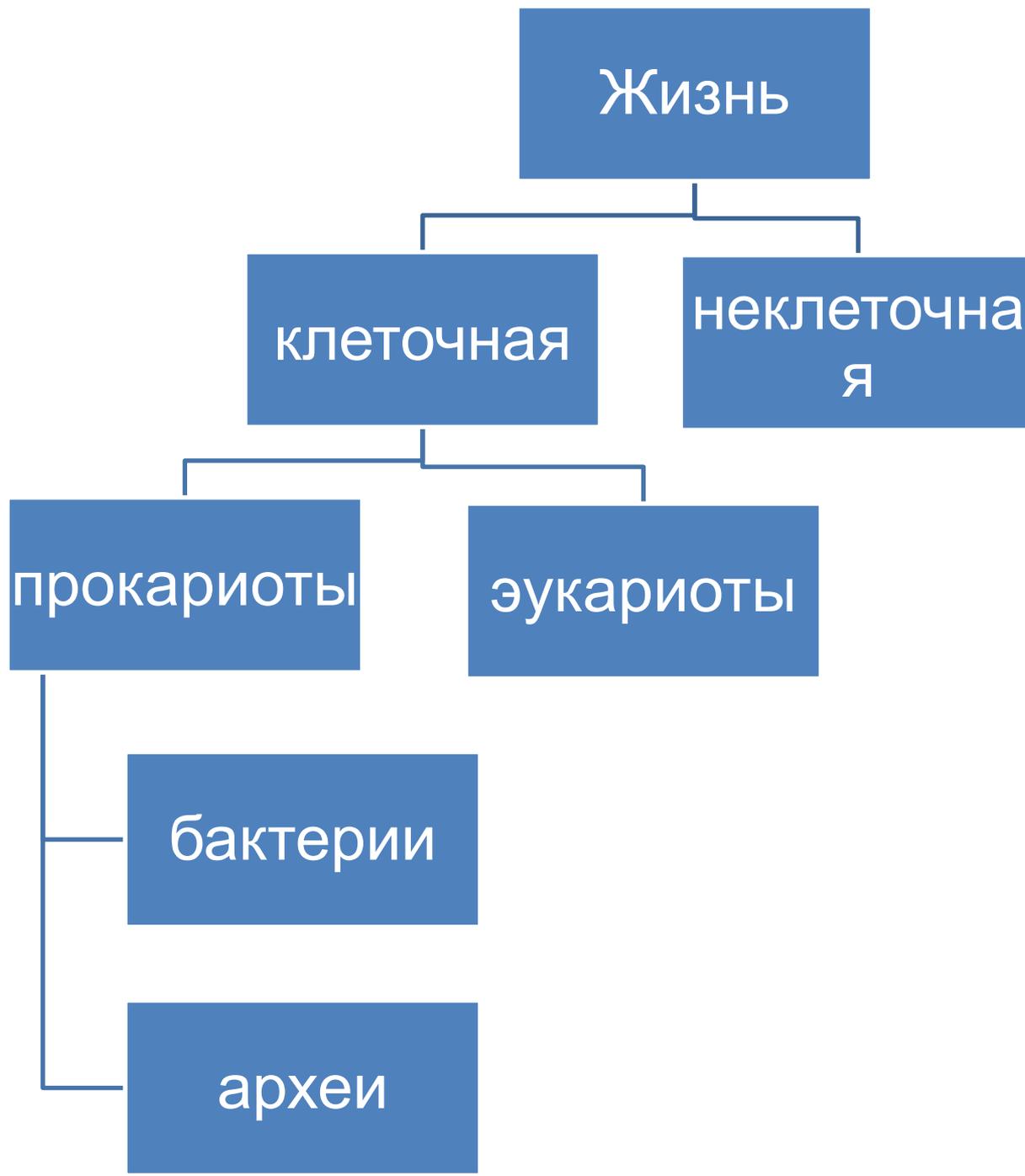


Три домена жизни

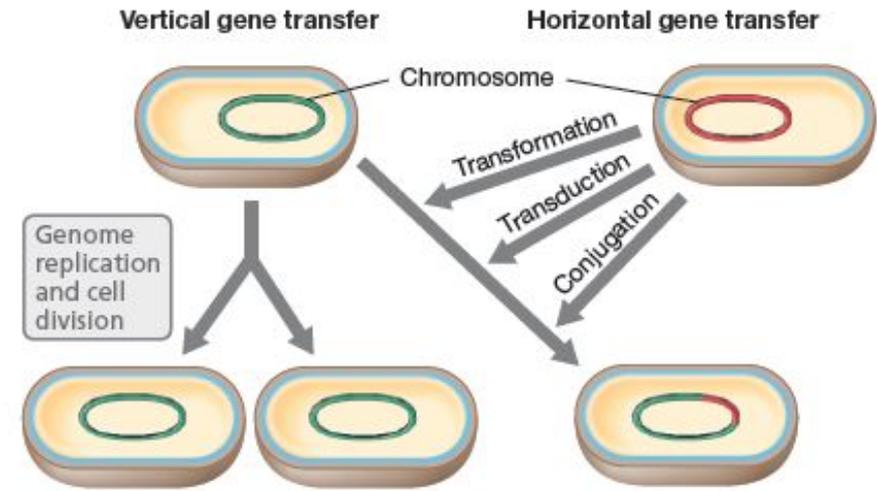
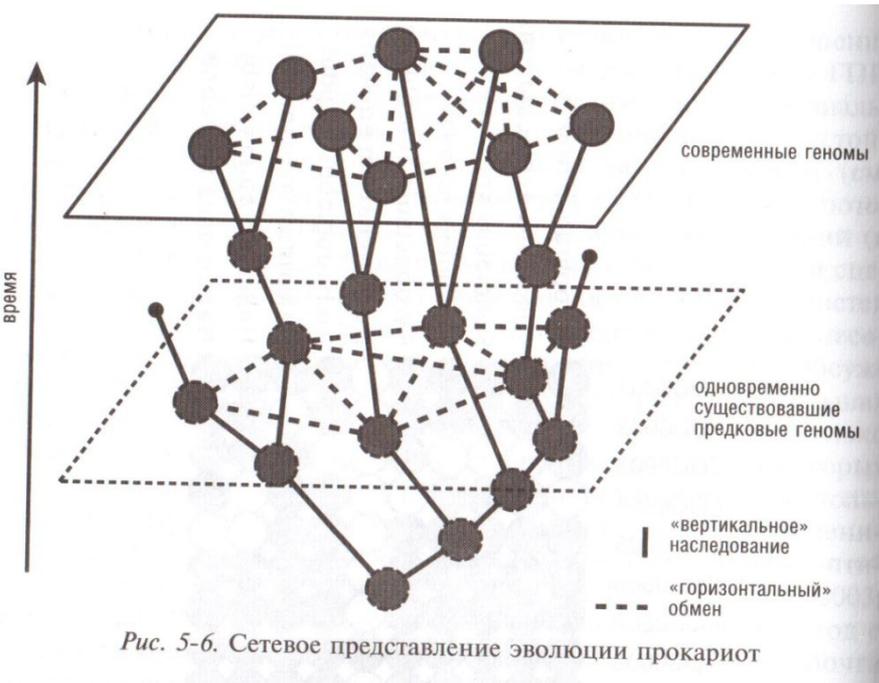
Бизяев Н.С.

Версия 1.0

а

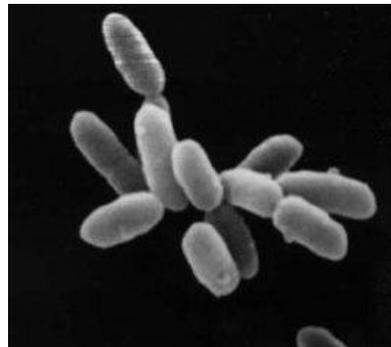
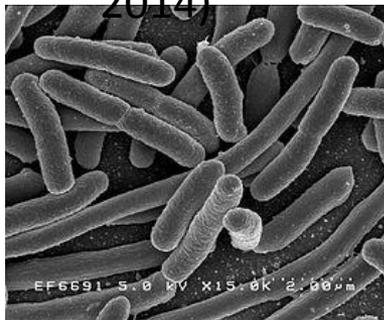


Прокариоты



- Горизонтальный перенос генов (ГПГ)
- Метагеномные пулы генов
- Кольцевая хромосома + плазмиды
- Отсутствие ядра и разделения

(Кунин, 2014)



https://ru.wikipedia.org/wiki/Кишечная_палочка#/media/File:EscherichiaColi_NIAID.jp

(<https://ru.wikipedia.org/wiki/Археи#/media/File:Halobacteria.jpg>)

БАКТЕР

АРХЕ

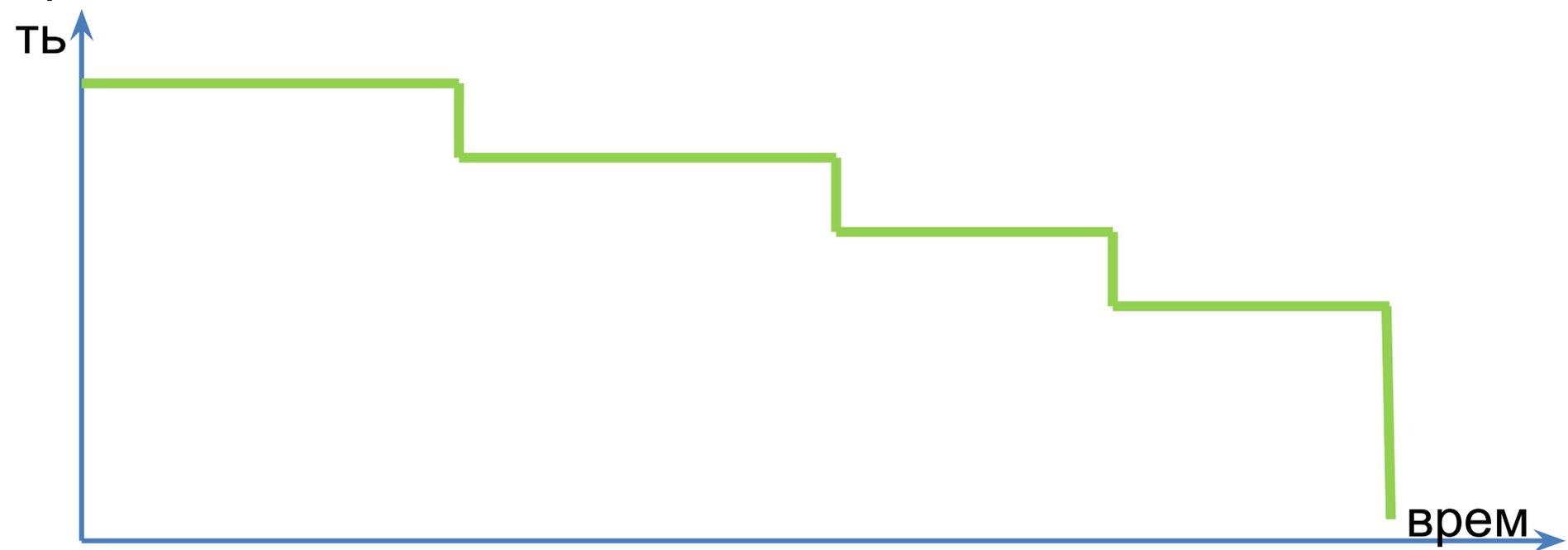
транскрипции и трансляции

Храповик Меллера

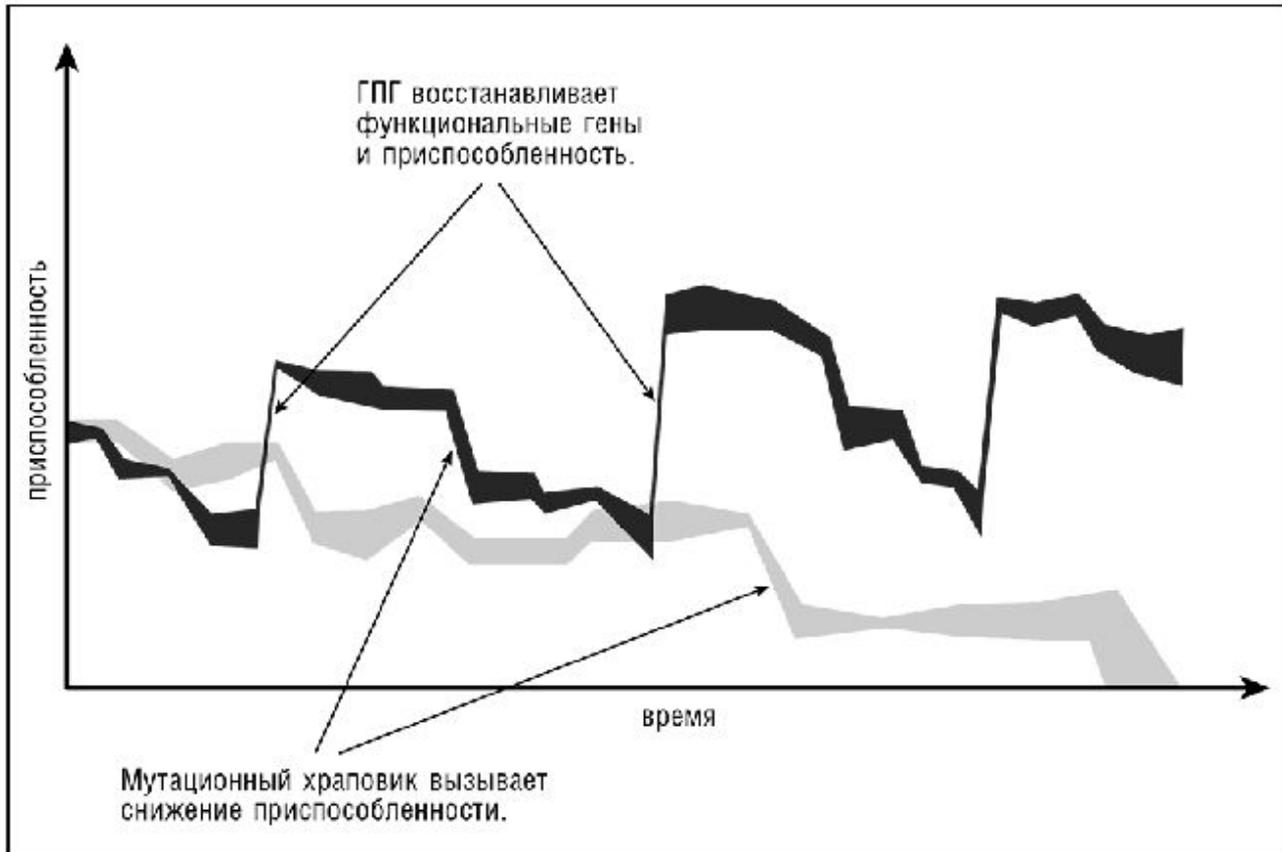
Мутации постепенно ломают гены

ABCD → ABCd → ABcd → Abcd → abcd →

приспособленность



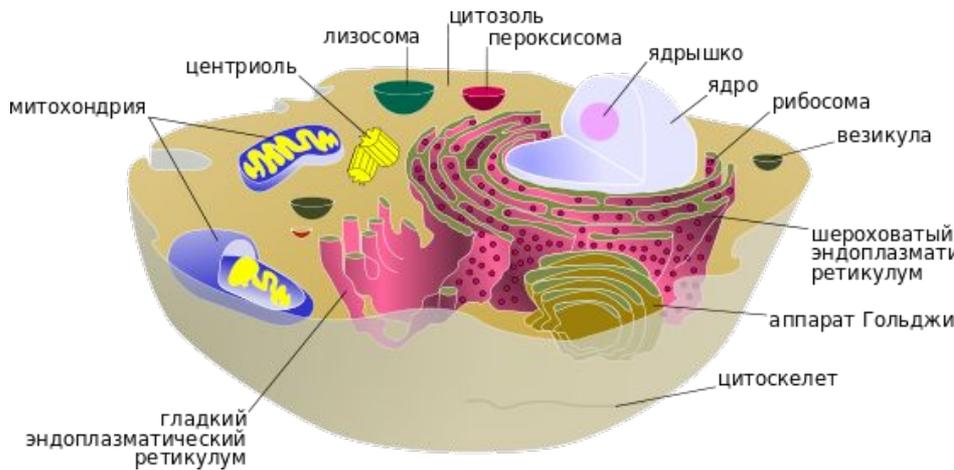
ГПГ помогает прокариотам бороться с храповиком Меллера



(Кунин,
2014)

Рис. 5–7. Неизбежность ГПГ: судьба бесполой популяции в случае изоляции и при наличии ГПГ.

