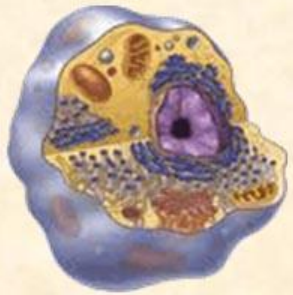
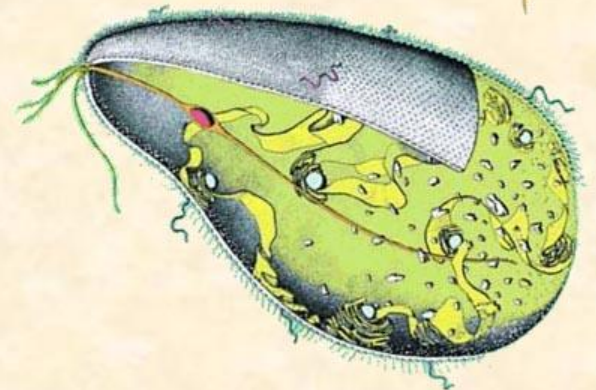
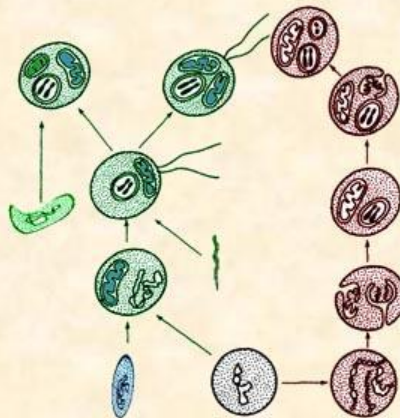
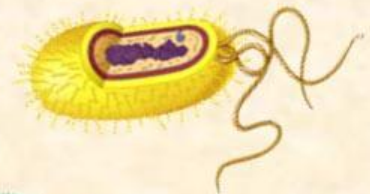
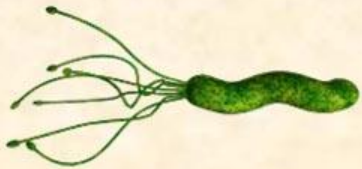
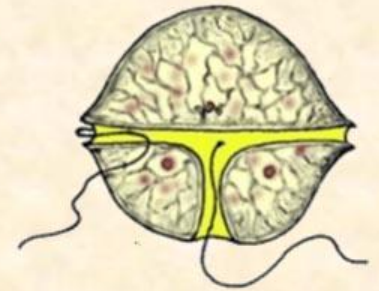


