

---

***Теория симбиогенеза –  
катализатор развития  
современной биологии***

---

# **Формы жизни, имеющие симбиогенное происхождение**

**Лишайники [грибы + зеленые водоросли (+ цианобактерии)]**

**Эукариотическая клетка  
[археи + бактерии]**

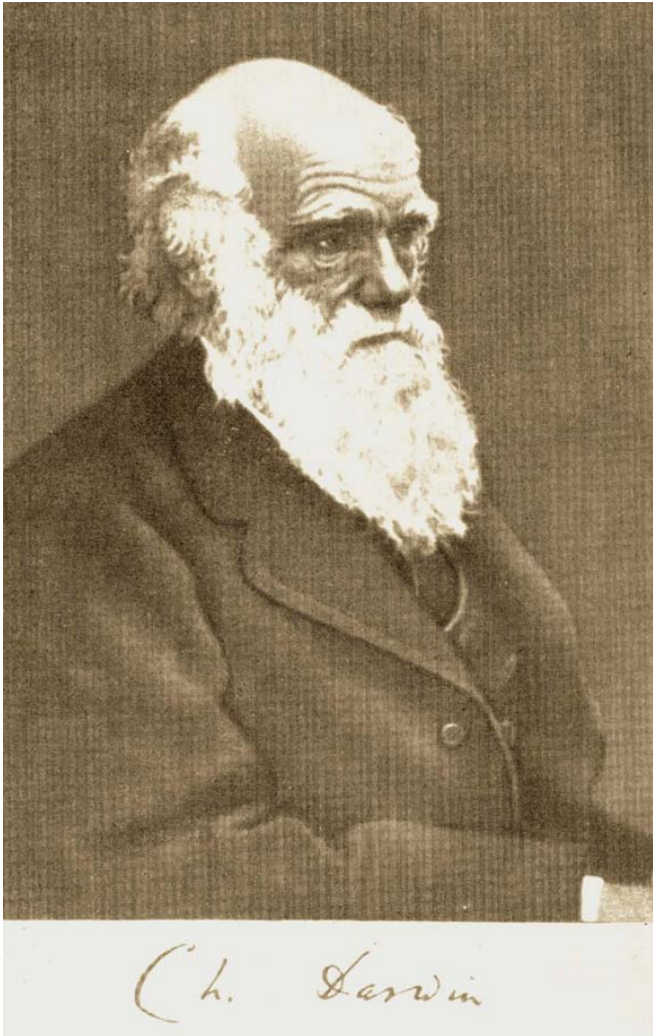
**Наземные растения  
[риниофиты + грибы арбускулярной микоризы]**

# **Основные противоречия Дарвиновского сценария эволюции**

- 1. Эволюция носит адаптивный и в целом прогрессивный характер, а наследственная изменчивость – неадаптивный и регрессивный характер**
- 2. Естественный отбор является результатом антагонистических и конкурентных отношений организмов, а в возникающих на его основе биосистемах преобладают кооперативные отношения**



# Наследственная основа эволюции



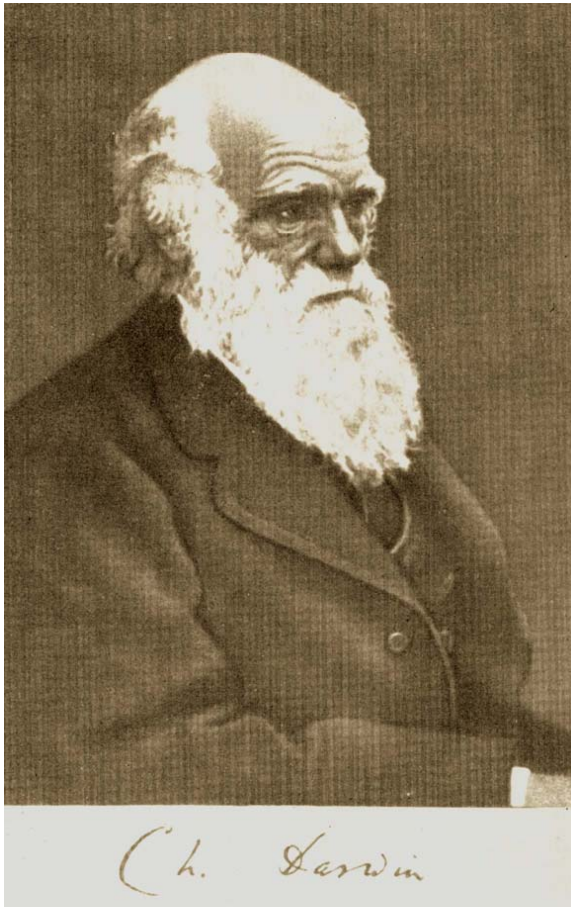
**Неопределенная  
генетическая изменчивость**



Ж.Б.Ламарк

**Наследование  
благоприобретенных признаков**

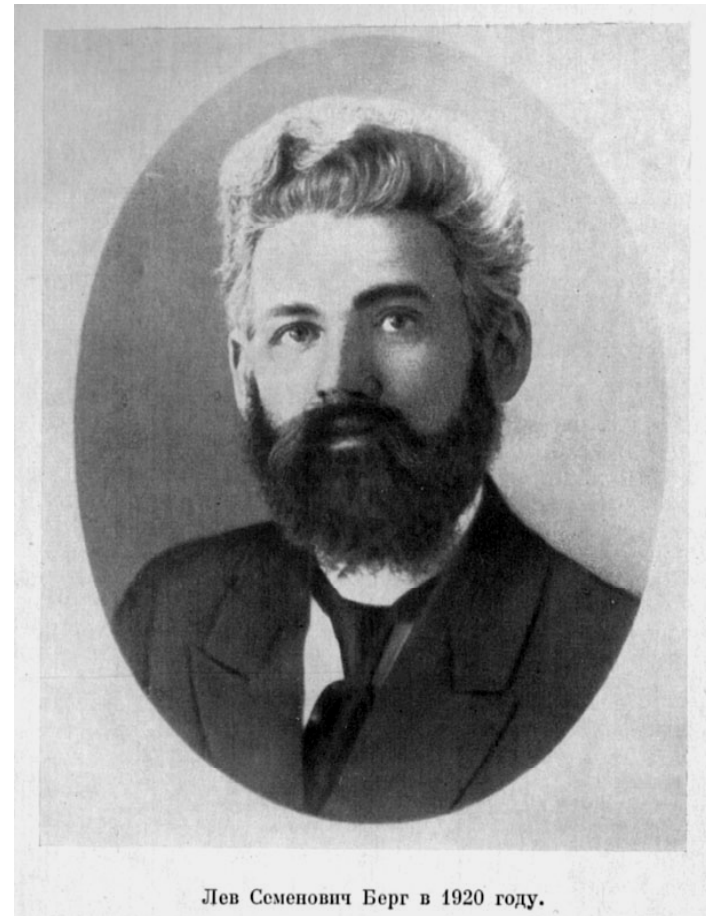
# Направленность и факторы эволюции



**Эволюция носит приспособительный характер.**

**Направленность макроэволюции отсутствует.**

**Основная движущая сила – естественный отбор.**



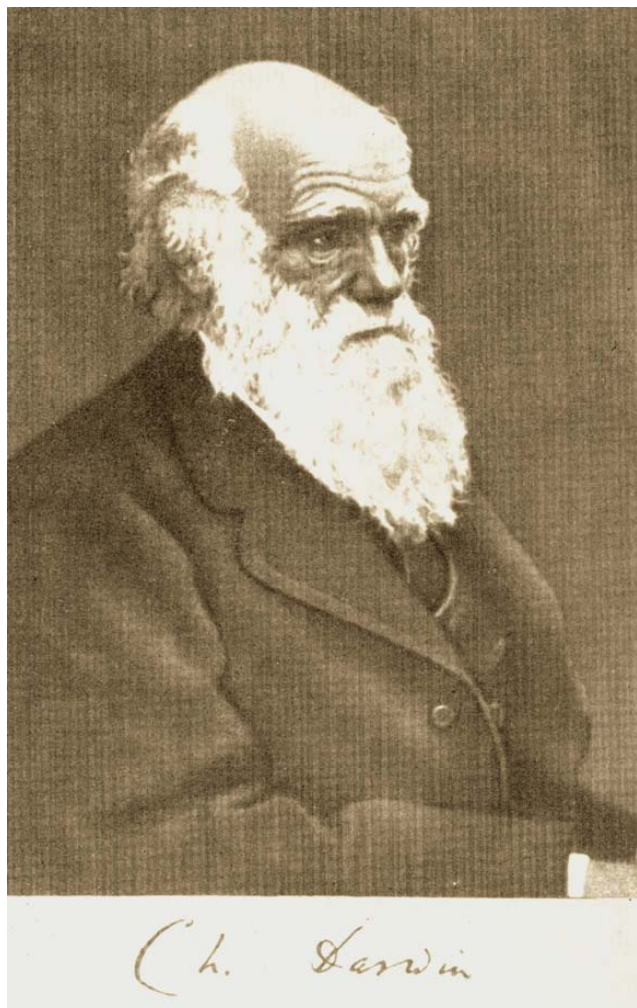
**Эволюция не имеет приспособительного характера.**

**Направленность макроэволюции ярко выражена (номогенез, основанный на преадаптациях).**

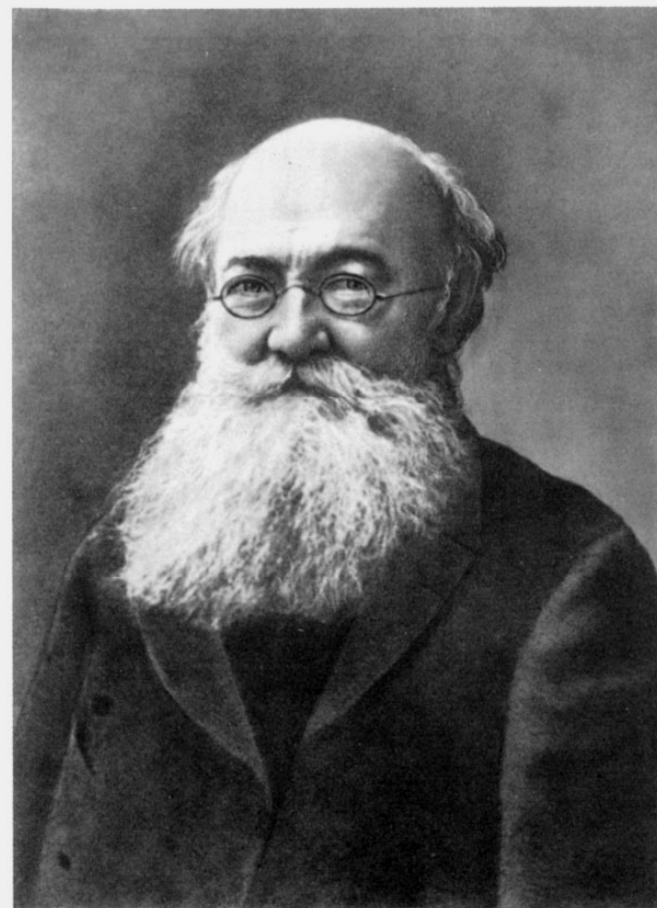
**Роль отбора – элиминация нежизнеспособных форм.**



## Отношения организмов, определяющие адаптивную эволюцию



**Антагонизм и конкуренция  
(борьба за существование)**



ПЕТР АЛЕКСЕЕВИЧ  
КРОПОТКИН  
(1842–1921)

**Мутуализм  
(взаимопомощь в живой природе)**



**Фаминцын  
Андрей Сергеевич**



**Мережковский  
Константин Сергеевич**

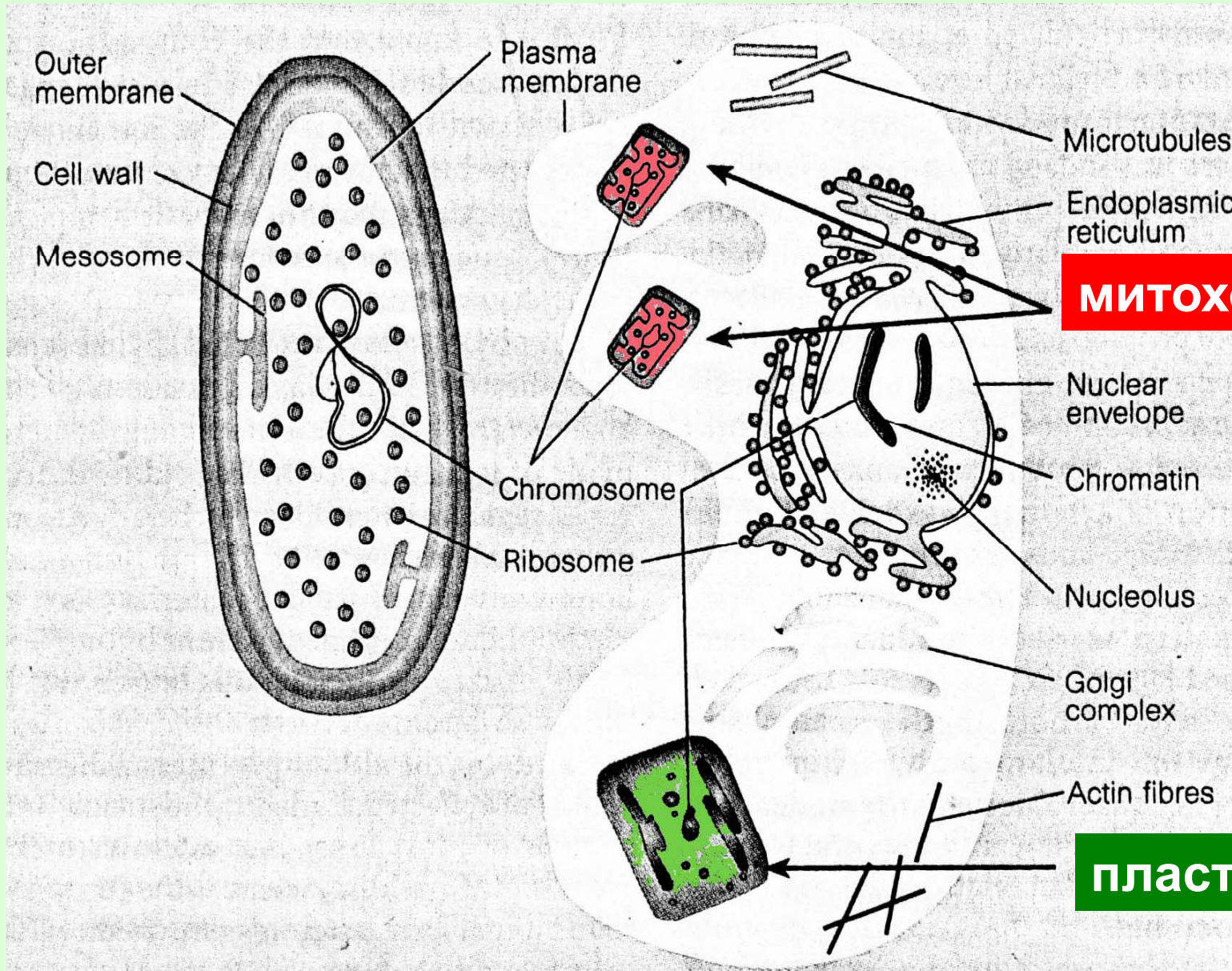


# Теория двух плазм

(К.С.Мережковский, 1903-1910)

