

# Філогенія прокаріот

доктор біологічних наук,  
професор  
О.Є. Ходосовцев

Херсон - 2010

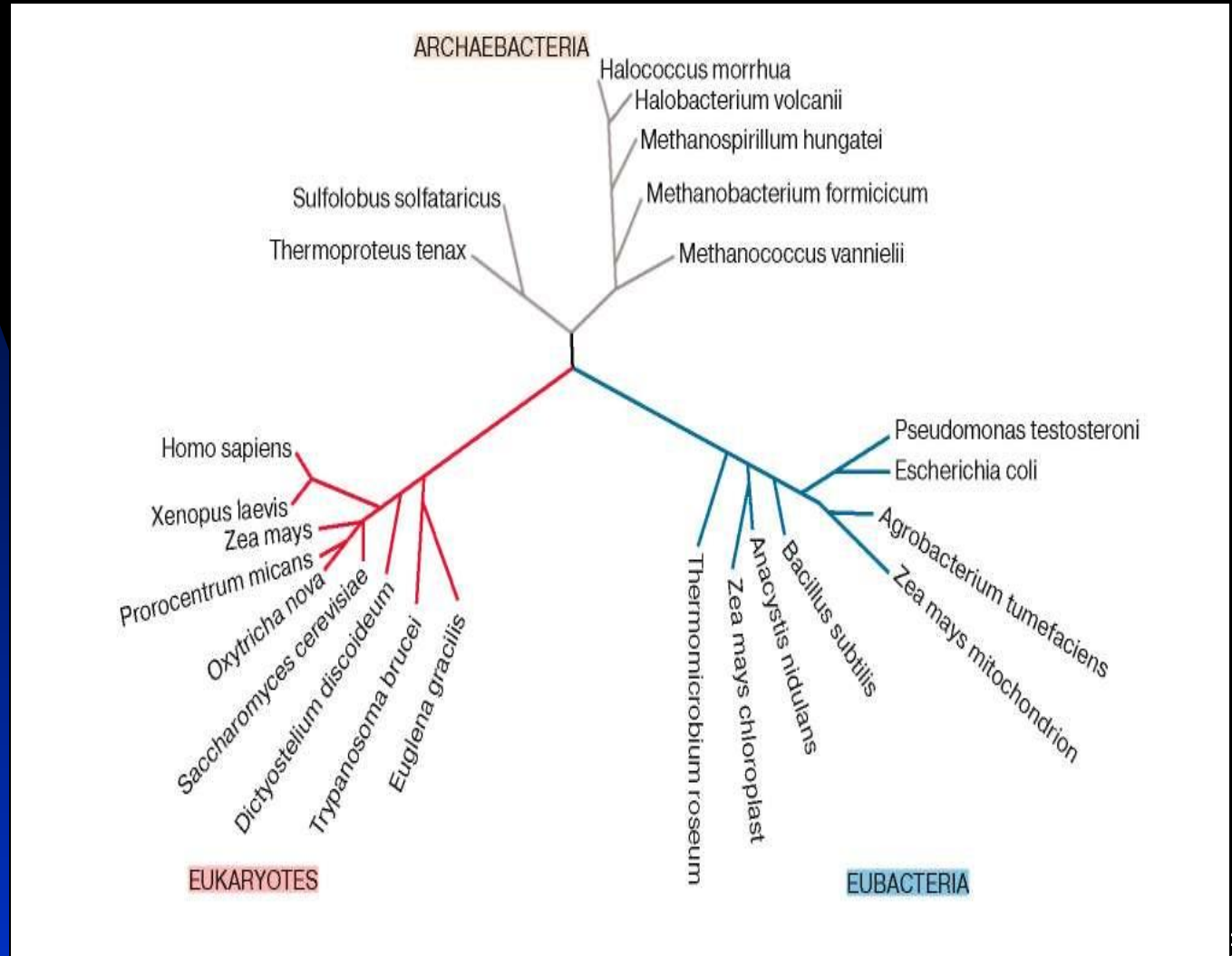
# План лекції

1. Архебактерії найдавніші організми Землі
2. Огляд філем еубактерій
3. Гіпотези походження клітини

# 1. АРХЕБАКТЕРІЇ НАЙДАВНІШІ ОРГАНІЗМИ ЗЕМЛІ

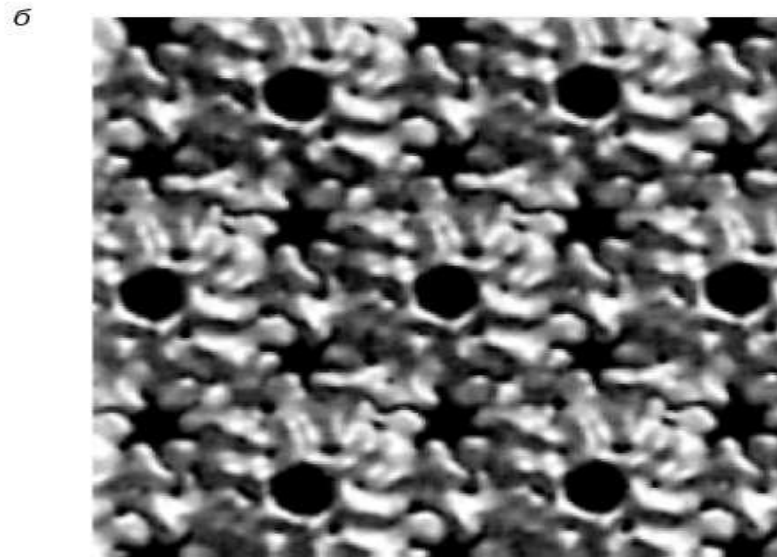
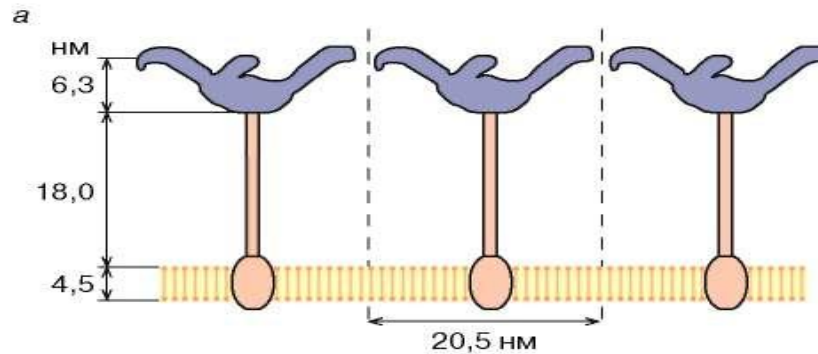
Вууз, 1977  
з співробітниками

побудував  
філогенетичне  
дерево, яке  
базується  
на сиквенсі  
16 S та 18 S  
рибосомальних  
РНК