Эукариоты



https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/3/37/Biological_cell_ru.svg/600px-Biological_cell_ru.svg.png

- Оформленное ядро
- Наличие митохондрий
- Половой процесс
- Высокая степень компартментализации и клеток
- Линейные хромосомы

**Животные, грибы, растения,
протисты**

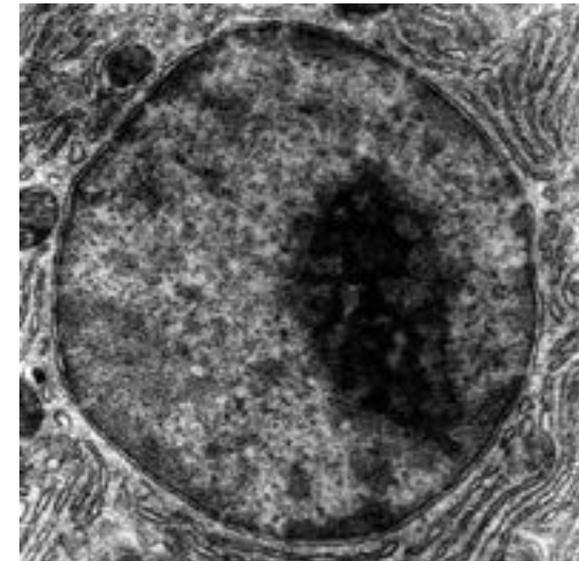
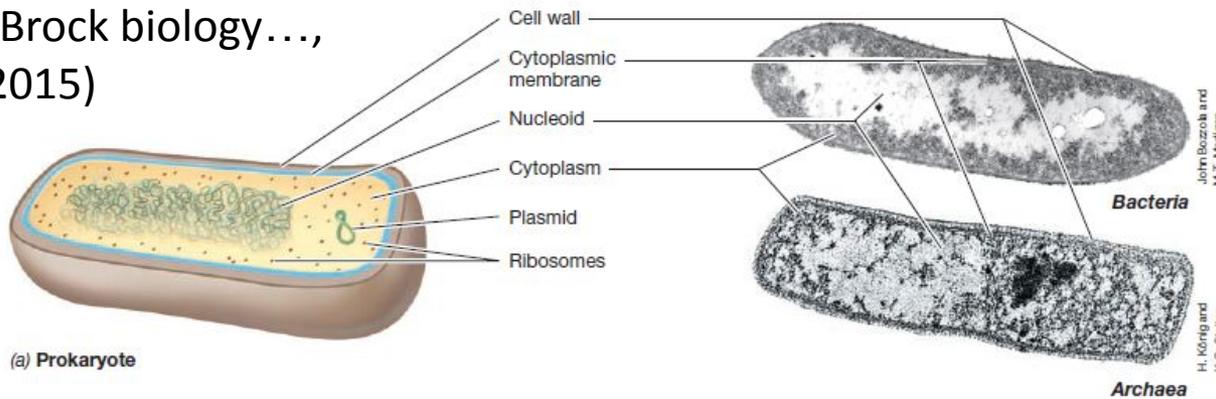
Компартмент с генетическим материалом

БАКТЕРИИ

АРХЕИ

ЭУКАРИОТЫ

(Brock biology..., 2015)



(a) Prokaryote

ДНК В ЦИТОПЛАЗМЕ



ЯДР

ДНК частично обернута мембраной

https://ru.wikipedia.org/wiki/Клеточное_ядро#/media/Файл:Micrograph_of_a_cell_nucleus.png

Рис. 18.9. Расположение мембран в клетке бактерий планктомицетов *Gemmata obscuriglobis*

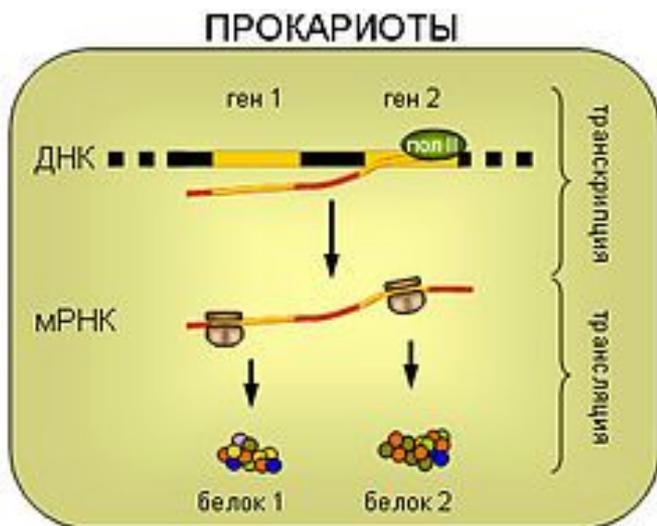
(НИКИТИН,

Сопряжение транскрипции и трансляции

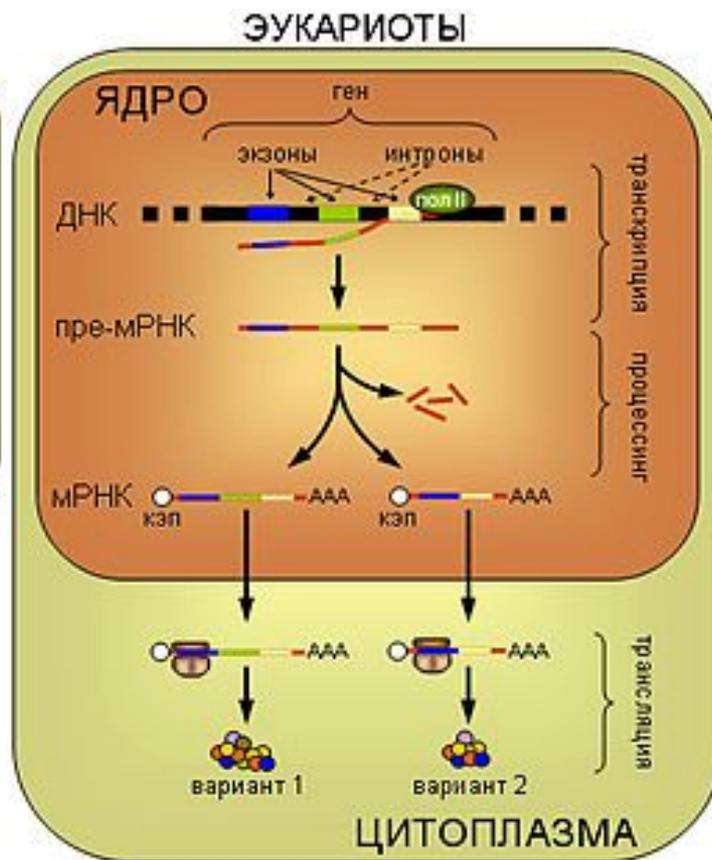
БАКТЕРИИ

АРХЕИ

ЭУКАРИОТЫ



(wikipedia)



ЕСТЬ, РНК СРАЗУ ГОТОВА

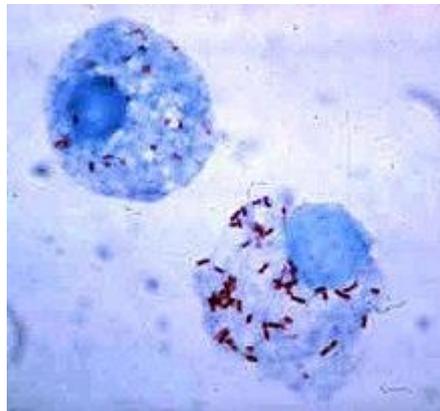
НЕТ, РНК СОБРАВАЕТ

Митохондрии

АРХЕИ

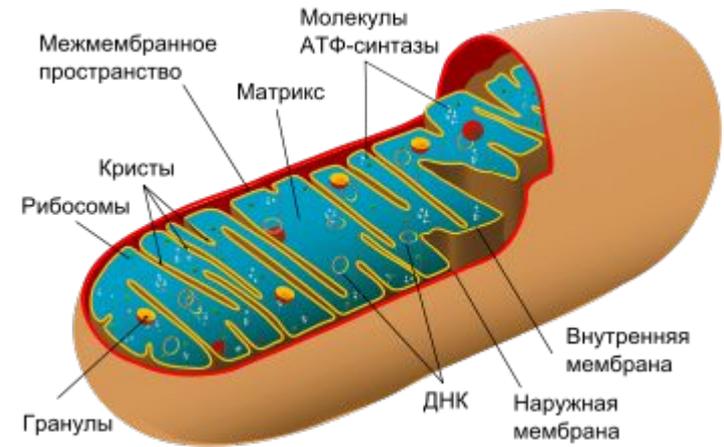
БАКТЕРИИ

ЭУКАРИОТЫ



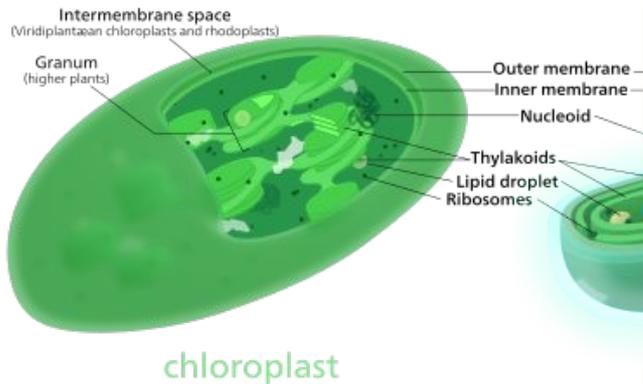
Rickettsia rickettsii,
α-протеобактерия —
родственник
митохондрий

НЕТ



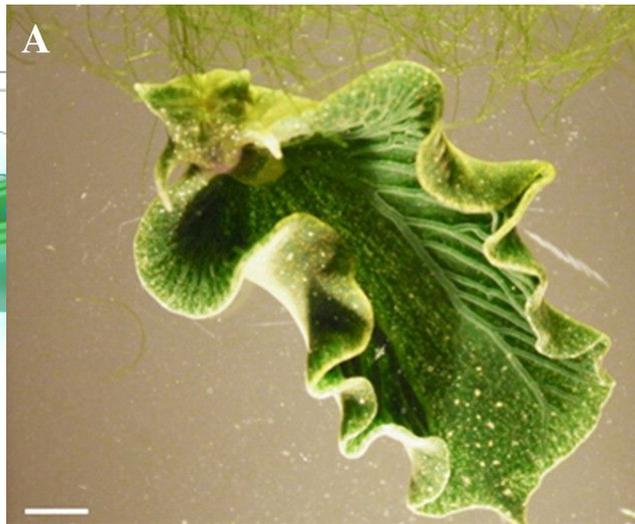
ЕСТ
своя ДНК и рибосомы,
«бактериальная»
внутренняя мембрана

Другие эндосимбионты



https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/9/92/Chloroplast-cyanobacterium_comparison.svg/600px-Chloroplast-cyanobacterium_comparison.svg.png

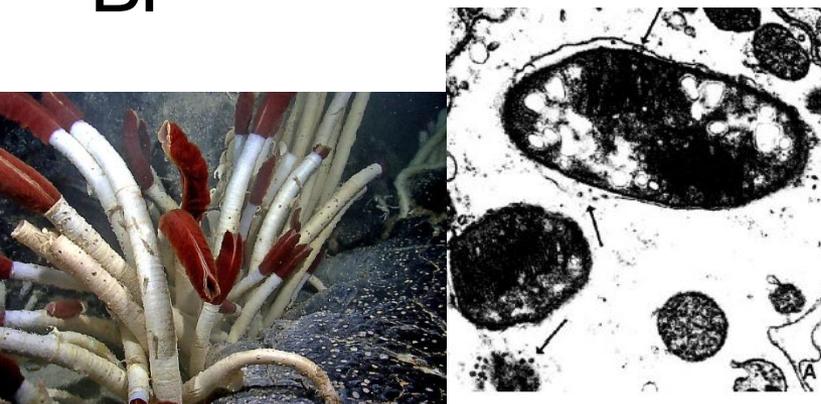
ХЛОРОПЛАСТЫ



клептопласты
моллюска
Elysia chlorotica
от водоросли

Vaucheria litorea
Pelletreau K. N. et al. Sea slug kleptoplasty and plastid maintenance in a metazoan //Plant physiology. – 2011. – Т. 155. – №. 4. – С. 1561-1565.

