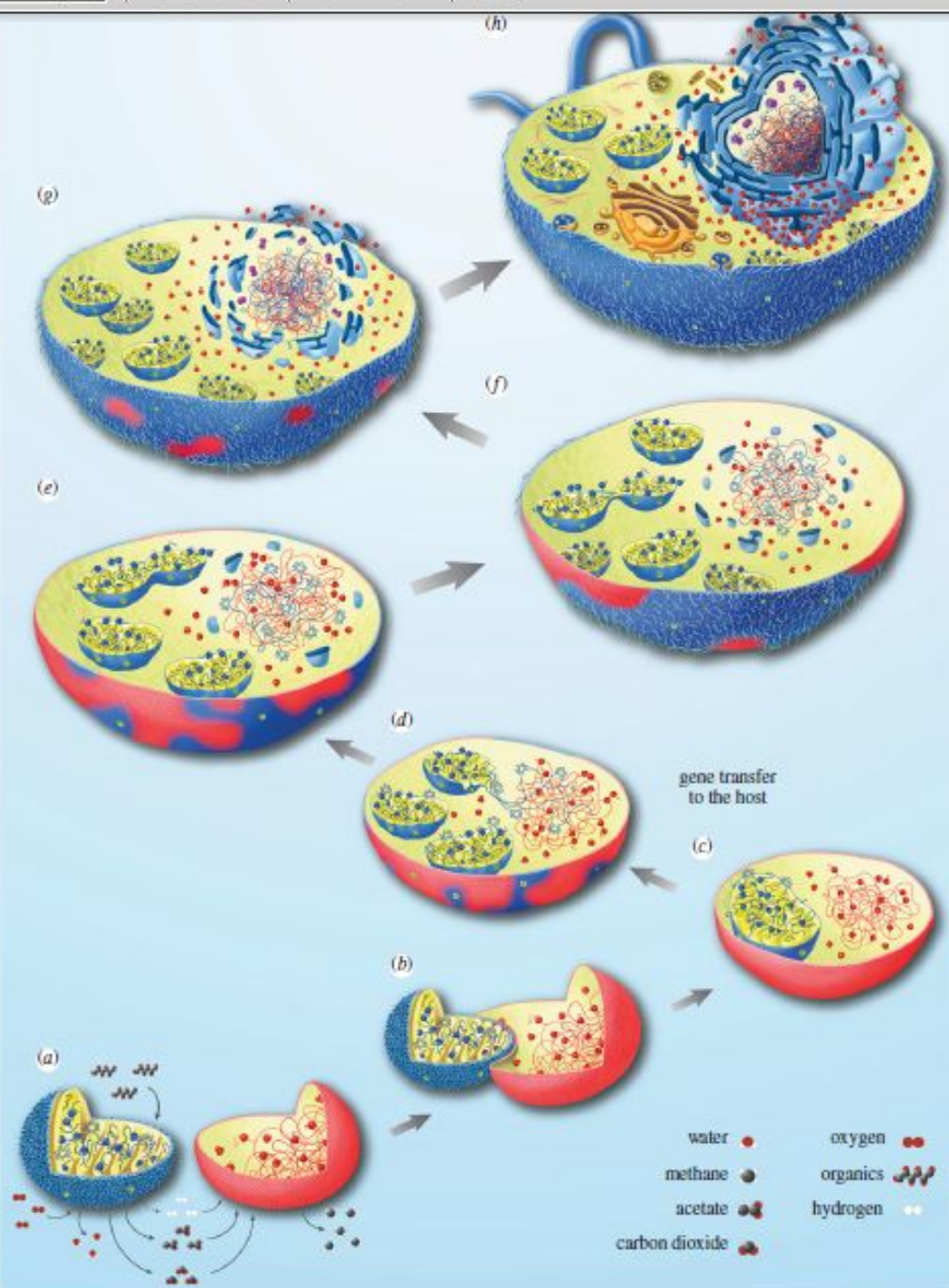
(b)