Общая биология:
современные
концепции
и методы



Происхождение эукариотной клетки





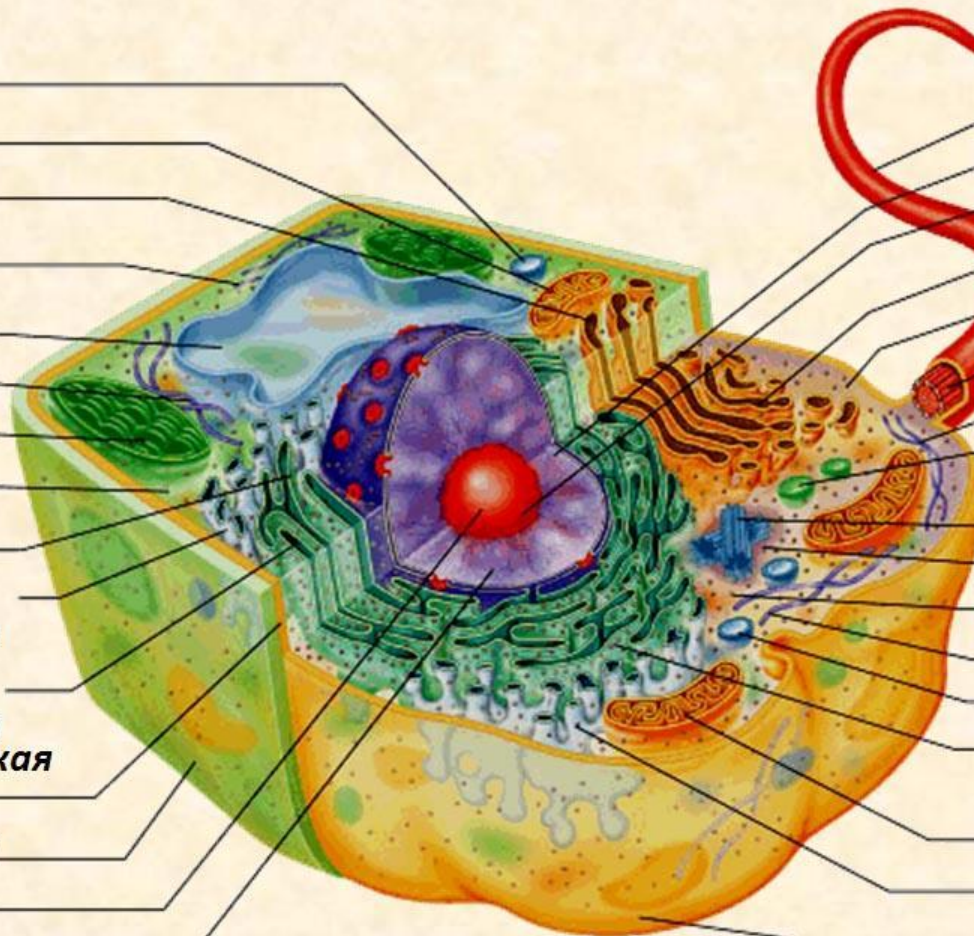
Клетка растений и животных



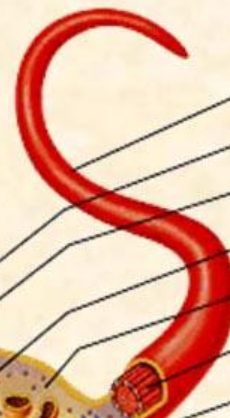
Клетка растения

Клетка животного

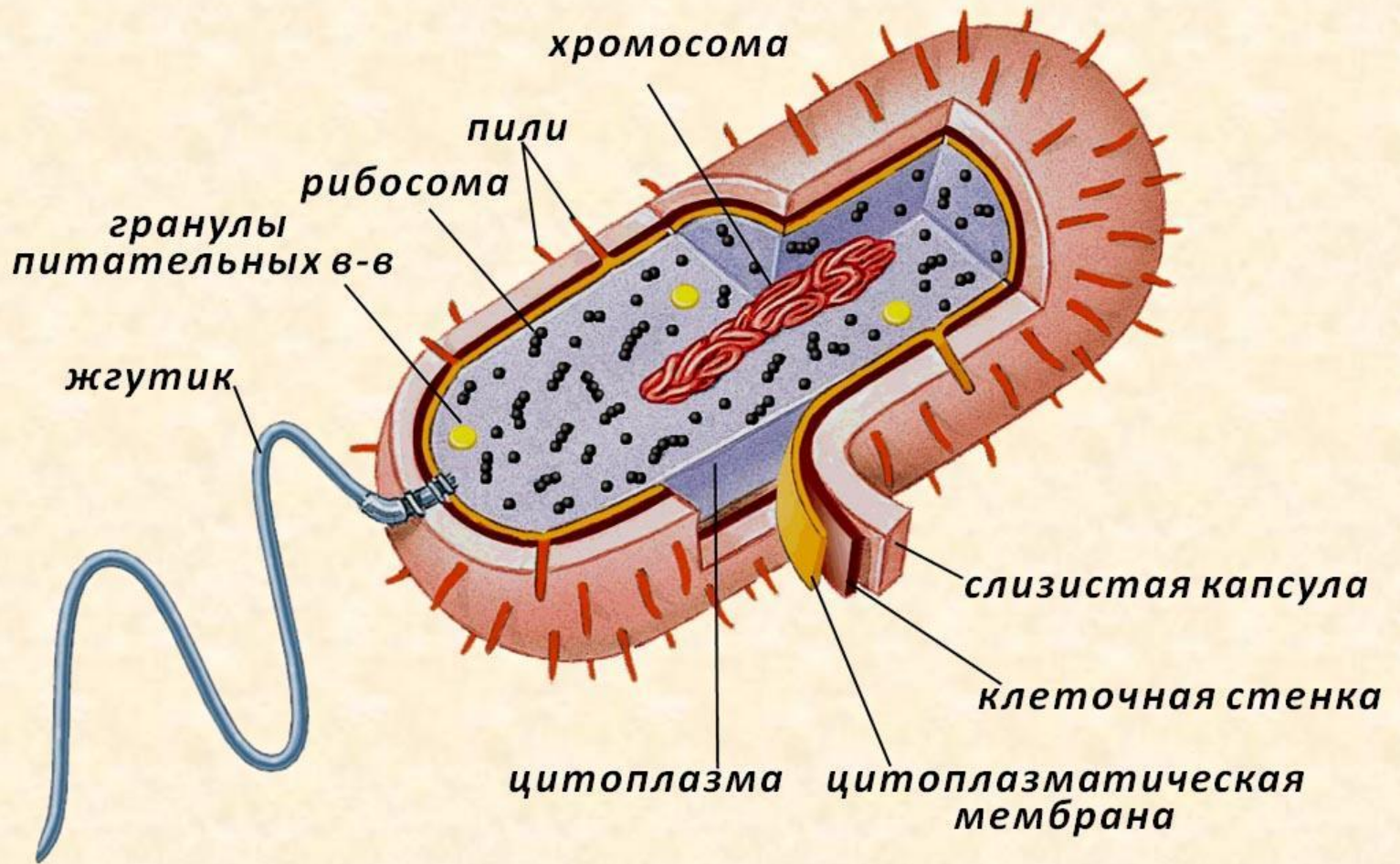
- пероксисома
- митохондрии
- комплекс Гольджи
- микрофиламенты
- вакуоль
- микротрубочки
- хлоропласт
- цитопласт
- рибосомы
- гладкий эндоплазматический ретикулум
- гранулярный эндоплазматический ретикулум
- цитоплазматическая мембрана
- клеточная стенка
- ядрышко
- ядро



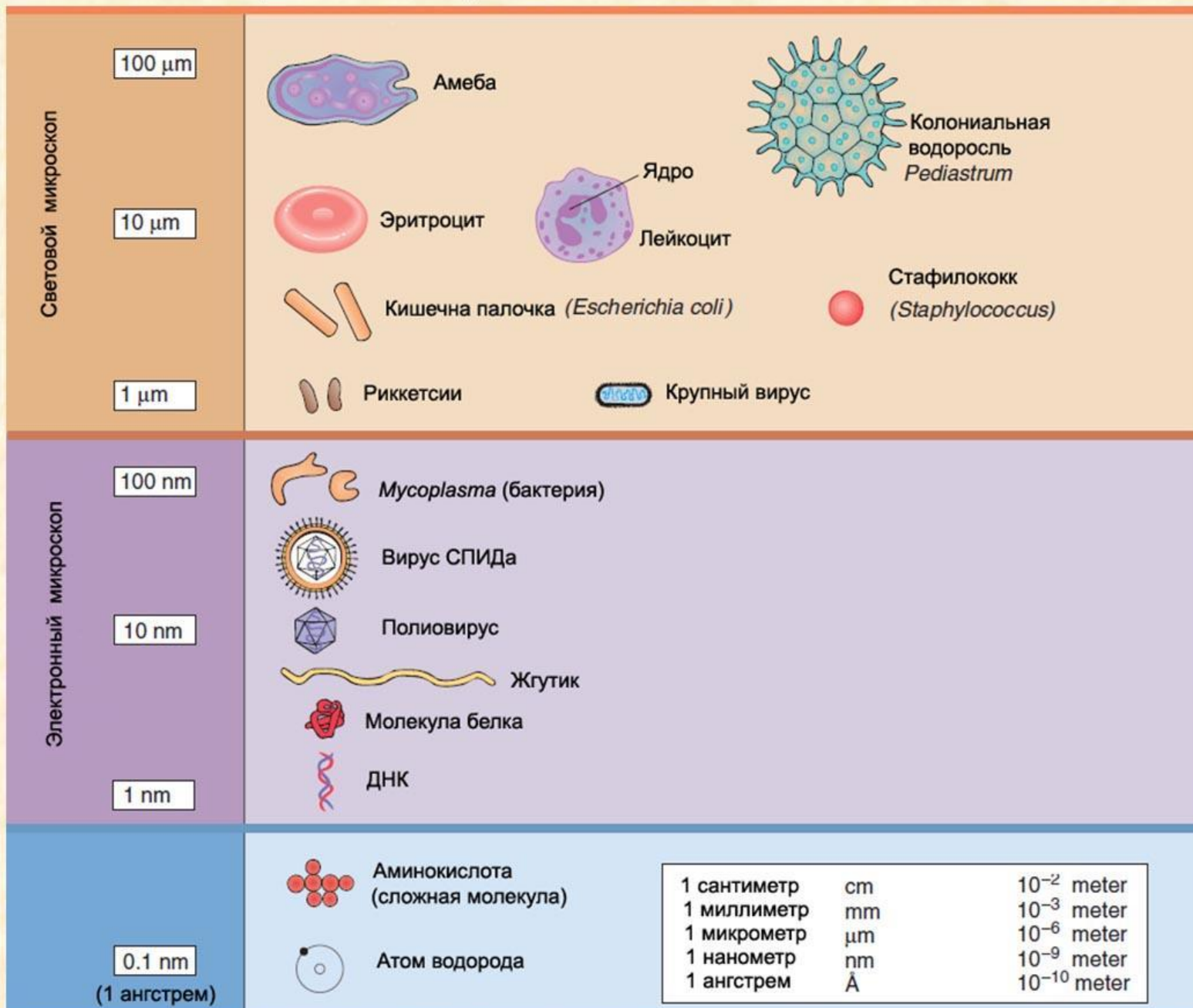
- жгутик
- ядро
- ядрышко
- комплекс Гольджи
- цитоплазма
- базальное тело
- микрофиламенты
- лизосомы
- центриоли
- центриольный матрикс
- рибосомы
- микротрубочки
- пероксисома
- гранулярный эндоплазматический ретикулум
- митохондрии
- гладкий эндоплазматический ретикулум
- цитоплазматическая мембрана



Бактериальная клетка



Размеры некоторых биологических объектов



ПРОКАРИОТЫ

Ядро отсутствует. Имеют одну кольцевую двухцепочную молекулу ДНК, которая не образует комплекса с белками-гистонами (хроматина). У некоторых бактерий геном представлен двумя хромосомами (большой и малой).



Не имеют многих мембранных структур, свойственных эукариотам. Отсутствуют микротрубочки. Центриоли и веретено деления не образуются.

Жгутики (если имеются) представляют собой тонкие (15–20 нм) полые нити белковой природы.

Обладают громадным разнообразием обменных процессов. Способны к фиксации углекислоты, азота, различным вариантам брожения, окислению неорганических субстратов (соединений серы, железа, марганца, нитритов, аммиака, водорода и др.).

ЭУКАРИОТЫ

Генетический аппарат всех эукариот находится в ядре и защищён ядерной оболочкой. ДНК эукариот линейная. Она связана с белками-гистонами и другими белками хромосом, которых нет у бактерий.

Эукариотические клетки несут в себе особый набор органелл, окружённых мембраной, имеющих свой генетический аппарат и размножающихся делением (митохондрии и пластиды).