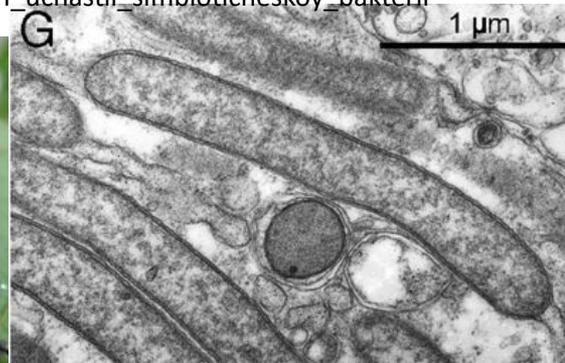
https://elementy.ru/novosti_nauki/433126/Prochnaya_kutikula_zhukov_dolgonoosikov_razvivaetsya_pri_uchastii_simbioticheskoy_bakterii



Погонофора с метаноксиляющими симбионтами

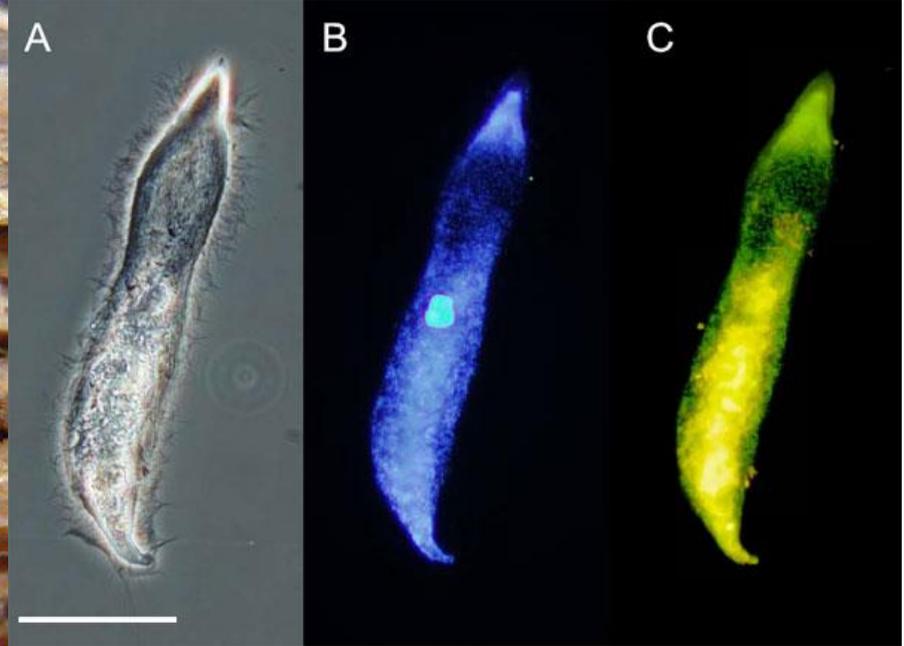


Жук-долгоносик *Pachyrhynchys infernalis* и его бактериальный симбионт *Nardonella*. Симбионт нужен для синтеза аминокислоты тирозина

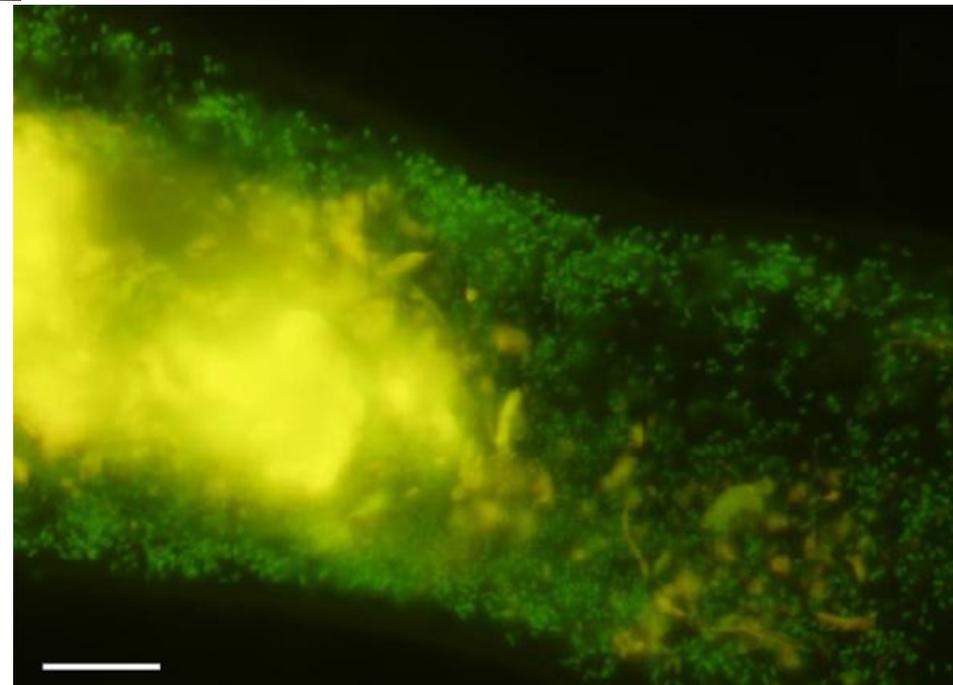


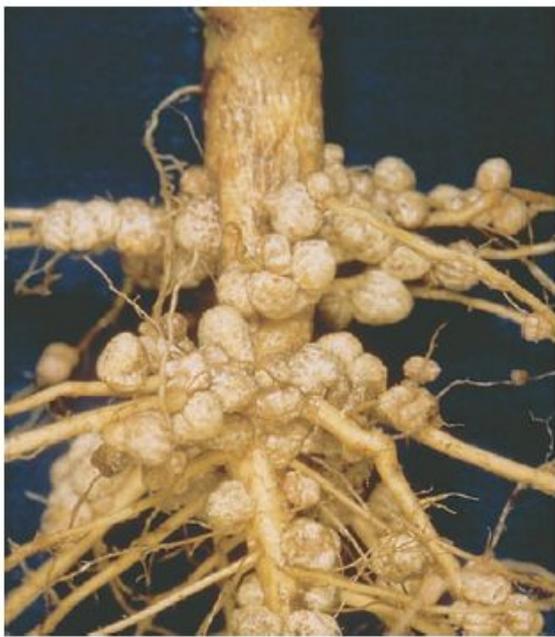
Schmaljohann R., Flügel H. J. Methane-oxidizing bacteria in Pogonophora //Sarsia. – 1987. – Т. 72. – №. 1. – С. 91-98.

https://en.wikipedia.org/wiki/Siboglinidae#/media/File:Riftia_tube_worms_Galapagos_2011.jpg



В кишечнике термитов живут протисты гипермастигины, содержащие эносимбиотических бактерий, разрушающих целлюлозу и фиксирующих азот





John Burton

Figure 22.7 Soybean root nodules. The nodules developed from infection by *Bradyrhizobium japonicum*. The main stem of this soybean plant is about 0.5 cm in diameter.



Jo Hanchlman

(Brock biology..., 2015)

Figure 22.19 Crown gall. Photograph of a crown gall tumor (arrow) on a tobacco plant caused by the crown gall bacterium *Agrobacterium tumefaciens*. The disease usually does not kill the plant but may weaken it and make it more susceptible to drought and diseases.

вторжение в клетки растений агробактерии

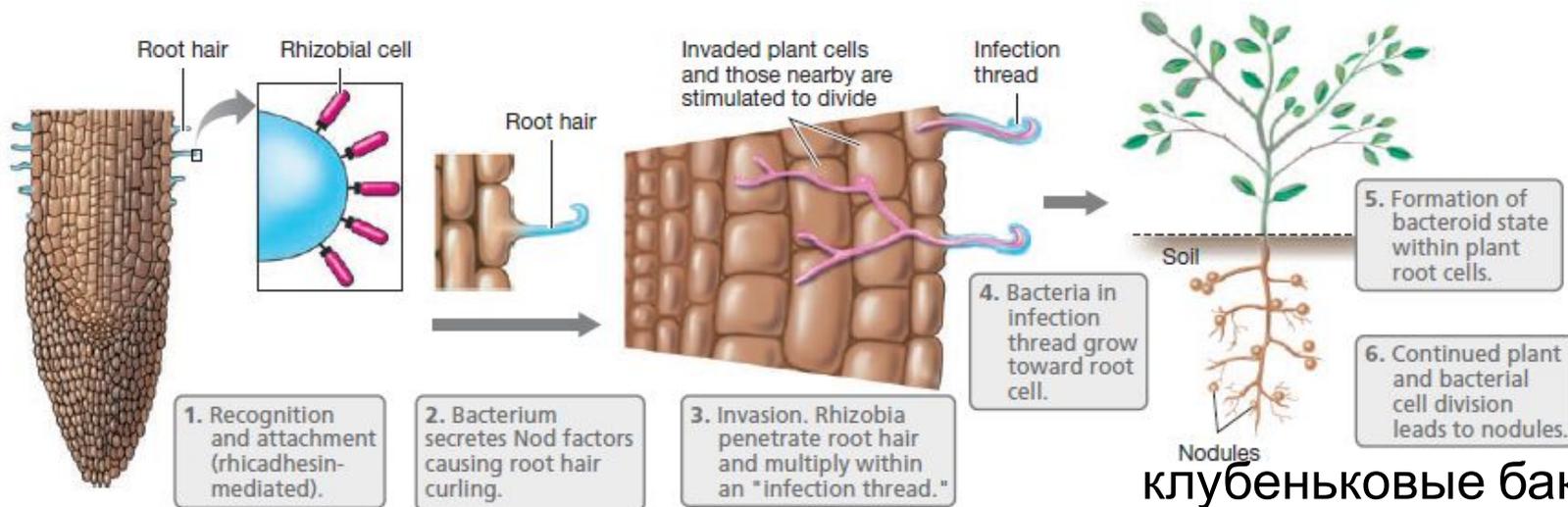


Figure 22.10 Steps in the formation of a root nodule in a legume infected by *Rhizobium*. Formation of the bacteroid state is a prerequisite for nitrogen fixation. See Figure 22.15 for physiological activities in the nodule.

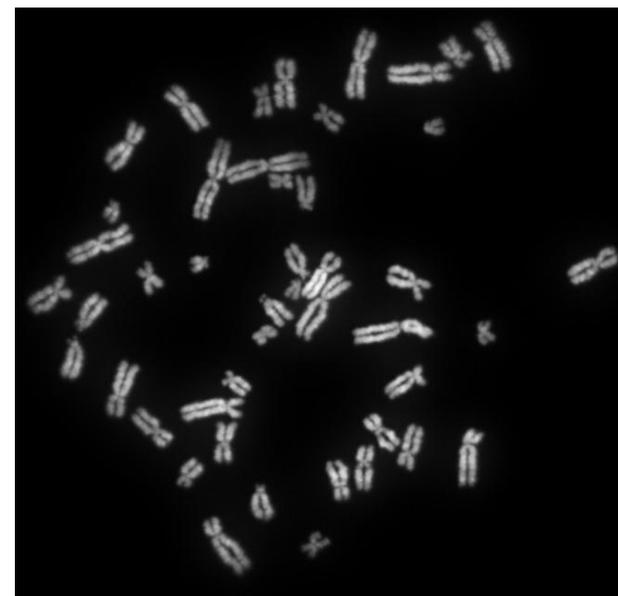
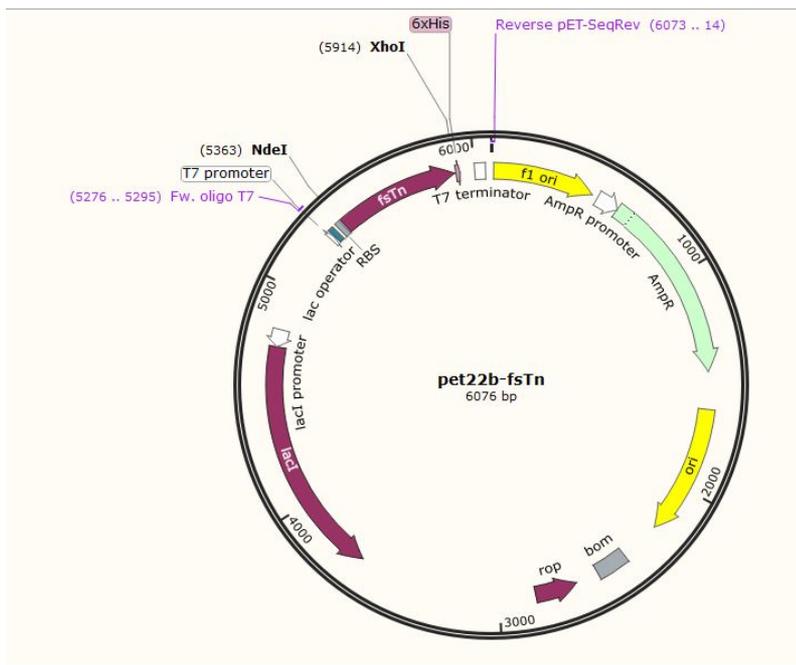
клубеньковые бактерии-
ризобии
фиксируют растениям азот

Цепи ДНК

АРХЕИ

БАКТЕРИИ

ЭУКАРИОТЫ



ЧАЩЕ КОЛЬЦЕВЫЕ,
МНОГО ПЛАЗМИД,
опероны

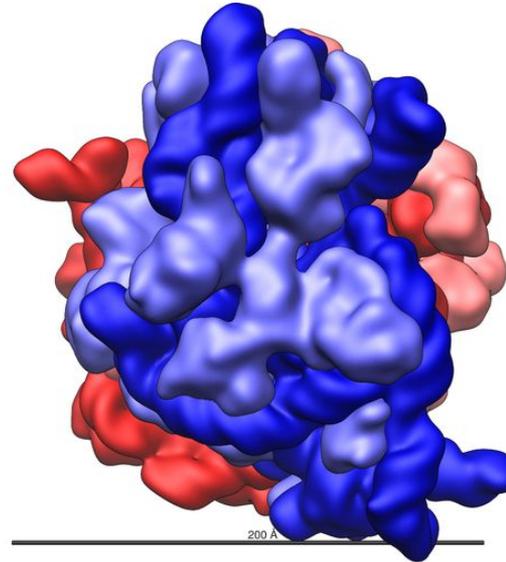
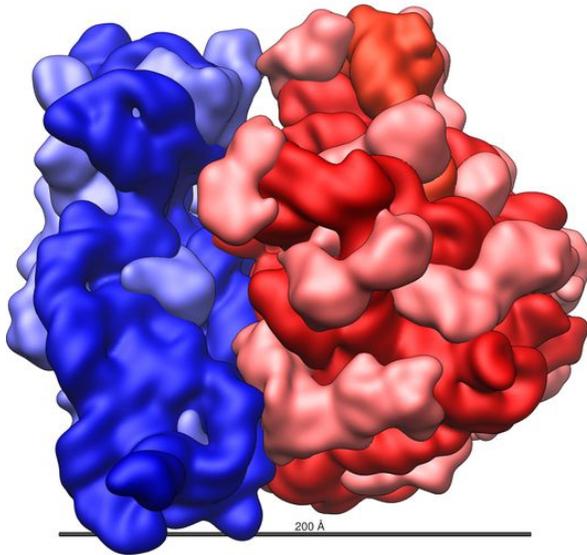
ЛИНЕЙНЫЕ
проблемы с
делением