<u>Микоплазма</u> (бактерии, цианофиции, грибы)	<u>Амебоплазма</u> (животные, простейшие)
Способна вырабатывать белок из неорганических веществ	Не способна вырабатывать белок из неорганических веществ
Выносит температуру до 90 <sup>0</sup> С и выше, вообще очень выносливы	Не выносит температуру выше 50 <sup>0</sup> С, вообще мало вынослива
Не движется амебообразно, не образует пульсирующие вакуоли	Двигается амебообразно, образует пульсирующие вакуоли
Может жить без кислорода	Не может жить без кислорода
Богата нуклеином	Не содержит нуклеина

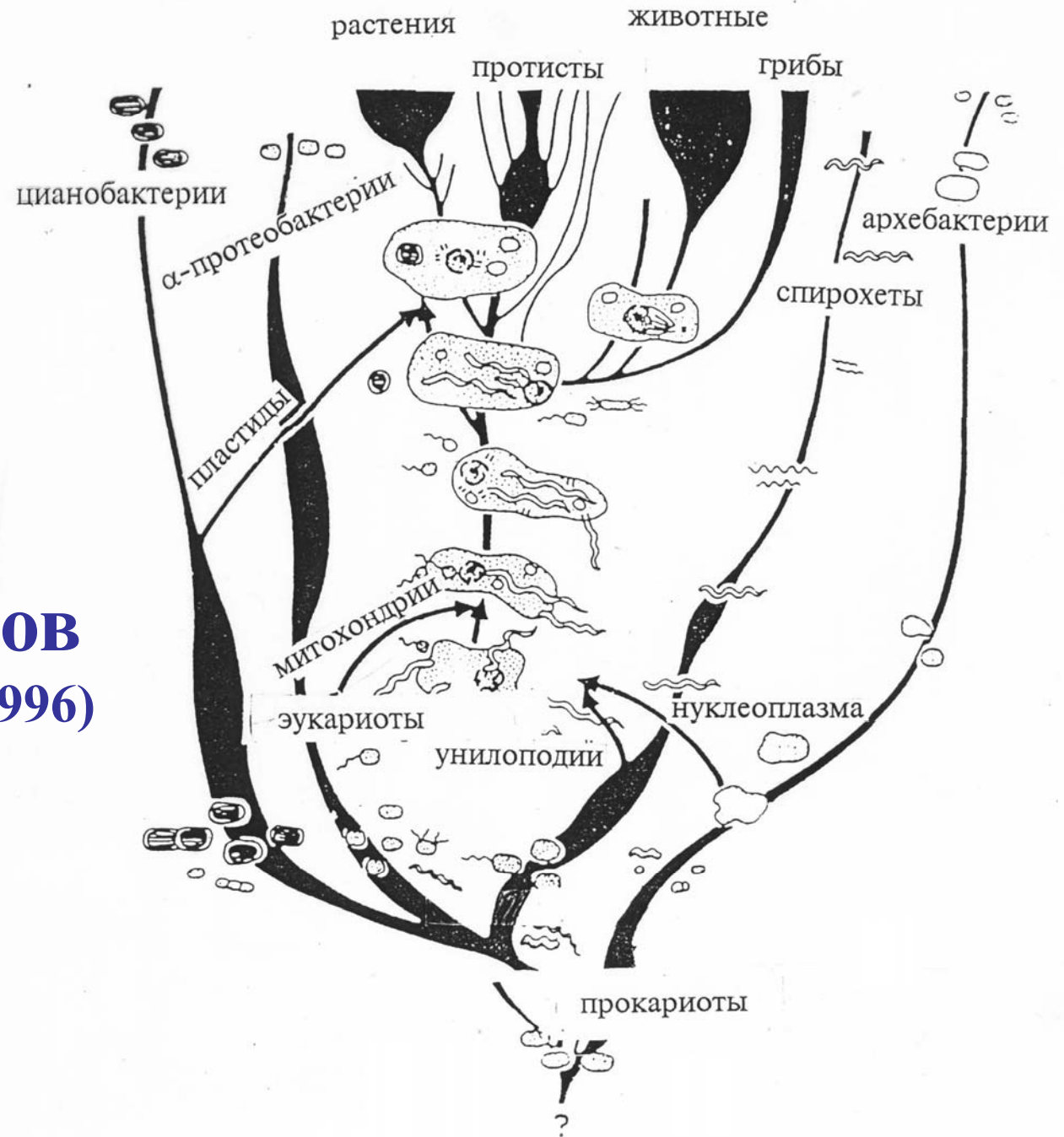
# Прокариотическая и эукариотическая клетки



**МИТОХОНДРИИ**

**пластида**

**Теория  
серийных  
эндосимбиозов  
(L. Margulis, 1970-1996)**

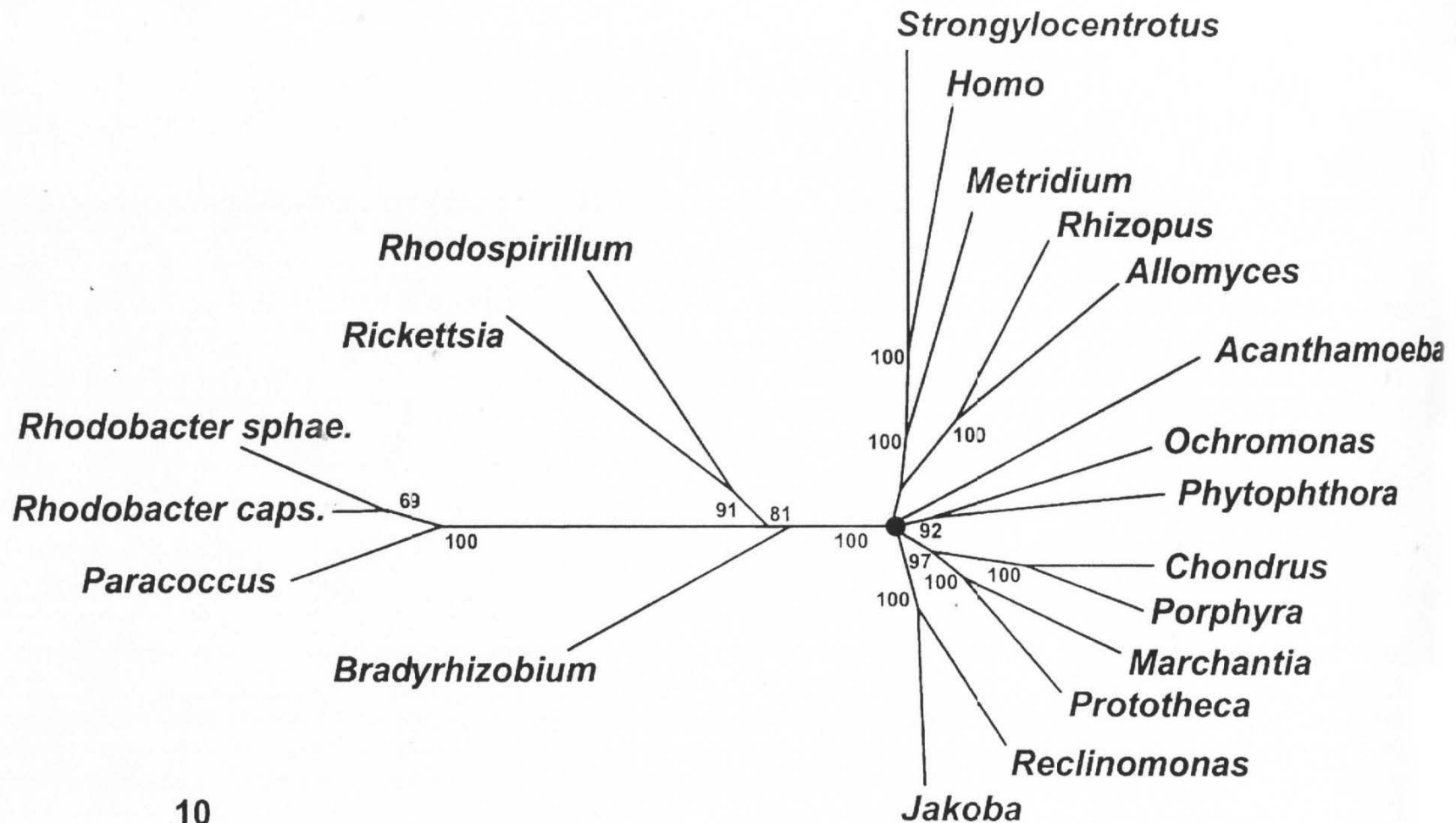


# Митохондрии - симбиогенные АТФ-продуцирующие органеллы эукариот

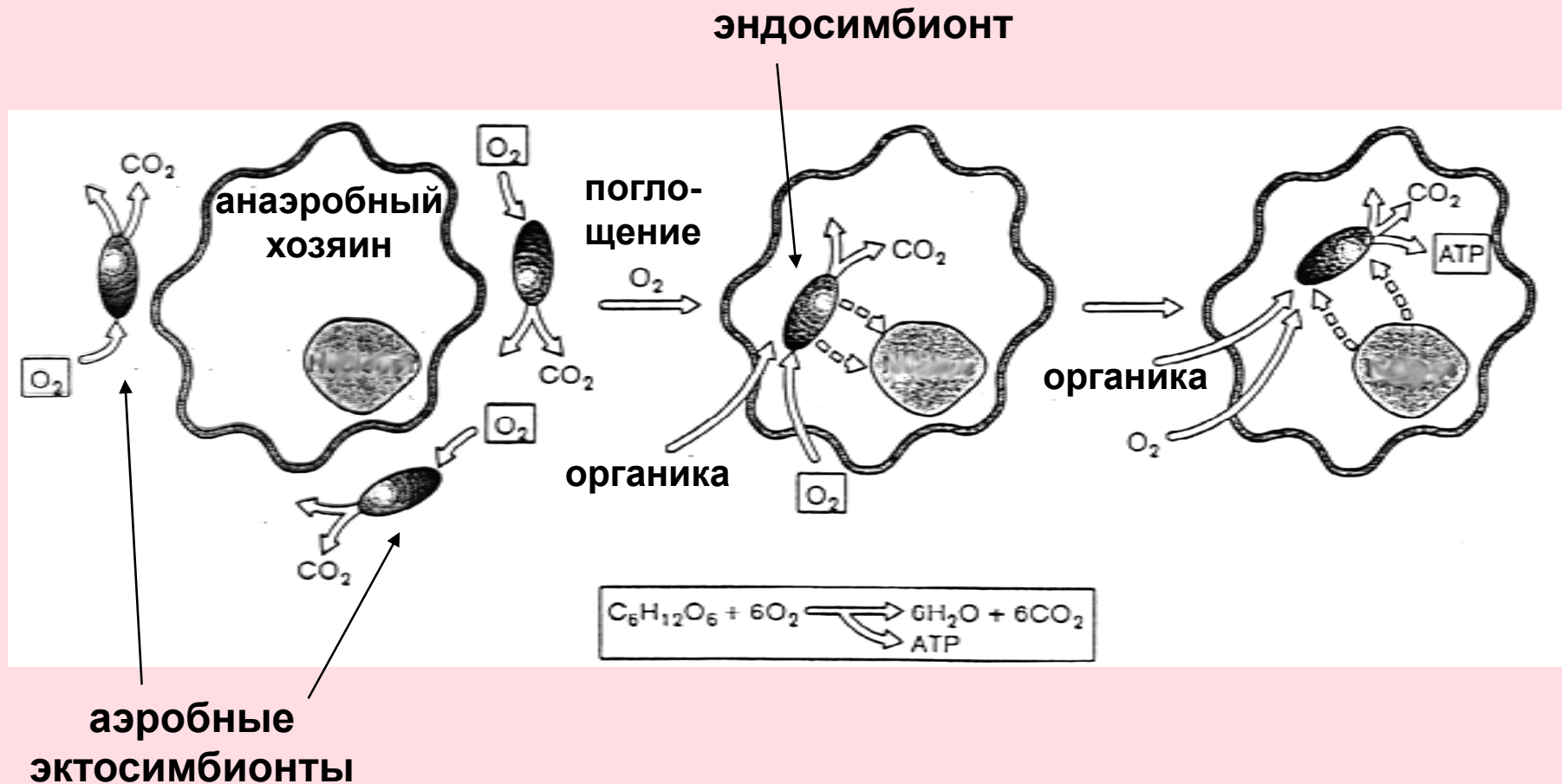
Тип	Акцептор электронов	Выделяемый конечный продукт	Распространение
Аэробный	$O_2$	$H_2O$	Широкое
Гидрогеносома	$H^+$	$H_2$	Инфузории
Анаэробный	Фумарат	Сукцинат	Плоские черви
	$NO_3^-$	$NO_2^-$	Инфузории
	$NO_3^-$	$N_2O$	Грибы