В клетках присутствуют: эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы. наличие у эукариот эндоцитоза, в том числе у многих групп — фагоцитоза.

Жгутики представляют собой выросты клетки, окруженные мембраной. Они содержат цитоскелет (аксонему) из девяти пар периферических микротрубочек и двух микротрубочек в центре.

В жизненном цикле эукариот обычно присутствуют две ядерные фазы — гаплоидная и диплоидная.

Размеры клеток гораздо крупнее, чем у прокариот.



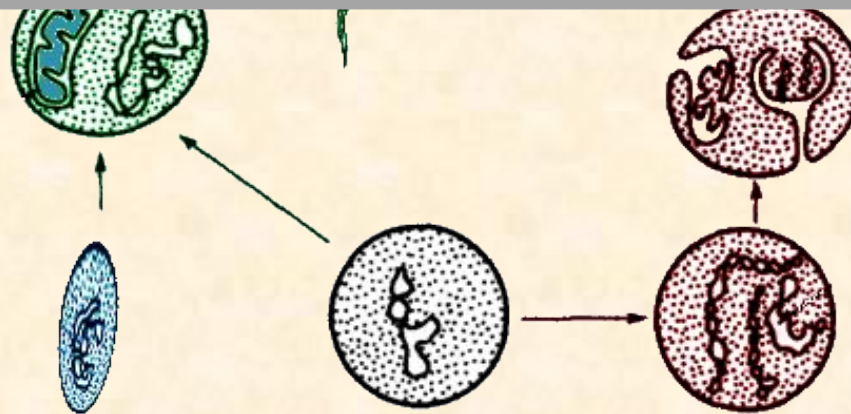
Группы организмов, обладающих клеточным строением

ПРОКАРИОТЫ		ЭУКАРИОТЫ			
Собственно бактерии <i>Eubacteria</i>	Археи <i>Archaea</i>	Простейшие <i>Protista</i>	Грибы <i>Fungi</i>	Растения <i>Plantae</i>	Животные <i>Animalia</i>
<p>Большая группа бактерий с жесткими клеточными стенками, обычно имеющих жгутики для передвижения.</p>	<p>Отличаются особенностями синтеза белка, структурой клеточной стенки, метаболизмом. Большая часть – экстремофилы.</p>	<p>Одноклеточные организмы. Способны образовывать колонии. Фотосинтетики гетеротрофы, паразиты.</p>	<p>Гетеротрофы. Вегетативное тело образовано мицелием. Запасное в-во – гликоген. Хитин в клеточных стенках. Неограниченный рост.</p>	<p>Фотоавтотрофы. Клеточная стенка из целлюлозы. Имеются пластиды. Имеют крупные вакуоли. Не имеют специальных выделительных органов. Не способны к активному передвижению.</p>	<p>Гетеротрофы. Клеточная стенка и пластиды отсутствуют. Клетки некоторых тканей обладают возбудимостью. Имеют экскреторные органы. Подвижный образ жизни.</p>
					

Происхождение эукариотической клетки согласно симбиотической (I) и инвагинационной (II) гипотезам



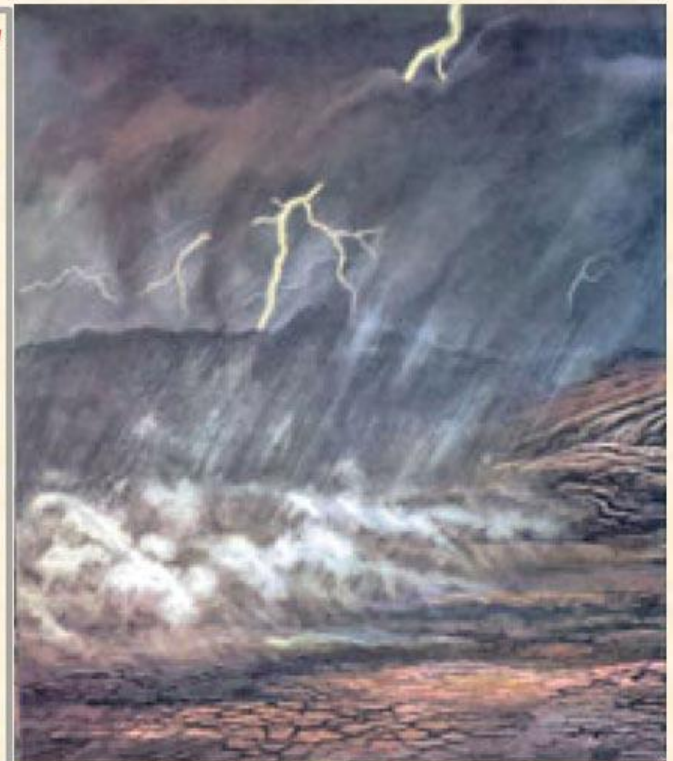
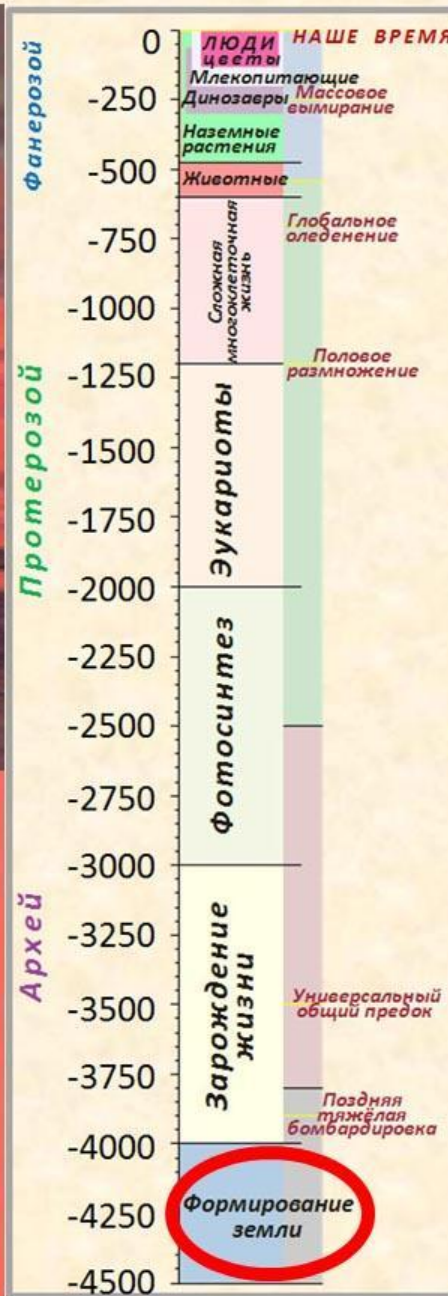
СИМБИОЗ (от греч. *syn*-с, вместе и *bios*- жизнь) - форма взаимного сожительства двух организмов (или органич. групп), связанная с получением взаимной пользы.