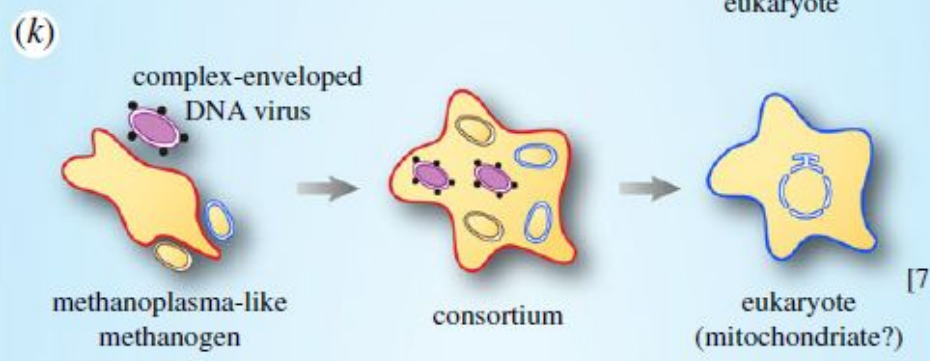
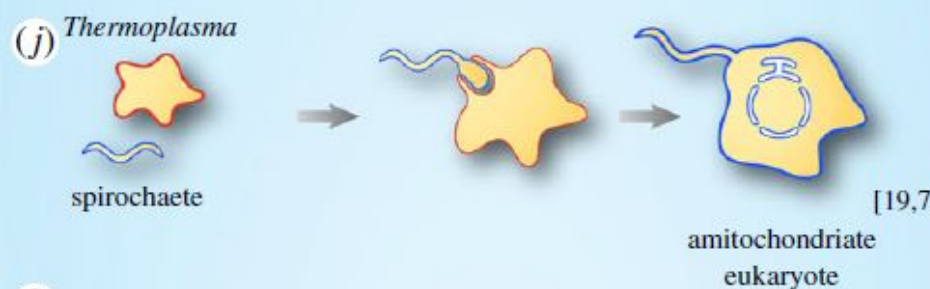
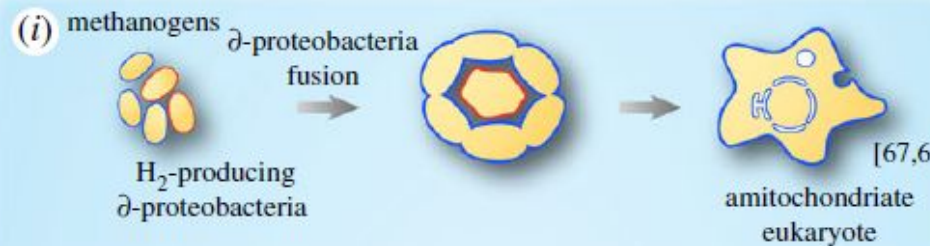
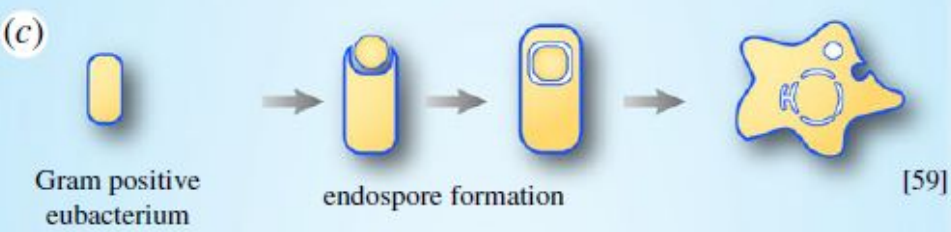
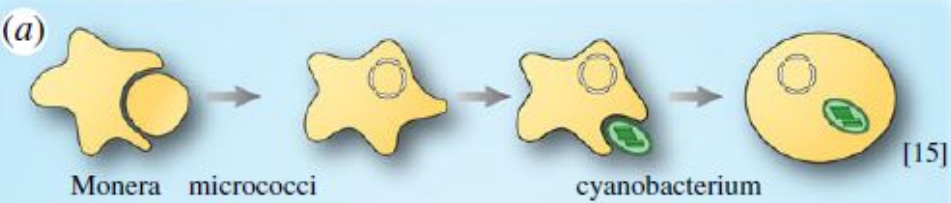
(c)