Рибосомы

АРХЕИ

БАКТЕРИИ

ЭУКАРИОТЫ



https://en.wikipedia.org/wiki/Ribosome#/media/File:Ribosome_shape.png

$50s + 30s = 70s$

В цитоплазме: $60s + 40s = 80s$

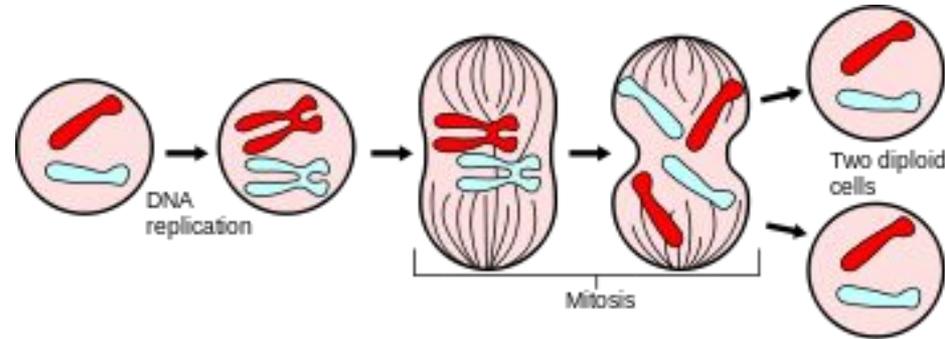
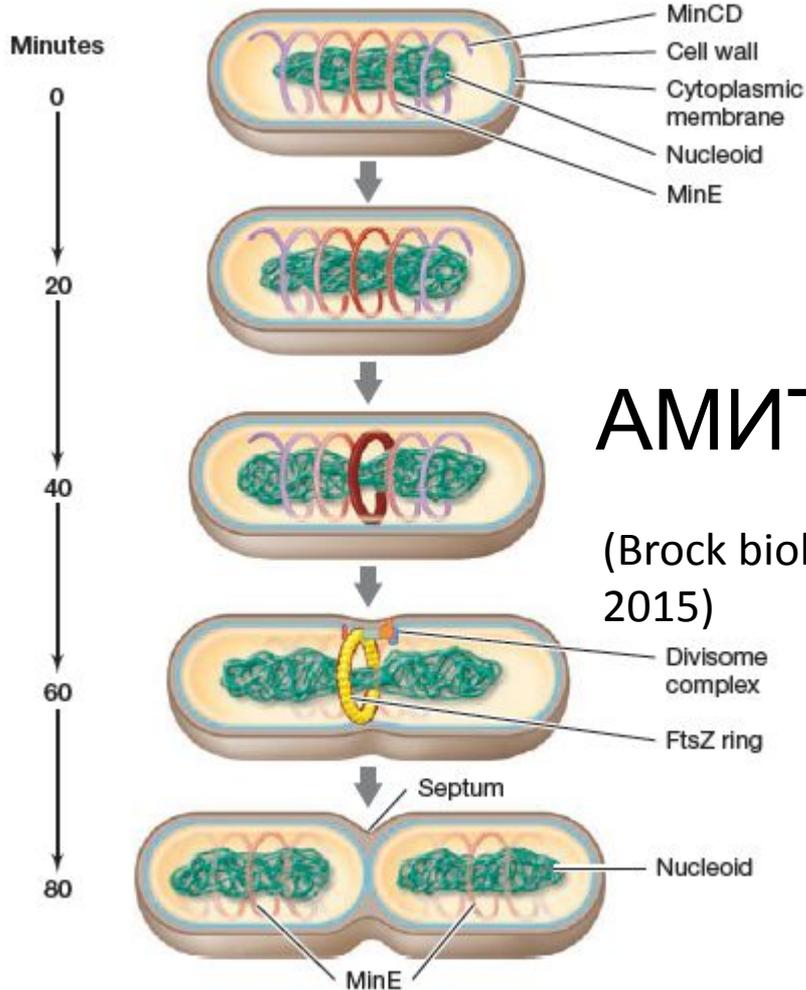
в симбиотических органеллах
бактериальные

Клеточное деление

АРХЕИ

БАКТЕРИИ

ЭУКАРИОТЫ

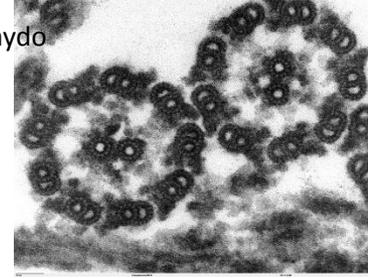


https://en.wikipedia.org/wiki/Mitosis#/media/File:Major_events_in_mitosis

АМИТОЗ

МИТОЗ И МЕЙОЗ

(Brock biology..., 2015)

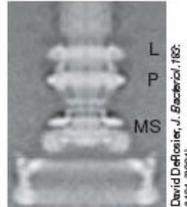
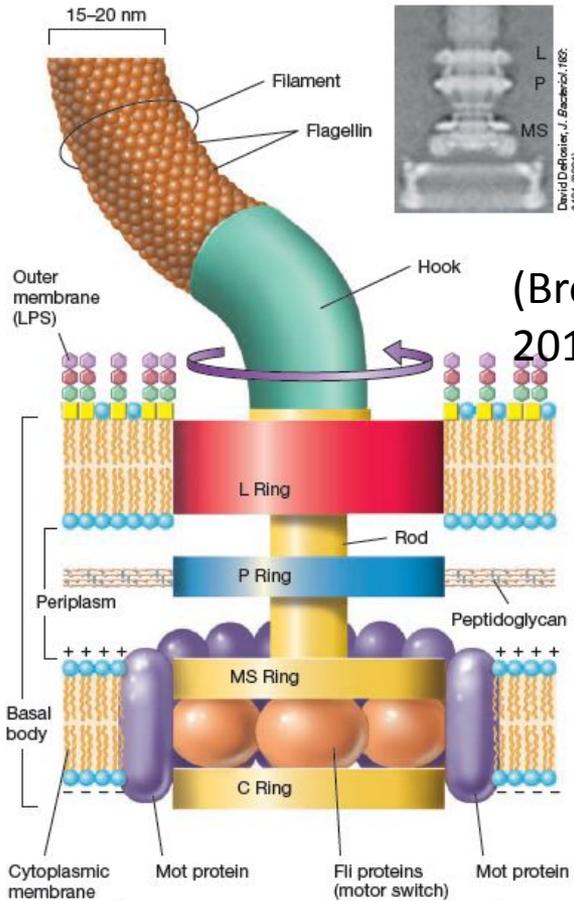


ЖГУТИК

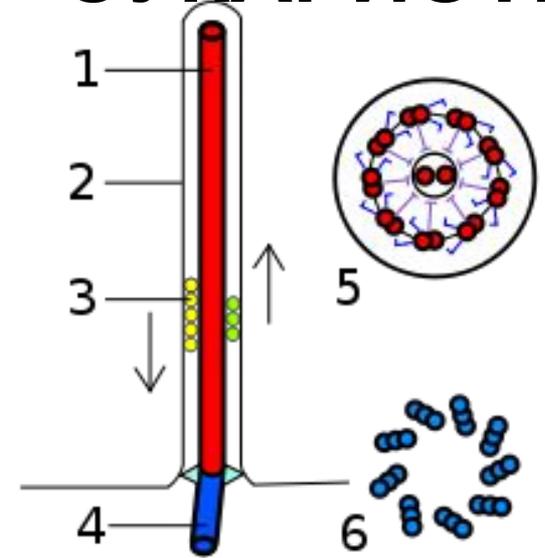
АРХЕИ

БАКТЕРИИ

ЭУКАРИОТЫ



(Brock biology..., 2015)



АКСОНЕМА, ВНУТРИКЛЕТОЧНЫЙ ЦИТОСКЕЛЕТ

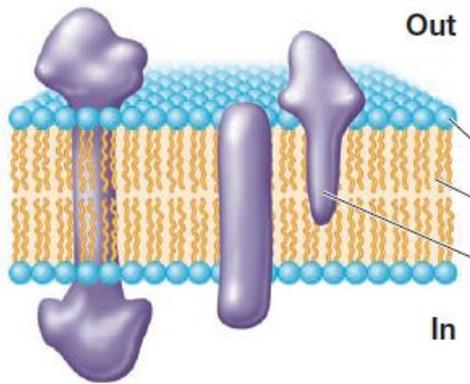
ФЛАГЕЛЛА, ВНЕКЛЕТОЧНЫЙ

Мембрана

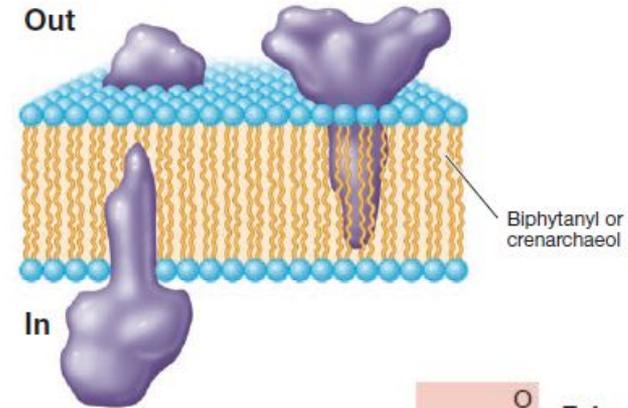
АРХЕИ

БАКТЕРИИ

ЭУКАРИОТЫ

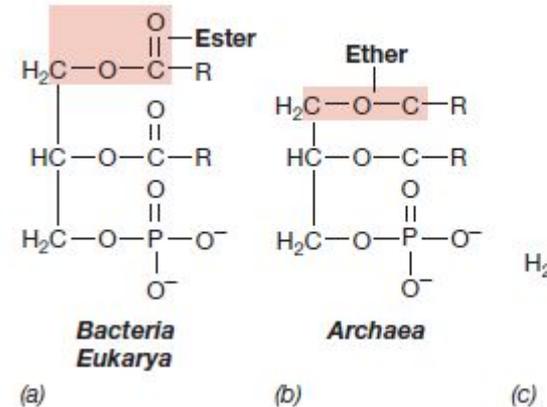


(d) Lipid bilayer



(e) Lipid monolayer

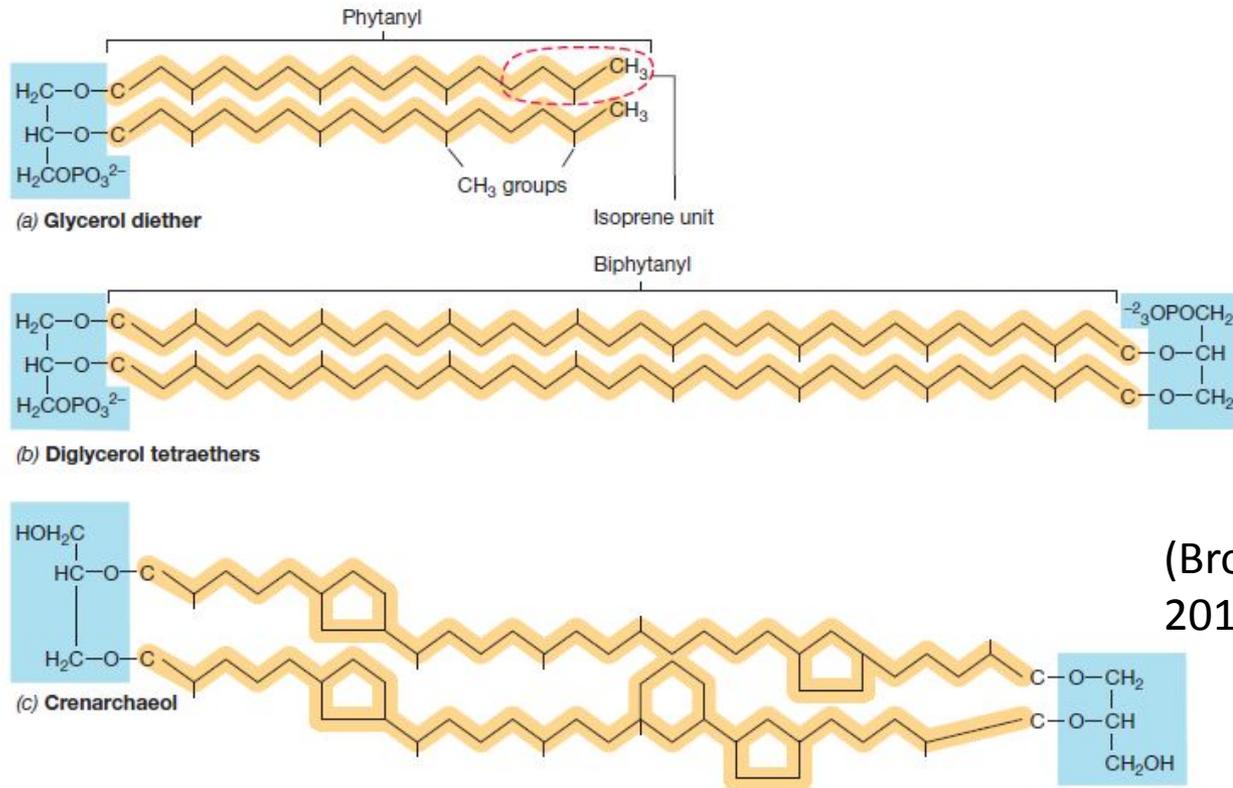
(Brock biology..., 2015)



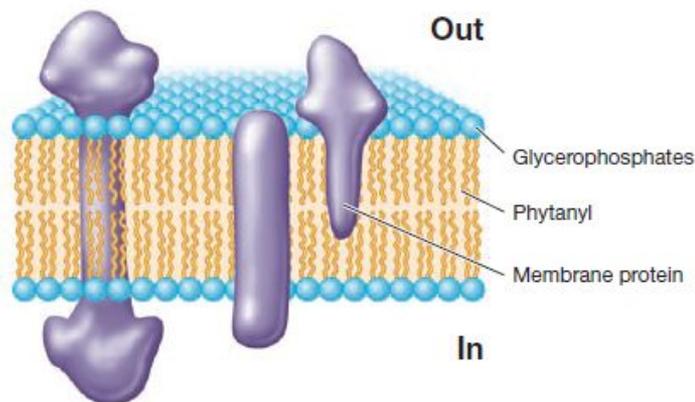
**БИСЛОЙ/
МОНОСЛОЙ**

**простая
эфирная**

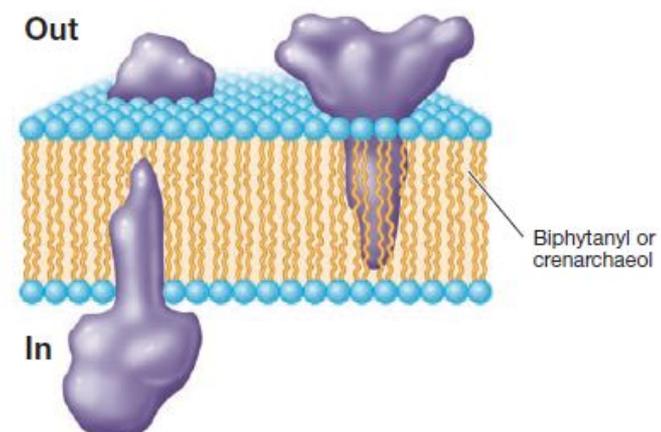
БИСЛОЙ, сложноэфирная связь



(Brock biology...,
2015)



(d) **Lipid bilayer**



(e) **Lipid monolayer**

Figure 2.17 Major lipids of *Archaea* and the architecture of archaeal membranes. (a, b) Note that the hydrocarbon of the lipid is bonded to the glycerol by an ether linkage in both cases. The hydrocarbon is phytanyl (C_{20}) in part a and biphytanyl (C_{40}) in part b. (c) A major lipid of *Thaumarchaeota* is crenarchaeol, a lipid containing 5- and 6-carbon rings. (d, e) Membrane structure in *Archaea* may be bilayer or monolayer (or a mix of both).