Первые этапы развития Земли

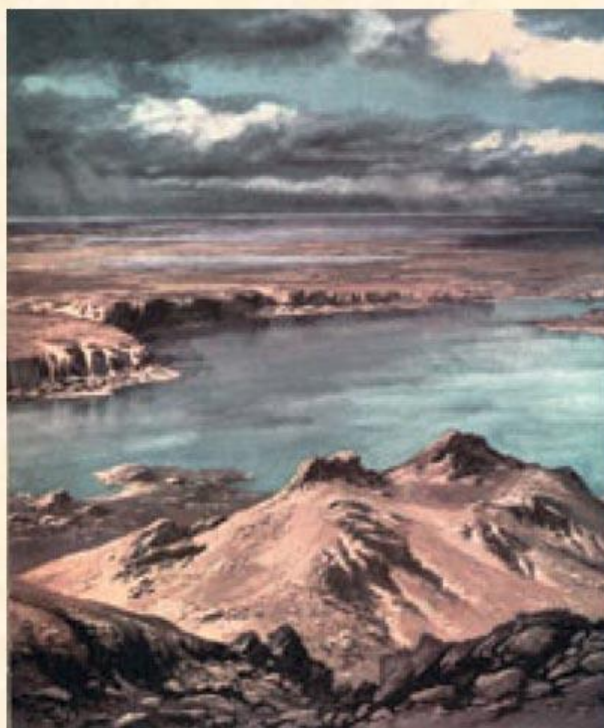
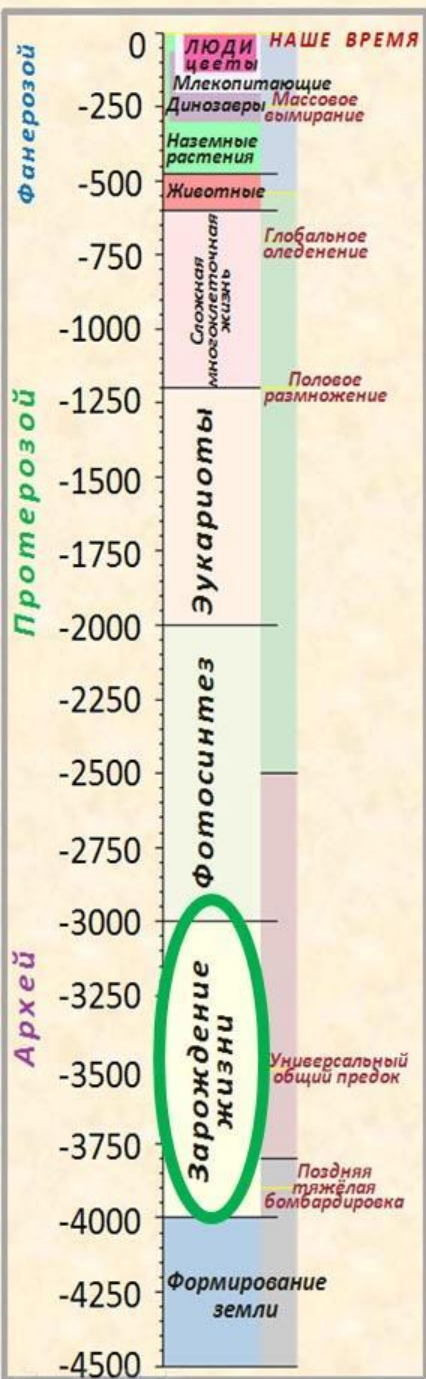


Земля в первые полмиллиарда лет ее существования была лишена воды. Озера огненной лавы чередовались с застывшими лавовыми полями



Вода, выделившаяся с вулканическими газами, проливалась на поверхность планеты. Этот процесс сопровождался мощными электрическими разрядами, которые способствовали синтезу сложных органических молекул.

Зарождение жизни



Неглубокие водоемы, образовавшиеся около 4 млрд. лет назад. В них обитали первые живые организмы, близкие к современным цианобактериям.

В осадочных породах возрастом около 3,8 млрд лет обнаружены следы жизнедеятельности организмов, осуществлявших процессы фото- и хемосинтеза.

Геологические постройки, созданные древними цианобактериями (вероятно, вместе с другими фотосинтезирующими прокариотами) – строматолиты - нередко обнаруживаются в древнейших слоях земной коры



Современные строматолиты на побережье Западной Австралии

Бактерии обладают громадным разнообразием обменных процессов. Они способны к фиксации углекислоты, азота, различным вариантам брожения, окислению неорганических субстратов (соединений серы, железа, марганца, нитритов, аммиака, водорода и др.)

Сероводородокисляющие бактерии вестиментифера как пример современных хемосинтетиков



Подводный ландшафт гидротермального оазиса с черными курильщиками и поселениями вестиментифер и двустворчатых моллюсков.

Сквозь толщу океанической коры просачиваются горячие газы, нагревающие воду до температуры 300-400° С (при высоком давлении на больших глубинах вода не кипит даже при температуре в несколько сот градусов). В этой воде растворено много сероводорода и сульфидов металлов (железа, цинка, никеля, меди), которые окрашивают ее в черный цвет.

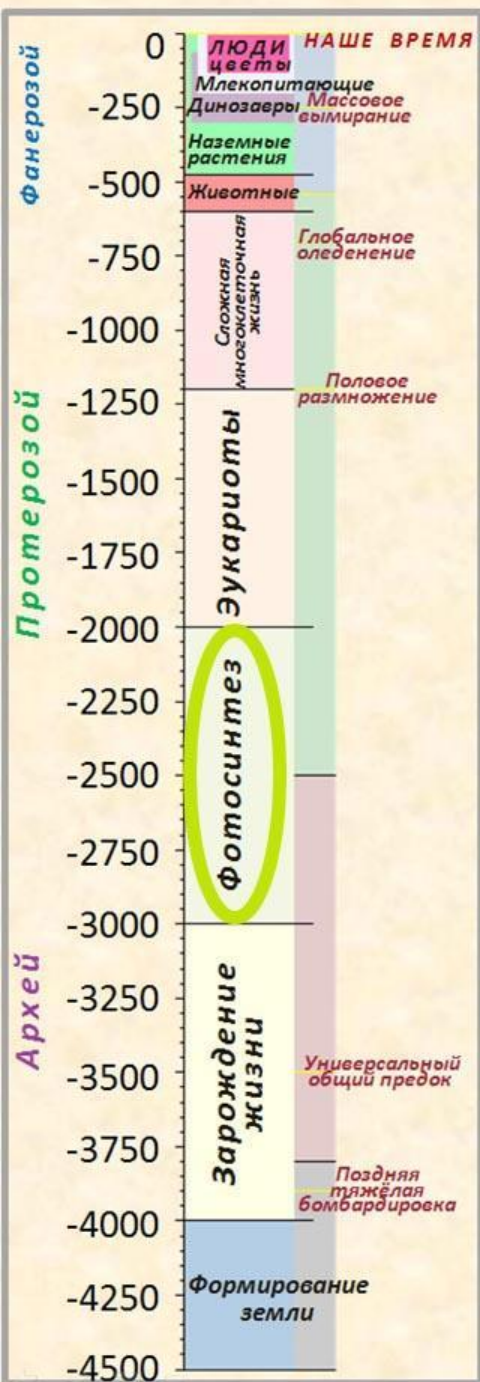
Бактерии вестиментифер окисляют сероводород до серы и полученную при этом энергию используют для фиксации углекислоты и синтеза органических веществ.



вестиментифера



Глобальные изменения в биосфере



Первичная бескислородная атмосфера в результате жизнедеятельности фотосинтезирующих бактерий стала получать молекулярный кислород. Около 2 млрд. лет назад содержание кислорода в атмосфере достигло 1% и стало повышаться. В новой аэробной атмосфере могли выжить только те немногие прокариоты (оксибактерии), которые еще раньше в кислородных карманах в толще строматолитов приспособились к высокой концентрации кислорода. В новых условиях существование анаэробов было возможно лишь в немногочисленных бескислородных карманах.

Биомасса, созданная автотрофными бактериями, подвергалась разложению преимущественно под воздействием абиотических процессов во внешней среде (прокариоты «не успевали» перерабатывать всю органику). Прокариоты принципиально не способны к заглатыванию пищевых частиц. Гетеротрофные бактерии выделяют ферменты во внешнюю среду, где происходит своего рода «наружное переваривание», а низкомолекулярные продукты всасываются через цитоплазматическую мембрану. На ранних этапах эволюции не переработанная бактериями органика превращалась в нефть и газ.