# Филогения митохондрий и родственных им $\alpha$ -протеобактерий



# Возникновение митохондрий: оx-tox гипотеза

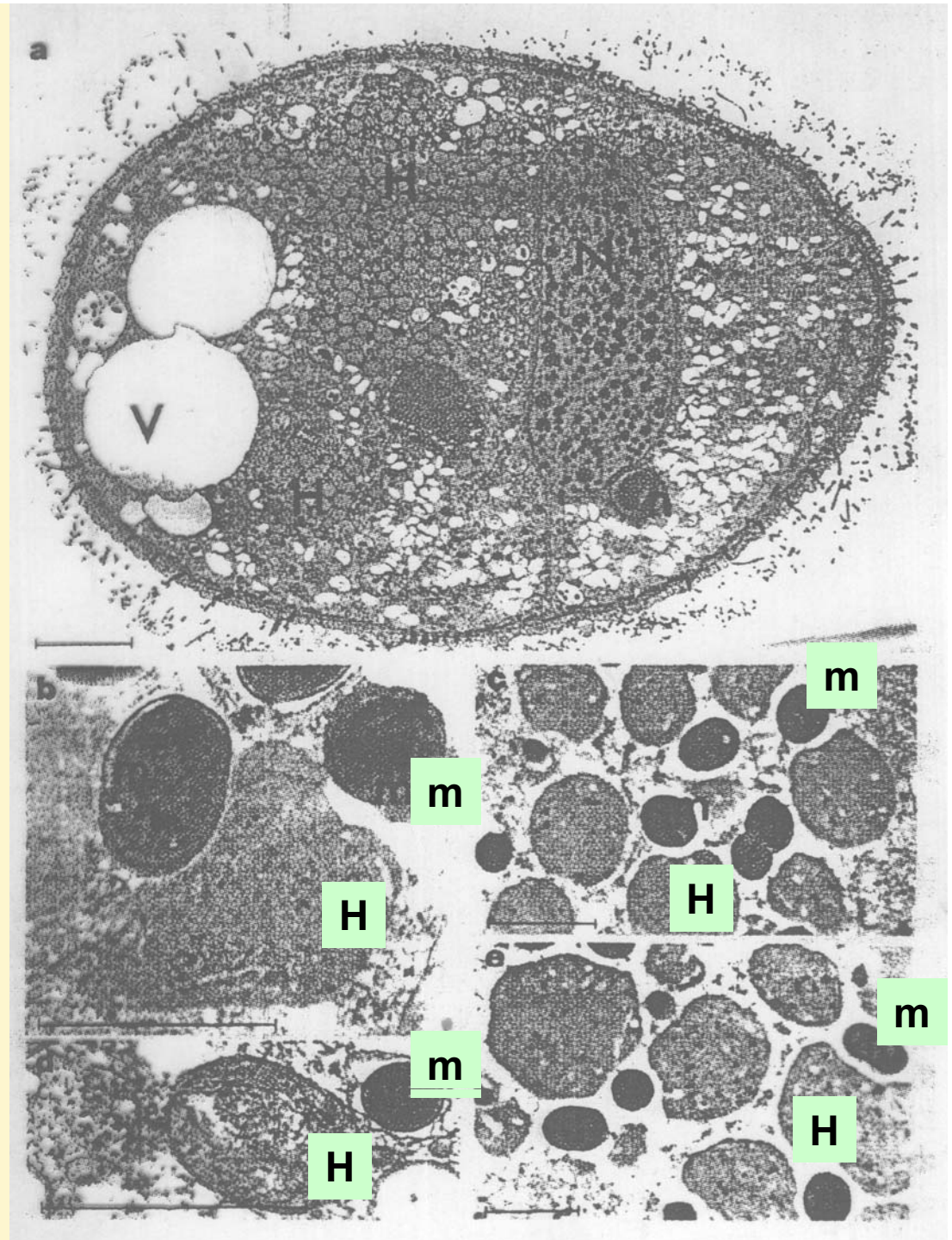




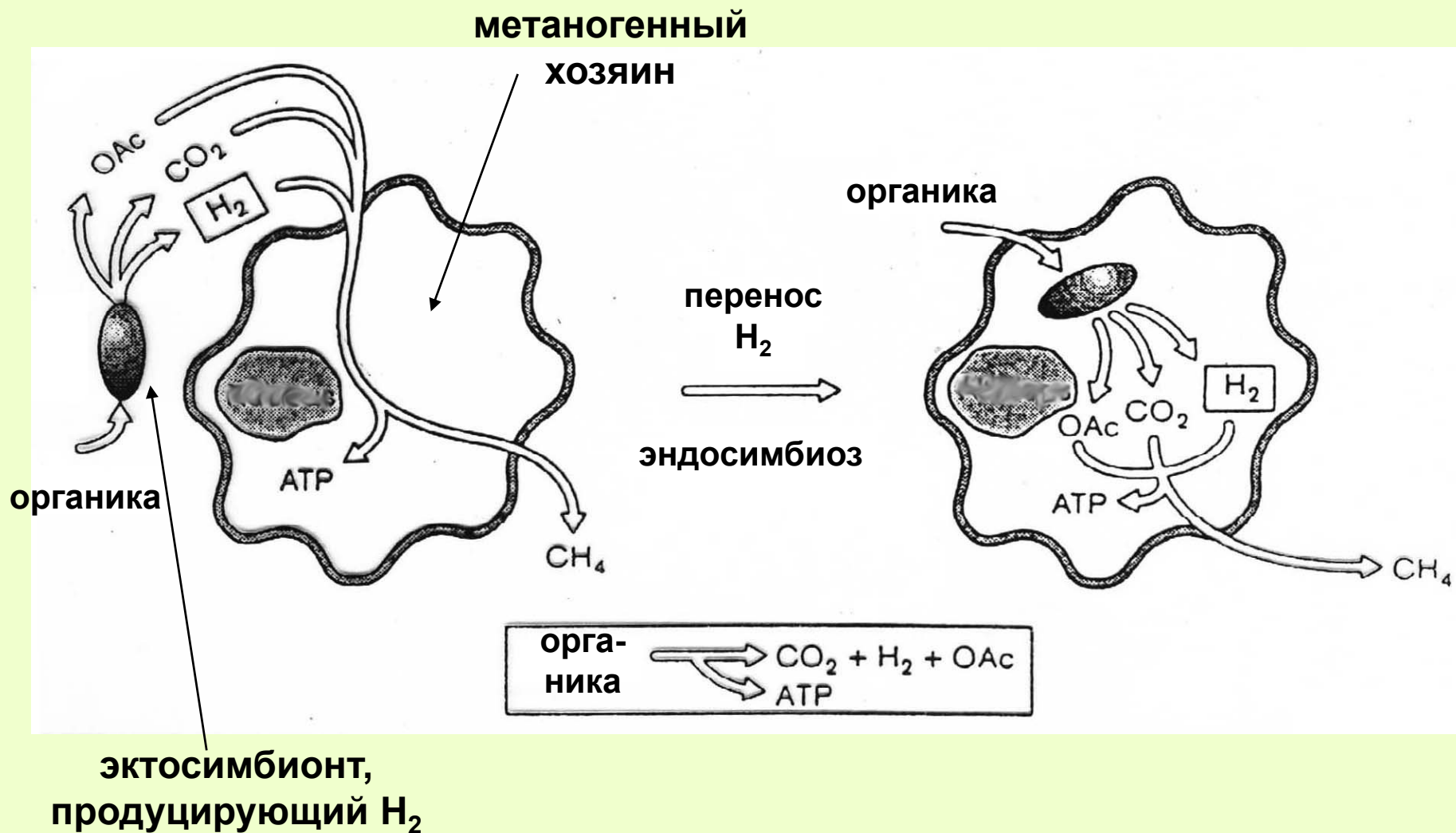
**Эндосимбионты  
простейшего  
*Nyctotermis*,  
разлагающего  
целлюлозу в  
кишечнике  
таракана *Blaberus***

**Н – гидрогеносома,  
имеющая собственный  
геном**

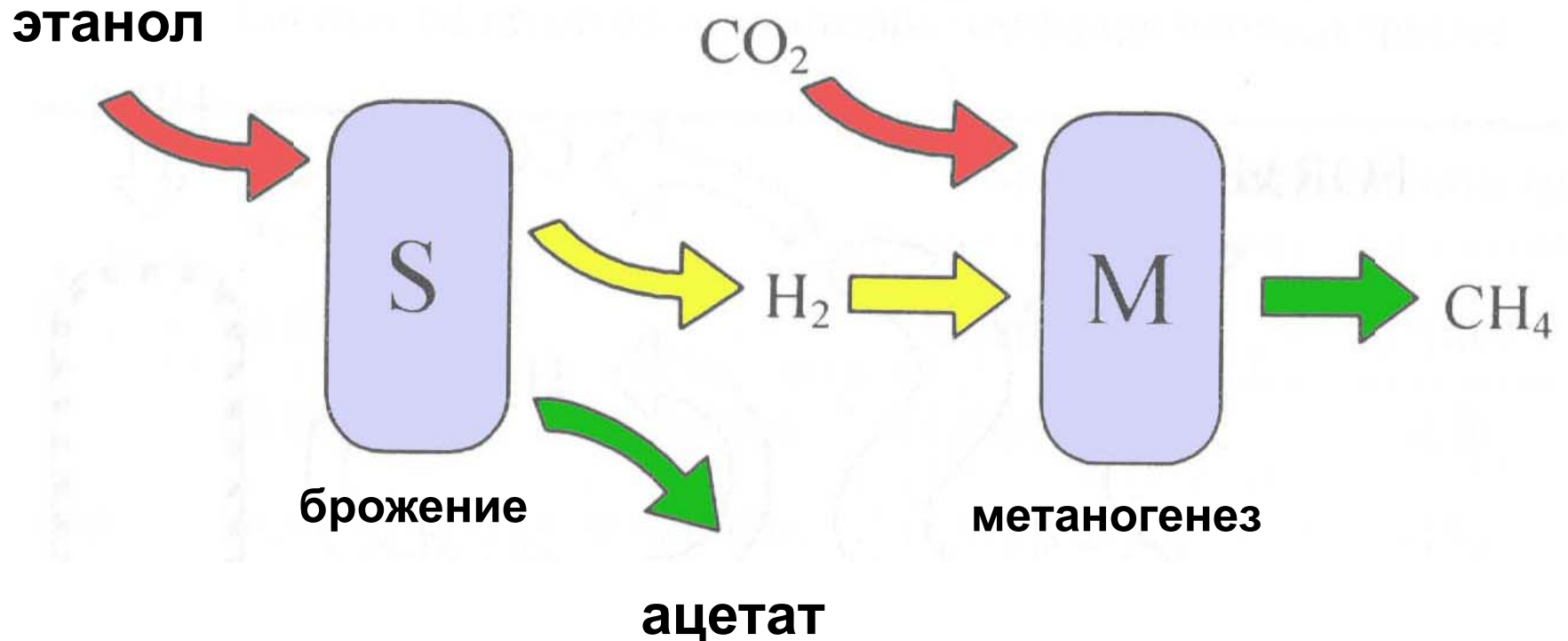
**m – метаногенная  
архебактерия**



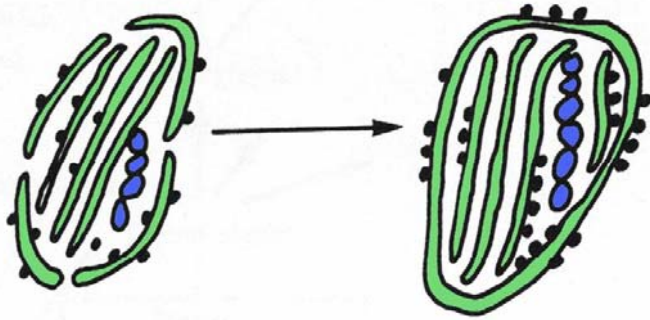
# Возникновение митохондрий: водородная гипотеза



# Синтрофический консорциум *Methanobacillus omelianskii*



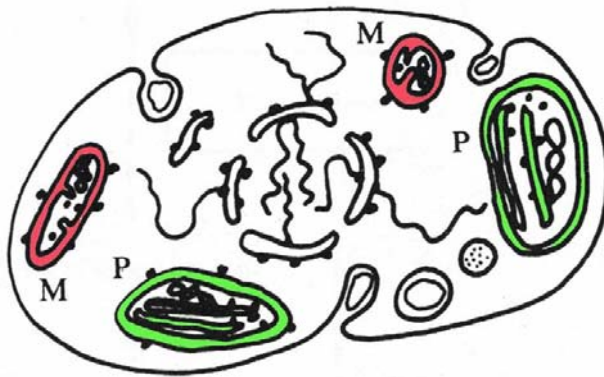
# Гипотеза аутогенеза (Т. Cavalier-Smith, 1975)



Пластиды (светособиравующий комплекс + цикл Кальвина)



Митохондрии (дыхательные ферменты + цикл Кребса)