# Домініон ARCHEBACTERIA

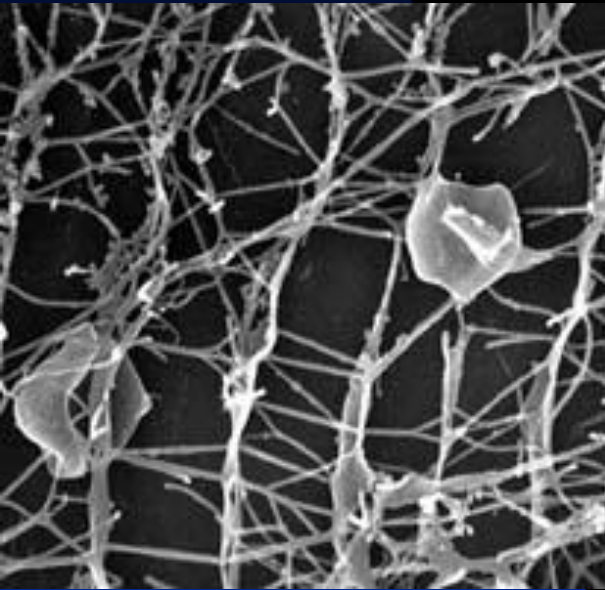
1. Плазматична мембрана одношарова без жирних кислот.
2. Вона складається з простих етерів гліцерину у вигляді  $C_{20}$  – фітанонового діетеру,  $C_{40}$  - біфітанонового тетраетеру, має нейтральні  $C_{20}$ — $C_{28}$  ізопреноїдні вуглеводні і навіть алкілбензоли.
3. Клітинна оболонка містить білки, кислі полісахариди або псевдомуреїн.
4. ДНК-залежна РНК-полімераза має 9-12 субодниць.
5. Мала субодниця (30 S) містить більше білків, ніж еубактерії.
6. У деяких видів відмічений процесінг, є інтрони та екзони.
7. Деякі представники мають температурний оптимум при  $105^{\circ}\text{C}$ .



**Рис. 1.** Строение белковой оболочки *Sulfolobus*: *a* – схема поперечного сечения. Овальные элементы встроены в цитоплазматическую мембрану и служат якорями, через соединители они связаны с фигурными субъединицами трехлучевой симметрии, образующими пористый поверхностный белковый слой; *б* – реконструкция поверхности на основе данных электронной кристаллографии (по: Baumeister, Lembcke, 1992)

# Царство CRENARCHEOTA Woese, 1990

Неметаногенні, сіркозалежні, термофільні (70-105°C) архебактерії, яфкі мають специфічну послідовність рРНК.



Тип SULFOLOBOPHYLES Mohn 1984  
Окислюють сірку до сульфату (Sulfolobus).

Тип THERMOPROTEOPHYLES (Schlegel, 1985)  
Хемолітотрофний метаболізм, при якому бактерії асимілюють  $\text{CO}_2$  за рахунок окислення  $\text{H}_2$ , а елементарну сірку використовують як акцептор електронів відновлюючи її до  $\text{H}_2\text{S}$  (Pyrodiction).

Pyrodiction

# EURYARCHAEOTA

## Царство ARCAETENERICUTOBIONTES Drozdov, 1997

Термофільні аеробні архебактерії, які не мають клітинних оболонок, містять гістоноподібні білки, актиноподібні та міозиноподібні білки в цитоплазмі.

Тип *Thermoplasmophyles* Margulis, 1981  
Існують в гарячих джерелах при рН 2 та вугільних кучах, що самі розігріваються.

# Царство HALOBACTERIOBIONTES (Mohn, 1984)

Галофільні (14-30% р-р хлориду натрія)  
термофільні (40-50°C) аеробні архебактерії,  
які містять фотоактивні пігменти:  
галородопсин, бактеріородопсин та  
родопсиноподібний білок.

Тип HALOBACTERIOPHYLES Mohn, 1984

Тип HALOCOCCOPHYLES Mohn, 1984



# Царство МЕТАНОВАСТЕРІОБІОНТЕС (Mohn, 1984)

Облігатні анаероби, енергію отримують за рахунок окислення водню (він виділяється при анаеробному розкладанні органічних залишків) до метану (кожен рік до  $10^9$  Т).

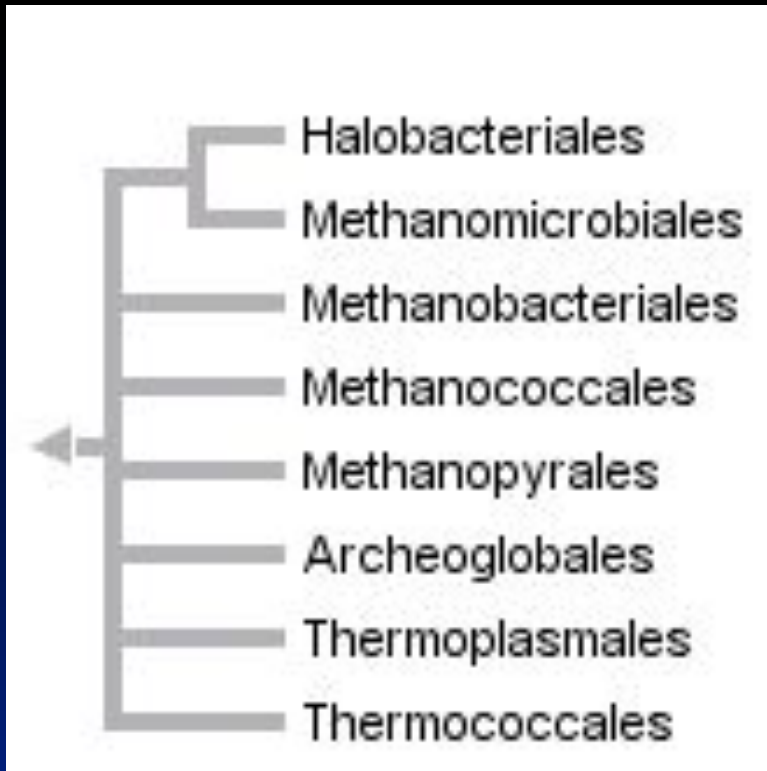
Тип МЕТАНОВАСТЕРІОБІОНТЕС (Mohn, 1984)

Мають специфічні ферменти в електротранспортному ланцюзі. Для метаногенних бактерій характерним є новий шлях фіксації  $\text{CO}_2$ , в основі якого лежить синтез ацетату з двох молекул вуглекислого газу і подальше утворення пірувату та оксалоацетату.