Метаболические совпадения и различия

(Brock biology..., 2015)

Table 12.1 Major structural and physiological characteristics of Bacteria, Archaea, and Eukarya^a

<i>Characteristic</i>	Bacteria	Archaea	Eukarya
Morphological			
Prokaryotic cell structure	Yes	Yes	No
Cell wall	Peptidoglycan present	No peptidoglycan	No peptidoglycan
Membrane lipids	Ester-linked	Ether-linked	Ester-linked
Membrane-enclosed nucleus	Absent	Absent	Present
Flagella mechanism	Rotation	Rotation	Whiplike
Sensitivity to chloramphenicol, streptomycin, kanamycin, and penicillin	Yes	No	No
Physiological/special structures			
Dissimilative reduction of S ⁰ or SO ₄ ²⁻ to H ₂ S, or Fe ³⁺ to Fe ²⁺	Yes	Yes	No
Nitrification (ammonia oxidation)	Yes	Yes	No
Chlorophyll-based photosynthesis	Yes	No	Yes (in chloroplasts)
Denitrification	Yes	Yes	No
Nitrogen fixation	Yes	Yes	No
Rhodopsin-based energy metabolism	Yes	Yes	No
Chemolithotrophy (Fe ²⁺ , NH ₃ , S ⁰ , H ₂)	Yes	Yes	No
Endospores	Yes	No	No
Gas vesicles	Yes	Yes	No
Storage granules of poly-β-hydroxyalkanoates	Yes	Yes	No
Growth above 70°C	Yes	Yes	No
Growth above 100°C	No	Yes	No

Старт-кодон

N-формилMet

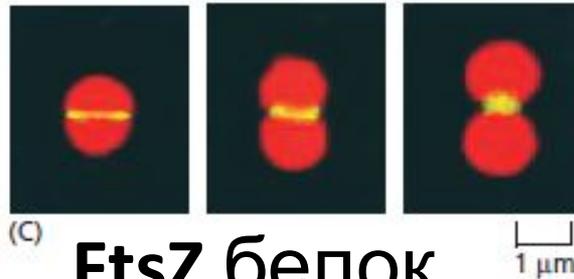
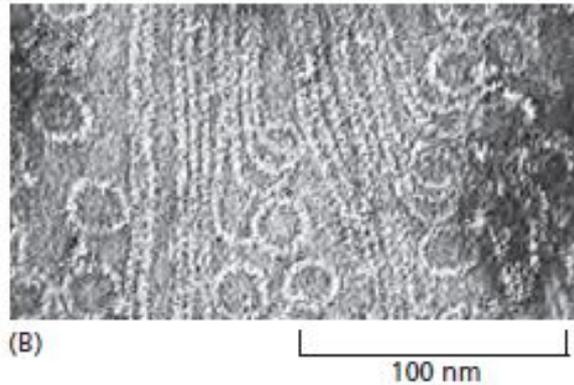
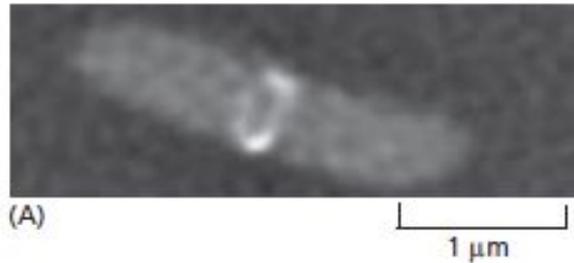
Met

Met

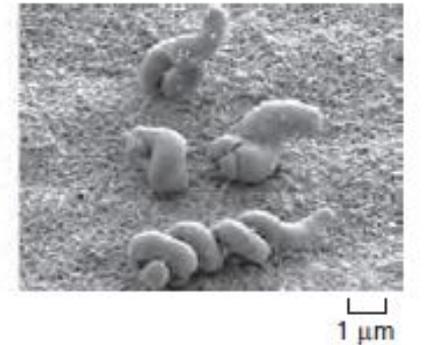
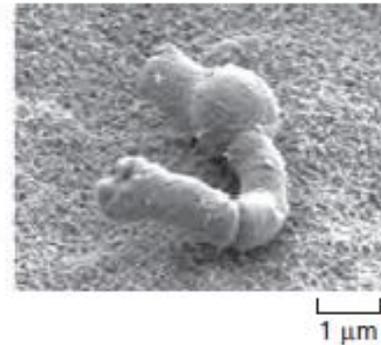
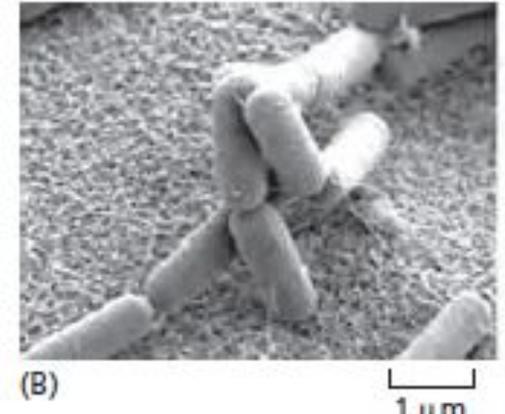
Note that for many features, only particular representatives within a domain show the property.

Цитоскелет прокариот

Alberts et al. Molecular biology of the cell / Bruce Alberts, Alexander Johnson, Julian Lewis, David Morgan, Martin Raff, Keith Roberts, Peter Walter ; with problems by John Wilson, Tim Hunt. -- Sixth edition, 2015 Garland Science New York

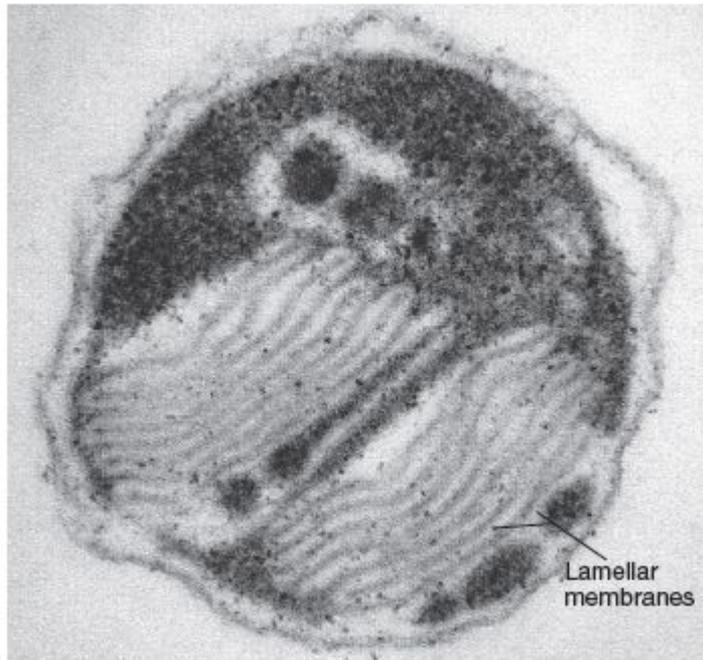


FtsZ белок
гомолог тубулина
Деление клеток



Mre белки
гомологи актина
Форма клеток

Компартментализация прокариот



(Brock biology...,
2015)

мембранные
системы
фотосинтезирующих
бактерий



Рис. 18.9. Расположение мембран в клетке бактерий планктомицетов *Gemmata obscuriglobis*

(Никитин,
2016)
ДНК частично обернута
мембраной

Геном эукариот химерный

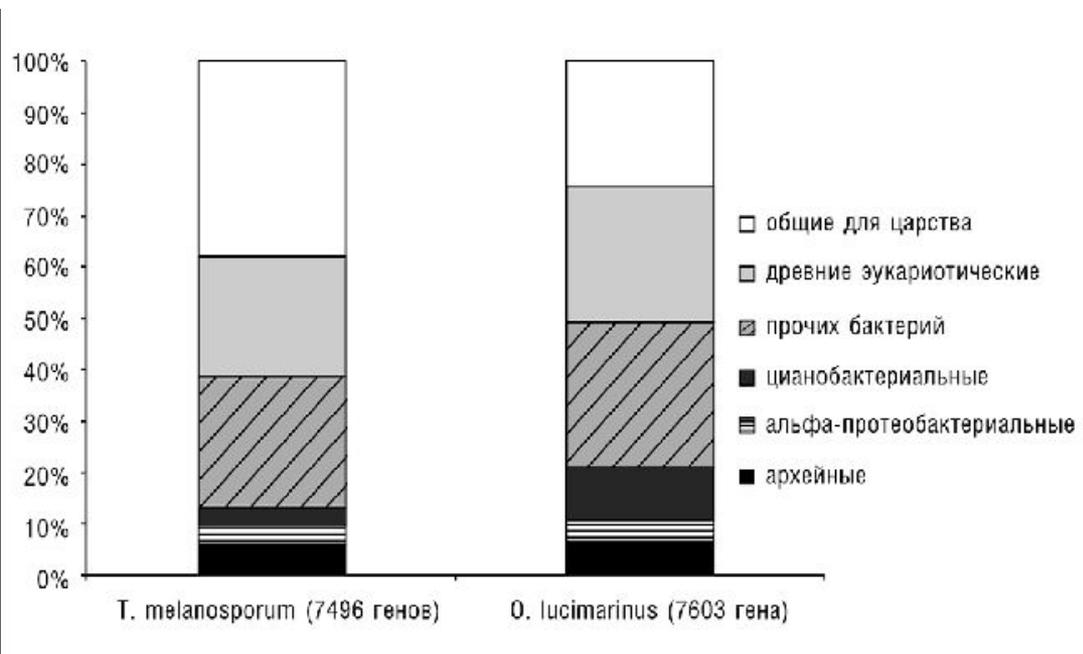


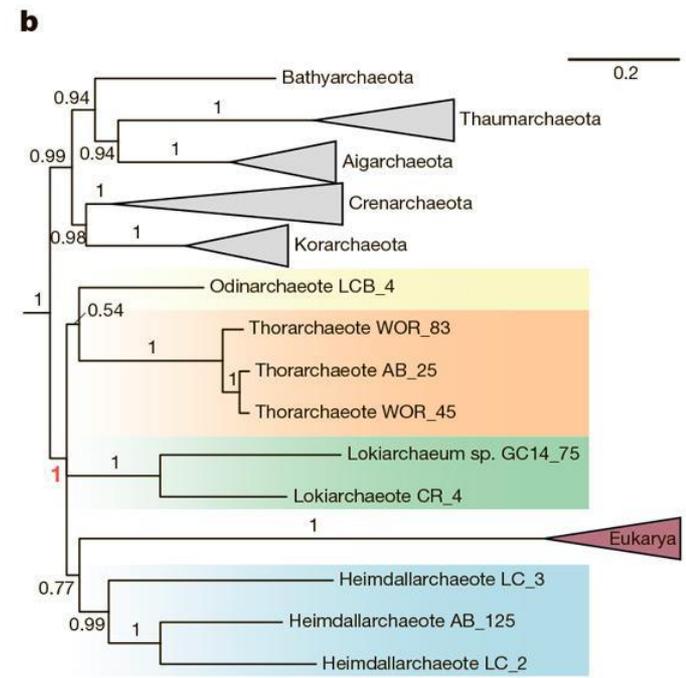
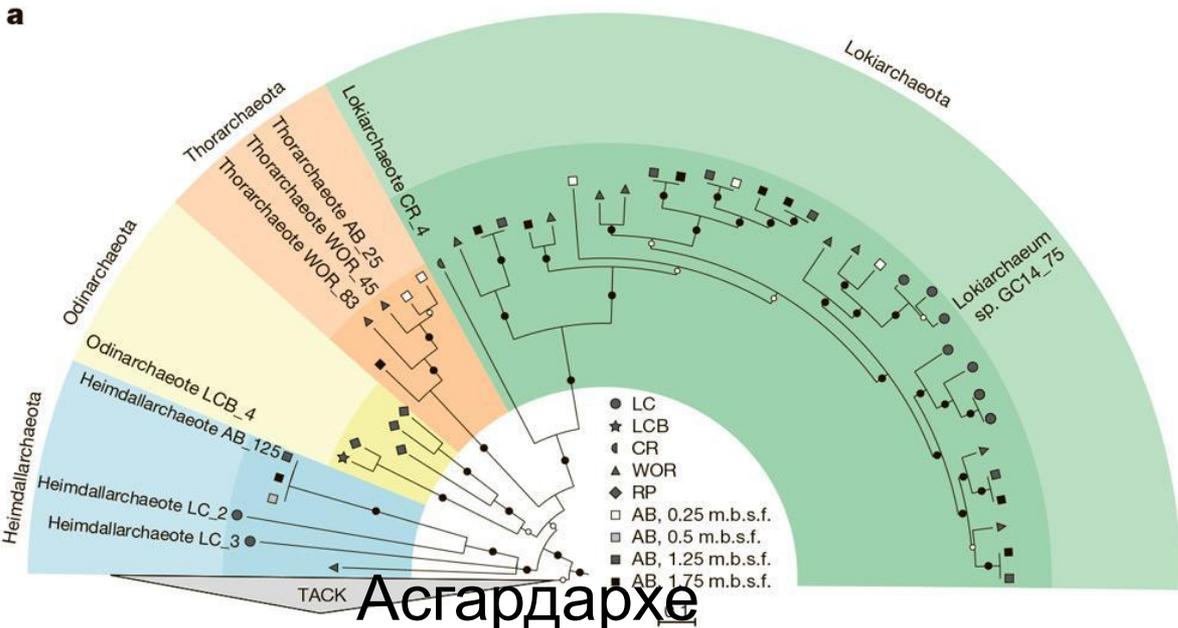
Рис. 7–4. Распределение генов двух дальнородственных эукариот, согласно их предполагаемому происхождению: архейные, бактериальные либо специфичные для эукариот. Последовательности всех кодируемых белков гриба *Tuber melanosporum* (черный трюфель) и зеленой водоросли *Ostreococcus lucimarinus* сравнивались с базой данных NCBI RefSeq программой BLASTP (Altschul et al., 1997), а предполагаемое филогенетическое родство для каждого белок-кодирующего гена определялось с использованием специально написанной программы. Стоит отметить похожие, относительно небольшие фракции генов очевидно альфа-протеобактериального происхождения и более крупную фракцию цианобактериальных генов у водоросли.