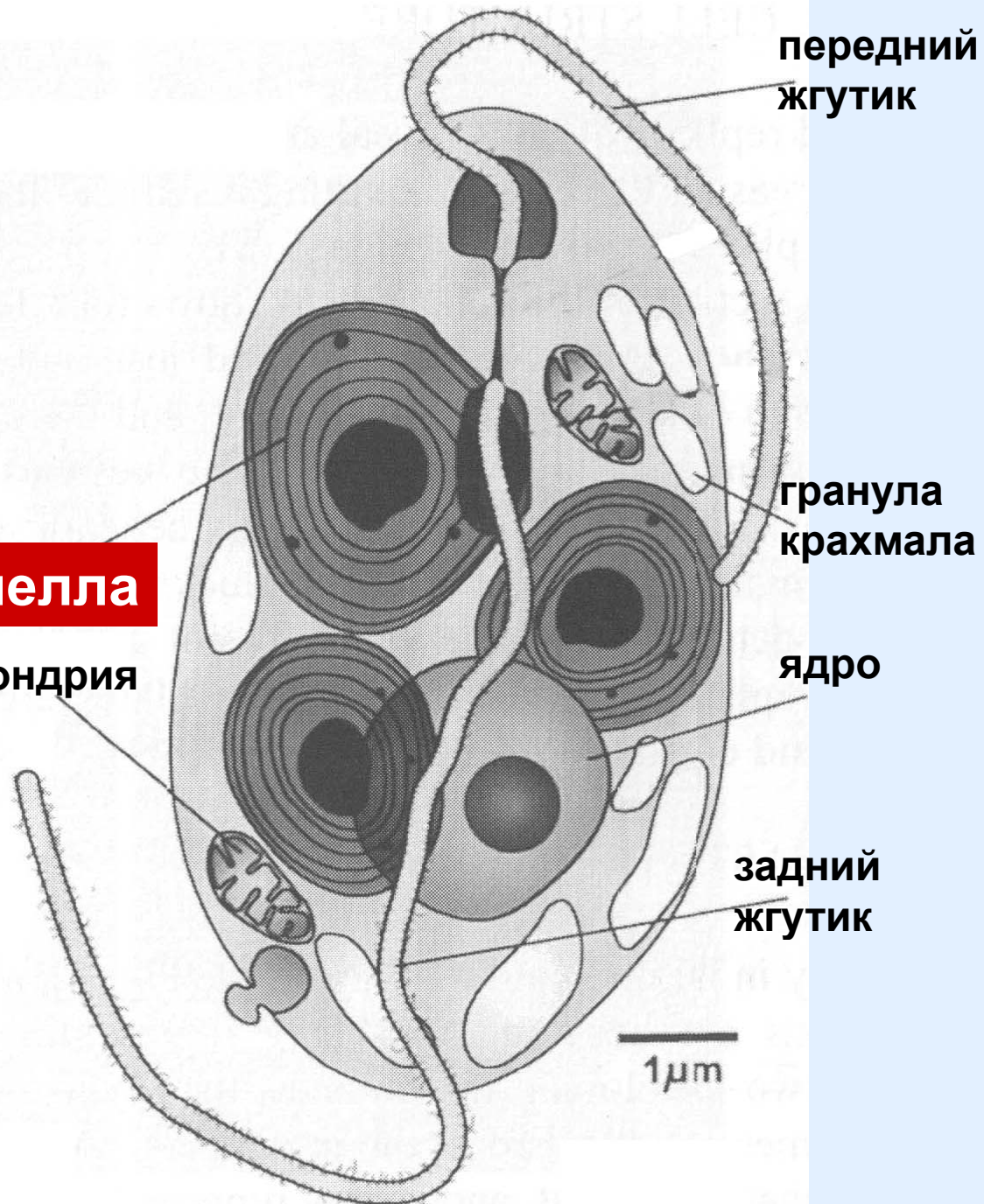
Эукариотическая клетка



Фототрофный  
жгутиконосец  
*Cyanophora  
paradoxa*

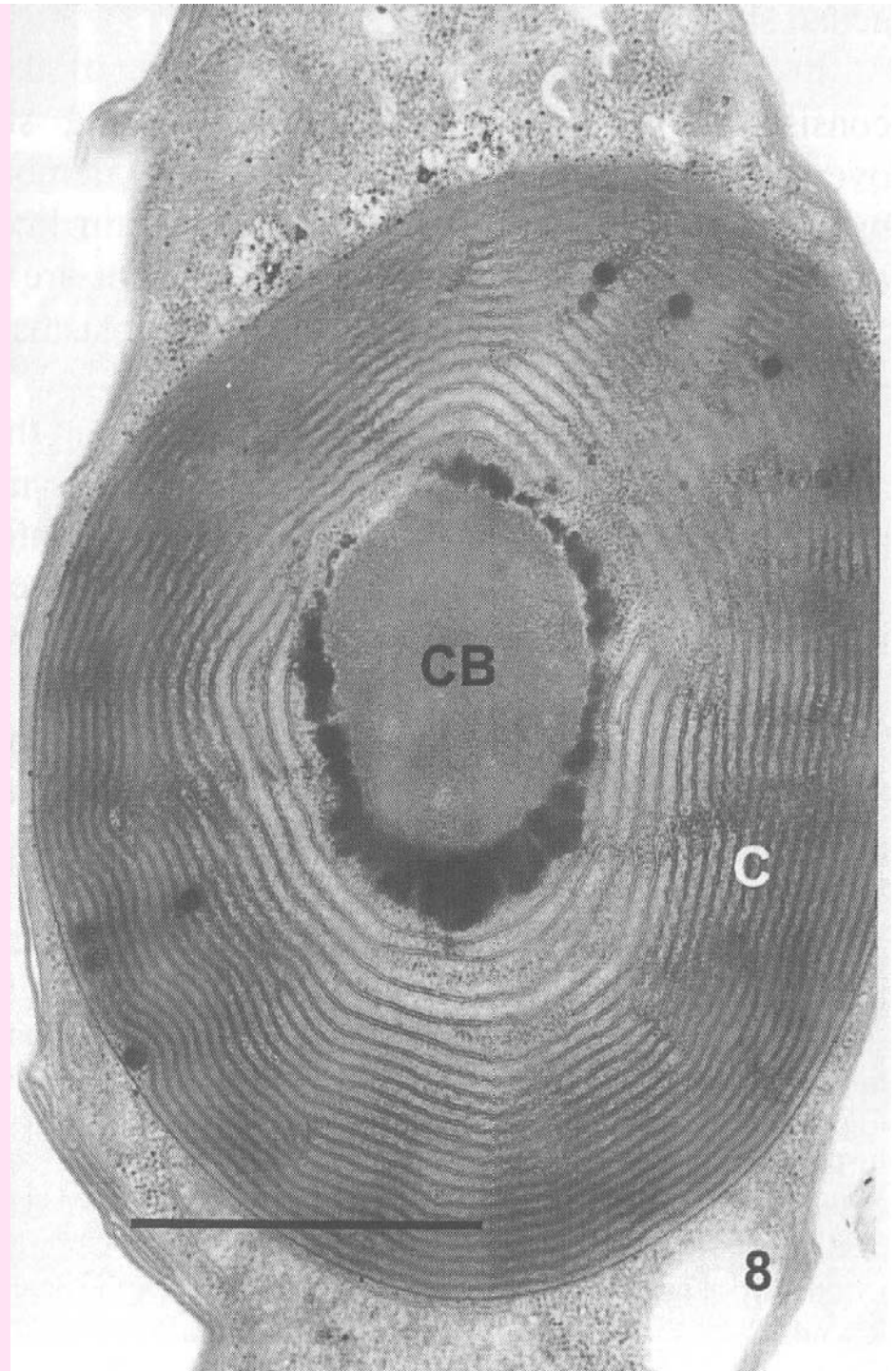
**цианелла**

митохондрия



# Анцестральные признаки цианелл

- ✓ Чувствительная к лизоциму муреиновая **клеточная стенка**
- ✓ Концентрические **тилакоиды**, связанные с фикобилисомами
- ✓ Только **хлорофилл а**
- ✓ **Крупный геном**  
(135.6 т.п.н., 128 генов, в т.ч. ~70 генов, отсутствующих в пластидах высших растений)
- ✓ **Архаичная структура генов**  
(белков)





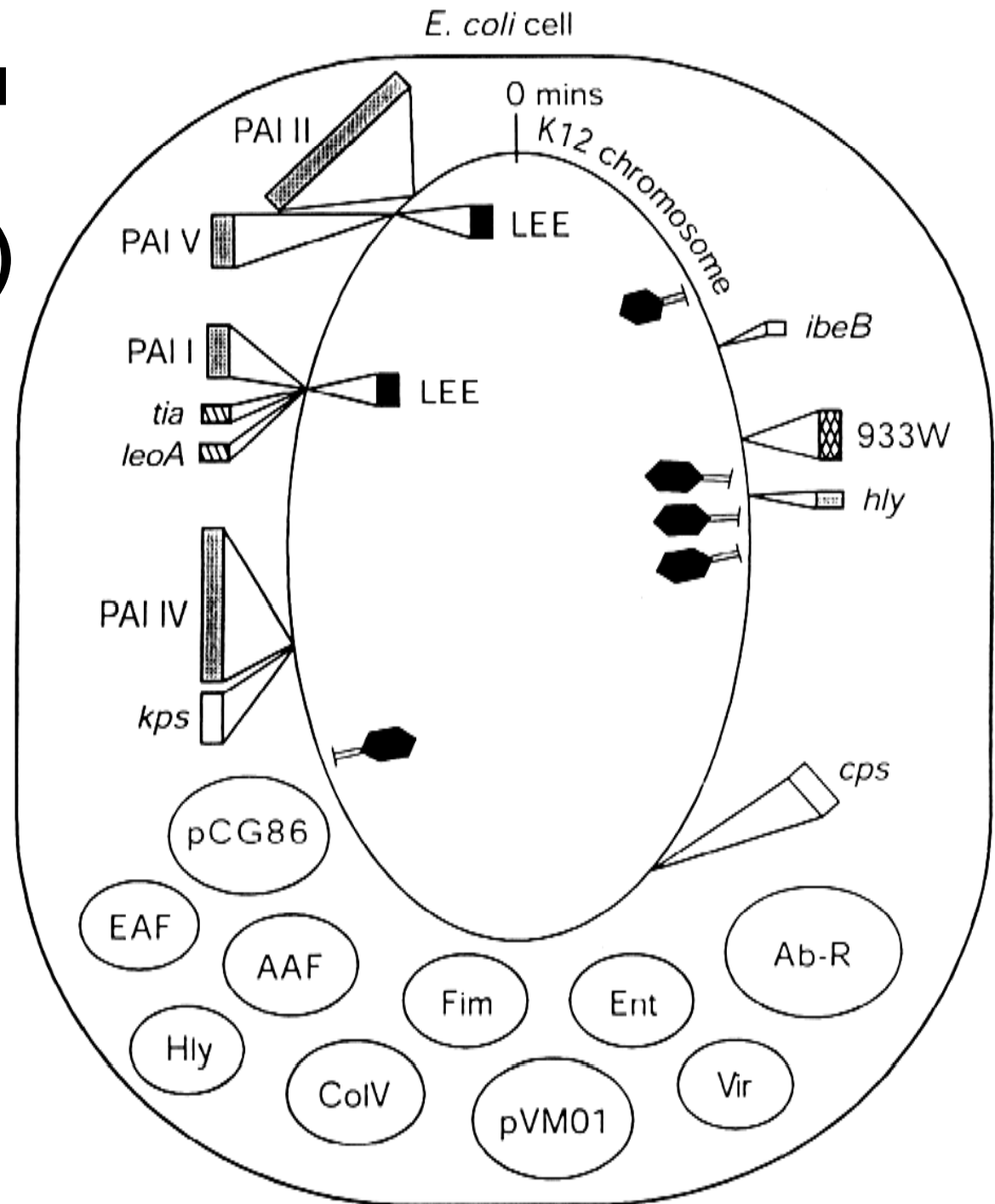
# Archezoa – простейшие, лишенные МИТОХОНДРИЙ

- ✓ Архаичная структура генов рРНК  
(наиболее древние из эукариот)
- ✓ Слабо развитая система внутренних мембран, отсутствуют пероксисомы (у *Entamoeba* – также аппарат Гольджи, и ЭПР)
- ✓ Имеют ядерные гены, кодирующие продукты митохондриального происхождения: шаперон Grp60, валил-тРНК-синтетазу, глицеральдегид-3-фосфат-дегидрогеназу, триозофосфат-изомеразу
- ✓ Представители: микроспоридии (*Vairimorpha*), метамонады (*Giardia*), трихомонады (*Trichomonas*), энтамебы (*Entamoeba*)

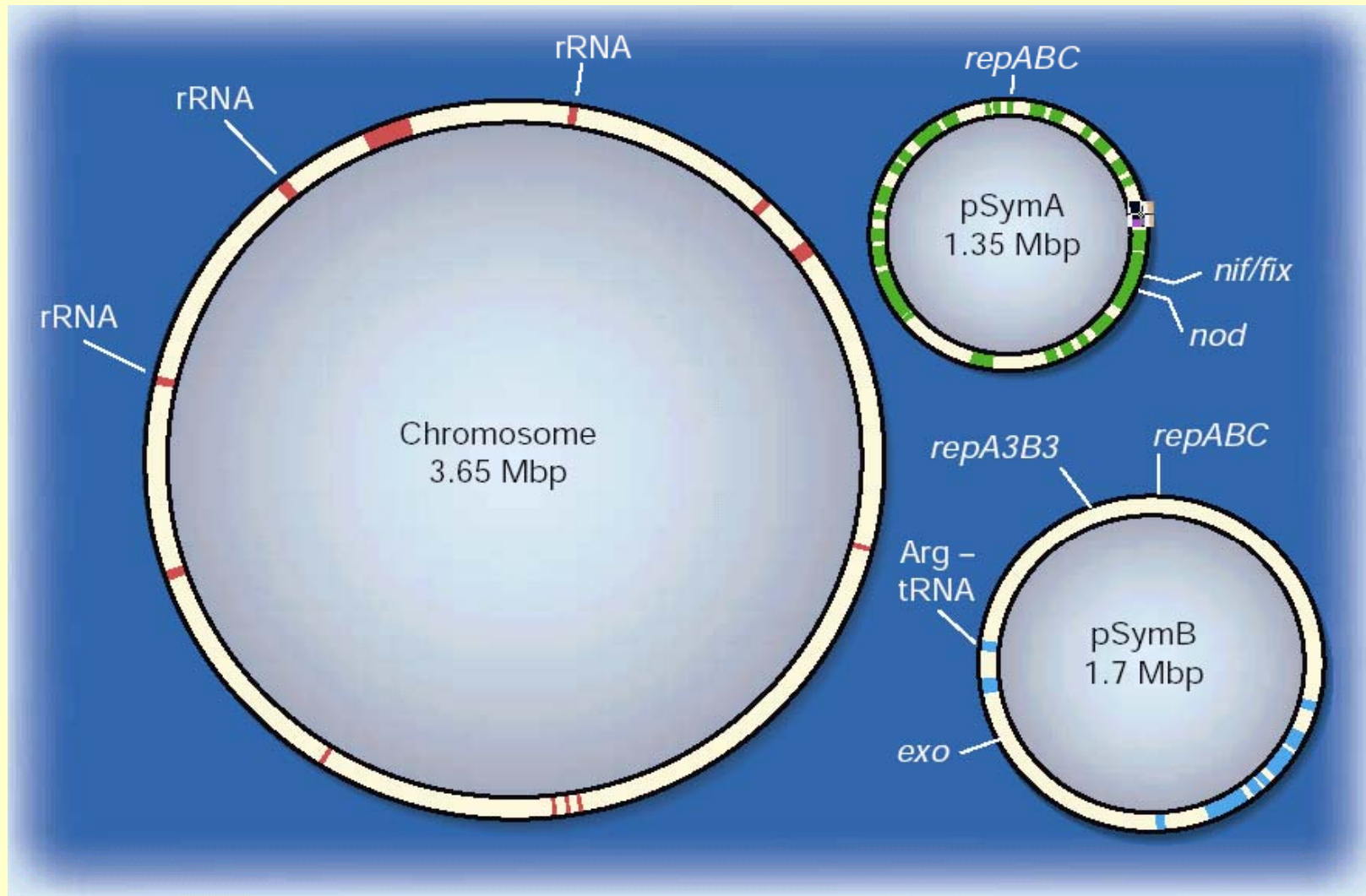
# Основные типы симбиотических бактерий

Ключевые свойства микросимбионтов		Действие на жизнеспособность хозяина	
Зависимость от хозяина	Генетические основы адаптации при симбиозе	Положительное: мутуализм	Отрицательное: паразитизм
Факультативная	Взаимодействуют с хозяином, используя те же функции/гены, что и при адаптации во внешней среде	Ризосферные бактерии, <i>Escherichia coli</i>	
Экологически облигатная	Взаимодействуют с хозяином за счет функций/генов, не используемых вне симбиоза	Ризобии, <i>Vibrio fischeri</i>	<i>Agrobacterium</i> , <i>Shigella</i>
Генетически облигатная	Хозяин – единственно возможная среда для развития и размножения (утрата функций/генов, необходимых для самостоятельной жизни)	<i>Buchnera</i>	Риккетсии, микоплазмы