Анаэробные условия – отсутствие или крайне низкое содержание кислорода

Анаэробы - организмы, развивающиеся при отсутствии в окружающей их среде свободного кислорода

В атмосфере чистого кислорода не способны развиваться никакие прокариоты

Облигатные анаэробы – организмы, не способные выживать при доступе кислорода

Факультативные анаэробы – организмы, нормально существующие в бескислородной среде, но способные выживать при доступе кислорода

Анаэробные организмы – обширная группа прокариот, некоторые простейшие, некоторые грибы, большинство гельминтов

Аэробные условия - содержание кислорода в окружающей среде

Аэробы - организмы, которые нуждаются в свободном молекулярном кислороде для процессов синтеза энергии.

Облигатные аэробы не способны жить и размножаться в отсутствие молекулярного кислорода

К аэробам относятся: подавляющее большинство животных, все растения, а также значительная часть микроорганизмов.

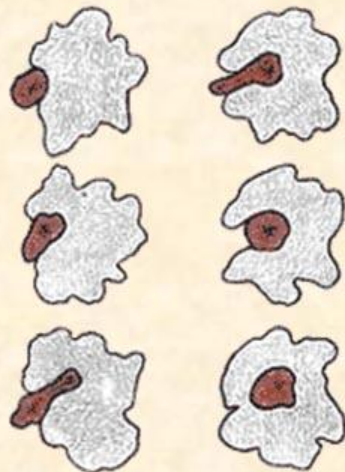
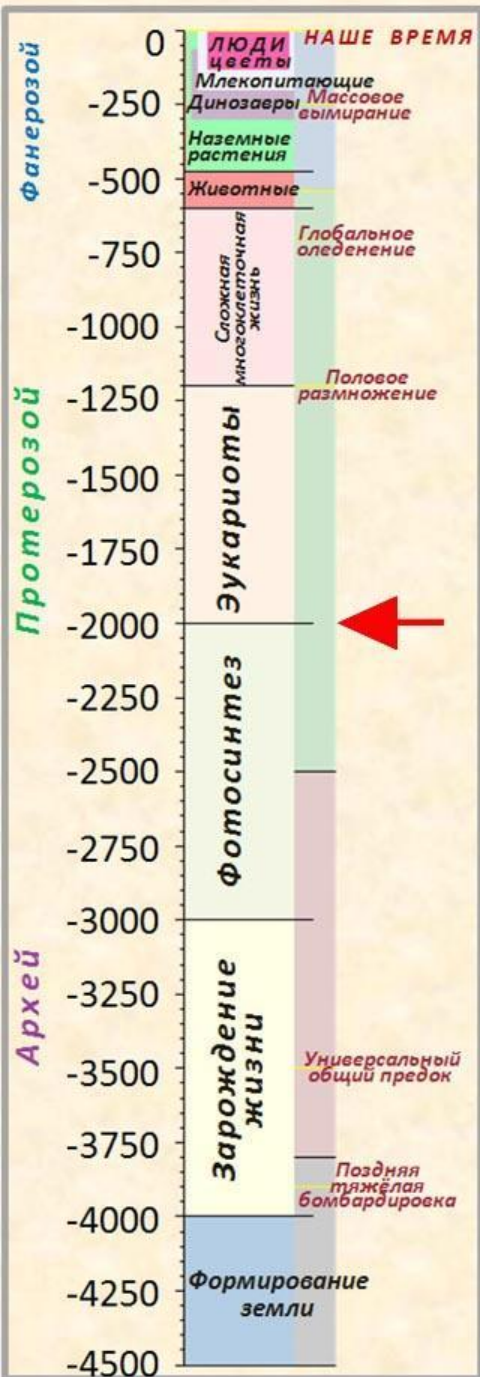
Новый этап глобальных изменений

Исчезают отложения не переработанной бактериями органики.

Прекращается образование нефти и газа.

Вероятно, усовершенствовать биологический круговорот, ускорить возврат в него углерода и других биогенных элементов могло только появление микроскопических аэробных хищников, которые заглатывали бактерий, переваривали их и возвращали в биосферу углерод (в виде CO_2), азот (в виде соединений аммония), фосфор и другие биогенные элементы. Такими хищниками могли быть первые эукариотные организмы.

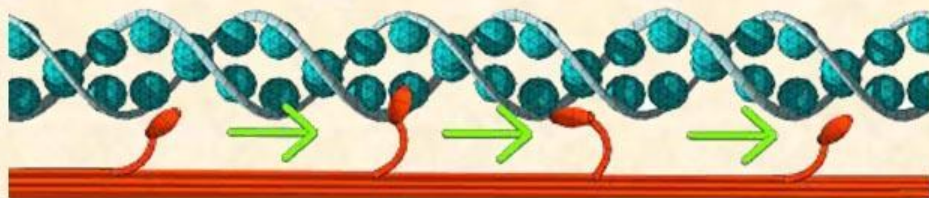
Микроскопические аэробные хищники должны были обладать способностью к фагоцитозу и по своим размерам заметно превышать величину бактерий (хищник должен быть крупнее жертвы).



способность к фагоцитозу

Питание путем фагоцитоза (активный захват клеткой крупных пищевых частиц) стало возможным после приобретения клетками актиново-миозиновой систем

Белки актин и миозин обеспечивают разнообразные типы клеточной подвижности: амебодную активность, движение органелл внутри клетки, а у высших организмов - мышечные сокращения



Запускается химическая реакция, которая притягивает головки актина к нитям миозина, после чего головка сгибается и подтягивает нити миозина и актина друг к другу

хищник должен быть крупнее жертвы

Объем цитоплазмы клеток эукариот примерно в 1000 раз больше, чем у прокариот. Увеличение объема цитоплазмы требует и большого числа копий генов, необходимых для снабжения цитоплазмы продуктами транскрипции и трансляции. Один из способов решения этой задачи - увеличение числа генофоров (кольцевых молекул ДНК). По этому пути пошли крупные (так называемые "полиплоидные") бактерии и предки эукариот с большим объемом цитоплазмы.

Как образовалось клеточное ядро?

