



Эволюция микроорганизмов

Эволюция микроорганизмов


Эволюция жизни – процесс, стартовавший на планете около 4 млрд. лет назад, который привел к возникновению первых протоклеток. Современная геномика подтверждает предположение Дарвина (1859 г.) о наличии одного предка для всех клеточных форм. Его принято обозначать LUCA (Last Universal Common Ancestor), однако сейчас не существует единого мнения о его природе.

Эволюция микроорганизмов

- Главная проблема – Эволюция 3 доменов жизни: Бактерий, Археев и Эукариот и создание универсального дерева жизни.
- Археи и Эукариоты возможно имеют общего предка, отличного от Бактерий.
- Первой самореплицирующаяся молекула – РНК – основа первых примитивных клеток

Эволюция микроорганизмов

- Клеточное ядро эукариот, митохондрии и гидрогеносомы, а также хлоропласты, согласно эндосимбиотической теории, произошли от протеобактерий и цианобактерий.
- Разнообразие микробных форм жизни огромно, метаболическая пластичность микробов позволила им занять огромное число экологических ниш.



Классическая метафора «древа жизни». Древовидные дихотомические схемы отражают процессы двоичной репликации генетического материала.

В то же время обнаружено огромное количество сетевых процессов, связывающих ближние и отдаленные ветви: горизонтальный перенос генов, слияния геномов, отношения паразит-хозяин.

Современную концепцию можно назвать *паутиной* жизни, высокодинамичное геномное пространство-время, в котором геномы отдельных видов – преходящее, метастабильное состояние [Кунин, 2014].

Происхождение общего предка (попытки реконструкции LUCA)


Главное доказательство существования LUCA – универсальность системы экспрессии генов.

Один код, одинаковые рибосомы, состоящие из 3 консервативных молекул РНК. Универсально сохраняются компоненты системы трансляции: около 30 транспортных РНК, несколько факторов трансляции, 18 аминоксил-тРНК-синтетаз и несколько тРНК модифицирующих ферментов.

Происхождение общего предка (попытки реконструкции LUCA)

Реконструкция клеточного предка – пути эволюции и наборов предковых генов. Элементарными событиями эволюции прокариот являются «рождение» гена, обогащение генами за счет горизонтального переноса и утрата гена.

На сегодняшний день удалось реконструировать несколько сотен генов LUCA: около 100 генов экспрессии, метаболические ферменты, компоненты мембран и сигнальные элементы [Ouzounis et al., 2006].



Для объяснения различий между археями и бактериями в механизмах репликации ДНК и химическом составе мембран предлагаются 2 возможных сценария:

- LUSA содержал признаки архей и бактерий, далее в эволюции каждой их групп была утеряна часть признаков.
- LUSA содержал один из вариантов, впоследствии замененный на другой у архей или бактерий.

Другое предположение: LUSA не обладал чертами архей или бактерий. Согласно концепции, Вёзе и Фокса он представлял собой примитивную форму жизни, «прогенот» [Woese and Fox, 1977]. Такой предок не имел типичного большого ДНК-генома и не был типичной клеткой, окруженной мембраной. Он мог сформироваться из разнородной популяции генетических элементов существовавших в сети неорганических ячеек. После формирования пула РНК-репликаторов появились механизмы трансляции и репликационные паразиты. Далее возникли процессы репликации ДНК и паразиты ДНК-репликаторы, так сформировались первые архейные и бактериальные клетки, а также ДНК- и РНК-вирусы.