# Геном кишечной палочки (*Escherichia coli*)



# Организация генома клубеньковых бактерий люцерны *Sinorhizobium meliloti*

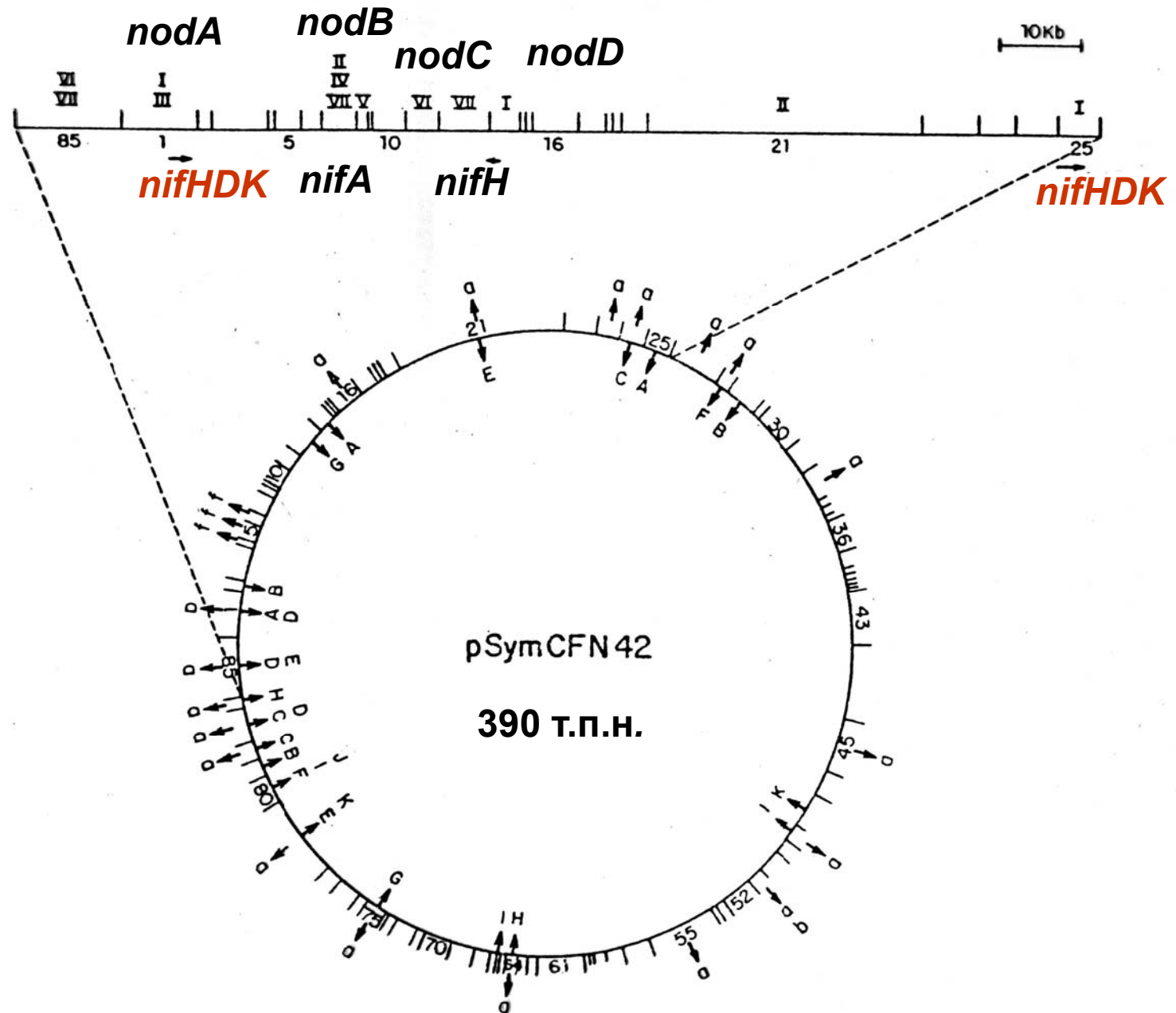


## Состав генома у бактерий Rhizobiaceae

<b>Виды</b>	<b>Хромосома</b>	<b>Плазмиды</b>	<b>Весь геном, т.п.н.</b>
<i>Sinorhizobium meliloti</i>	3540 т.п.н., кольцевая	1340 т.п.н., 1700 т.п.н.	6600
<i>Rhizobium leguminosarum</i>	3200 т.п.н., кольцевая	Не менее 4, общий размер до 2400 т.п.н.	5600
<i>Bradyrhizobium japonicum</i>	8700 т.п.н., кольцевая	25-300 т.п.н.	8700-9100
<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	3000 т.п.н., кольцевая, 2100 т.п.н., линейная	450 т.п.н., 200 т.п.н.	5750

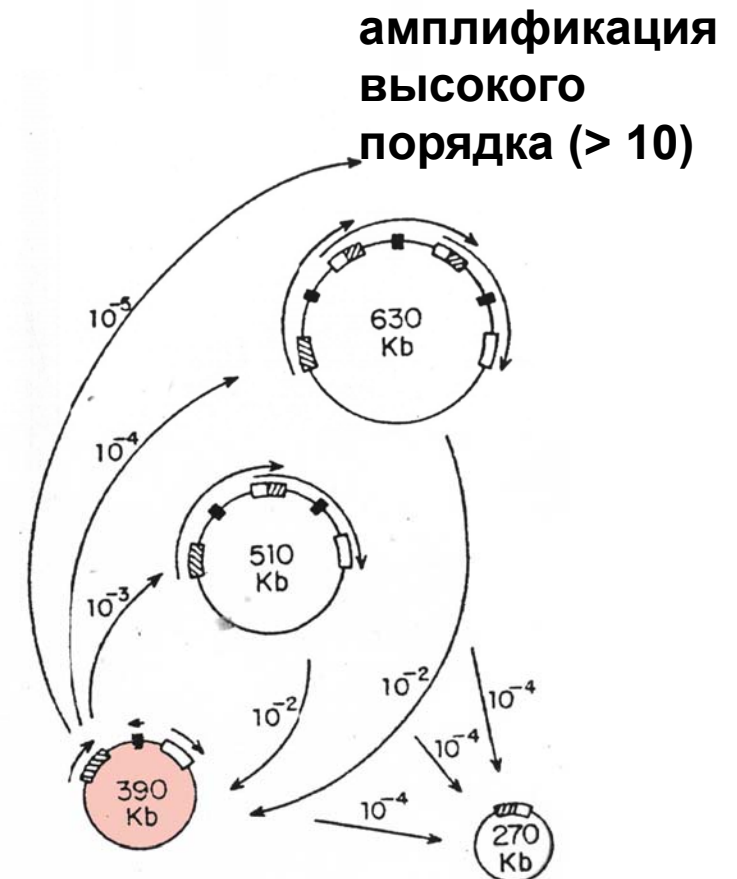
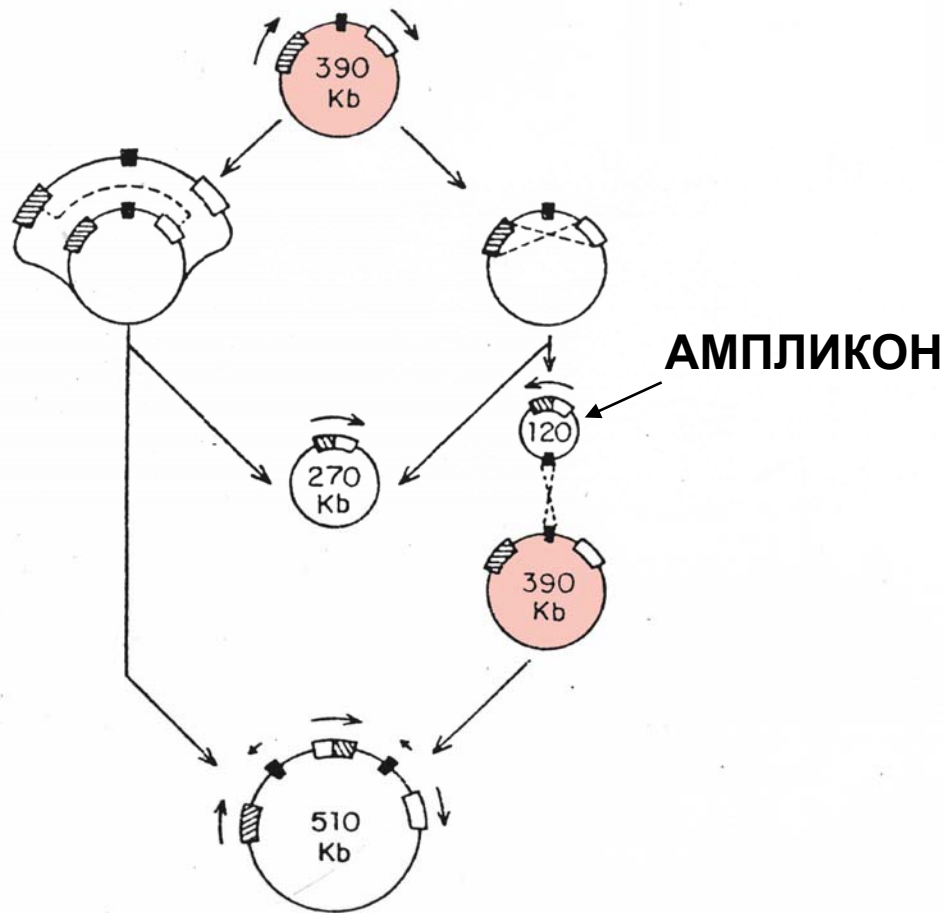
# Сум-плазмида штамма CFN42 ризобий фасоли