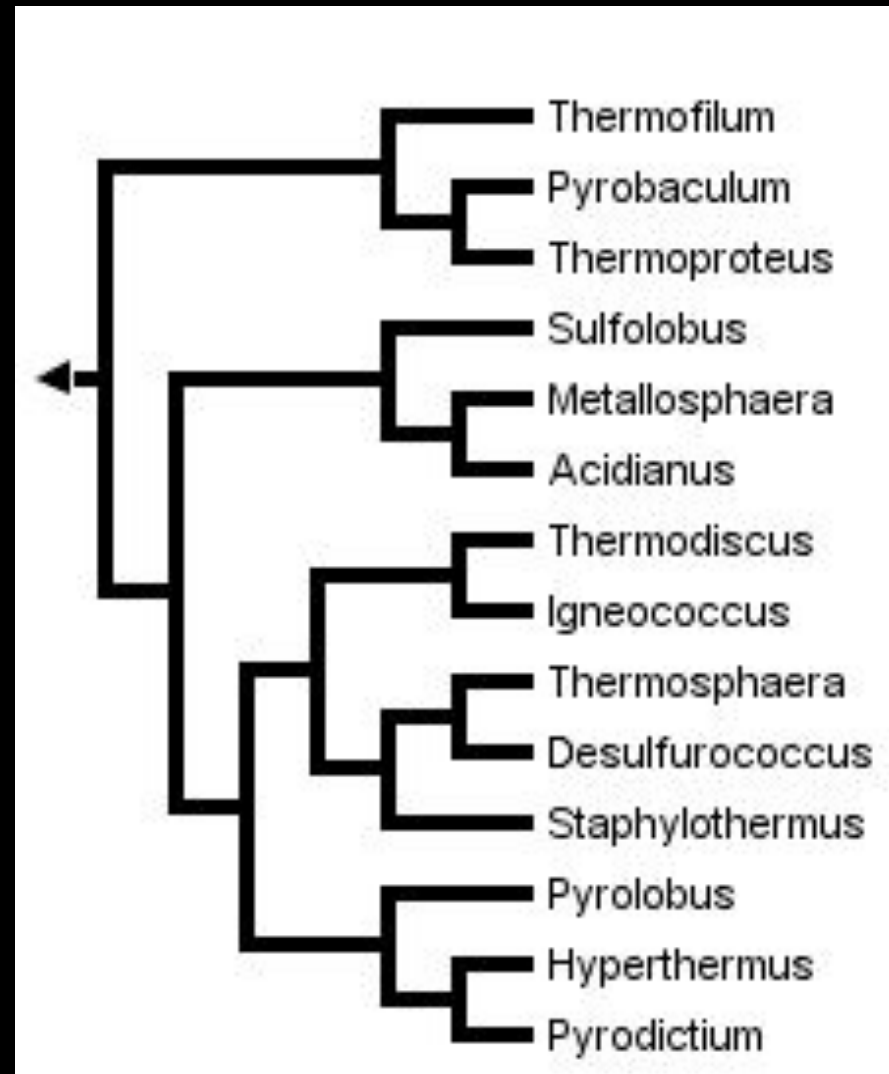
Вони не можуть використовувати органіку, тому що не мають супероксидесмутази та каталази.

Симбіонти ссавців, риб, комах. Існують в мулистих осадах, компостних ямах, басейнах очисних споруд.

# Філогенія Архебактерій



Euryarchaeota



Crenarchaeota

## 2. ОГЛЯД ФІЛЕМ ЕУБАКТЕРІЙ

# Доминион EUBACTERIA Woese et Fox, 1977

1. Одноклітинні або багатоклітинні прокаріоти (ДНК не захищена оболонкою) з двошаровими ліпопротеїновими мембранами.
2. Ліпіди складаються з триглицеридів.
3. Клітинні оболонки містять муреїн.
4. ДНК залежна РНК полімераза складається з 4-8 субодиниць.
5. Джгутики прокаріотичного типу без мікротрубочок.
6. Фотосинтез та дихання на мембранах матриксу.

# Надцарство GRACILICUTI (Gibbons, Murray, 1978)

Мають специфічний тип будови клітинної оболонки.

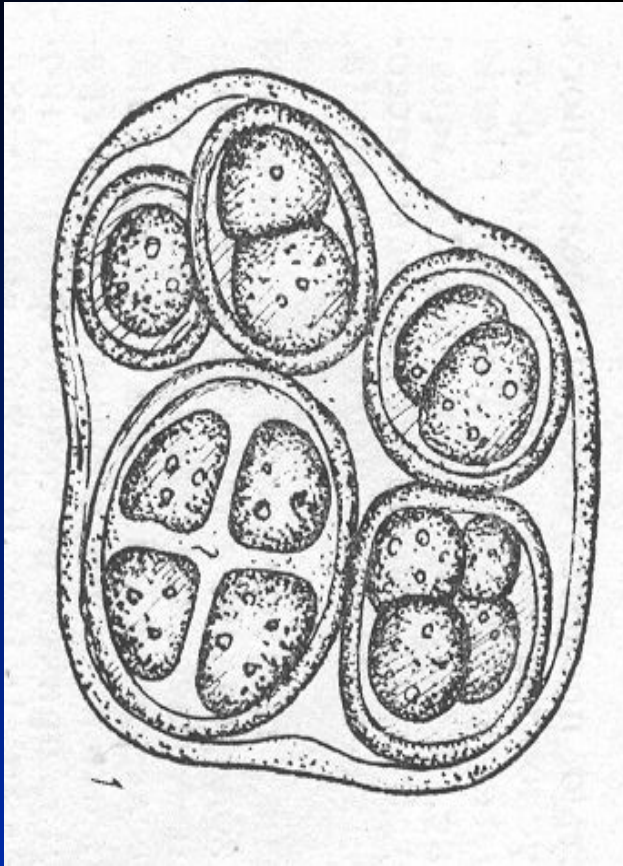
# Царство CYANOBIONTES (Tachtadjan, 1974) Mohn 1984

# Відділ СYANOPHYTA

2000 видів

## Основні ознаки відділу

1. Відсутність справжнього ядра.
2. Відсутність органел, що оточені подвійною мембраною.
3. 70-S рибосоми.
4. Муреїнова клітинна оболонка.
5. Відсутність джгутиків.
6. Хлорофіл а + b, фікобіліни.
7. Кокоїдний та трихальний морфологічні типи.



*Gloeocapsa magma* (Breb.) Kutz.

## Філогенетичні зв'язки

1. Виникли в архейську еру (2,7-3,2 млрд. років тому).
2. Синьозелені водорості та похідні від них пластиди еукаріотичних рослин складають окрему, добре окреслену монофілетичну групу, що цілком узгоджується з їх унікальним фенотипом оксигенних фотоавтотрофів.
3. Найближчою групою організмів є *Eubacteria*.
4. *Cyanophyta* можна об'єднати в окреме царство *Photoprocariota* (Кондратева, 1981, 2001), або навіть в домініон *Archaesyanoalgae* з єдиним царством *Cyanobiontes* (Костяев, 2001).
5. Найдревнішим і найпримітивнішим серед нині існуючих вважається *Gloeobacter violaceus* Рірса, фотосинтетичний апарат якого локалізований не в тилакоїдах, а безпосередньо в плазмалемі.
6. Генетичний аналіз не підтвердив монофілію *Prochlorophyta* (самостійність відділу не визнається), а також роль прохлорофітових водоростей в еволюції пластид, як попередників хлоропластів зелених рослин.
7. Хлорофіл b в еволюції прокаріотичних водоростей виникав неодноразово.

# Царство ANOXYPHOTOBACTERIOBIONTES Drozdov, 1977

Містять бактеріохлорофіли.

Тип Rhodospirillophytes (Pfennig et Truper, 1971)

Пурпурні бактерії

Бактеріохлорофіли в тилакоїдах.

Тип Chlorobiophytes (Copeland, 1956)

Хлоробіобактерії

Бактеріохлорофіли локалізовані в хлоросомах.