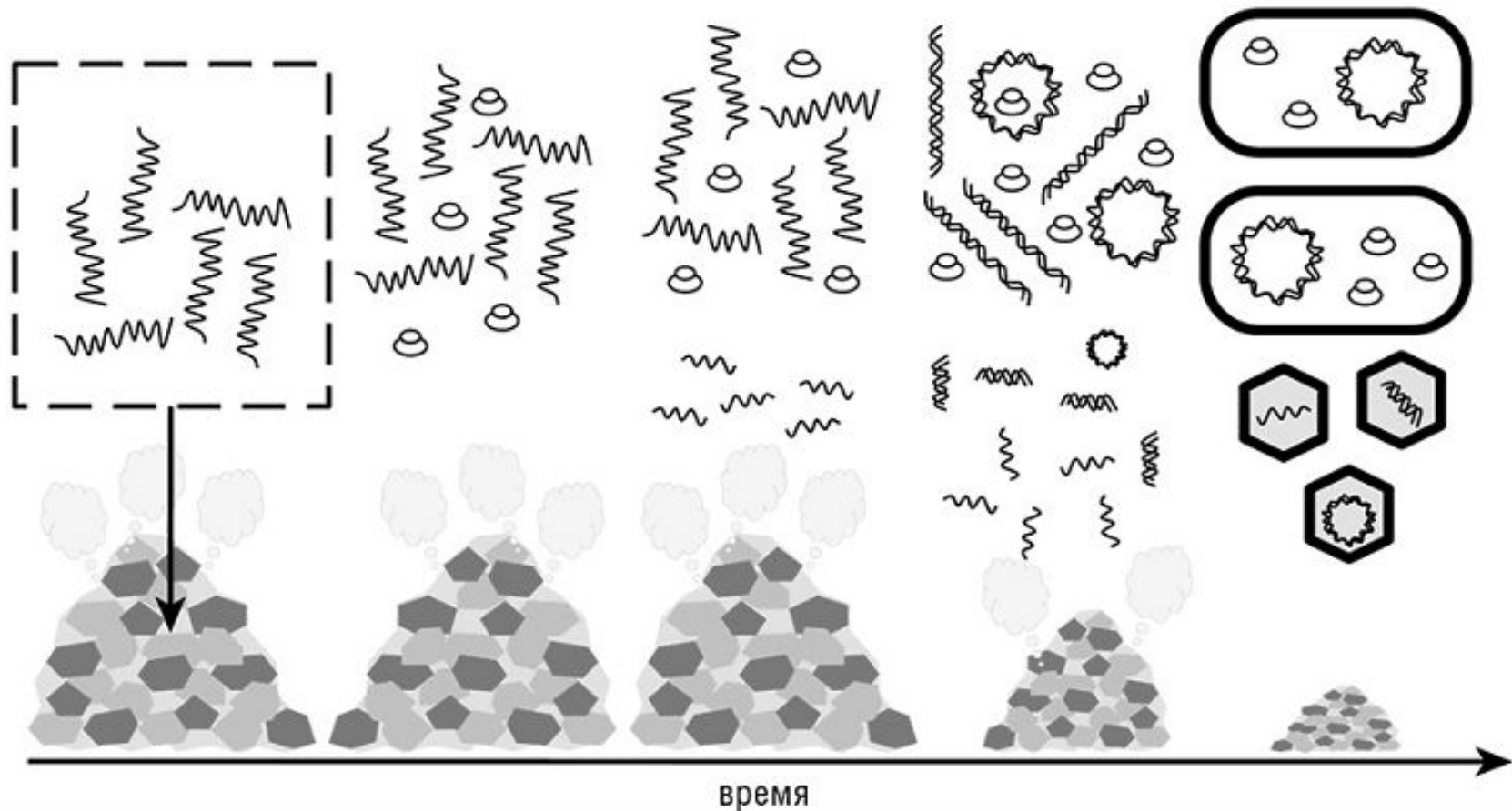
РНК-репликаторы в неорганических полупроницаемых ячейках

РНК-репликаторы и механизмы трансляции в неорганических полупроницаемых ячейках

Отделение репликаторов от репликационных паразитов в неорганических полупроницаемых ячейках

Появление репликации ДНК и паразитов репликации ДНК в неорганических полупроницаемых ячейках


Бактерии, археи, ДНК- и РНК-вирусы



Сценарий доклеточной эволюции

Неорганические ячейки для развития доклеточной жизни, (согласно М. Расселу и его коллегам), сети микроячеек в гидротермальных источниках, состоящие в основном из сульфида железа [Russell, 2007].

Градиенты температуры и pH, способствующие биохимическим реакциям. Генетические элементы: сегменты РНК на первой стадии, затем более сложными молекулами РНК и далее всё более крупными молекулами ДНК



Различные стратегии репликации генетического материала и генетические элементы, эволюционировали совместно в соседних ячейках.

Для обозначения этого состояния предложено обозначение LUCAS (Last Ancestral Universal Common State – последнее универсальное предковое состояние).



