



# **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 аминоацил-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:

- LUCA содержал признаки архей и бактерий, далее в эволюции каждой их групп была утеряна часть признаков.
- LUCA 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.

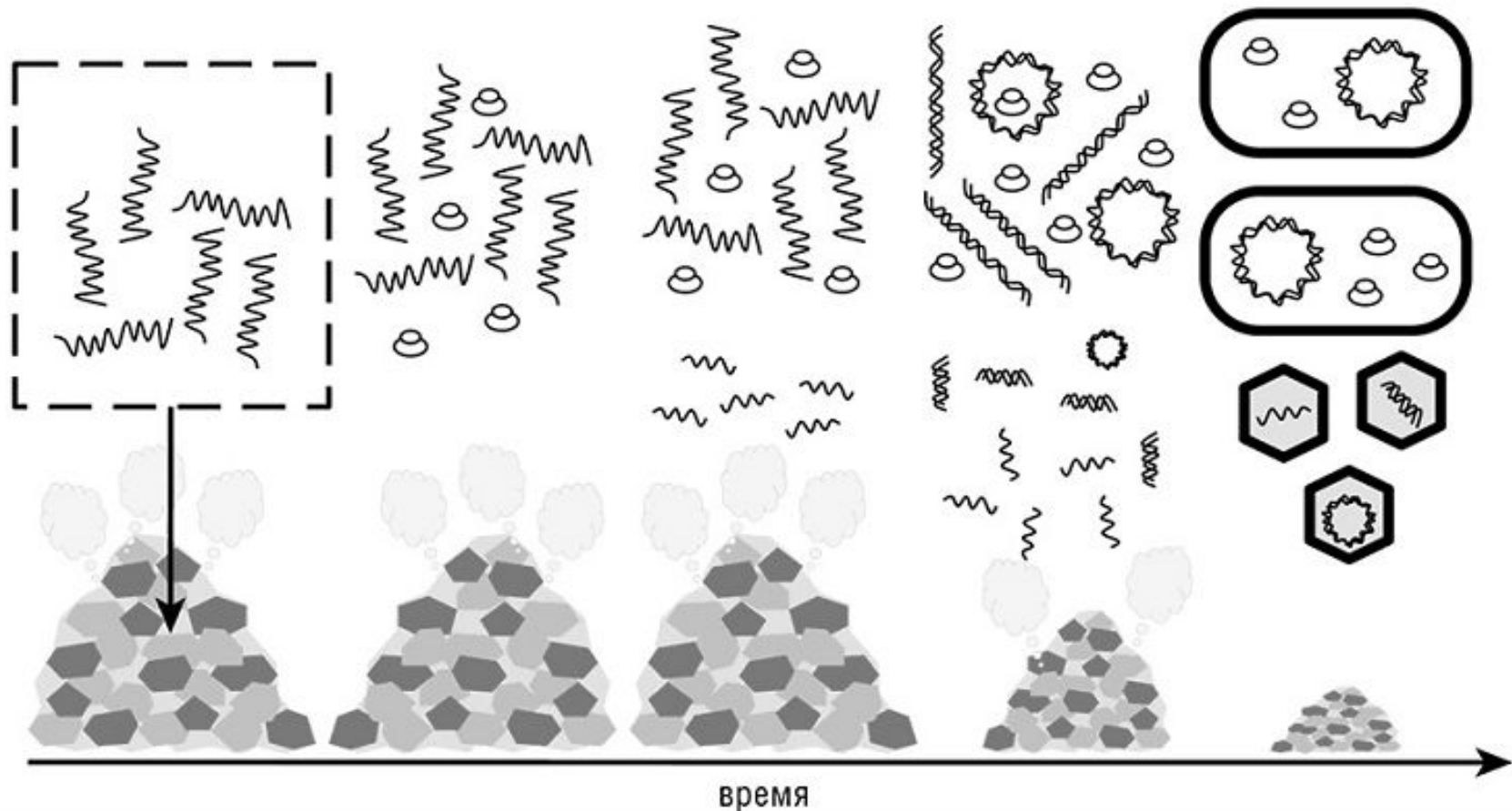
РНК-репликаторы  
в неорганических  
полупроницаемых  
ячейках

РНК-репликаторы  
и механизмы  
трансляции  
в неорганических  
полупроницаемых  
ячейках

Отделение репли-  
каторов от ре-  
пликационных  
паразитов в не-  
органических  
полупроницаемых  
ячейках

Появление ре-  
пликации ДНК  
и паразитов ре-  
пликации 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.  $O_2$  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.