# Царство SCOTOBACTERIOBIONTES (Gibbons, Murray, 1974)

Хемоавтотрофи та хемоорганотрофи.

Тип Thiobacillophyles Mohn, 1984 –  
Хемоавтотрофні бактерії, які здатні  
використовувати неорганічні сполуки  
(метан, сірка, азот, залізо) у якості  
донорів електронів.



Тип AZOTOBACTERIOPHYLES (Becking, 1974) Mohn, 1984  
Азотфіксуючі, нефотосинтезуючі (Azotobacter, Rhizobium).

Тип ENTEROBACTERIOPHYLES (Rahn, 1937) Mohn, 1984  
Бацили з дихальним та бродильним метаболізмом.

Тип CAULOBACTERIOPHYLES Drozdov, Kusakin, 1997  
Стебелькові бактерії: мають прикріплюючі вирости.

Тип МУХОВАКТЕРІОФІЛЕС (Thaxter, 1892) Margulis,  
Swartz, 1982

Безджгутикові бактерії, які здатні до рухів у слизу.  
Утворюють псевдоподії. Здатні утворювати плодові тіла.

Тип CYTOPHAGOPHYLES (Stainer, 1940)

Kusakin, Drozdov, 1997

Утворюють трихоми, можуть рухатися на твердих субстратах. На відміну від міксобактерій не утворюють плодових тіл.

Тип RICKETTSIOPHYLES (Gieszczykiewicz, 1929)

Kusakin, Drozdov, 1997

Облігатні внутрішньоклітинні паразити, які не мають джгутиків і не здатні регулювати транспорт метаболітів через плазматичну мембрану.

Тип CHLAMYDIOPHYLES (Storz, Page, 1971)

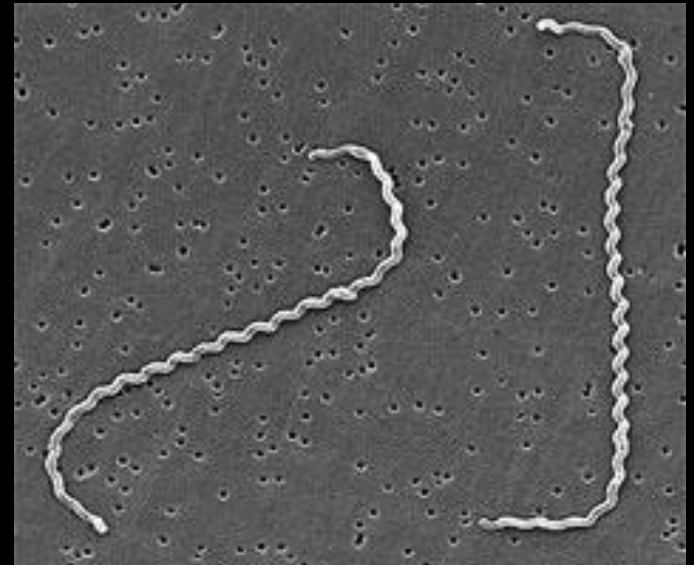
Облігатні внутрішньоклітинні паразити, які не мають системи цитохромів і не здатні генерувати АТФ.

# Царство SPIROCHAETOBACTERIIONTES Kusakin, Drozdov, 1997

Видовжені, тонкі, спірально закручені клітини, які мають у периплазматичному просторі аксостиль.

Тип SPIROCHAETOPHYLES (Buchman, 1917) Mohn, 1984.

Spirocheta



# Надцарство FIRMICUTOBIONTOI (Gibbons, Murray, 1978) Kusakin, Drozdov, 1997

Клітинні оболонки грампозитивні.

Царство АСТІНОВАКТЕРІОБІОНТЕС  
(Krasilnikov, 1949) Kusakin, Drozdov, 1997

Утворюють міцеліальні тяжі.

Тип МΥСОΒΑΣΤΕΡΙΟΡΗΥΛΕS (Chister, 1897)

Kusakin, Drozdov, 1997

Здатні утворювати короткі нитковидні структури, без ендоспор та капсул (*Mycobacterium pseudotuberculosis*).

Тип СОРΥΝЕВΑΣΤΕΡΙΟΡΗΥΛΕS (Lehmann, Neumann, 1907)

Kusakin, Drozdov, 1997

Слабко галузисті колонії з оригінальним апаратом «замикання» при діленні клітин (*Corinebacterium difterie*).

Тип АСТІНОМΥСΕΤΟΡΗΥΛΕS (Krassilnikov, 1949)

Kusakin, Drozdov, 1997

Утворюють добре розвинутий міцелій, багато представників утворюють спори.

# Царство EUFIRMICUTOBIONTES Kusakin, Drozdov, 1997

Справжні грампозитивні бактеріобіонти (кокі, бацили).

Тип CLOSTRIDIOPHYLES Mohn, 1984

Бацили утворюють ендогені спори.

Тип LACTOBACILLOPHYLES (Windslow et. Al., 1917) Kusakin,  
Drozdov, 1997

Бацили не утворюють спор.

Тип MICROCOCCOPHYLES (Pribrat, 1929) Margulis, Schwartz, 1982

Кокі які не утворюють ендоспор (Micrococcus, Staphylococcus).

# Царство TENERICUTOBIONTES (Murrey, 1984) Kusakin, Drozdov, 1997

Найдрібніші прокаріоти (0,2-0,3 мкм), які не здатні до синтезу пептидогліканів і не мають клітинної оболонки. Симбіонти або облігатні паразити, потребують пуринів, піримидинів та ліпидів, у тому числі стероли. Факультативні анаероби.

Тип MYCOPLASMOPHYLES (Nikitin,  
1974) Mohn, 1984 (Tenericutes)

# Походження клітини

доктор біологічних наук,  
професор  
О.Є. Ходосовцев

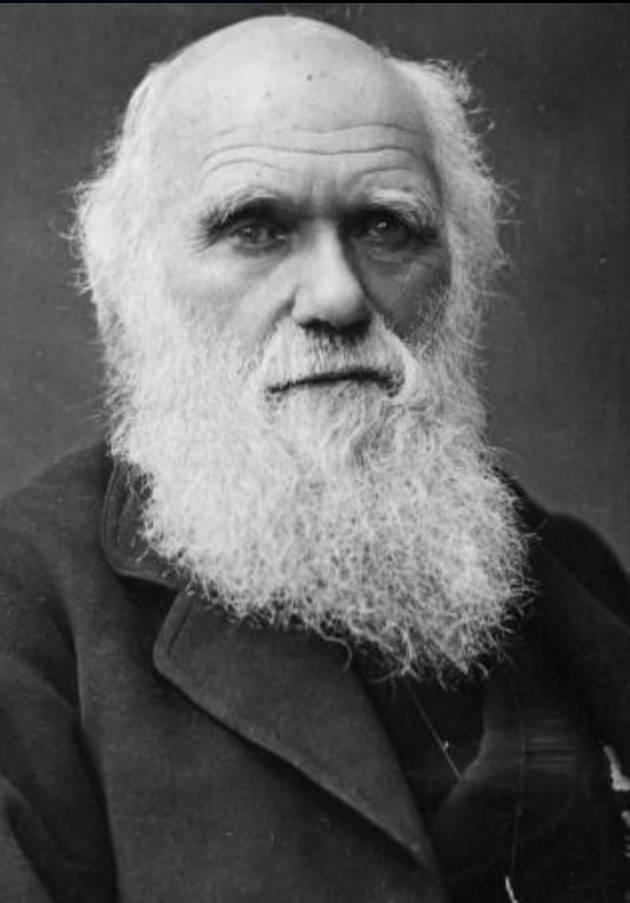
Херсон - 2016



# План

1. Гіпотеза теплих водойм
2. Коацерватна гіпотеза
3. Хемоавтотрофна гіпотеза

# 1. Гіпотеза теплих водойм



Чарльз Дарвін (1809-1882)