Происхождение жизни

- Возраст Земли 4,5-4,6 млрд. лет.
- Первые данные о клеточных формах жизни были получены в 1977 году в Южной Африке, подобно археям, обнаруженным в Австралии, возраст оценили в 3,5 млрд. лет.
- Основная масса воды находилась в гидратированном состоянии, океан содержал менее 10% современной воды, pH 8-9, восстановительная атмосфера.

Опарин и Холдейн (1929)

1. Синтез биологических мономеров из газов первичной атмосферы.
2. Образование биологических полимеров.
3. Формирование фазообособленных систем, отделенных от внешней среды мембранами (протобионтов).
4. Возникновение простейших клеток.

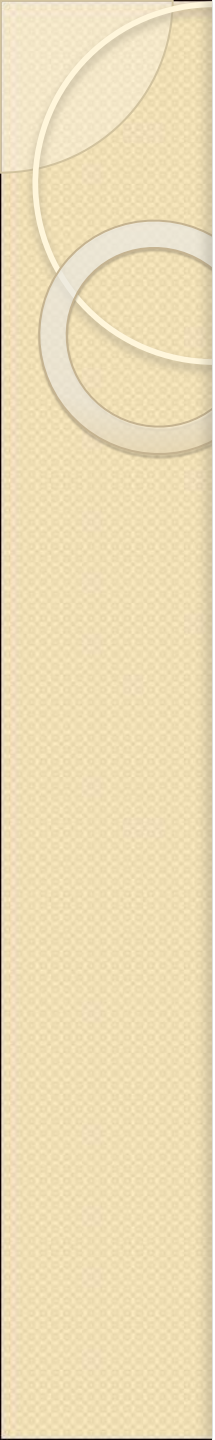
Опыты Миллера, Оро, Шрамма

- Опыты Миллера (аминокислоты, органические кислоты, альдегиды, углеводороды) из формальдегида – сахара, из метана и воды – жирные кислоты.
- Оро – синтез АТФ,
- Фокс – протеиноидные микросферы,
- Шрамм – полинуклеотиды.

- Оптическая активность. В составе белков L-форма, полисахариды – D-формы.
- Ферментативная активность. Протоцитки создавали благоприятные условия для протекания реакций, катализаторы неорганические, простейшие молекулы из «бульона» - коферменты.
- Матричный синтез. Экспериментально показана возможность комплементарного связывания мононуклеотидов с полинуклеотидной матрицей и образование ковалентных связей.

Кислород

- 2 млрд. лет первые цианеи, выделяющие кислород, 1,5 млрд., первые эукариоты.
- Кислород. Для осуществления процессов дыхания достаточно 0,2% кислорода. O₂ высокотоксичен для анаэробных клеток, семейство радикальных частиц.



Первые самореплицирующиеся молекулы – РНК

- Для жизни необходимы молекулы способные реплицироваться и выполнять клеточную работу.
- Живая структура должна содержать ДНК, РНК и белки.
- ДНК может реплицироваться, но не выполняет работы, белки напротив.

РНК-мир

- Томас Чех в 1981, открыл РНК эукариотического организма Tetrahymena, осуществляющую сплайсинг самой себя.
- Сидни Алтман в 1984 обнаружил РНКазу на основе РНК, способную резать фосфоэфирные связи – рибозим.
- В 1986 Уолтер Гилберт предложил концепцию «мира РНК», первые самореплицирующиеся молекулы РНК обладали ферментативной активностью.