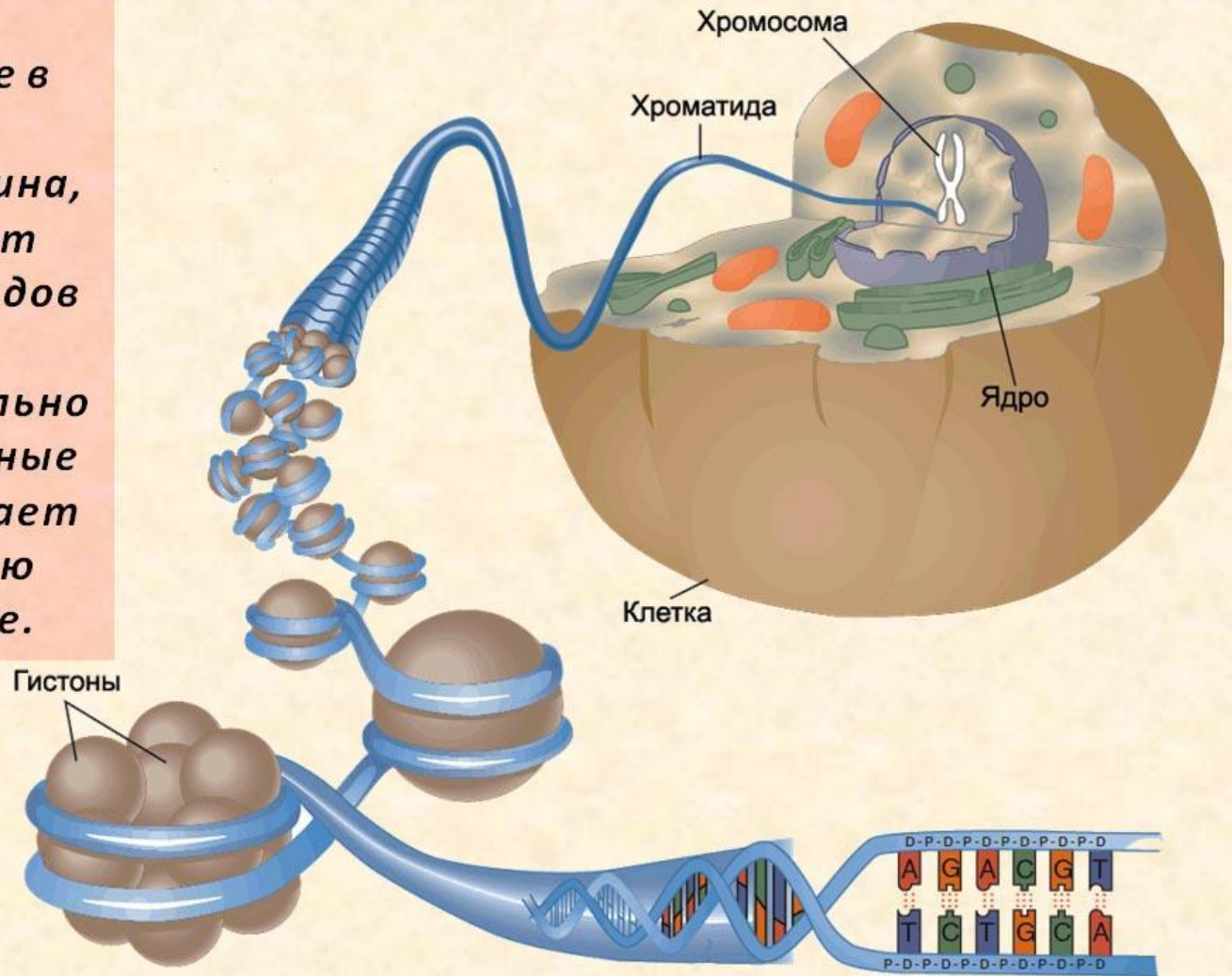
Для защиты прикрепленных к поверхностной мембране клетки генофоров от сильных токов цитоплазмы (фагоцитоза и амебоидного движения) в центральной цитоплазме появился защищенный мембранами участок, в котором стал храниться наследственный материал. Вероятно, этот участок образовался в результате впячивания фрагментов цитоплазматической мембраны с прикрепленными к ним генофорами (ядерная оболочка - это часть эндоплазматического ретикулума эукариотной клетки, который может быть связан с внешней средой).

Первичные эукариоты имели кольцевое строение генофоров и были лишены специфических ядерных белков - гистонов. Подобное строение ядра сохранилось и у некоторых современных эукариот. У динофлагеллят ядро окружено двойной ядерной мембраной, но хромосомы содержат кольцевые молекулы ДНК, лишенные гистонов. По-видимому, ядро динофлагеллят - реликтовая структура, сохранившая строение, характерное для первичных эукариотных организмов.



Организация ядерного материала эукариотической клетки

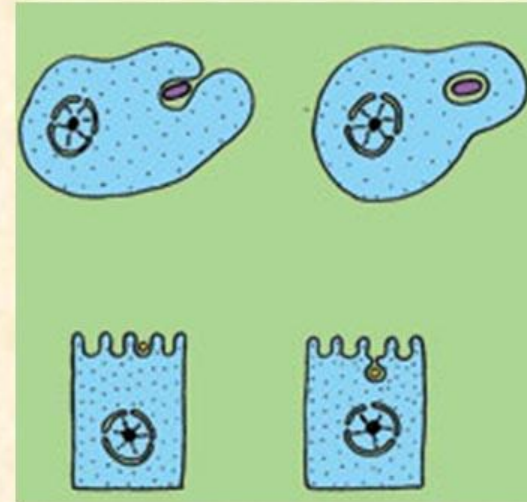
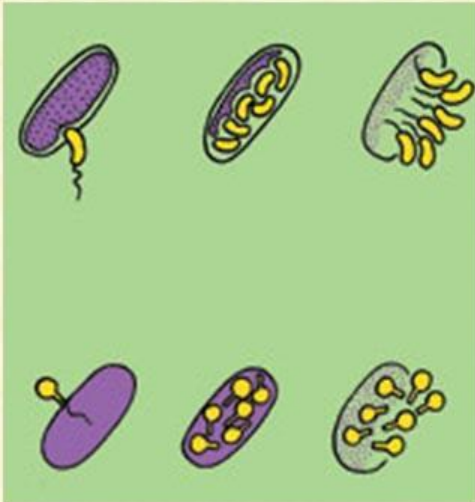
Белки - гистоны принимают участие в структурной организации хроматина, нейтрализуя за счет положительных зарядов аминокислотных остатков отрицательно заряженные фосфатные группы ДНК, что делает возможной плотную упаковку ДНК в ядре.



46 молекул ДНК диплоидного генома человека общей длиной около 2 м, размещаются в клеточном ядре диаметром всего 10 мкм.

Концепция симбиогенеза

Способность к фаготрофному питанию предопределила возможность появления у эукариот внутриклеточных симбионтов. Эукариотная клетка могла возникнуть в результате симбиоза первичного амебоидного организма с различными прокариотными и эукариотными существами.



«Хищничество» у современных прокариотных организмов. Вверху показано как «хищная» бактерия *Vdellovibrio* проникает в кишечную палочку и размножается внутри нее. Внизу - вирус-бактериофаг впрыскивает в бактерию свою ДНК, тогда как его белковая оболочка остается снаружи. Вирусная ДНК обеспечивает синтез новых вирусных частиц.

Благодаря актиново-миозиновой системе эукариотные организмы могут образовывать псевдоподии и фагоцитировать бактерии и другие частицы (вверху). Вирус использует это свойство эукариотных организмов и провоцирует эндоцитоз - поглощение вирусной частицы самой клеткой (внизу).



Образование митохондрий

Митохондрии окружены двумя мембранами, причем внутренняя (та, что образует кристы митохондрий) принадлежит самой митохондрии, а наружная - вакуоли, в которой находится симбионт.



Митохондрия обладает собственной лишенной гистонов кольцевой молекулой ДНК, несущей информацию о белках, которые синтезируются в самой митохондрии на ее собственных рибосомах. У митохондрий кольцевая молекула ДНК значительно короче, чем у бактерий, существующих самостоятельно. Многие митохондриальные белки кодируются в ядерной ДНК эукариотной клетки. Вероятно, в процессе длительной совместной эволюции клетки хозяина и симбионта значительная часть генов из генома митохондрий перешла в ядро эукариотной клетки. В геноме митохондрий остались гены только тех белков, которые не могут преодолеть барьер из двух мембран (например, гидрофильные белки). Тем не менее, митохондрии не рождаются в клетке заново - они делятся так же, как свободноживущие бактерии.

Митохондрии эукариот могли сформироваться в результате преобразования симбионтных альфа-протеобактерий, мембрана которых образует глубокие впячивания, похожие на кристы митохондрий.



*пурпурные
альфа-протеобактерии -
аэробные
фотосинтезирующие
бактерии*

Предшественники современных альфа-протеобактерий, вероятно, обитали в кислородных карманах анаэробной биосферы. Вступив в симбиоз с древними амебоидными эукариотами, протеобактерии утратили способность к фотосинтезу. Все необходимые органические вещества они стали получать от хозяина - древнего эукариота, получившего свою выгоду: перестал бояться высоких концентраций кислорода, который утилизировали симбионты.