Ч. Дарвін у 1871 р. писав в одному з листів: "Поширена думка, що всі умови для виникнення живого організму, які могли колись існувати, існують і в наш час. Але якщо навіть уявити собі, що в якій-небудь невеликій теплій водоймі, що містить усе необхідне (аміак, солі фосфорної кислоти та ін.), а також одержує світло, тепло, електричну енергію і т.д. міг би хімічним шляхом утворитися білок, здатний до подальших складних перетворень, то хіба не зрозуміло, що в наш час він був би негайно ким-небудь з'їдений або поглинутий, тоді як до виникнення живих істот цього трапитись не могло".

# 2. Коацерватна гіпотеза

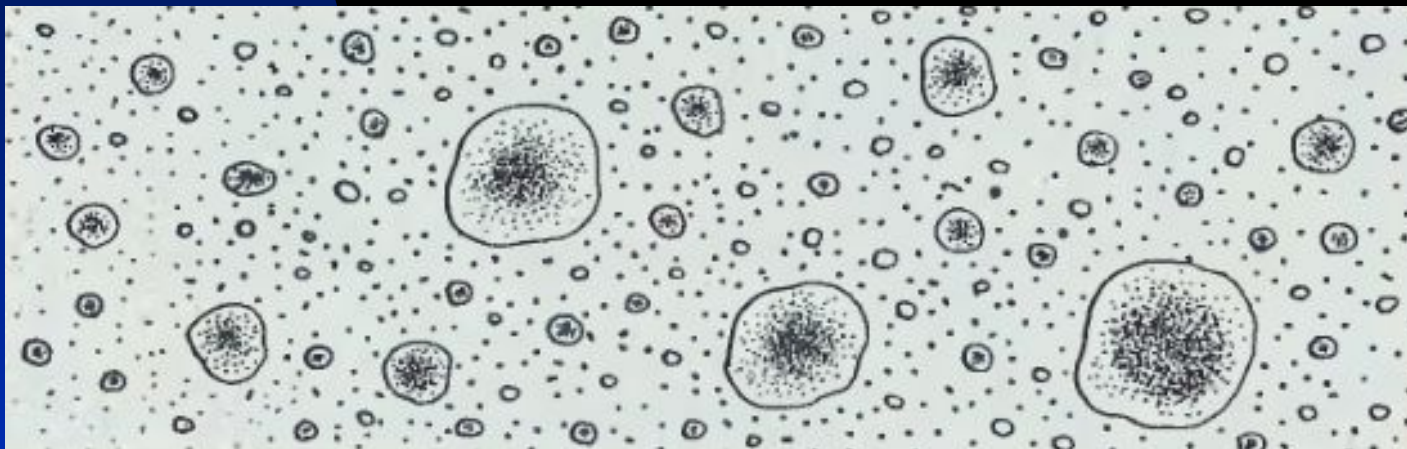


- 1) Життя виникло абіогенним шляхом.
- 2) Біологічній еволюції передувала довга хімічна еволюція.
- 3) Виникнення життя – етап еволюції матерії у Всесвіті.
- 4) Закономірності виникнення основних етапів життя може бути перевірено в лабораторії: атоми – прості молекули – макромолекули – коацервати – пробіонти – одноклітинні організми.
- 4) Первинна атмосфера Землі мала відновлюючий характер, а перші організми були гетеротрофами.
- 5) Можливість повторного виникнення життя на Землі виключена.

професор біохімії  
Опарін Олександр Іванович  
(1894-1980)

## Теорія коацерватів:

- 1) Коацерватні системи – багатомолекулярні системи, які відокремилися від навколишнього середовища ліпідними мембранами
- 2) Історія однієї коацерватної краплі суттєво відрізнялася від інших, які знаходилися поруч.
- 3) Чим повільніше проходять в коацерватній частині процеси, тим стійкіша система.
- 4) Перетворення коацерватних частин у відкриті системи, виникнення здатності до самозбереження – як первинний етап еволюції коацерватів.
- 5) Постійне збільшення в коацерватах організованої речовини як другий етап виникнення клітини.
- 6) Виникнення динамічно стійких систем як третій етап виникнення клітини.



7) Нуклеіновій кислоті належить вагома роль в організації живих систем, однак вона не є самодостатнім елементом, а представляє собою всього лише частину загальної організації живої системи.

8) Подальша еволюція пов'язана із зміною ферментативних (каталітичних) систем в клітині.

Парадигми Опаріна: в основі обміну усіх сучасних живих організмів лежить здатність використовувати органічні сполуки як вихідний матеріал для біосінтеза білків, нуклеінових кислот та інших складових протоплазми.

Загальним для всіх організмів способом отримання енергії з органічних речовин є їх анаеробний розклад.

# 3. Хемоавтотрофна гіпотеза



Міхаел Рассел  
(Michael Russel)–  
британський геофізик



# On the origins of cells: a hypothesis for the evolutionary transitions from abiotic geochemistry to chemoautotrophic prokaryotes, and from prokaryotes to nucleated cells