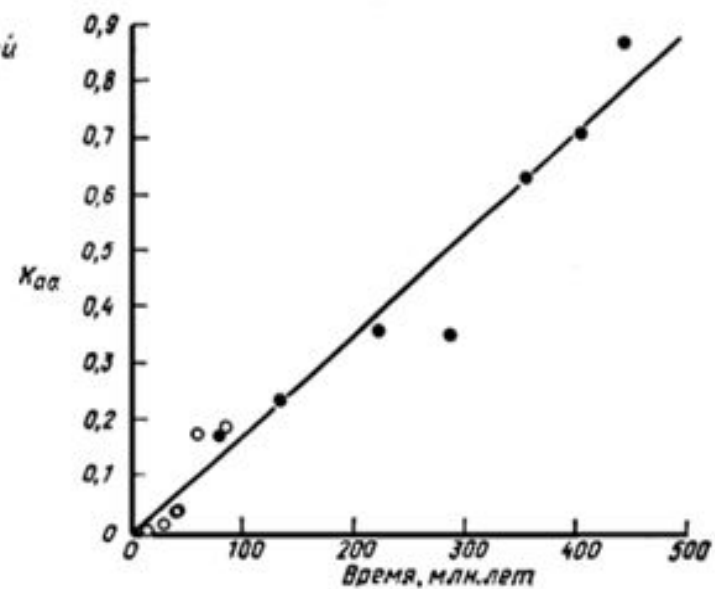
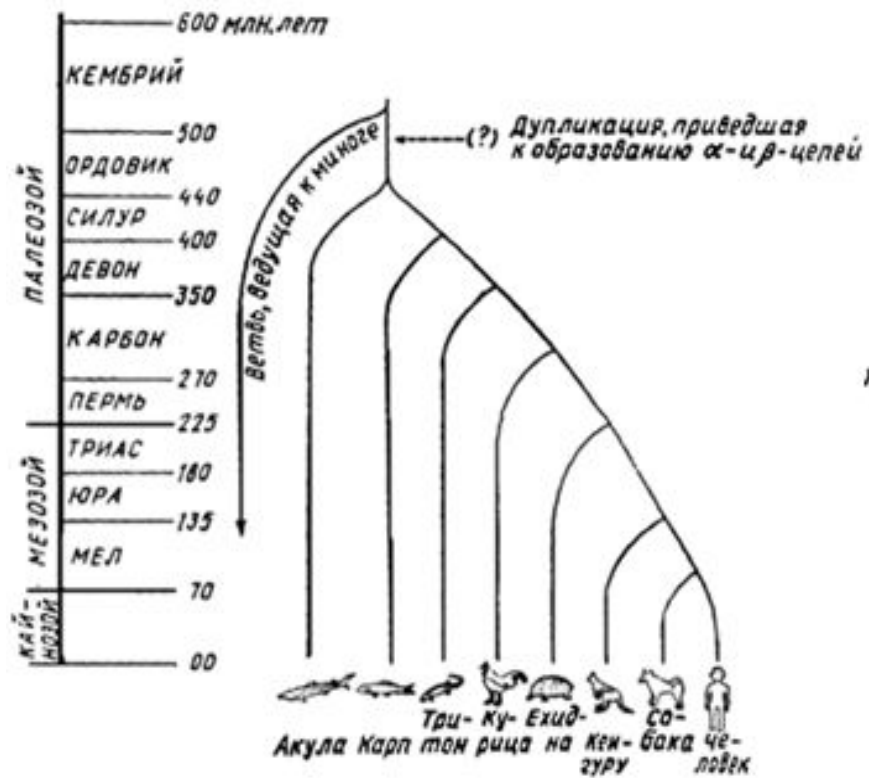
# РНК-мир

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      | Пептидогликан<br>ы + мурамовые<br>кислоты | Без<br>мурамовых<br>кислот                 | Без<br>мурамовых<br>кислот      |
| Липиды ЦПМ            | Прямые цепи<br>жирных кислот              | Разветвлен<br>ные цепи<br>жирных<br>кислот | Прямые цепи<br>жирных<br>кислот |
| Полицистронная иРНК   | есть                                      | есть                                       | нет                             |
| Интроны               | нет                                       | нет                                        | есть                            |
| Схожие АТФазы         | нет                                       | есть                                       | есть                            |
| Хлорофилл             | есть                                      | нет                                        | есть                            |
| 1-я тРНК (трансляция) | формил-<br>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  $\text{CO}_2$  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