трубчасті кристи мітохондрії Chaos (Fray, Manella, 2000)



4. Походження ядра евкаріот



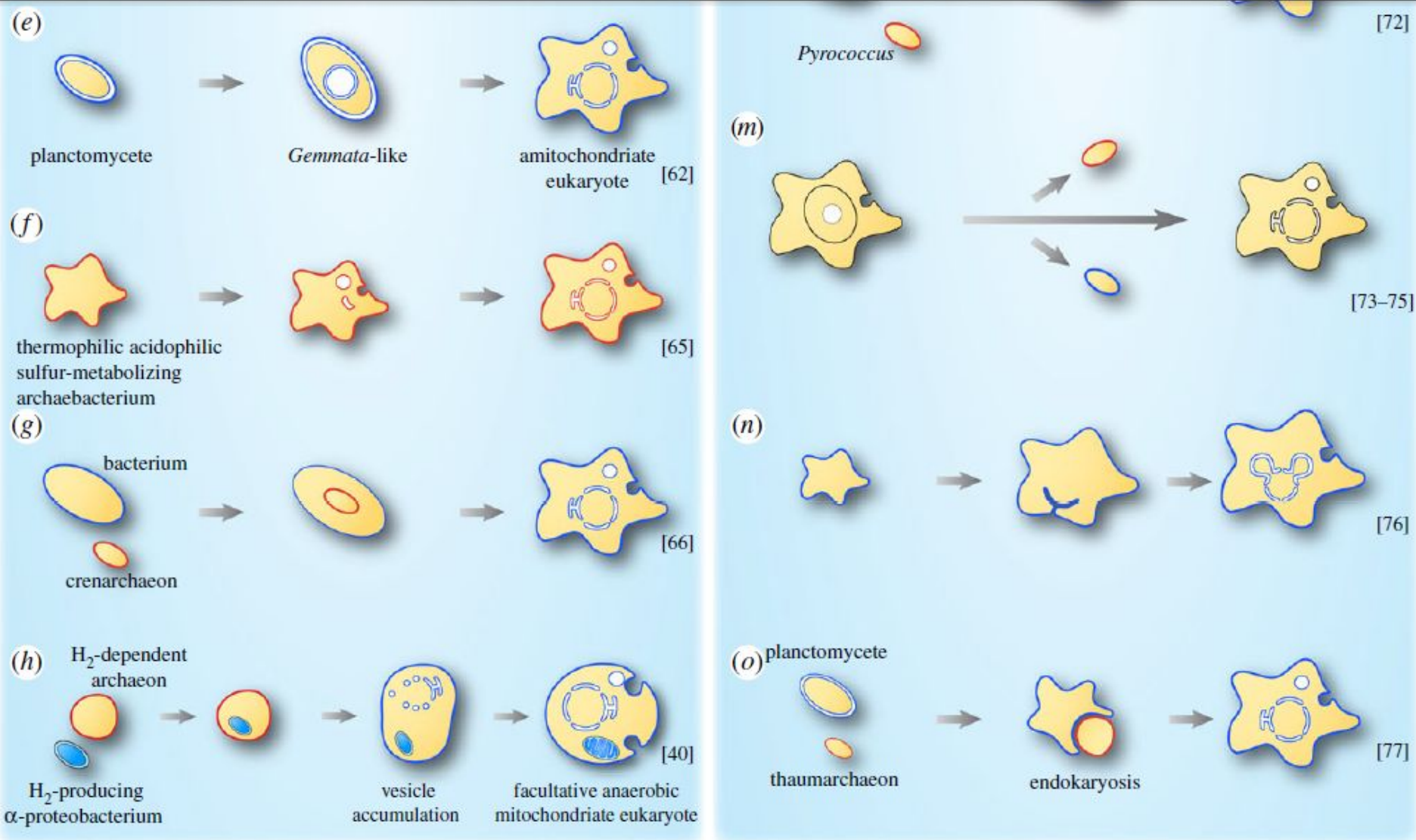


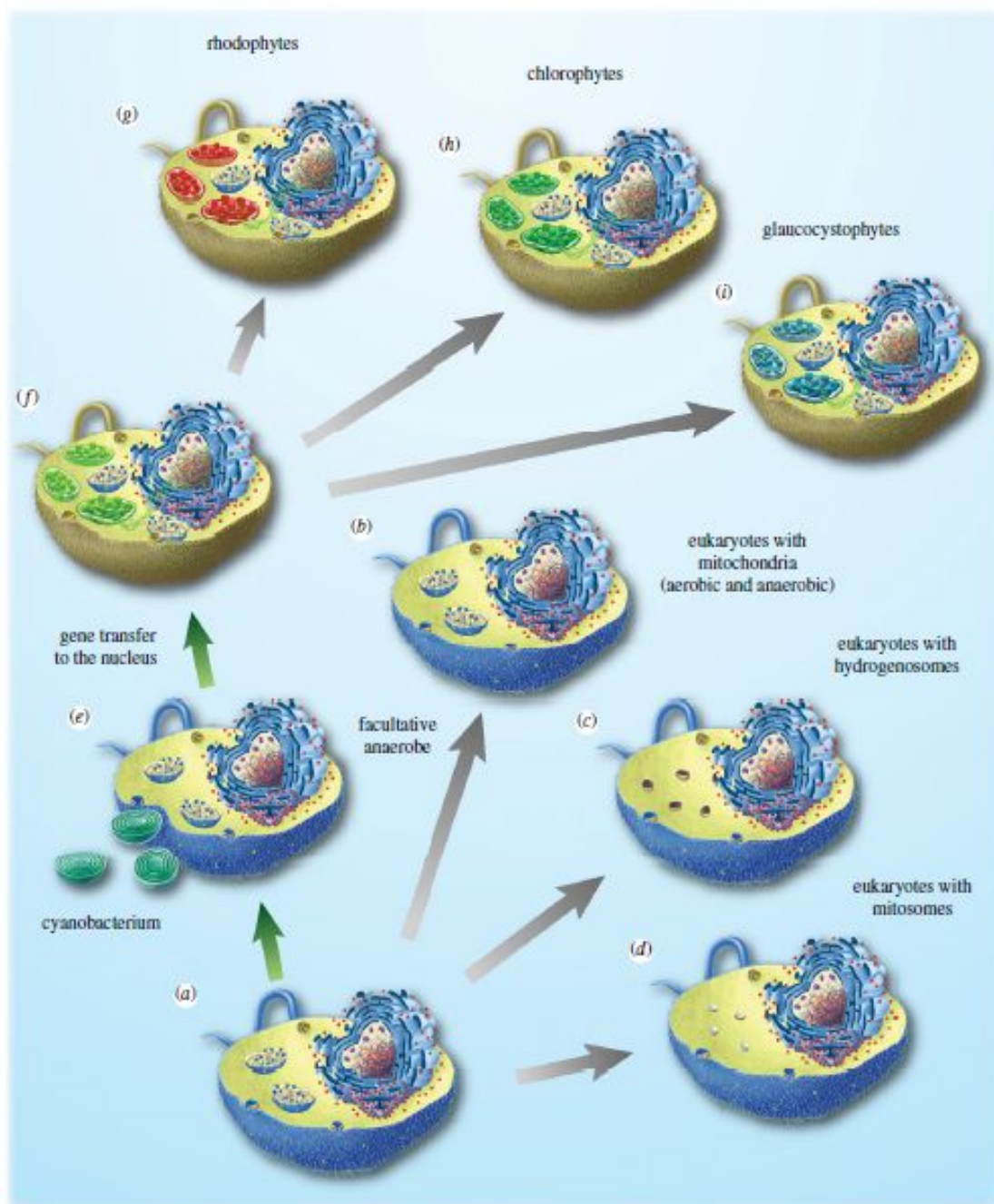
Figure 1. Models describing the origin of the nucleus in eukaryotes. (a–o) Schematic of various models accounting for the origin of the nucleus. Archaeal cell