По данным молекулярно-генетических исследований митохондриальная ДНК обладает заметным сходством с ДНК пурпурных альфа-протеобактерий

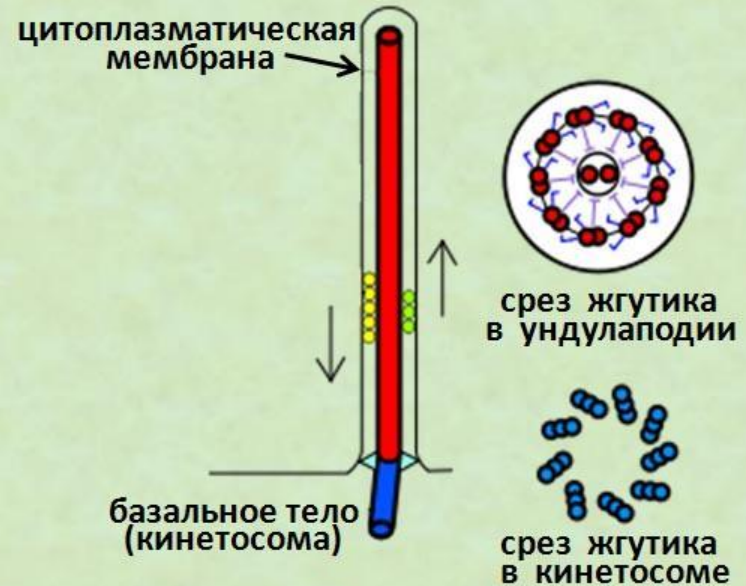
ЖГУТИКИ

Многие бактерии имеют жгутики ("флагеллы") - особые образования, содержащие белок флагеллин. Жгутики бактерий мембраны не имеют.



Ротор жгутика окружен мембранными белками, имеющими отрицательные заряды. В определенных участках ротора образуются положительные заряды. Заряженные участки расположены таким образом, что возникает сила притяжения между ними, и жгутик начинает вращаться.

Внутри жгутика эукариот проходят правильно расположенные микротрубочки, состоящие из белка - тубулина. В центре проходят две одиночные микротрубочки, а по периферии - 9 дуплетов. Микротрубочки жгутика присоединяются к базальному тельцу - кинетосоме, которая состоит из 9 триплетов микротрубочек. Даже если жгутики исчезают, кинетосомы остаются и функционируют в качестве центриолей. **Базальное тельце жгутика содержит маленькую кольцевую молекулу ДНК, контролирующую формирование кинетосомы.**



Жгутики эукариот могли сформироваться в результате преобразования симбионтных бактерий, напоминающих современных спирохет. Вероятно, в далеком прошлом существовали спирохетоподобные организмы (обладавшие микротрубочками из тубулина), которые и стали предком эукариотного жгутика.

Жгутиконосец *Mixotricha paradoxa* из кишечника термитов



Обладая четырьмя жгутиками, *M. paradoxa* для движения, тем не менее, использует 250 000 клеток спирохет (*Treponema spirochetes* и *Canalaparolina darwinensis*), прикреплённых к поверхности протиста. Для прикрепления спирохет клетка жгутиконосца образует специальные уплотненные "подставки", от которых внутрь цитоплазмы хозяина идут пучки фибрилл, напоминающие корешки настоящих жгутиков и ресничек.

M. paradoxa лишена митохондрий, их функции берут на себя аэробные бактерии, живущие внутри её клетки. Всего *M. paradoxa* имеет 4 эндосимбионта и являются важнейшим организмом при изучении симбиогенеза.

Этот пример показывает, что симбиоз между подвижными бактериями и эукариотами может образовываться и в настоящее время.

Происхождение эукариотных растений

В результате симбиоза хищных протистов с различными фотосинтезирующими организмами, обеспечивавшими синтез органических веществ из углекислого газа и воды за счет энергии солнечного света, сформировались разные, не родственные друг другу, группы эукариотных фотосинтетиков.



+



Цианобактерии
(Cyanobacteria)

=



Красные водоросли
(Rhodophyta)

Сине-зеленые водоросли, самая распространенная и самая древняя группа фотосинтезирующих прокариот. Их потомками являются фотосинтезирующие органеллы (хлоропласты) красных водорослей. Они окружены только двумя мембранами, имеют собственную кольцевую ДНК, рибосомы прокариотного типа и содержат типичный для цианобактерий хлорофилл "а" и специфические пигменты цианобактерий - фикобилины.

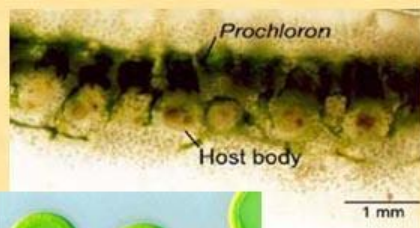
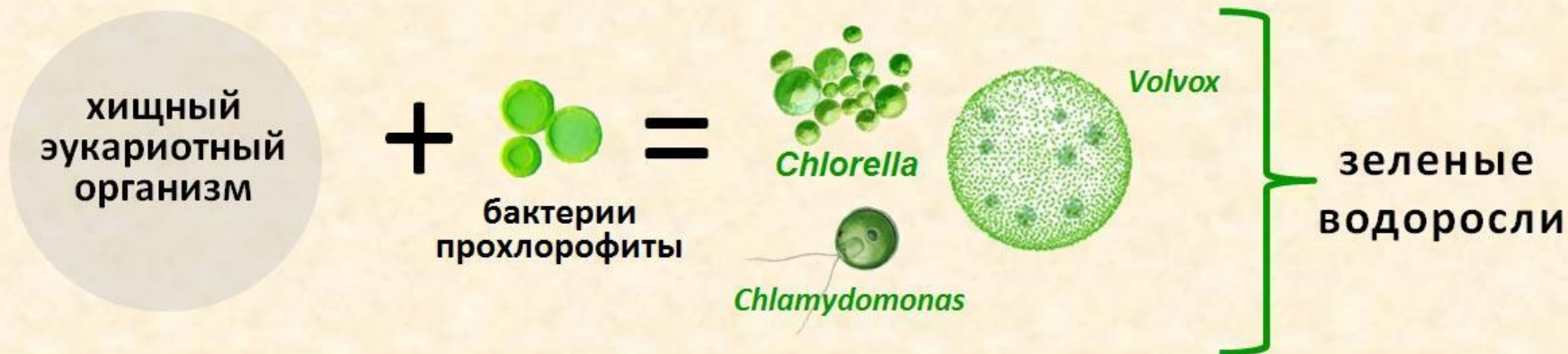
Красные водоросли, вероятно, самая древняя группа эукариотных растений. Об этом свидетельствует полное отсутствие в их жизненном цикле жгутиковых стадий, что может быть связано с отделением предков этих водорослей от остальных эукариот еще до приобретения жгутиков.

Потомков цианобактерий в качестве симбионтов кроме красных водорослей используют одноклеточные жгутиконосцы - глаукофиты (не родственные Rhodophyta). Их фотосинтезирующие органеллы сохраняют характерную для цианобактерий оболочку.

Хлоропласты зеленых водорослей окружены двумя мембранами, содержат кольцевую ДНК и собственные рибосомы прокариотного типа. Предками хлоропластов зеленых водорослей не могли быть цианобактерии. Зеленые водоросли обладают особым набором хлорофиллов - это хлорофиллы "а" и "b", фикобилины (свойственные цианобактериям) у них отсутствуют.

Хлорофиллы "а" и "b" обнаружены у бактерий прохлорофитов - *Prochloron* и *Prochlorotrix*. Древние прохлорофиты могли вступить в симбиоз с предками зеленых водорослей.

Потомки зеленых водорослей - высшие растения - унаследовали хлоропласты с двумя мембранами и хлорофиллами "а" и "b".