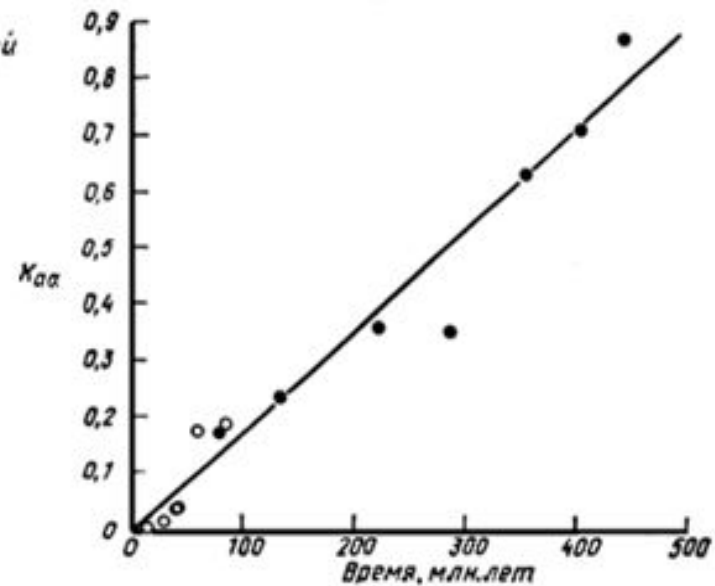
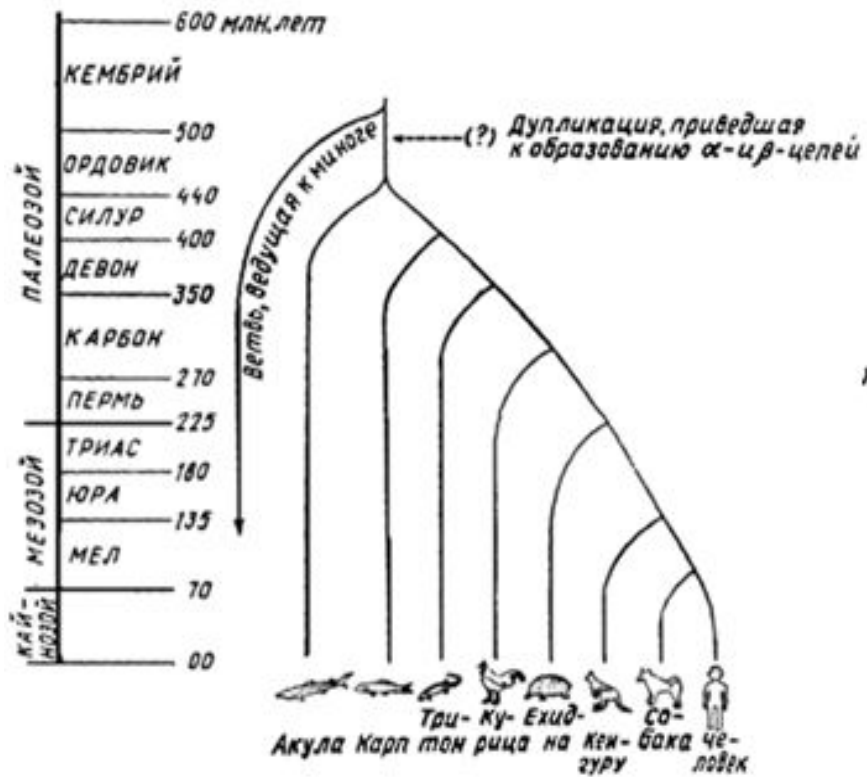
РНК-мир

Почти полмиллиарда лет шел статистический перебор, пока не появилось образование подобное современной молекуле РНК, заключенной в липидный пузырек.

Сам образ функционирования РНК указывает на ее древнее происхождение. (рибосомы, рРНК, тРНК, иРНК, АТФ).

3 домена жизни

- В 1977 Карл Войес и Джордж Фокс, исследуя малые субъединицы рРНК, разделили живое на три домена: Археи, Бактерии и Эукариоты.
- Скорее всего, Археи и Эукариоты эволюционировали независимо от Бактерий, имея одного на 3 группы общего предка
- Гипотеза слияния геномов предполагает слияние древней архейной клетки с клеткой примитивной грамотрицательной протеобактерии. Слияние геномов объясняет происхождение ядра и присутствие у Эукариотов генов Архей и Бактерий одновременно.



Свойство	Бактерии	Археи	Эукариоты
Ядро	нет	нет	есть
Мембранные органоиды	нет	нет	есть
Клеточная стенка	Пептидогликаны + мурамовые кислоты	Без мурамовых кислот	Без мурамовых кислот
Липиды ЦПМ	Прямые цепи жирных кислот	Разветвленные цепи жирных кислот	Прямые цепи жирных кислот
Полицистронная иРНК	есть	есть	нет
Интроны	нет	нет	есть
Схожие АТФазы	нет	есть	есть
Хлорофилл	есть	нет	есть
1-я тРНК (трансляция)	формил-метионин	метионин	метионин