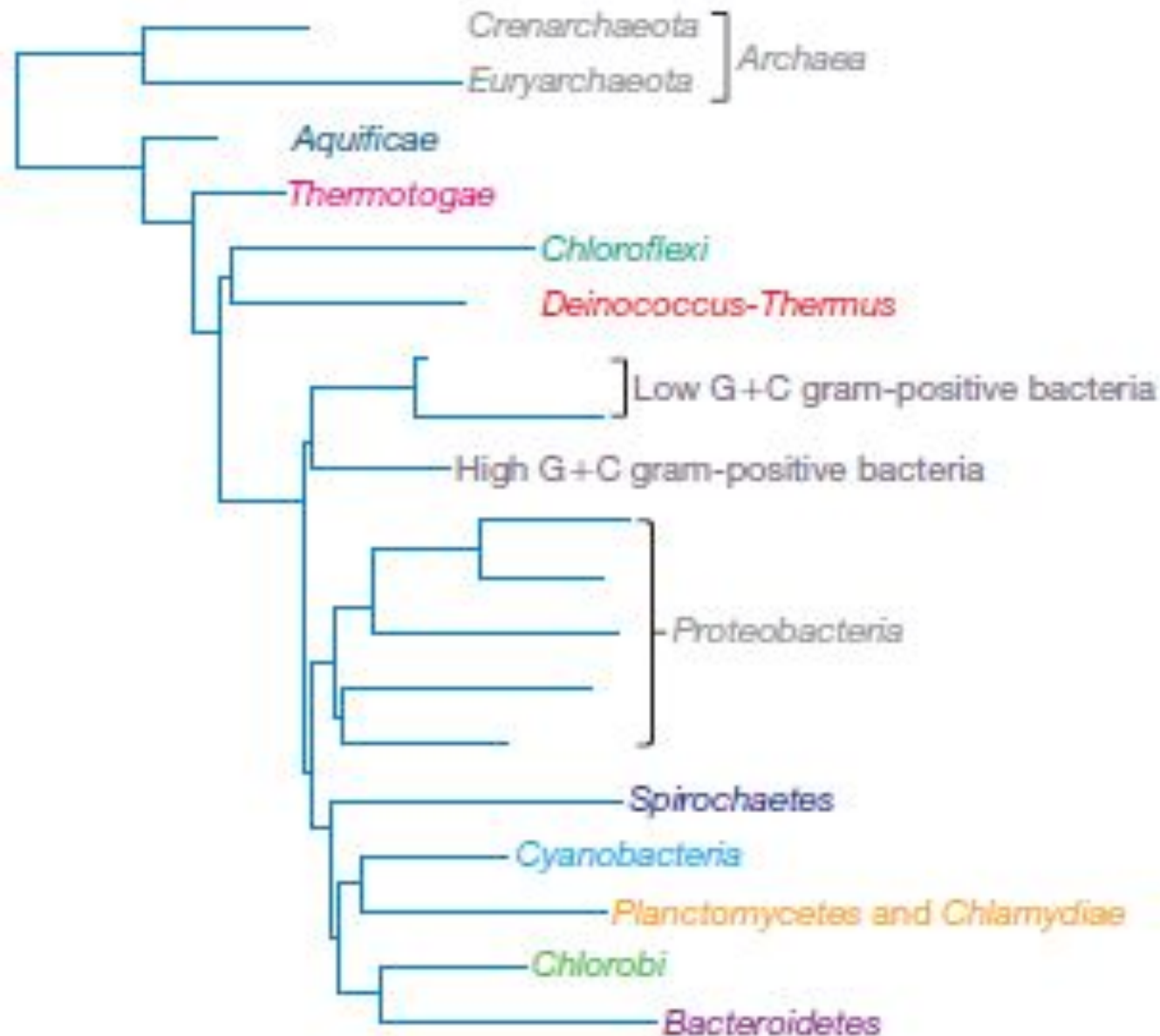


# Царства (Уиттакер)

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.