Ампликон  
120 т.п.н. →

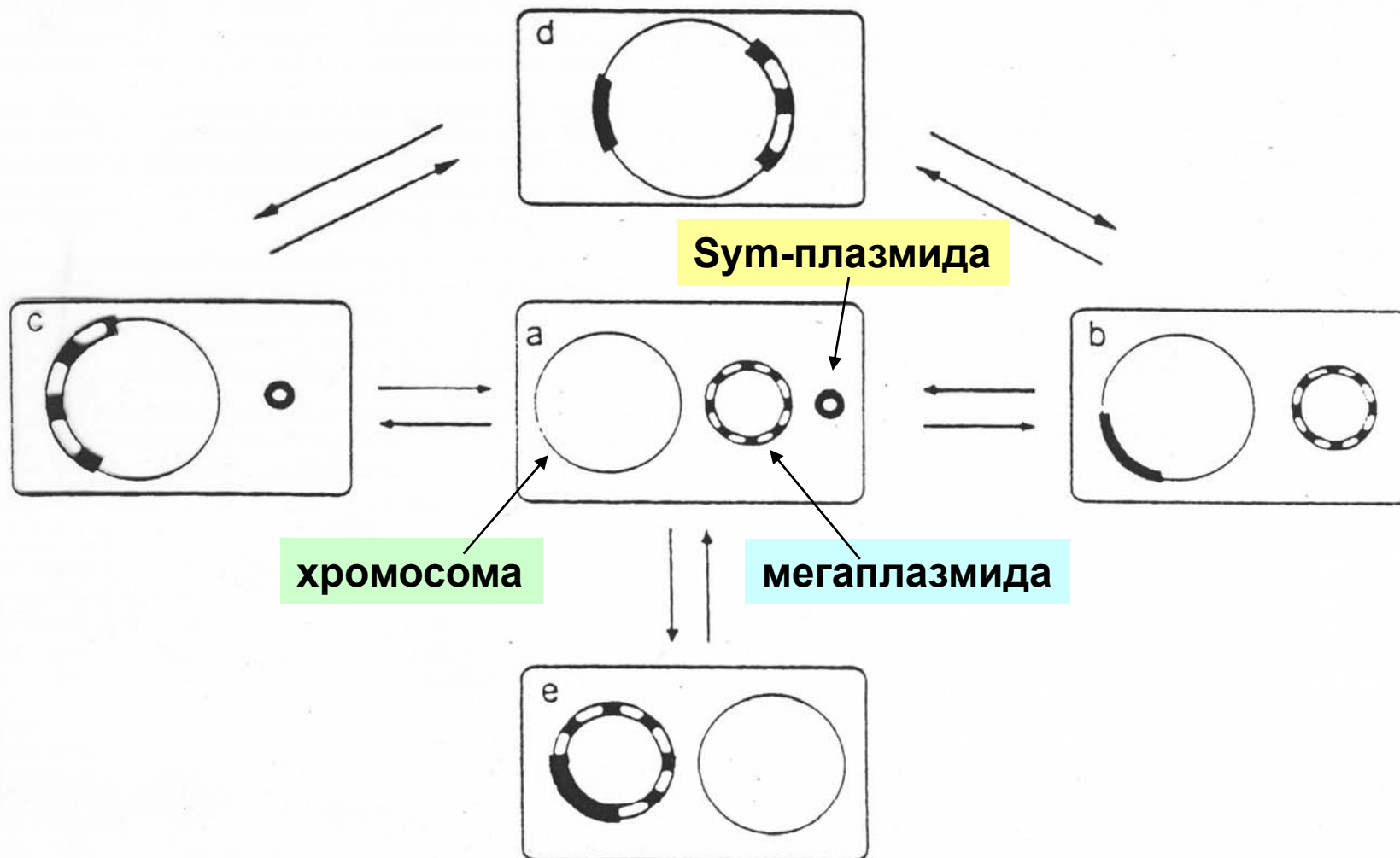




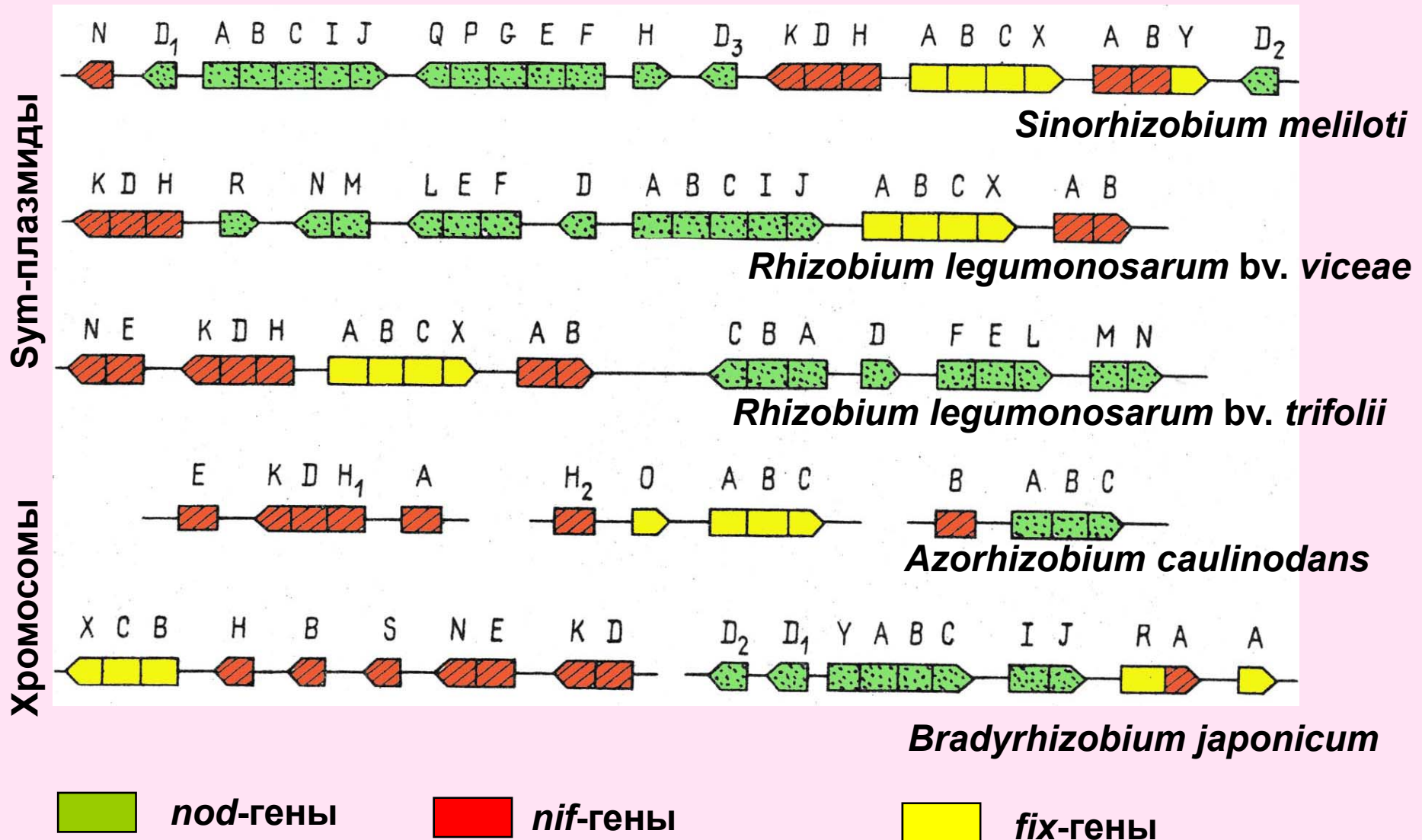
# Перестройки *Sym*-плазмиды штамма CFN42 ризобий фасоли, связанные с наличием ампликона



# Перестройки генома у штамма NGR234 *Rhizobium* sp.



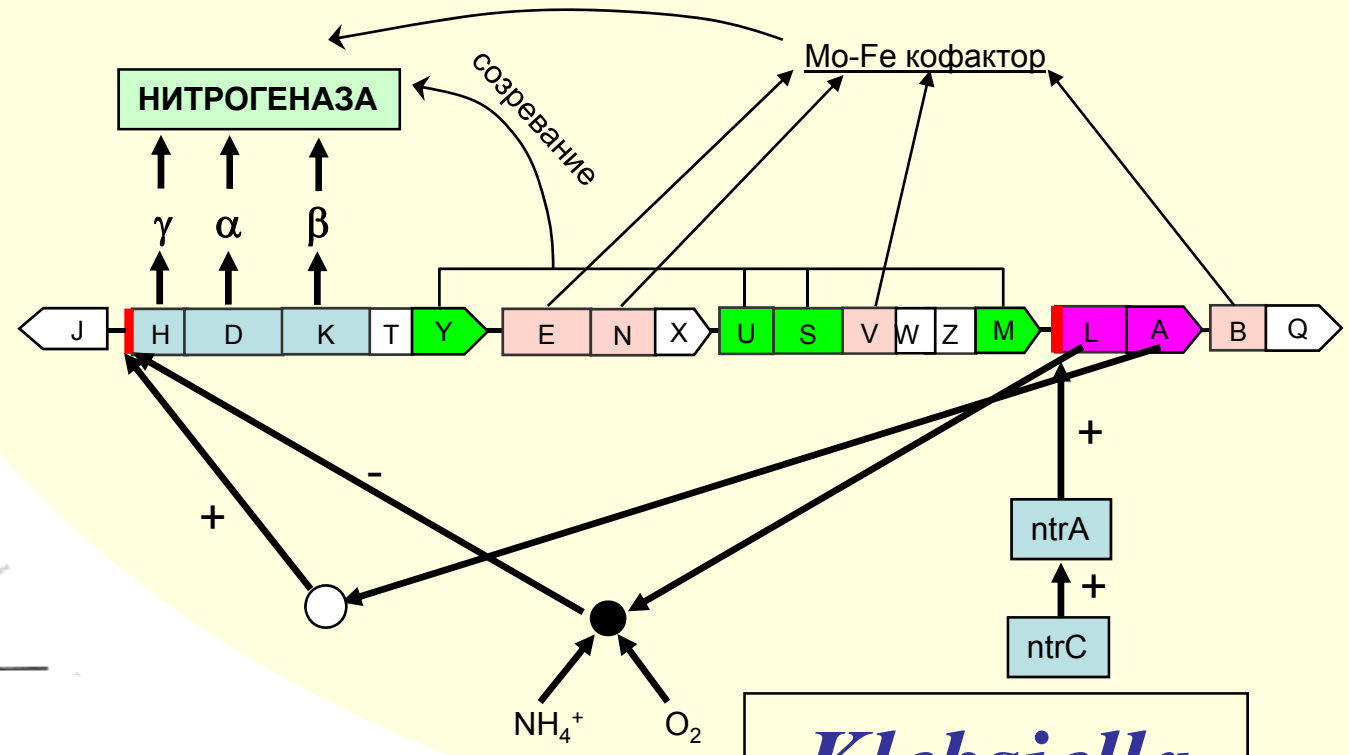
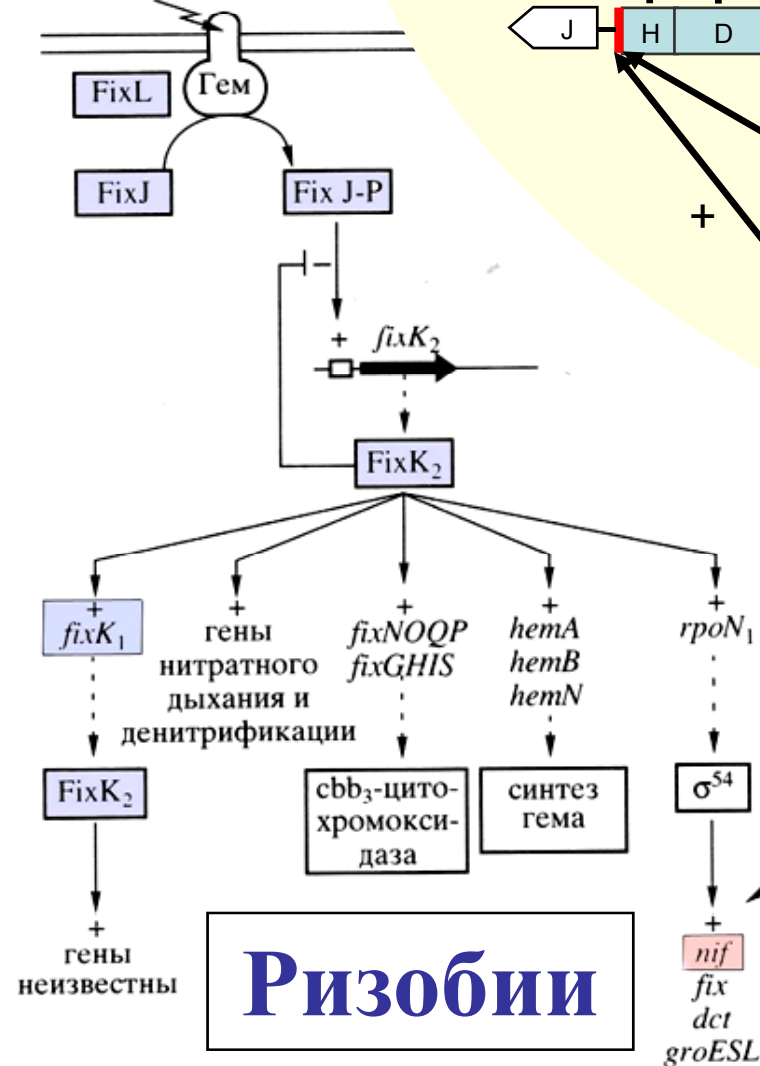
# Организация симбиотических генов ризобий



# nod-гены ризобий

гены		продукты	
		локализация	функция
общие	<i>nodA</i>	цитоплазма	N-ацил-трансфераза
	<i>nodB</i>	?	деацетилаза
	<i>nodC</i>	наружная мембрана	хитин-синтаза
регулятор-ный	<i>nodD</i>	цитоплазматическая мембрана	активатор транскрипции
специфические	<i>nodE</i> ( <i>R. leguminosarum</i> , <i>R. meliloti</i> )	цитоплазматическая мембрана	$\beta$ -кето-ацилсинтаза
	<i>nodF</i> ( <i>R. leguminosarum</i> , <i>R. meliloti</i> )	цитоплазматическая мембрана	переносчик ацильной группы
	<i>nodH</i> ( <i>R. meliloti</i> )	мембрана	сульфотрансфераза
	<i>nodPQ</i> ( <i>R. meliloti</i> )	цитоплазма	АТФ-сульфурилаза
	<i>nodX</i> ( <i>R. leguminosarum</i> )	мембрана (?)	ацетилтрансфераза
	<i>nodZ</i> ( <i>R. spp.</i> )	цитоплазма	фукозилтрансфераза

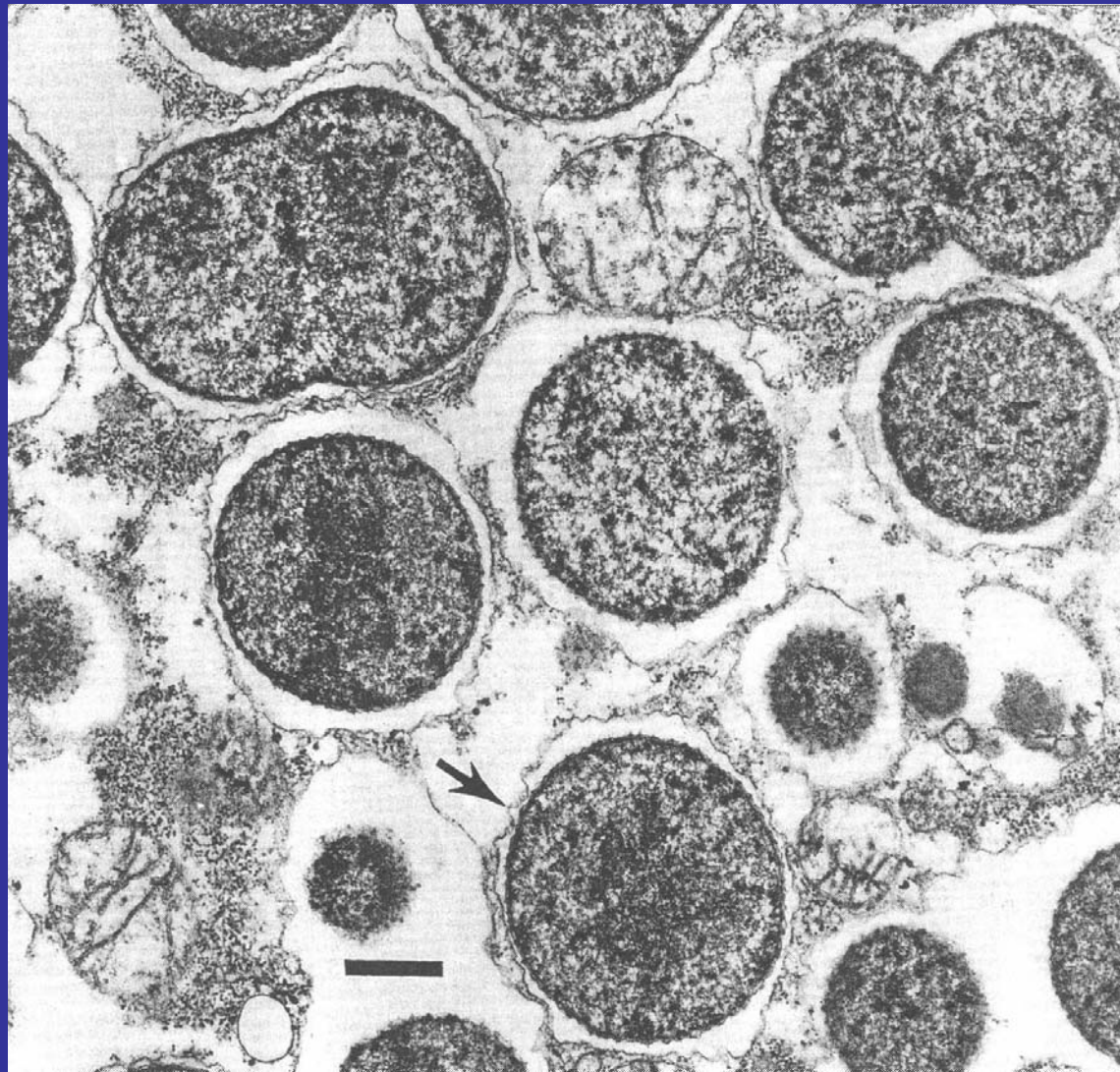
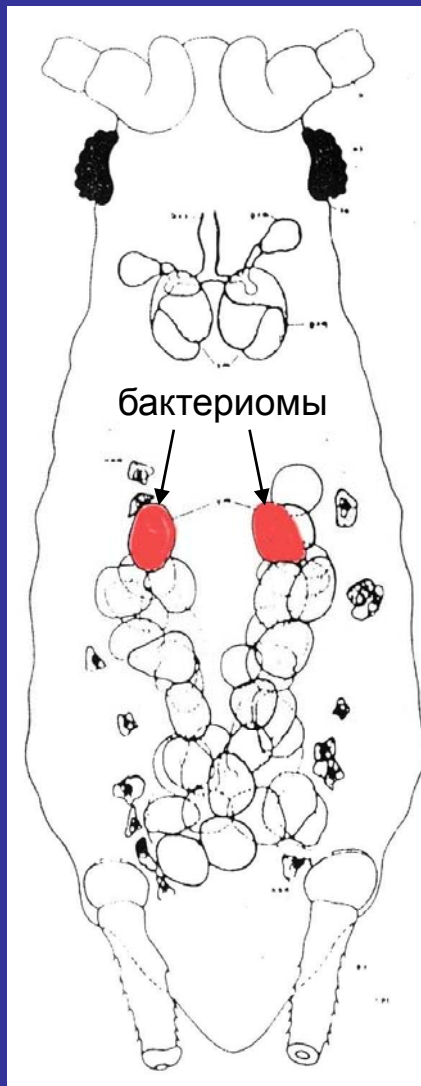
Низкий уровень O<sub>2</sub>