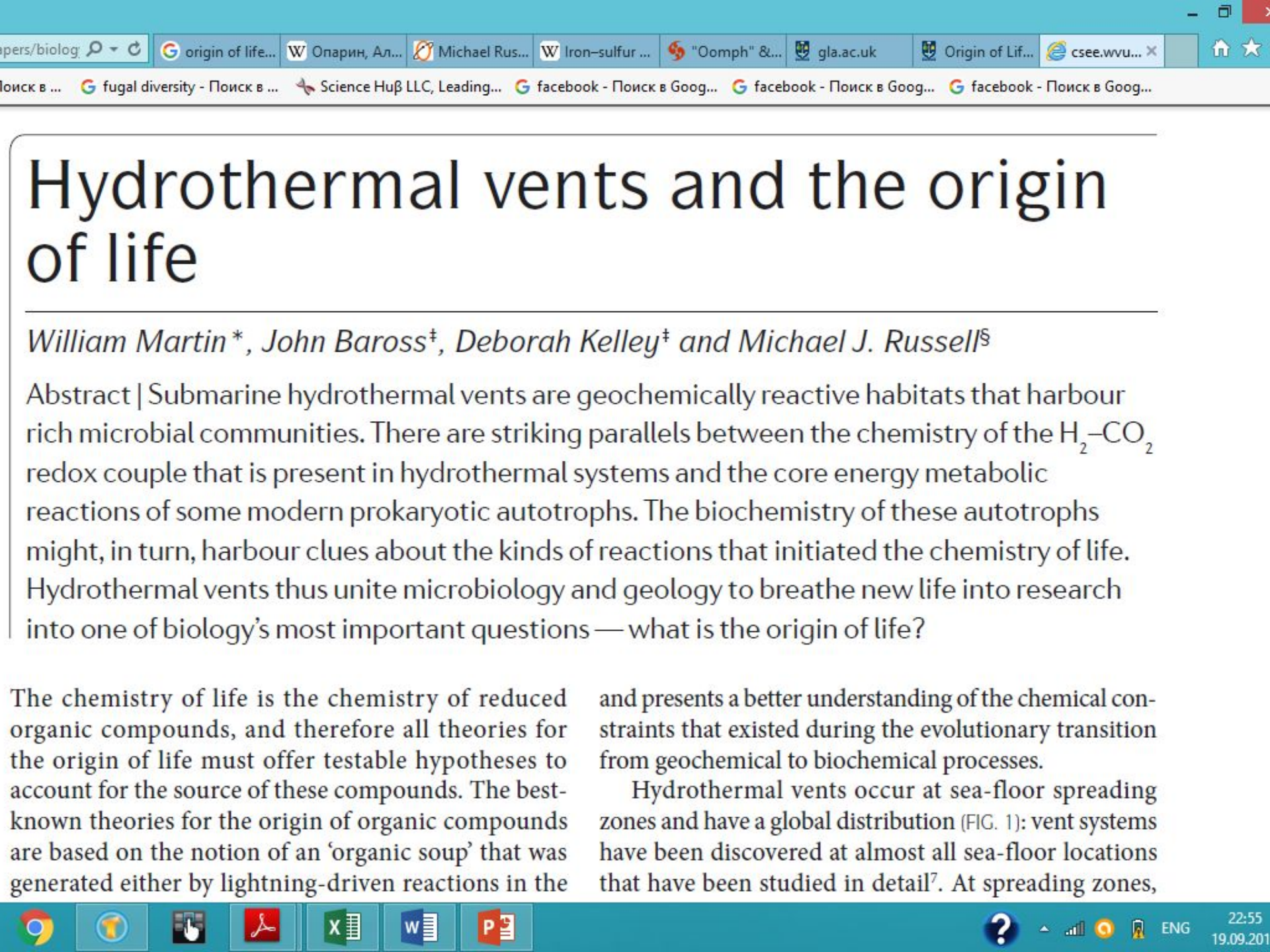
William Martin<sup>1\*</sup> and Michael J. Russell<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Institut für Botanik III, Heinrich-Heine Universität Düsseldorf, Universitätsstrasse 1, 40225 Düsseldorf, Germany*

<sup>2</sup>*Scottish Universities Environmental Research Centre, Scottish Enterprise Technology Park, Rankine Avenue, East Kilbride, Glasgow G75 0QF, UK (m.russell@suerc.gla.ac.uk)*

All life is organized as cells. Physical compartmentation from the environment and self-organization of self-contained redox reactions are the most conserved attributes of living things, hence inorganic matter with such attributes would be life's most likely forebear. We propose that life evolved in structured iron monosulphide precipitates in a seepage site hydrothermal mound at a redox, pH and temperature gradient





# Hydrothermal vents and the origin of life

*William Martin*<sup>\*</sup>, *John Baross*<sup>†</sup>, *Deborah Kelley*<sup>‡</sup> and *Michael J. Russell*<sup>§</sup>

Abstract | Submarine hydrothermal vents are geochemically reactive habitats that harbour rich microbial communities. There are striking parallels between the chemistry of the  $H_2$ - $CO_2$  redox couple that is present in hydrothermal systems and the core energy metabolic reactions of some modern prokaryotic autotrophs. The biochemistry of these autotrophs might, in turn, harbour clues about the kinds of reactions that initiated the chemistry of life. Hydrothermal vents thus unite microbiology and geology to breathe new life into research into one of biology's most important questions — what is the origin of life?

The chemistry of life is the chemistry of reduced organic compounds, and therefore all theories for the origin of life must offer testable hypotheses to account for the source of these compounds. The best-known theories for the origin of organic compounds are based on the notion of an 'organic soup' that was generated either by lightning-driven reactions in the

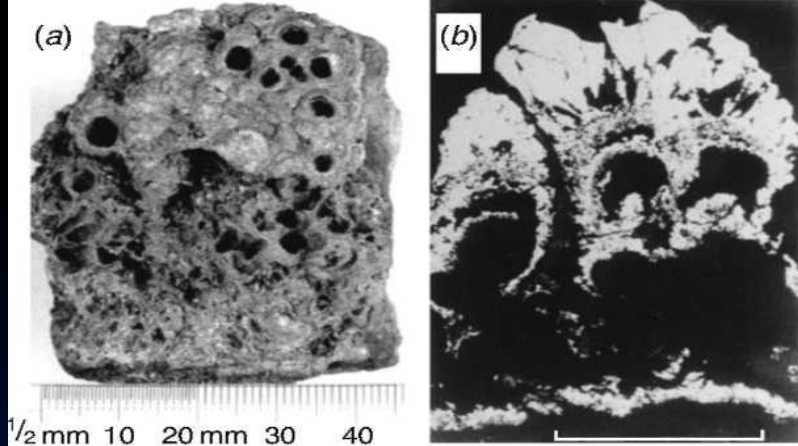
and presents a better understanding of the chemical constraints that existed during the evolutionary transition from geochemical to biochemical processes.

Hydrothermal vents occur at sea-floor spreading zones and have a global distribution (FIG. 1): vent systems have been discovered at almost all sea-floor locations that have been studied in detail<sup>7</sup>. At spreading zones,

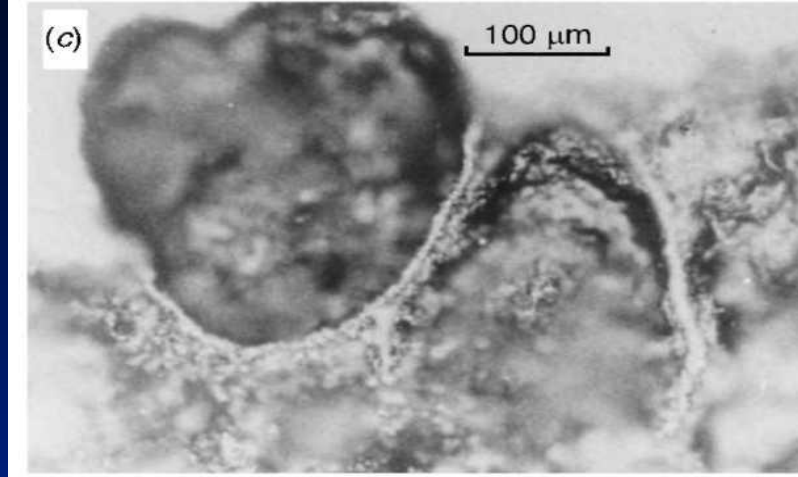
## Гіпотеза хемоавтотрофного походження клітини

Рассела, Хейла 1997

- 1) життя виникло на великих глибинах (близько 4 км), в лужному середовищі в гідротермальних джерелах;
- 2) гаряча вода (до 350 градусів) несла колоїдні частки, які утворювали пористі структури, в основі яких був моносольфід заліза ті інші сульфід металів, і крім того несла багато різних речовин  $\text{CO}$ ,  $\text{H}_2\text{N}_2$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{CN}^-$ ,  $\text{CH}_3\text{COO}^-$ ,  $\text{H}_2\text{CO}$ ,  $\text{CH}_4$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ , короткі алкіл-сульфіди;
- 3) стінки пористих структур забезпечували постійне джерело електронів, каталітичні реакції та підтримували високу концентрацію органічних речовин всередині;
- 4) різниця в кислотності, температурі та редокс-потенціалі між зовнішніми (темп. 350 гр., рН 9-10) та внутрішніми (темп. 60 гр., рН 4, redox potencial 500 mV) розчинами забезпечували постійність геохімічних умов для виникнення предбіологічних станів.