- **От архей:** Аппарат репликации, репарации ДНК, транскрипции, трансляции; рибосомы, протеасомы, убиквитинова система, экзосомы
- **От бактерий:** метаболические ферменты, системы клеточной смерти,
- **Смешанное:** хроматин, РНК-интерференция, ЭПР
- Точный бактериальный и архейный предок не указывается => пангеномы

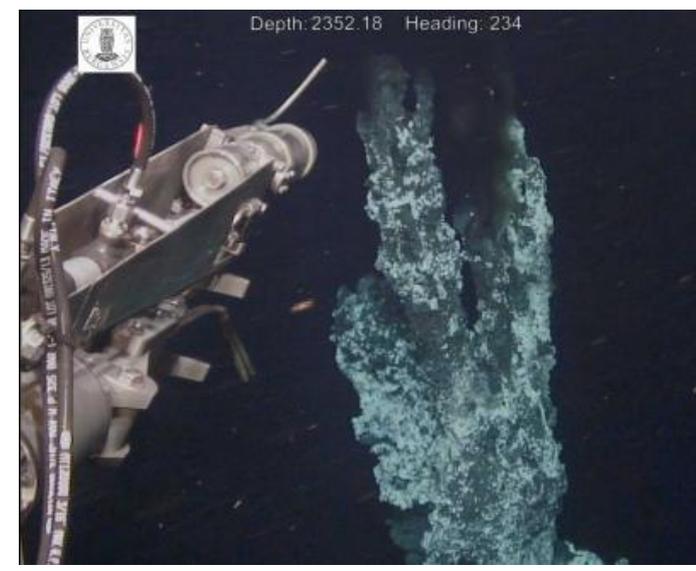
(по Кунину, 2014)

Общие системы некоторых архей и эукариот

- Гистоны – укладка ДНК
- Интроны и сплайсинг – вырезание некодирующих частей мРНК
- Функциональное разделение РНК-полимераз
- Гены везикулярной системы
- Гены убиквитинирования
- Гены гликозилирования
- Тубулин – мономер микротрубочек
- Найдена архея, у которой есть половой процесс



- Никто не видел, все биоинформатика
- наличие многих «eukaryotic signature proteins» (ESP)
- гены везикулярной системы эукариот
- гены убиквитинирования
- гены гликозилирования
- тубулин
- распределение ESP по группам асгардархей мозаично



Loki's Castle

Эукариоты – сборная «солянка» метагеномов архей

(НИКИТИН,
2016)

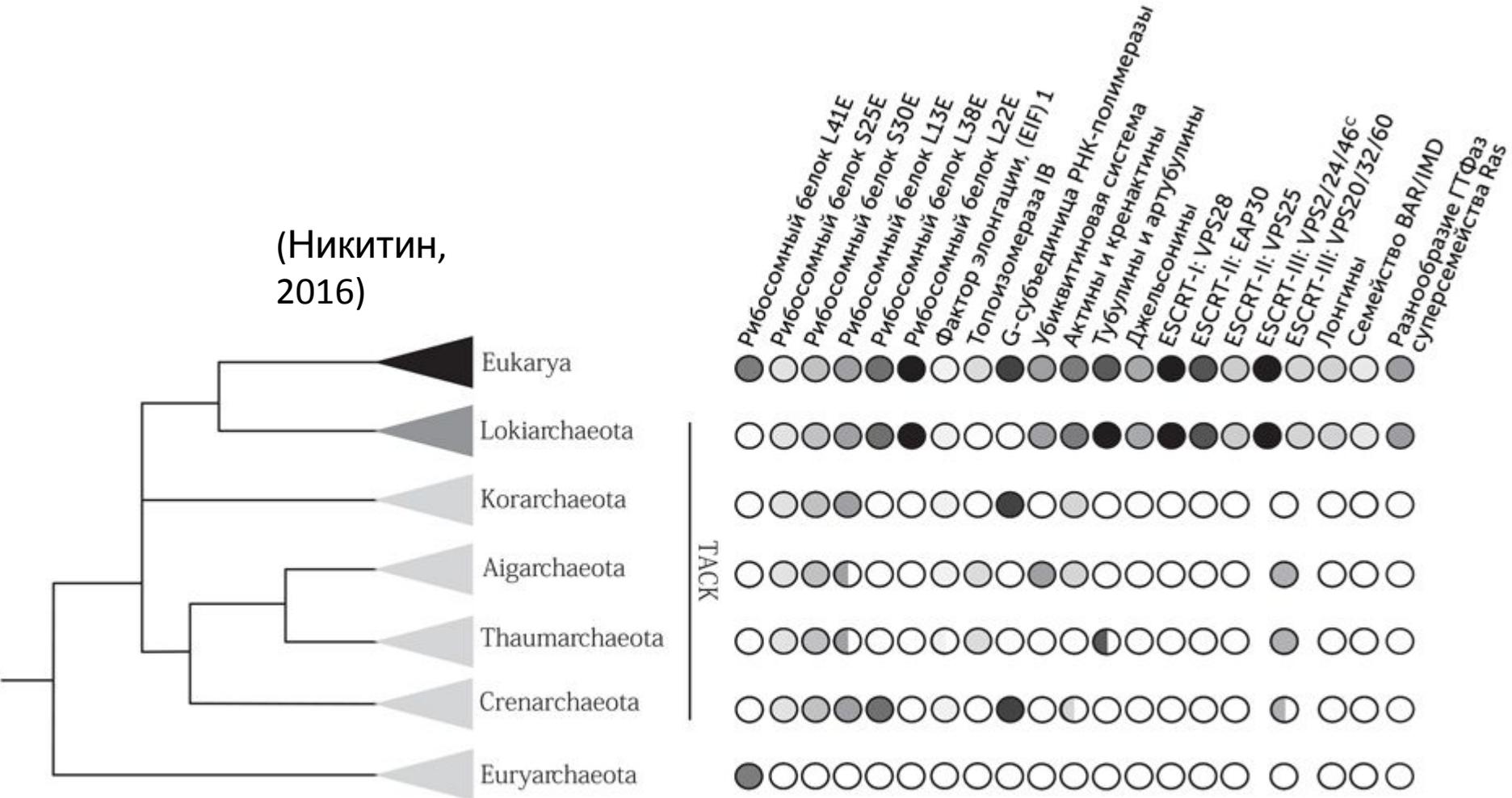
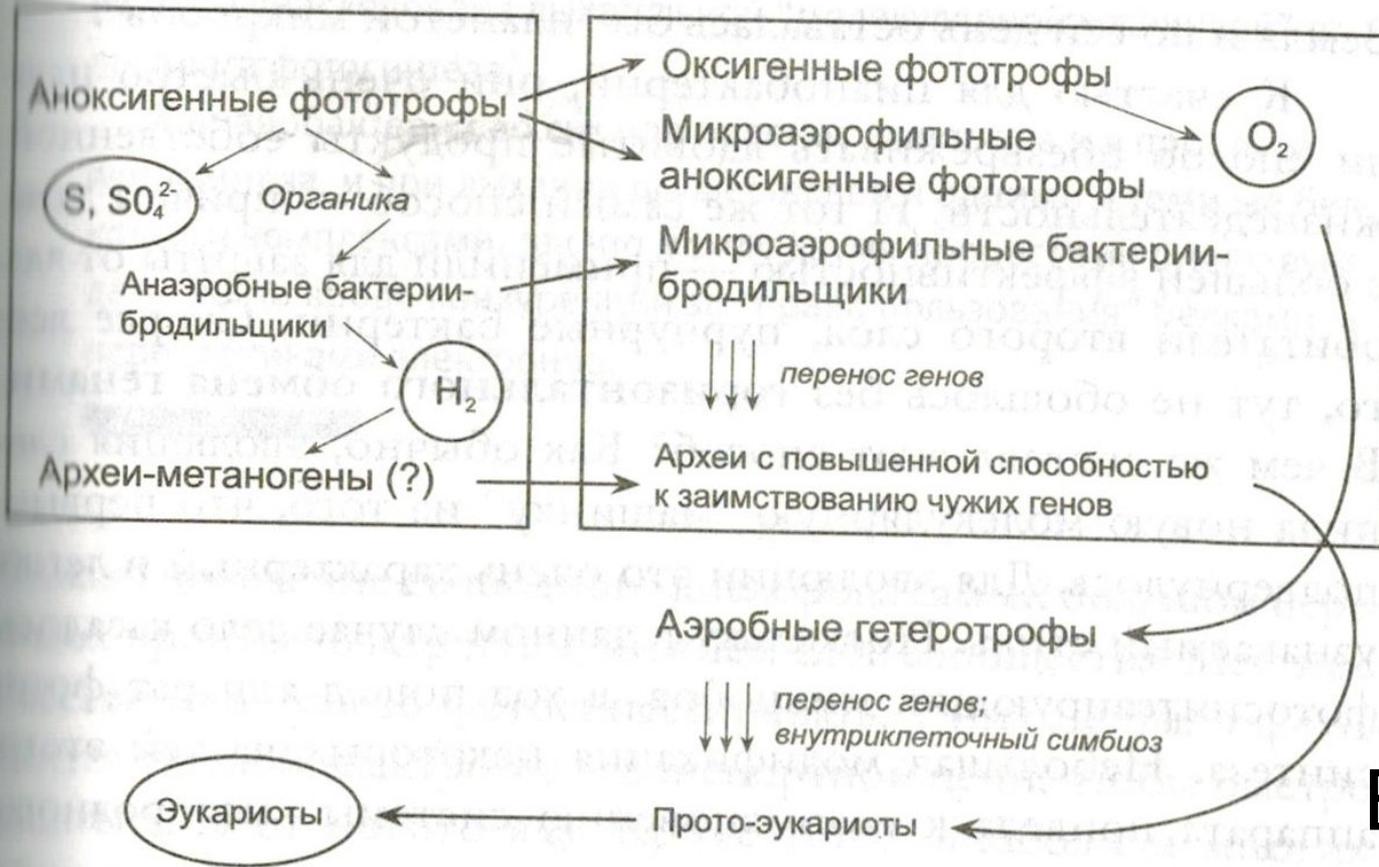


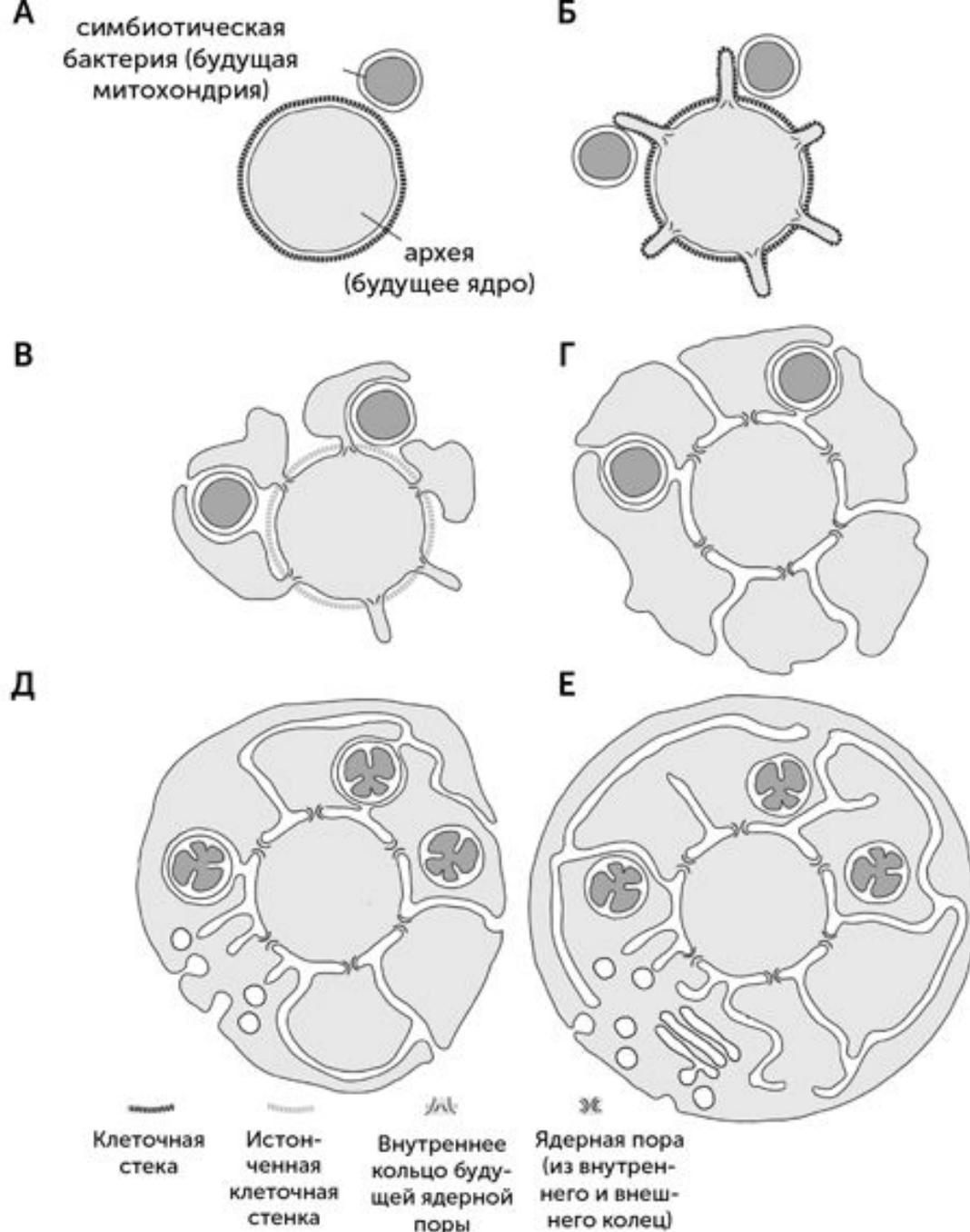
Рис. 18.7. Различные характерные для эукариот белки рассеяны по разным группам архей, а у *Lokiarchaeota* их больше всего. Белый кружок – белка нет, закрашенный – есть, наполовину закрашенный – есть у некоторых представителей. Джелльсонины – регуляторы сборки актиновых нитей. Белки семейства BAR/IMD реагируют на кривизну мембраны. Лонгины регулируют слияние мембранных пузырьков

“Предковое сообщество” эукариот и происхождение эукариотической клетки



Водородная гипотеза

Марков А. Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы/Александр Марков – М.: Астрель: CORPUS, 2012 – 527, [1] с.