1	2	3	4
Фактор элонгации II взаимодействует с дифтерийным токсином	Нет	Да	Да
Чувствительность к хлорамфениколу и канамицину	Чувствителен	Нечувствителен	Нечувствителен
ДНК-зависимые РНК полимеразы			
Число ферментов	1	1	3
Структура	Простая (6 субъединиц)	Сложная, близка к эукариотам (8-12 субъединиц)	Сложная (12-14 субъединиц)
Чувствительность к рифампицину	Чувствительны	Нечувствителен	Нечувствителен
Метаболизм			
Схожие АТФазы	Нет	Да	Да
Метаногенез	Нет	Есть	Нет
Фиксация азота	Есть	Есть	Нет
Хлорофилловый фотосинтез	Есть	Нет	Есть
Хемолитоавтотрофия	Есть	Есть	Нет

В геноме Археев точка Ori фланкирована последовательностями, кодирующими белок, инициирующий репликацию, схожий с белком Эукариот. Позже были обнаружены белки, аналогичные белкам бактерий, и некоторые не имеющие аналогов архейные белки. Бактериальные хромосомы некоторых археев снабжены гистоноподобными белками, схожими с белками Эукариот.

Транскрипция Археев также имеет черты Эукариот и Эубактерий. Как и у Эубактерий, мРНК Археев полицистронна и не проходит сплайсинга. Механизм трансляции уникален, имеются особенности в строении тРНК, первая тРНК переносит метионин, подобно Эукариотам, рибосомы также отличаются от бактериальных и эукариотных.



Эндосимбиотическая теория

- Эндосимбиотическая гипотеза: происхождение хлоропластов и митохондрий.
- Оба органоида имеют бактериальные рибосомы и кольцевую хромосому.
- Альфа-протеобактерия *Rickettsia prowazekii* облигатный внутриклеточный паразит, геном которого очень близок к геному митохондрий.
- Происхождение хлоропластов: эндосимбиоз цианобактерий *Prochloron*, единственный прокариот, имеющий хлорофилл а и б.
- Анаэробные альфа-протеобактерии продуцирующие водород и CO_2 в процессе брожения образовали гидрогеносомы.

Последовательная эндосимбиотическая теория

- Эволюция Эукариот как серия эндосимбиотических слияний.
- Развитие подвижности в результате слияния анаэробной спирохеты и другого анаэроба.
- Формирование ядра в результате развития внутренних мембран, далее эволюция митохондрий.
- Развитие клеток предковых форм грибов и животных, далее с развитием хлоропластов и растений.

Классификация и таксономия микроорганизмов

- Характеристики МО (классические): морфология, физиология и метаболизм, экологические, генетические (трансформация, конъюгация внутри рода и даже семейства, плазмиды), молекулярные.
- Метод гибридизации ДНК. Более 70% -- вид.

Классификация и таксономия микроорганизмов

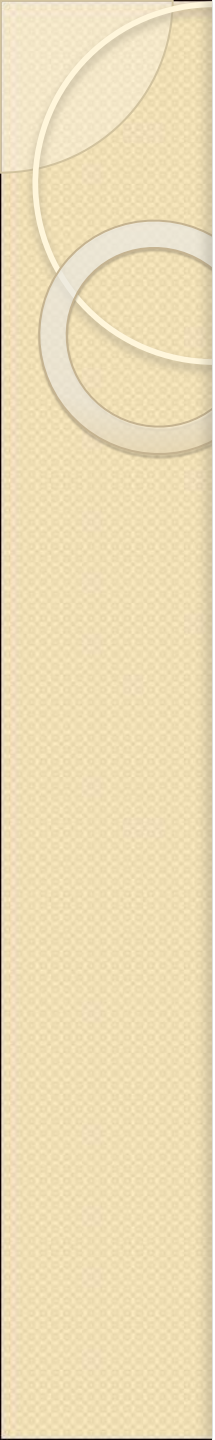
- Сиквенс малых субъединиц РНК 16S и 18S. Консервативные участки, не подверженные горизонтальному переносу генов, изменяются очень медленно.
- Геномный фингерпринт, ПДРФ, повторы.
- Полногеномный сиквенс.
- Молекулярные часы. Изменение последовательности рРНК и белков пропорционально времени эволюции.