**Регуляция генов азотфиксации**



# Симбиоз тлей с бактериями *Buchnera*

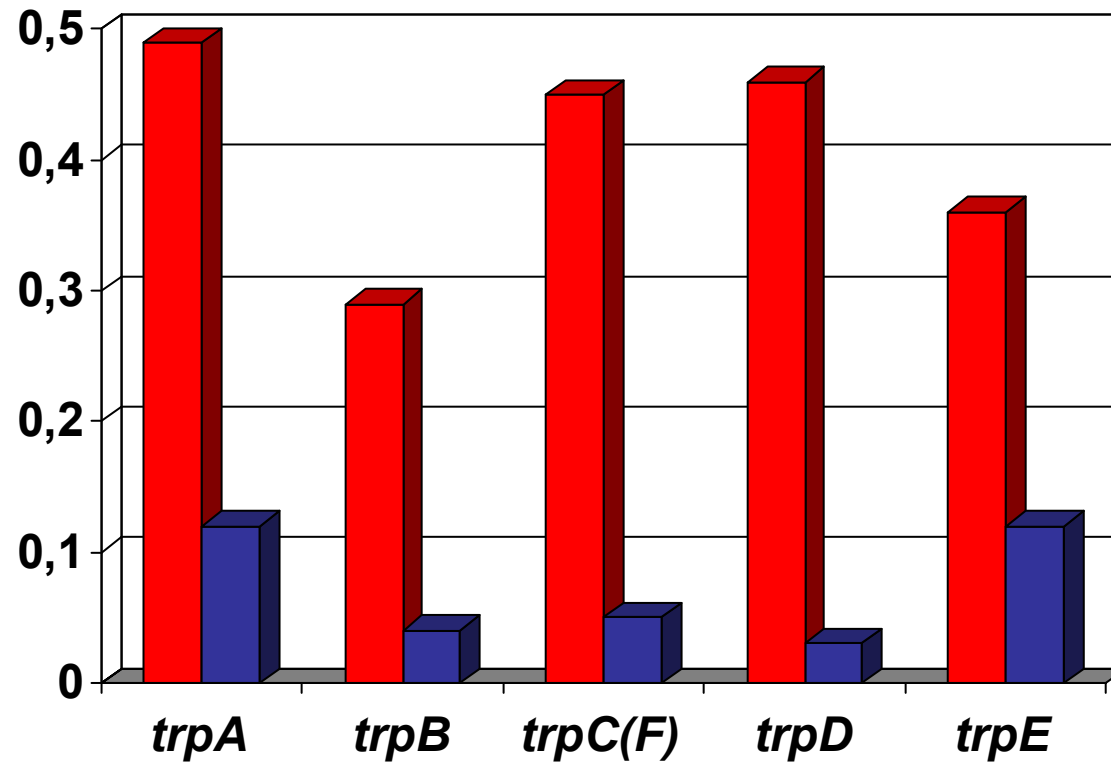


Ультраструктура бактериоцита с симбиосомами



Функции	Гены	<i>E. coli</i>	<i>Buchnera</i>	<i>Mycoplasma</i>
Прямая репарация повреждений	<i>phrB</i>	+	+	-
	<i>ada</i>	+	-	-
	<i>ogt</i>	+	-	-
Репарация эксцизии оснований	<i>ung</i>	+	+	+
	<i>tag</i>	+	-	-
	<i>alkA</i>	+	-	-
	<i>mutM</i>	+	-	-
	<i>mutY</i>	+	+	-
	<i>nth</i>	+	+	-
	<i>nfo</i>	+	+	+
	<i>uvrA</i>	+	-	+
	<i>uvrB</i>	+	-	+
	<i>uvrC</i>	+	-	+
<i>mfd</i>	+	+	-	
Репарация ошибок спаривания	<i>mutS</i>	+	+	-
	<i>mutL</i>	+	+	-
	<i>mutH</i>	+	-	-
	<i>recJ</i>	+	-	-
	<i>uvrD</i>	+	-	-
Репарация окислительного повреждения	<i>mutT</i>	+	+	-
Рекомбинация	<i>recA</i>	+	-	+
	<i>recB</i>	+	+	-
	<i>recC</i>	+	+	-
	<i>recD</i>	+	+	-
	<i>recF</i>	+	-	-
	<i>recN</i>	+	-	-
<b>Всего</b>		<b>26</b>	<b>12</b>	<b>6</b>

# Отношения частот несинонимических к синонимическим заменам в *trp*-генах



 *Buchnera*

 *Escherichia coli*

**Превышение скорости накопления нуклеотидных  
замен у *Vishpera* по отношению к  
свободноживущим бактериям**

Гены	Насекомое-хозяин	
	<i>Shizapus graminum</i>	<i>Schlechtendalia chinensis</i>
16S рРНК	1.75	1.82
<i>trpA</i>	2.30	3.25
<i>trpB</i>	1.43	3.19
<i>trpC</i>	1.91	1.88
<i>trpD</i>	2.19	2.80
<i>trpE</i>	1.28	1.39



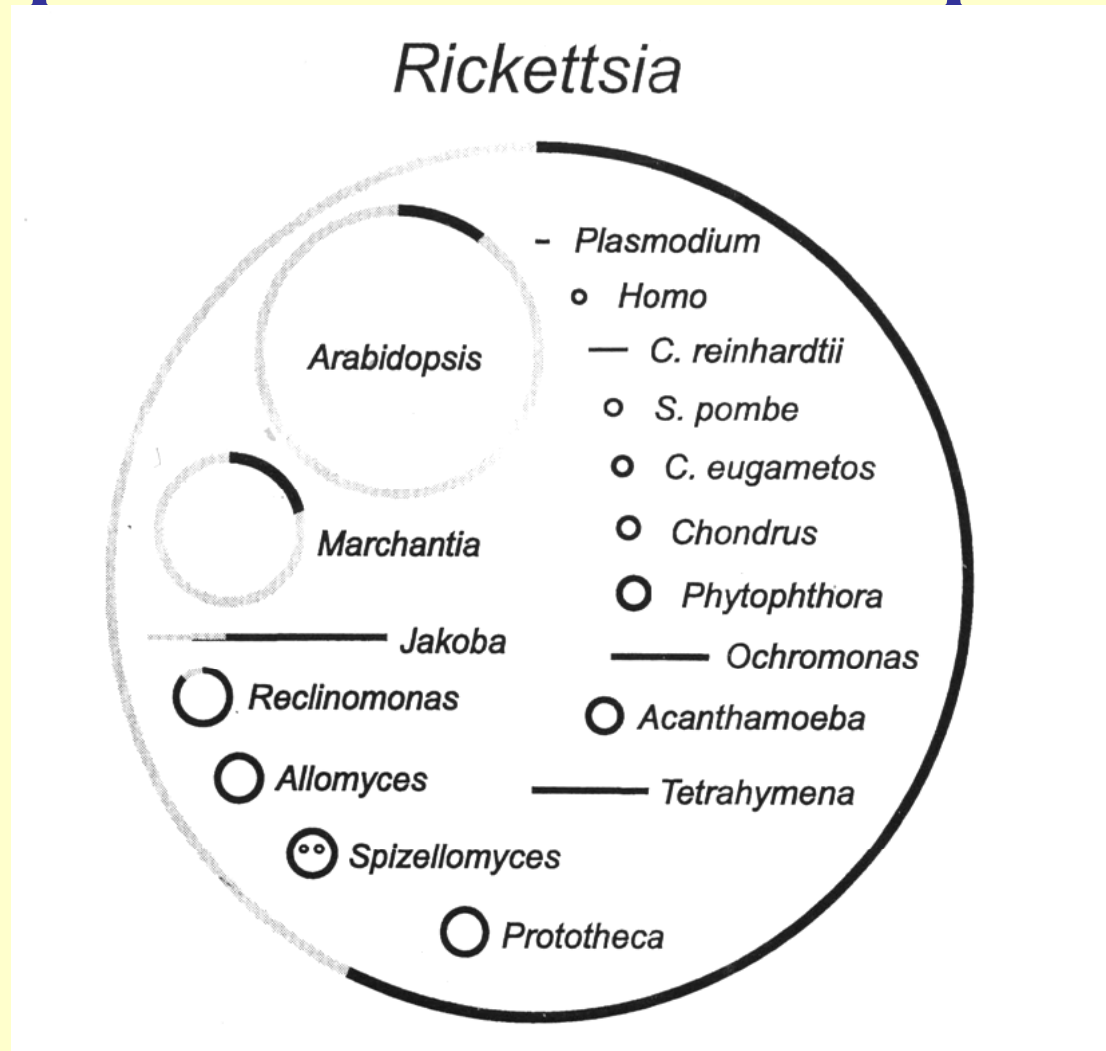
# Повышение скорости эволюции генов 16S рРНК у эндоцитобионтов насекомых

Эндоцитобионт (его хозяин)		Свободноживущий аналог	Соотношение количествов нуклеотидных замен
<i>Buchnera</i> (тли)	$\gamma$	<i>Escherichia, Aeromonas</i>	1.75-1.82
Не классифицирован (червецы)	$\beta$	<i>Rhodopseudomonas, Nitrosolobus</i>	1.64-1.81
Не классифицирован (белокрылки)	$\gamma$	<i>Oceanospirillum, Escherichia</i>	1.68-1.81
<i>Wigglesworthia</i> (муха це-це)	$\gamma$	<i>Escherichia, Proteus</i>	1.76-1.97
<i>Wolbachia</i> (разные насекомые)	$\alpha$	<i>Agrobacterium, Erythrobacter</i>	1.88-2.03
Среднее			1.82

## Сравнение генных репертуаров у свободноживущих и симбиотических бактерий

Функции генов	% генов от их общего числа		
	<i>Escherichia coli</i>	<i>Buchnera aphidicola</i>	<i>Mycoplasma genitalium</i>
Транспорт	10.0	3.1	6.9
Регуляция	4.2	1.2	1.0
Метаболизм нуклеотидов	1.4	5.8	4.0
Энергетический обмен	5.7	8.7	6.9
Биосинтез аминокислот	3.1	9.4	0
Всего генов	4289	583	480

# Относительные размеры геномов различных митохондрий



Темным цветом обозначен суммарный размер последовательностей ДНК, кодирующих известные функции

## Варьирование организации митохондриальных геномов

Параметры генома	Простейшие	Грибы	Животные	Наземные растения
Размер, т.п.н.	6-100	19-100	16-20	187-367
Число генов	5-89	24-43	19-37	54-71
% кодирующей ДНК	61-96	41-83	93-95	46-65

### Число информационных генов, кодирующих

РНК-полимеразу	0-4	0	0	0
рРНК	2-3	2	2	3
тРНК	0-27	8-26	2-22	18-27
Рибосомные белки	0-27	0-1	0	7-16

# Эволюция митохондрий

## Утрата генов

- ✓ без функциональной компенсации  
(промежуточный обмен, поверхностные структуры)
- ✓ функцию выполняет ядерный ген (тРНК,  
рибосомные белки)

## Перенос генов в ядро

- ✓ цитохромоксидазы, мембранные белки

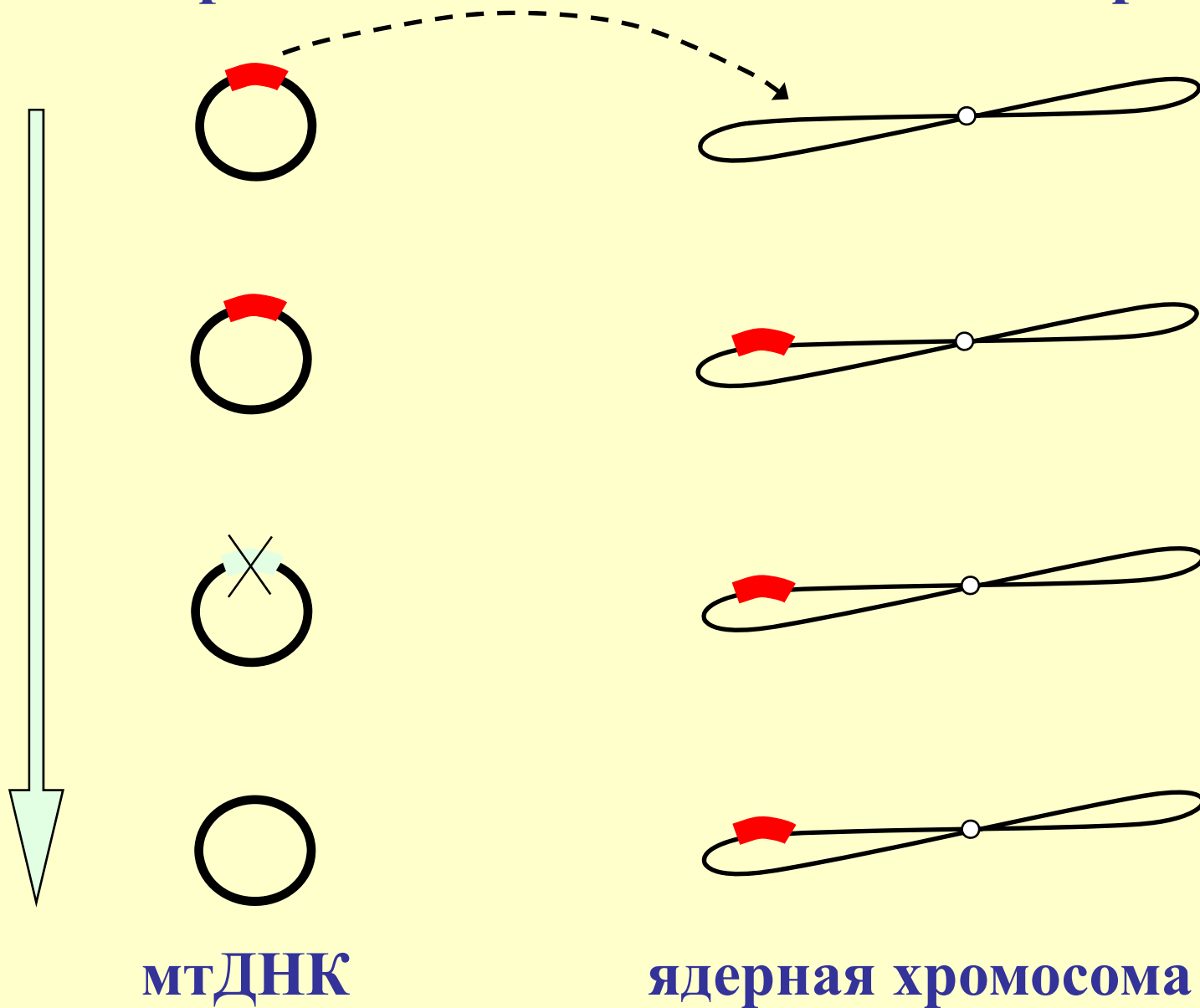
## Импорт генетической информации

- ✓ из ядра (интроны)
- ✓ из пластид (тРНК)