Прохлорон представляет собой крупную шарообразную бактерию, живущую в тунике колониальных асцидий; прохлоротрикс - нитчатая пресноводная форма. В настоящее время прохлорофиты - реликтовая группа, насчитывающая всего несколько видов.





Золотистые водоросли
Chrysophyta



Бурые водоросли
Phaeophyceae



Диатомовые водоросли
Bacillariophyta

Хлоропласты содержат хлорофиллы "а" и "с"

Хлоропласты окружены 4 (!) мембранами

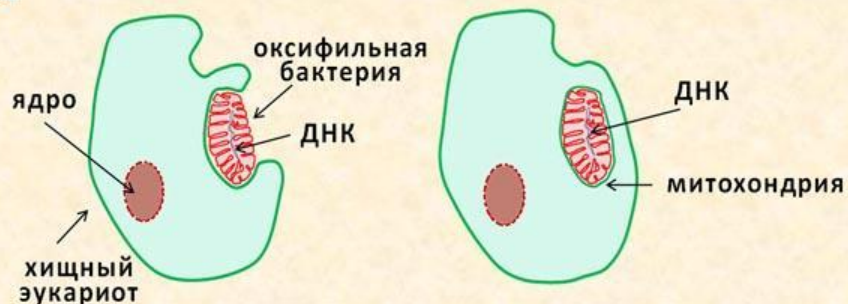


У жгутиконосцев криптононад (*Cryptophyta*) хлоропласты имеют хлорофиллы "а" и "с" и окружены 4 мембранами.

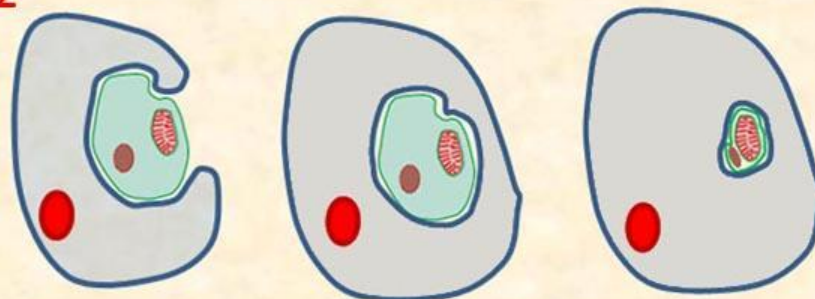
Между второй и третьей мембраной имеется маленькое эукариотное ядро - нуклеоморф, а внутри пространства, ограниченного последней, четвертой мембраной находится кольцевая ДНК.

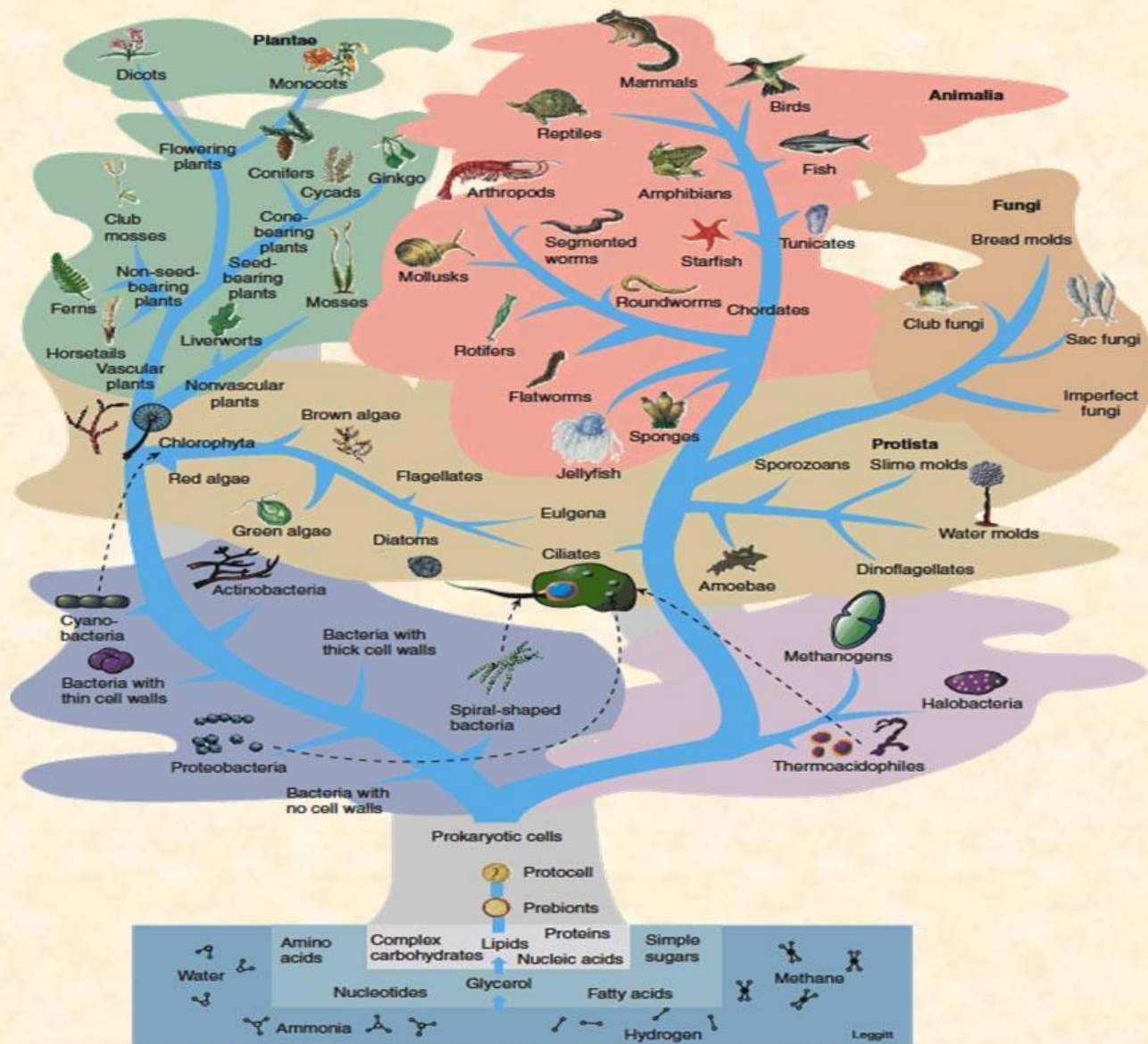
Такое строение позволяет предполагать, что хлоропласты криптононад возникли в результате двойного симбиоза.

1



2



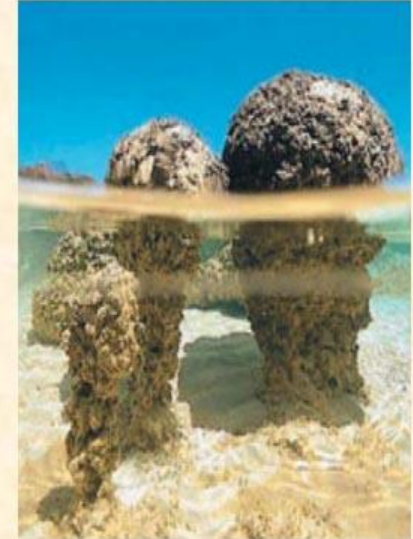


Хлоропласты приобретены различными группами эукариотных растений независимо друг от друга, и предками хлоропластов были разные свободноживущие организмы: в одних случаях ими были бактерии (зеленые или сине-зеленые), а в других - эукариотные простейшие.



**Малахов
Владимир Васильевич**

Заведующий кафедрой
зоологии беспозвоночных МГУ,
член-корреспондент РАН



февраль 2004 № 2 "В МИРЕ НАУКИ"
Биология

ВЕЛИКИЙ СИМБИОЗ: ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЭУКАРИОТНОЙ КЛЕТКИ

Владимир Малахов