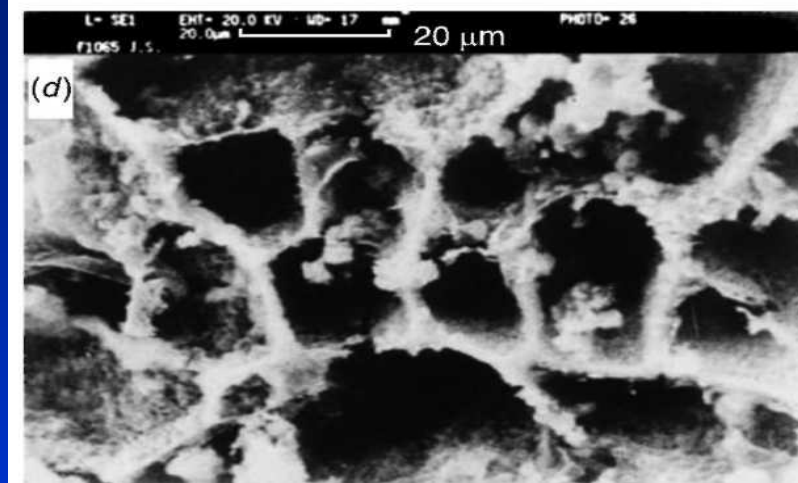


a) відклади моносульфіда заліза, які утворилися в гідротермальних джерелах “черних курильників” 360 млн. років тому назад

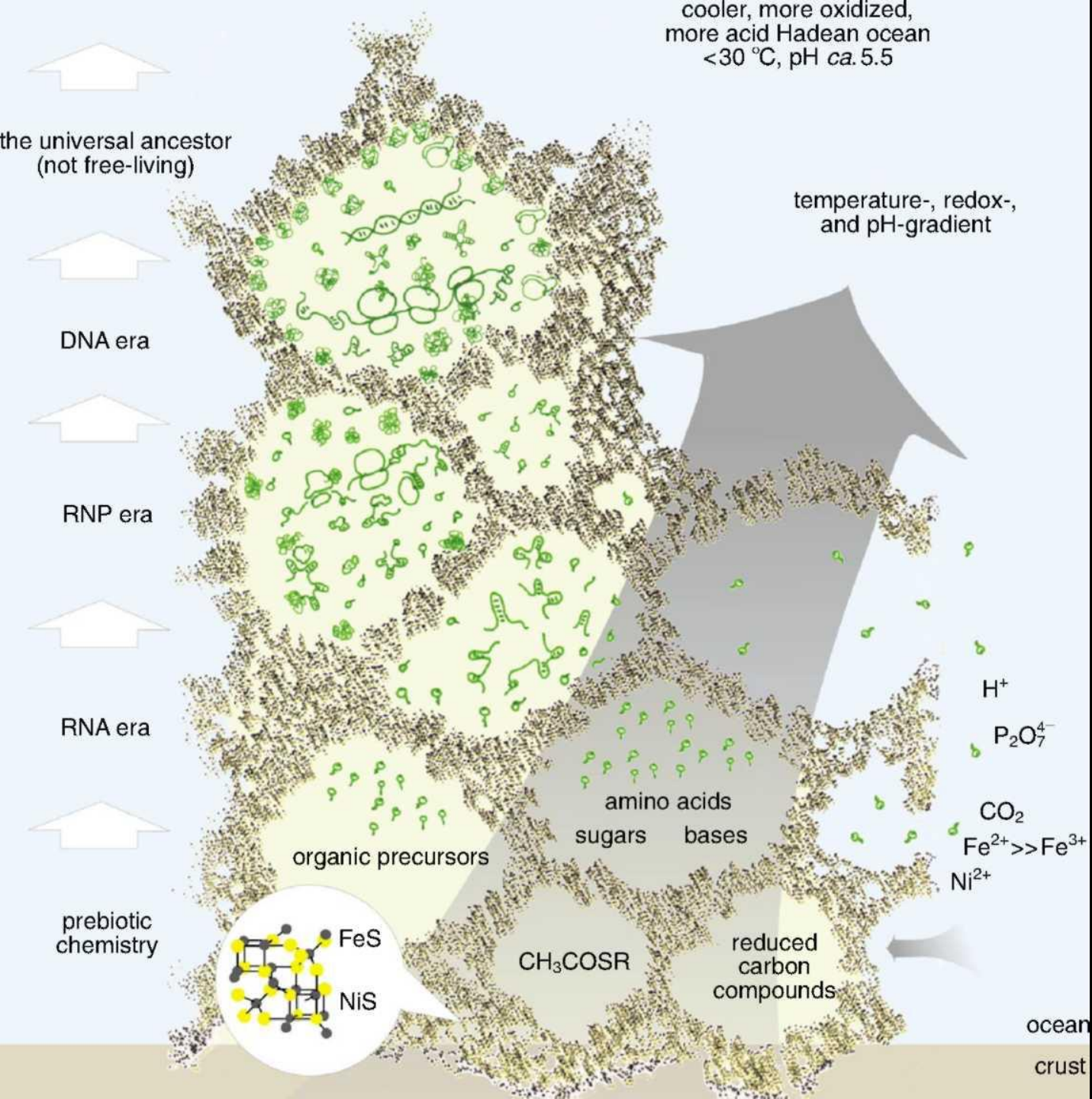


b) зріз відкладів піриту (вік 360 млн років)