- a) Мережковський, 1905: ядро походить від мікоплазми шляхом поглинання її амебоїдною клітиною з еукаріотичним цитозолем;
- б) Cavalier-Smith, 1987: ядро та ендоплазматична мембрана походять шляхом інвагінації плазматичної мембрани клітини;
- с) Gould & Dring, 1979: ендоспори Грам позитивних бактерій можуть бути аналогом ядра;
- d) Zillig et al., 1989: еубактеріальний хазяїн поглинає архебактеріаль-ного ендосимбіонта і пізніше трансформує його в ядро;
- e) Fuerst & Webb, 1991: ДНК прісноводної еубактерії *Gemmata obscuriglobus* оточене мембраною, яке нагадує ядро еукаріот;
- f) Searcy & Nixon, 1991: термофільна сірко архебактерія, яка не має клітинної оболонки але має добре розвинутий цитоскелет може розглядатися як прототип еукаріотичного ядра;
- g) Lake & Rivera, 1994: бактерія поглинає кренархеоту та утворюється ядро;
- h) Martin, 1999: везикулярна модель, коли ядро утворюється разом із набуттям мітохондріального ендосимбіонта;

- i) Moreira & Lopez-Garcia, 1998: модифікована ендокаріотична модель, яка постулює злиття плазматичних мембран d-протеобактерії та метаноутворюючої архебактерії в агломерацію;
- j) Margulis et al., 2000: симбіоз між спірохетами та архебактеріями без жорсткої клітинної оболонки (Thermoplasma-like) привів до виникнення джгутика та ядра;
- k) Bell, 2001: вірусна гіпотеза – ядро походить від поксівірусів, які знаходились у синтрофній консорції з метаногенами;
- l) Horiike et al., 2004: ядро походить від археального ендосимбіонта (Pyrococcus), який поглинув гамма-протеобактерію;
- n) Cavalier-Smith, 1998; автогенна, не симбіотична гіпотеза;
- o) Forterre, 2011: нова версія ендокаріотичної гіпотези: the PTV (for PVC–thaumarchaeon–virus) fusion hypothesis, the PVC bacterium provides universal components of eukaryotic membranes required also for the formation of the nucleus and the thaumarchaeon provides informational and operational proteins and precursors of the modern eukaryotic cytoskeleton and vesicle trafficking system (figure 1o).

Усі перераховані гіпотези не можуть пояснити:

- 1) Чому в ядерних компартаментах відсутня АТФ-генеруюча фізіологія;
- 2) Чому відсутні у вільно існуючих одноклітинних організмів з такою топологією мембран;
- 3) проникність (немає прокаріот, які б контактували з навколишнім середовищем через пори);
- 4) поділ (чому існують еукаріоти з відкритим типом мітозу).



Рекомендована література:

1. Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Ч.2. Прокариоты и низшие эукариоты. – С.-Пт.: Наука, 1998ю – 478 с.
2. Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. – М.: Мир, 1983. – 352 с.
3. Масюк Н.П. Эволюционные аспекты морфологии еукариотических водорослей. – К.: Наук. думка, 1993. – 256 с.
4. Масюк Н.П., Костіков І.Ю. Водорості в системі органічного світу. – К.: Академперіодіка, 2002. – 178 с.
5. Cavalier-Smith T. A revision six-kingdom system of life // Biol. Rev. – 1998. – 73. – P.203-266.
6. Cavalier-Smith T. Membrane heredity and early chloroplast evolution // Trends in Plant Sci. – 2000. – 5, N4. – P. 174-182.