Пространство ядра
топологически
эквивалентно
цитоплазме,
пространство ЭПР –
внешней среде

Рис. 18.10. Происхождение клетки эукариот путем слияния клеточных выростов архейного предка по гипотезе Баума и Баума. А: архейный предок, живший в симбиозе с альфа-протеобактериями (будущими митохондриями). Б: клетка археи образует выпячивания мембраны для более эффективного обмена веществами с симбионтами. В: выпячивания увеличиваются, слой клеточной стенки на них исчезает. Г: для стабилизации выпячиваний их основания укрепляются белковыми кольцами. Д: выпячивания увеличиваются и сливаются вокруг симбиотических бактерий, отделяя их от внешней среды. Е: обмен веществ археи все более зависит от симбионтов и протекает в основном в наружной части клетки – слившихся выростах. Архейные типиды заменяются на бактериальные, вырабатываемые симбионтами. Образуются системы транспорта веществ между внутренней частью клетки (ядро) и наружной (цитоплазма)

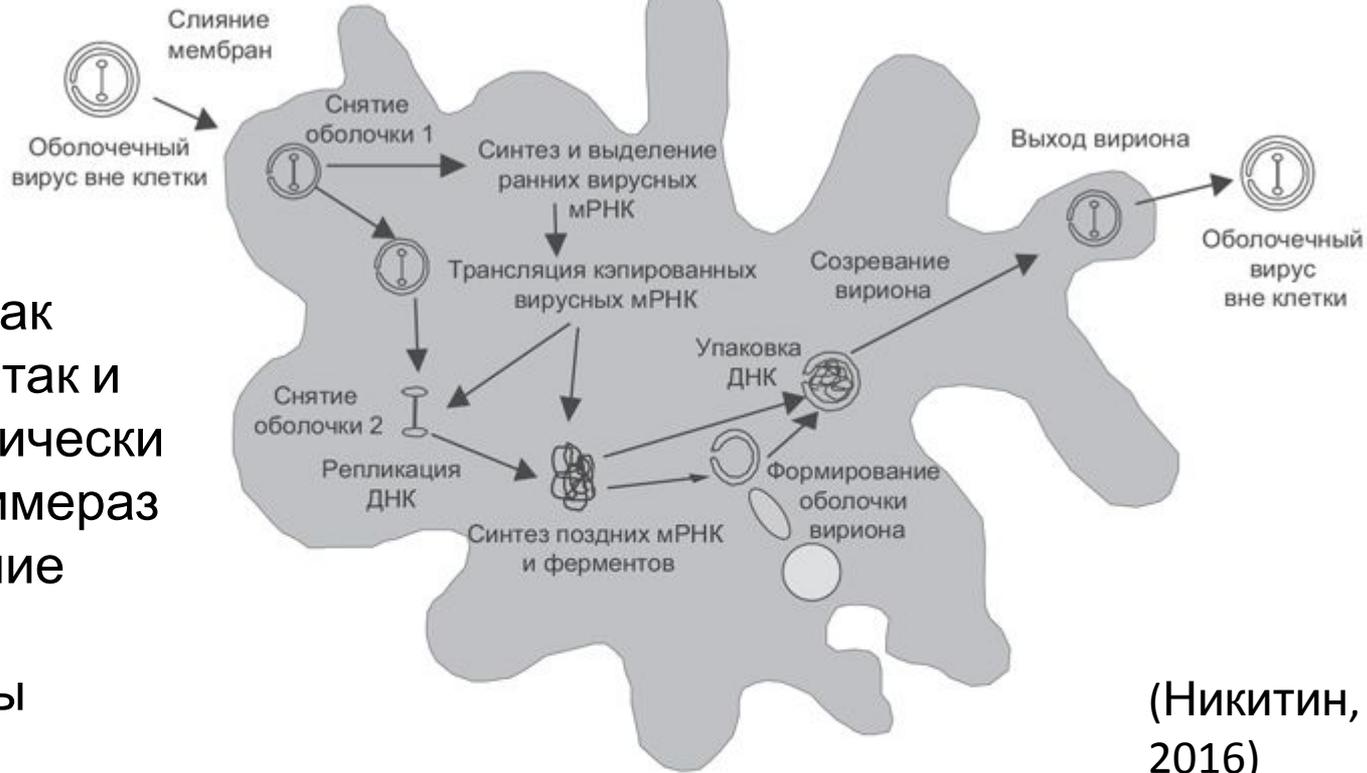
- У эукариот сильно отличается система транскрипции-трансляции, есть интроны
- Как система перестроилась?

Роль вирусов

- У эукариот сильно отличается система транскрипции-трансляции, есть интроны
- Как система перестроилась?
- Защита от вирусов/Вирусное происхождение ядра

Гипотеза захвата вирусом

клетки



(НИКИТИН,
2016)

- наличие у эукариот как вирусных, так и прокариотически хДНК-полимераз
- Кэпирование
- Линейные хромосомы

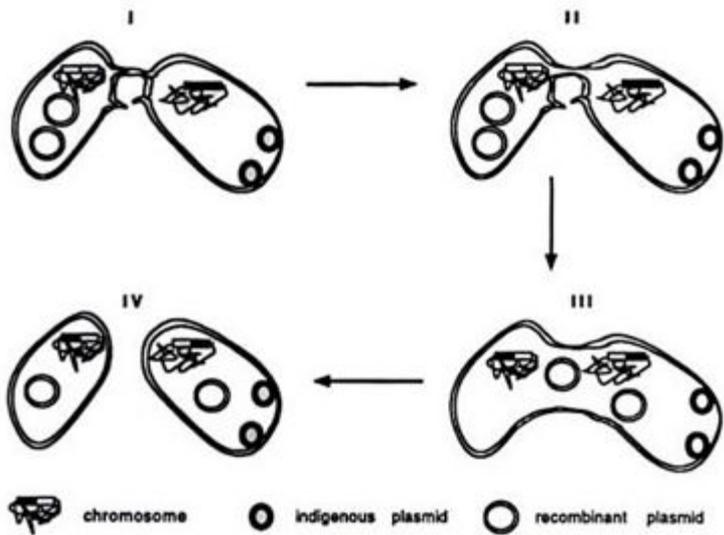
Рис. 18.14. Предполагаемый жизненный цикл вируса-предка ядра. Для попадания в клетку вирус производит слияние внешней из трех своих мембран с клеточной мембраной. Вирус, покрытый двумя мембранами, попадает в цитоплазму. В нем начинается транскрипция ранних генов, мРНК с кэпами и поли (А)-хвостами выходят в цитоплазму, и на них синтезируются вирусные белки. Затем мембраны вируса разрушаются и освобождают его ДНК, которая начинает репликацию. После этого идет транскрипция поздних вирусных генов, которые управляют сборкой новых вирусных частиц. Белки, кодируемые поздними генами, отделяют пузырьки от клеточной мембраны, сплющивают их в «полумесяцы» и упаковывают в них ДНК. Созревающие вирусные частицы выходят из клетки, захватывая с собой часть ее мембраны в качестве третьего слоя вирусной оболочки

Гипотеза защиты клетки от инвазии интронов

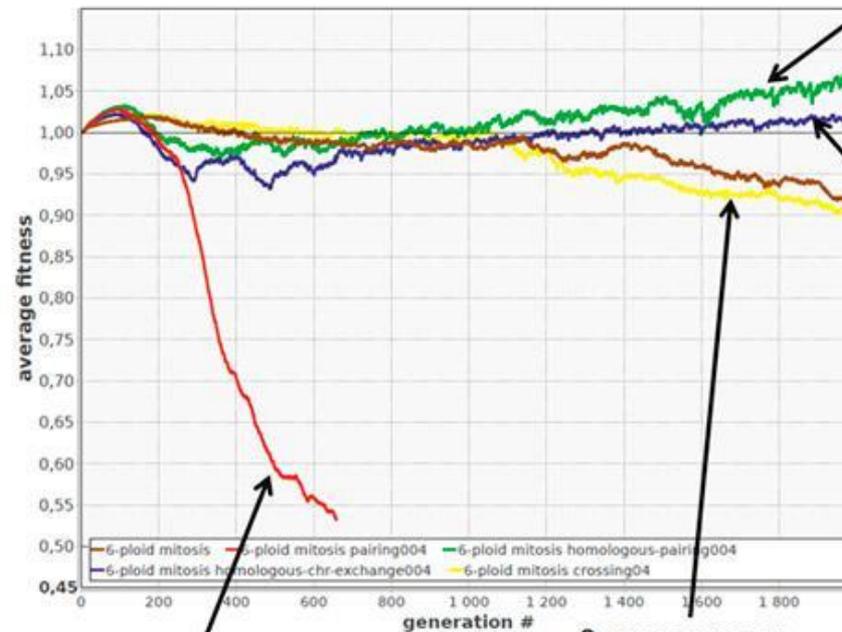


Рис. 7–6. Возникновение эукариотической клеточной организации как многоуровневой системы защиты против инвазии интронов: гипотетическая единая причинно-следственная цепь. По Коопин, 2006.

(Кунин,
2014)



Если изобретен митоз:



1. меняться случайными хромосомами вредно

2. кроссинговер без обмена хромосомами ничего не дает

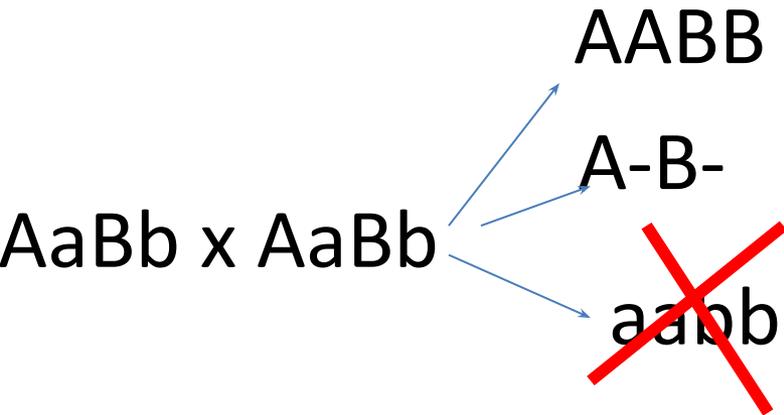
4. обмен гомологичными хромосомами в сочетании с кроссинговером (между ними же) очень полезен

3. обмен гомологичными хромосомами полезен

https://elementy.ru/novosti_nauki/432771/Poliploidnost_predkov_eukariot_klyuch_k_ponimaniyu_proiskhozhdeniya_mitoza_i_meyoza

- Архея *Haloferax volcanii* умеет делать половой процесс: сливание 2 особей с последующей гомологичной рекомбинацией
- Гипотеза: такой половой процесс в полимплиодах привел к расхождению пар гомологичных хромосом, т.к. в таком случае рекомбинация выгоднее + храповик Кондрашева

Храповик Кондрашева

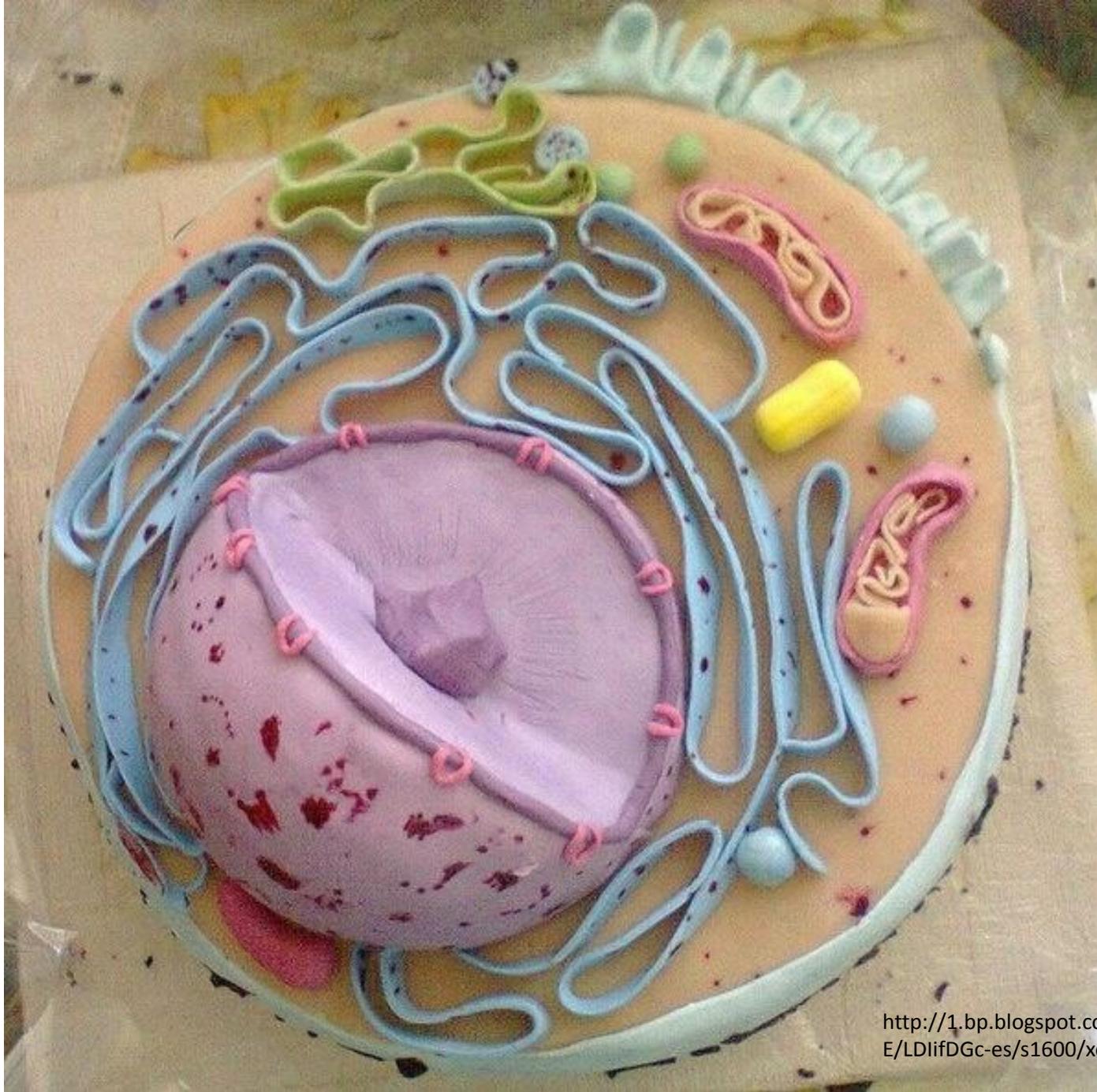


полово
й
процес
с

LECA

(по Кунину, 2014)

- **Last Eukaryote Common Ancestor**
- Обладавал митохондриями
- Имел все типичные эукариотам функциональные системы
- Геном не менее сложный, чем у современных свободноживущих одноклеточных эукариот; химерный



<http://1.bp.blogspot.com/-Er0qT6y5gNg/VGY0pgXbH4E/LDIifDGc-es/s1600/xcsR0VzyVKI.jpg>