Дерево жизни

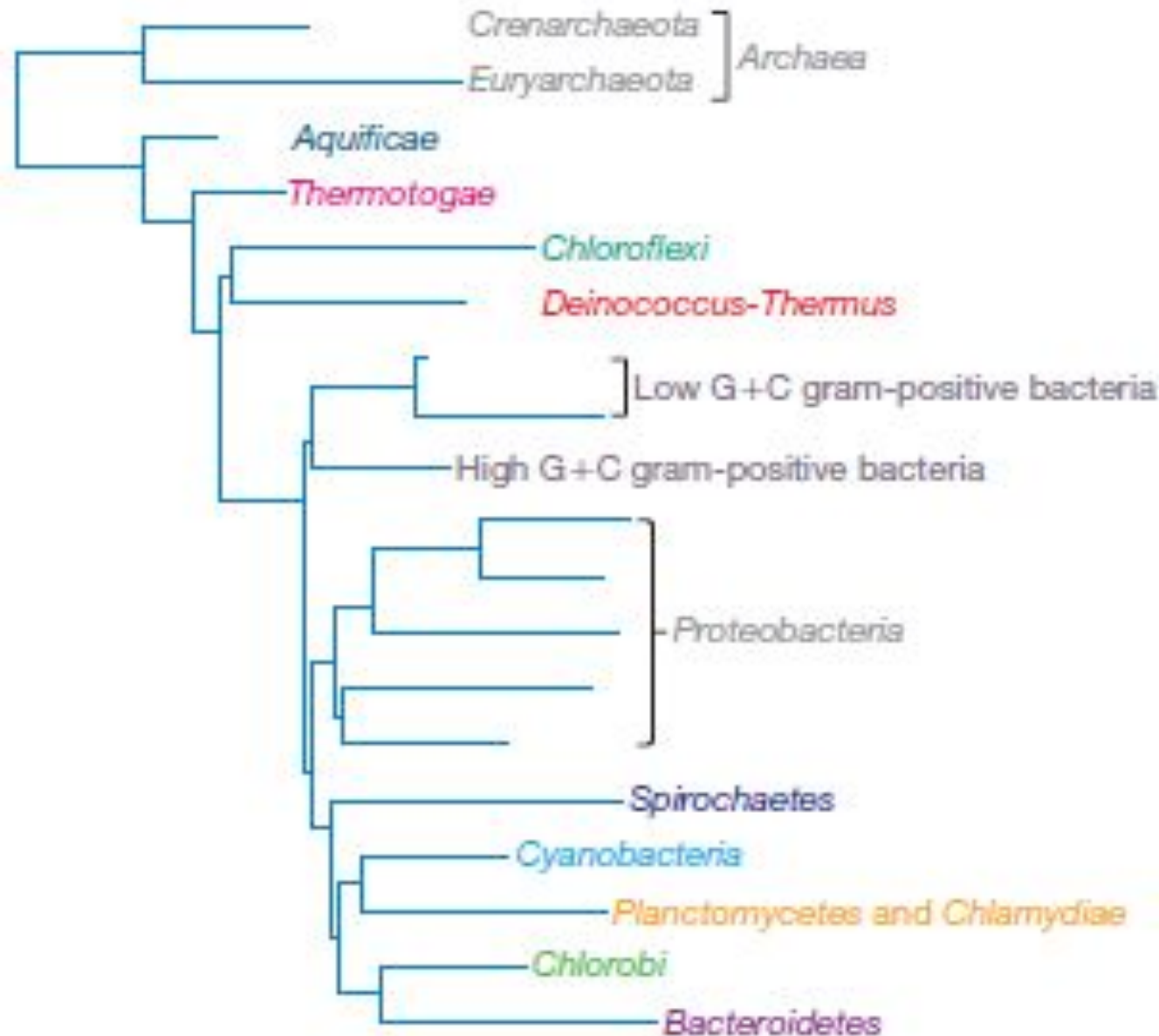


Царства (Уиттакер)

1. Животные (многоклеточные, гетеротрофы без клеточной стенки),
2. Растения (многоклеточные, с клеточной стенкой, фотоавтотрофы),
3. Эубактерии
4. Архебактерии
5. Протисты (без истинных тканей),
6. Грибы (эукариоты, многоядерные, мицелиальные).



Классификация Берджи (1926)



Современное издание (2001-2007) описывает 25 типов прокариот.