c) теж саме, але збільшено



d) пористі структури сульфіду заліза, які були отримані в лабораторних умовах

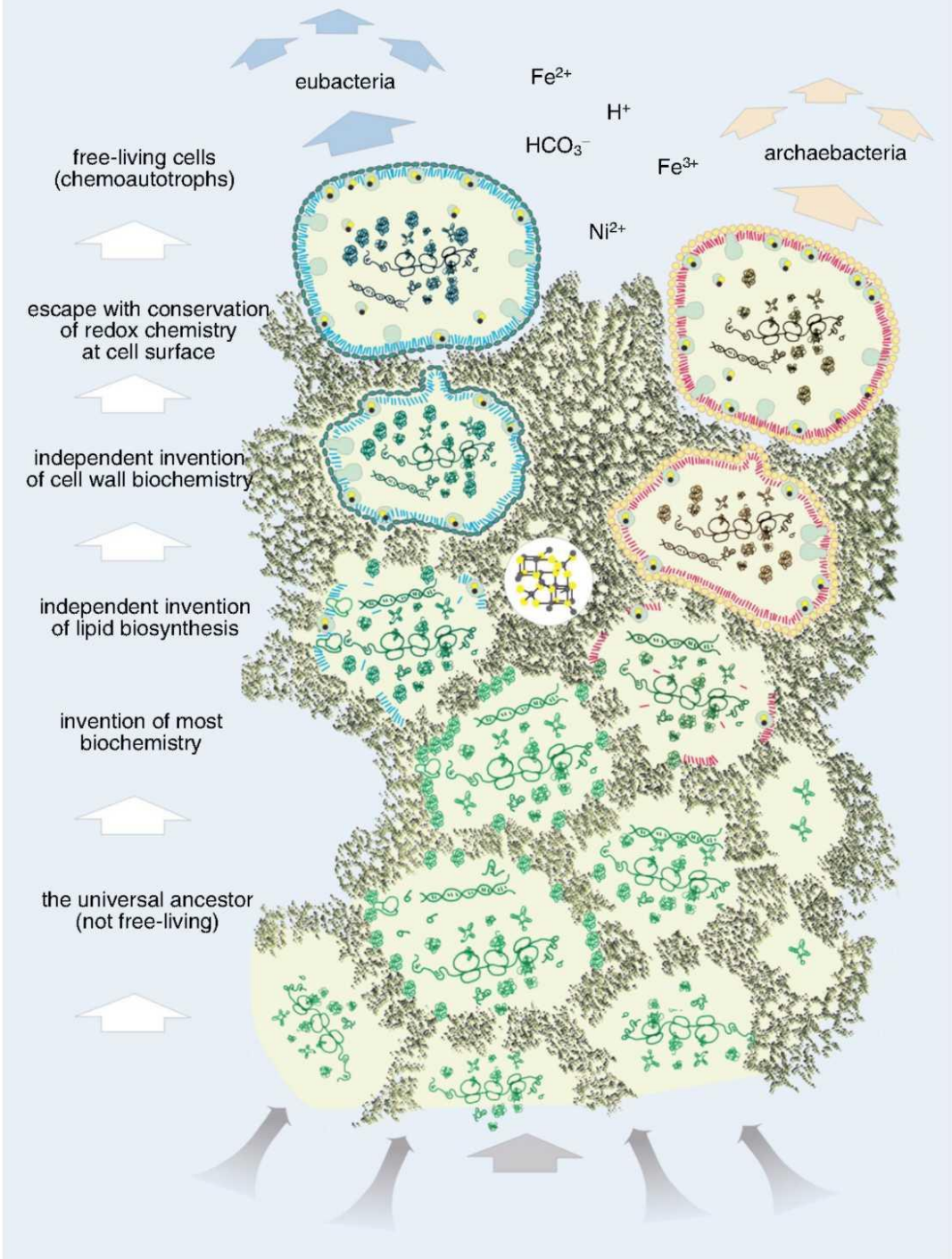


Модель  
походження  
життя в  
redox, рН та  
температур-  
ному  
градієнті, в  
підводних  
гідротер-  
мальних  
порожнинах.

## Етапи:

- 1) Ера пребіотичної хімії
- 2) Ера РНК
- 3) Ера ДНК
- 4) Ера ДНК та протеїнів
- 5) Ера універсального не вільного-існуючого анцестора

Рассел та Хейл підкреслювали, що ніяка нуклеїново-кислотна еволюція не можлива без підтримуючої геохімії, більш пізнішої біогеохімії та біохімії завершення, щоб забезпечити стійку концентрацію полімеразних продуктів (наприклад нуклеотидів), що є основою для різних варіантів реплікації.

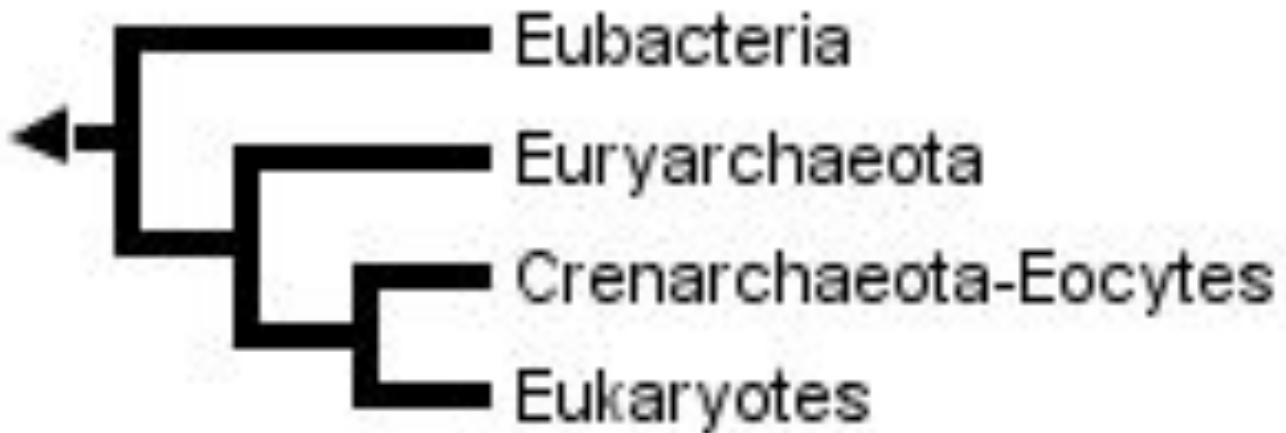


## Модель утворення вільно-існуючих клітин

- 1) Ускладнення біохімічних процесів
- 2) Незалежне виникнення біохімічних процесів, що привело до синтезу ліпідів
- 3) Незалежне виникнення біохімічних процесів, що привели до синтезу елементів клітинної оболонки
- 5) Утворення клітинної оболонки та консервація окислювально-відновлювальних процесів всередині клітини
- 6) Поява перших хемоавтотрофних вільно-існуючих клітин



Архейне древо життя



Еоцитне древо життя

Гіпотезу молекулярного годинника запропонували

1962 р. Е. Цукеркандл та Л. Полінг

Гіпотеза виходить з того, що більшість мутацій нейтральні, і швидкість їх накопичення в певному гені не залежить або слабо залежить від дії природного відбору і тому залишається постійною протягом довгого часу. Для різних генів ця швидкість буде різною.

Чим більше часу відділяє два види від епохи, коли жив їх спільний пращур, тим більше різняться ДНК цих видів.



## Рекомендована література:

1. Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филемы органического мира. Часть 2. – СПб: Наука, 1997. – 381 с.
2. Масюк Н.П., Костиков И.Ю. Водоросли в системе органического мира. – К.: Академперіодика, 2002. – 178 с.
3. Cavalier-Smith T. A revision six-kingdom system of life // Biol. Rev. – 1998. – 73. – P.203-266.