Кладистика

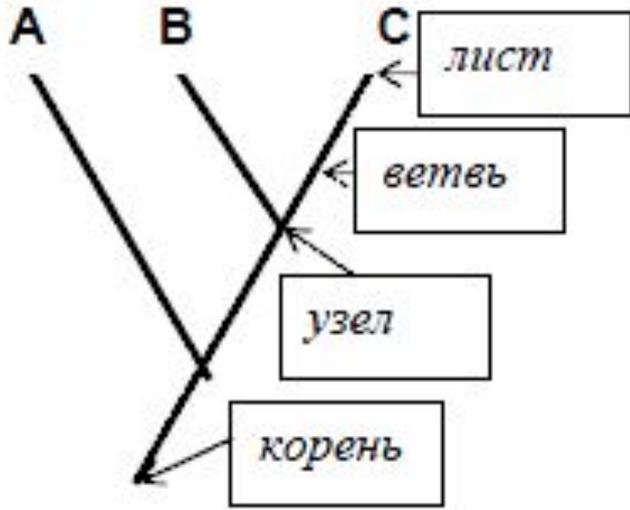
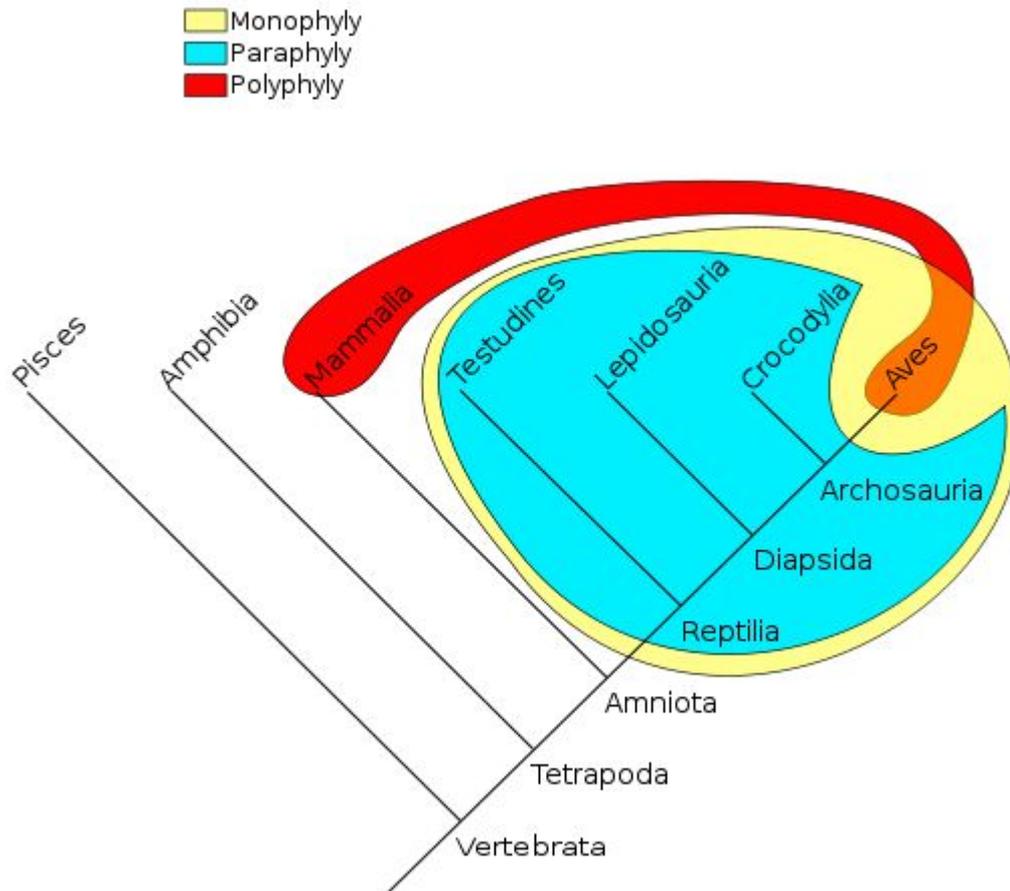


Рисунок 1. Структура дерева

Бизяев Н.С. Введение в
филогенетику и
макросистематику / Вторая
редакция. Beta 2.3.2. 2017 год

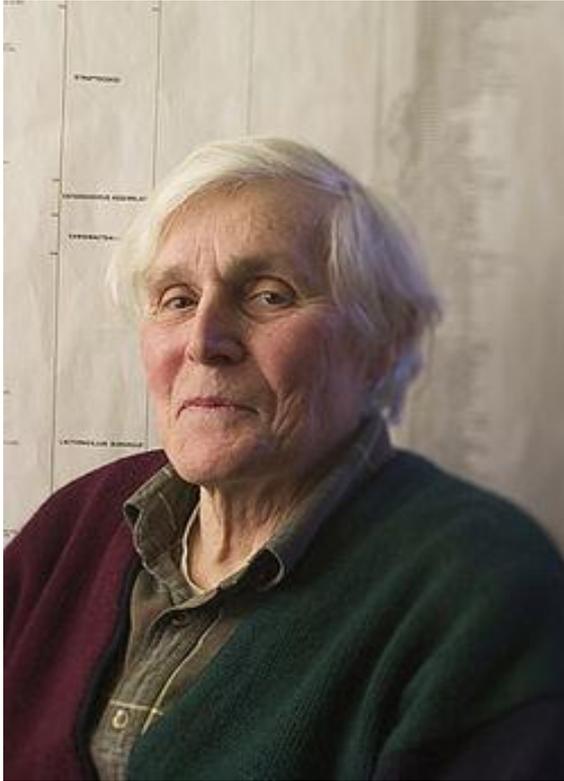
- **принцип синапоморфий:** организмы группируются только на основе родства и только по истинным синапоморфиям. В кладистике могут существовать лишь монофилетические группы.
- **принцип экономии (парсимонии):** Наиболее вероятным эволюционным сценарием предполагается тот, который допускает наименьшее число эволюционных событий
- **принцип сестринских групп:** Сестринские группы равнозначны. В кладистике не существует отношений «предок-потомок» между реальными объектами.



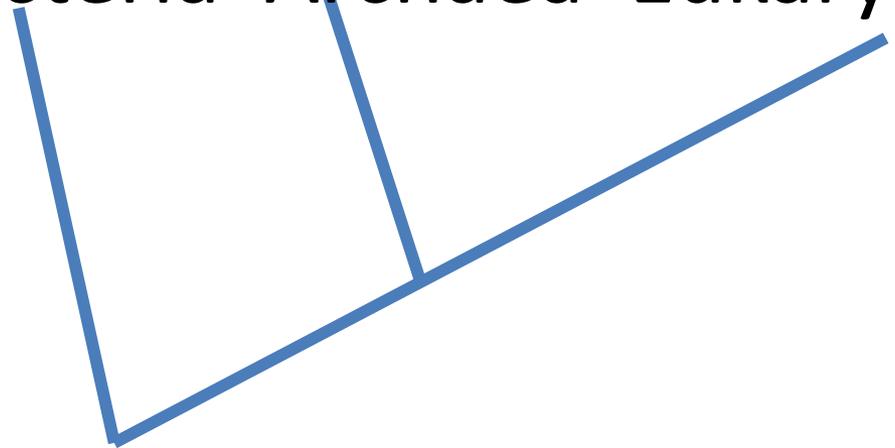
[https://ru.wikipedia.org/wiki/Парафилия_\(биологическая_система_тика\)#/media/File:Phylogenetic-Groups.svg](https://ru.wikipedia.org/wiki/Парафилия_(биологическая_система_тика)#/media/File:Phylogenetic-Groups.svg)

Три домена жизни

16S рРНК



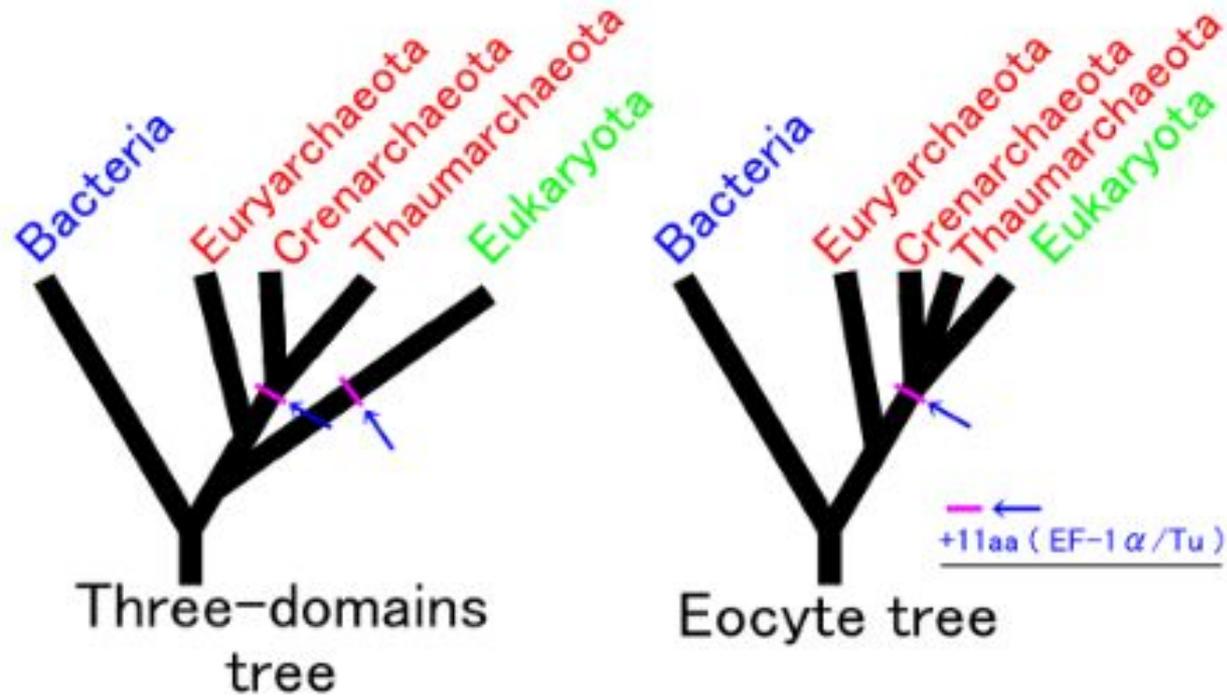
Bacteria Archaea Eukaryota



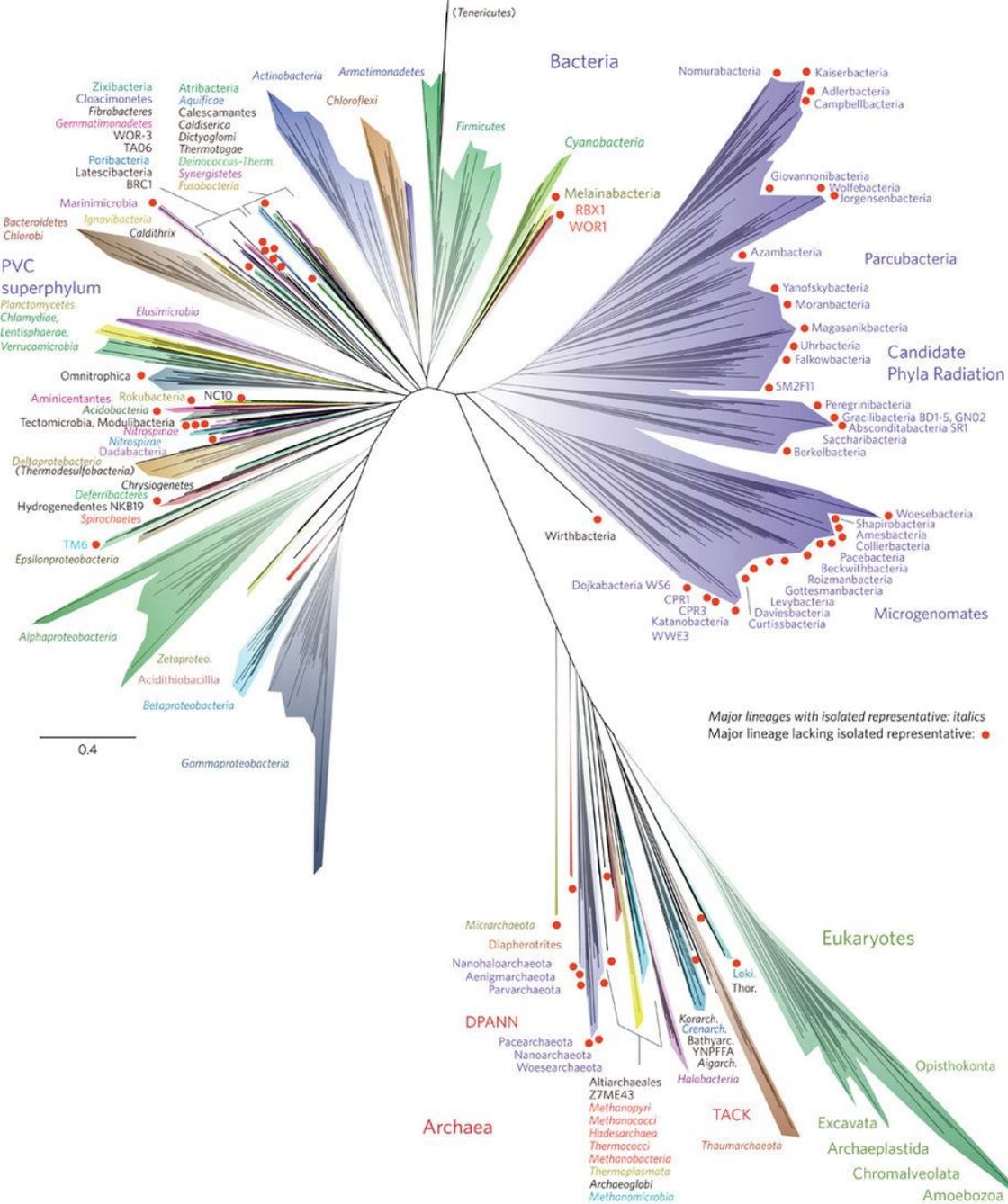
Карл Вёзе

(wikipedia)

Двухдоменное древо



(wikipedia)



Одно из последних доменных древ

Hug, L. A., Baker, B. J., Anantharaman, K., Brown, C. T., Probst, A. J., Castelle, C. J., ... & Suzuki, Y. (2016). A new view of the tree of life. *Nature Microbiology*, 1, 16048.

Список литературы

- Brock Biology of microorganisms/ Fourteenth edition, Madigan M.T., Martinko J.M., Bender K.S., Buckley D.H., Stahl D.A., Pearson education, 2015
- Кунин Е.В. Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции/Пер. с англ. – М.: ЗАО Издательство Центр-полиграф, 2014 – 527 с.
- Никитин М. Происхождение жизни. От тумнности до клетки / Михаил Никитин. – М.: Альпина нон-фикшн, 2016. – 542 с.