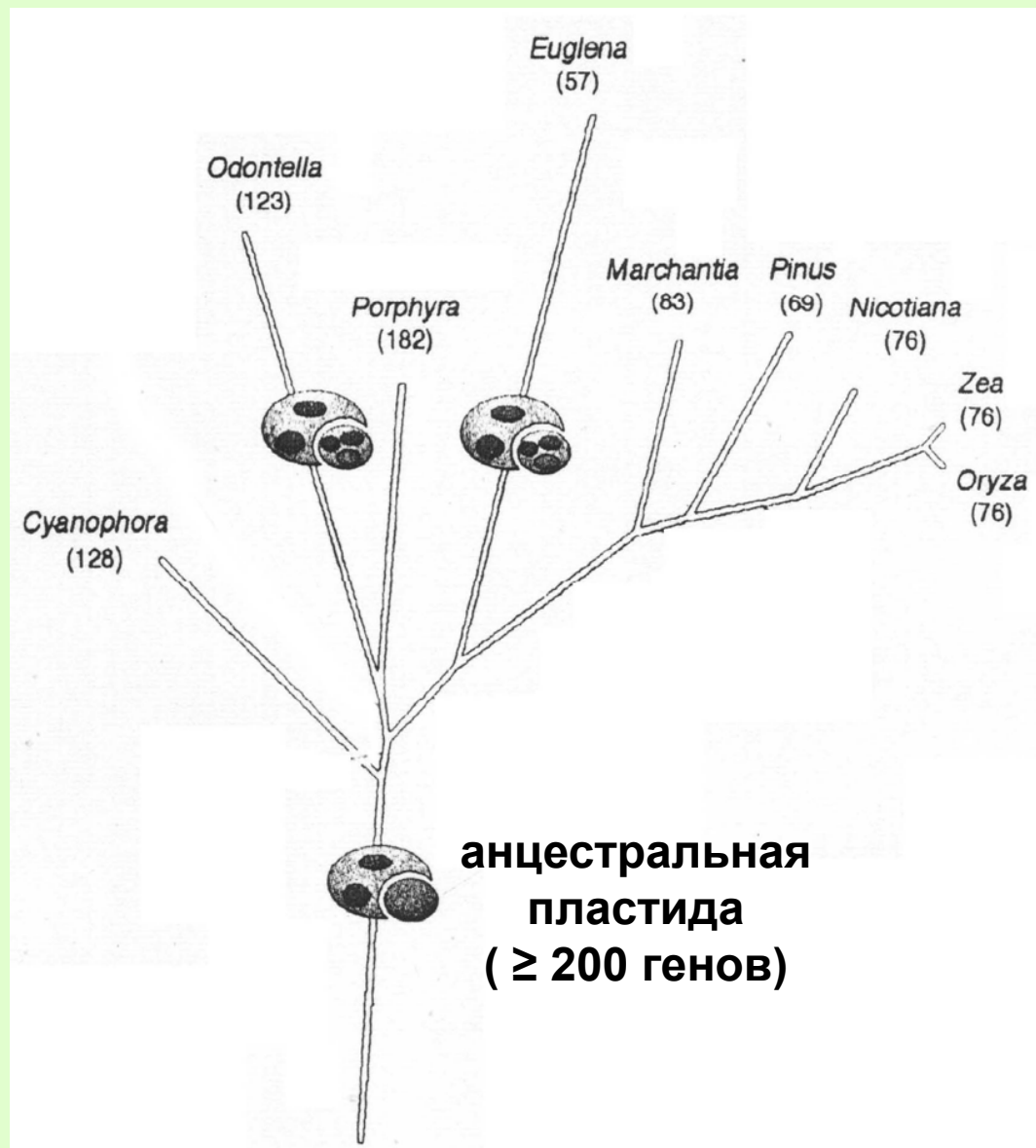
## Амплификация некодирующих последовательностей (у растений)



# Закрепление в ядерной хромосоме гена *cox2*, перенесенного из генома митохондрии



# Эволюция пластид



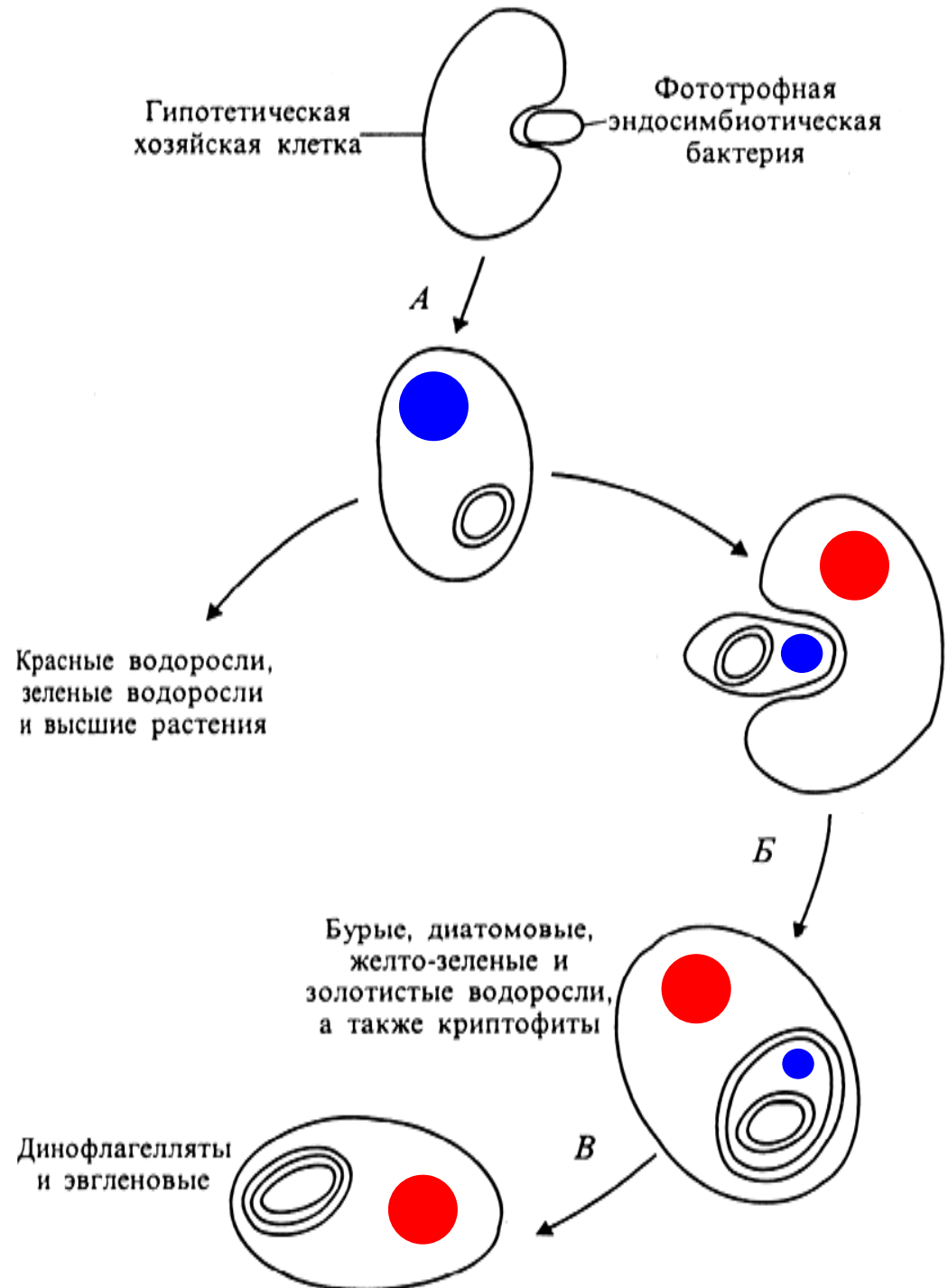
цианобактерии (> 2000 генов)

# Происхождение различных типов пластид

**А. Первичный эндосимбиоз (пластида с 2 мембранами)**

**Б. Вторичный эндосимбиоз (пластида с 4 мембранами и нуклеоморфом)**

**В. Утрата одной из пластидных мембран**



# Эволюция внеядерных геномов у растений

Свойства	Органеллы	Водоросли		Наземные растения	
		<i>Mesostigma</i>	<i>Chaetosphaeridium</i>	<i>Marchantia</i>	<i>Arabidopsis</i>
Число генов	Пластиды	136	125	120	110
	Митохондрии	65	67	69	50
Размер генома, т.п.н.	Пластиды	118.4	131.2	121.0	154.5
	Митохондрии	42.4	56.6	186.6	366.9
Число интронов	Пластиды	0	18	20	21
	Митохондрии	7	11	32	23

# Типы генома симбиотических бактерий

Зависимость симбионта от хозяина	Тип генома	Особенности генома
<p><b>Экологически облигатная</b> (бактерии циркулируют между экологическими нишами в системах “хозяин-среда”)</p>	<p><b>Мультипотентный</b> (ризобии, агробактерии, шигеллы)</p>	<p><b>Увеличенный размер</b>, несколько крупных генофоров, много мобильных элементов</p>
<p><b>Генетически облигатная</b> (утрачена способность к автономному существованию)</p>	<p><b>Редуцированный</b> (<i>Buchnera</i>, <i>Rickettsia</i>, <i>Chlamydia</i>, <i>Mycoplasma</i>)</p>	<p><b>Сниженный размер</b> (450-1500 т.п.н.); утрата генов, кодирующих транспорт, регуляцию и метаболизм</p>
<p><b>Абсолютная</b> (утрачена биологическая индивидуальность)</p>	<p><b>Рудиментарный</b> (пластиды, митохондрии)</p>	<p><b>Резко сниженный размер</b> (менее 400 т.п.н.); утрата генов, кодирующих матричные процессы</p>



# Симбиогенная эволюция (от автобиолиза к симбиозу)



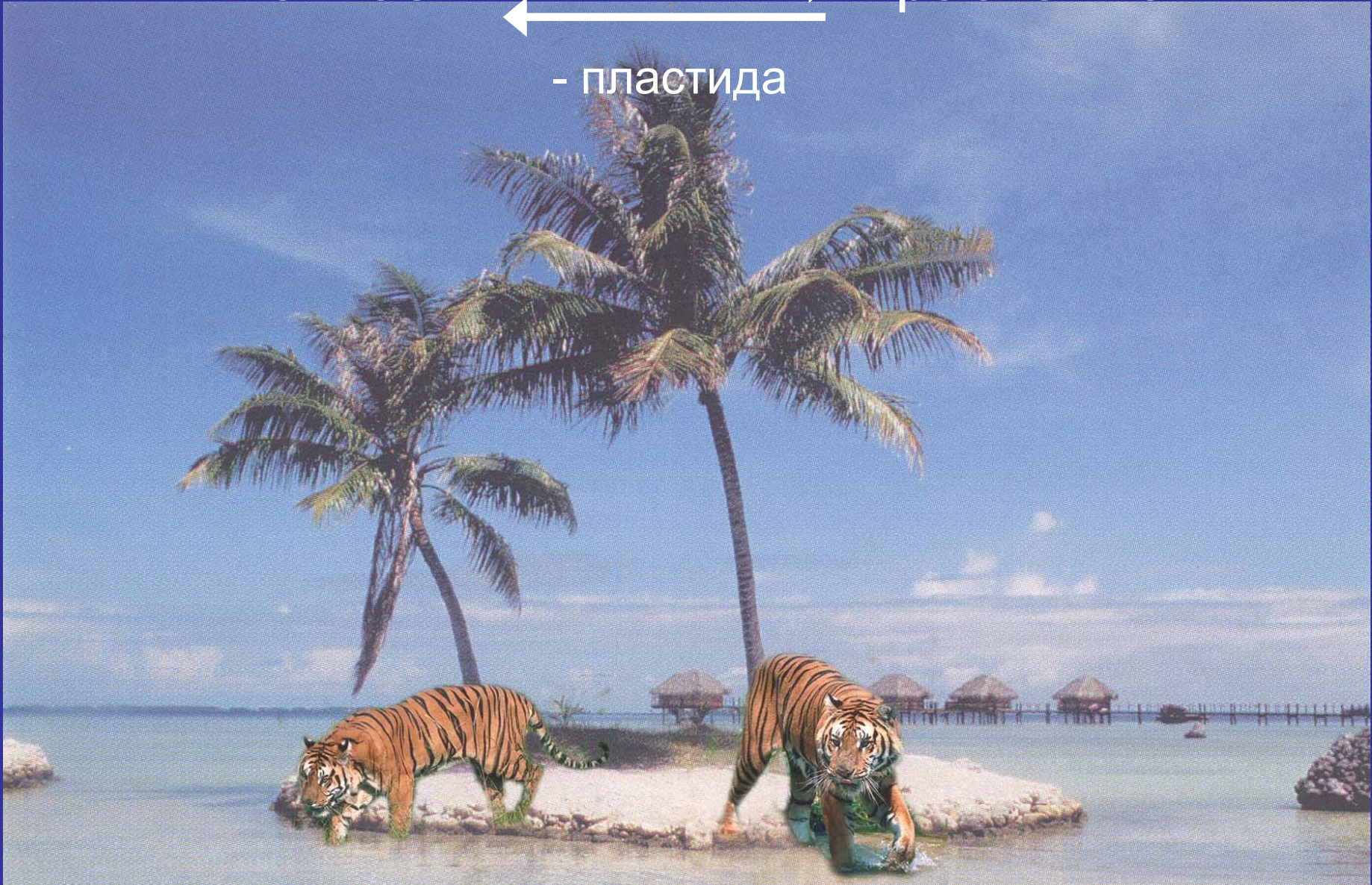
ЖИВОТНОЕ

+ пластида



растение

- пластида

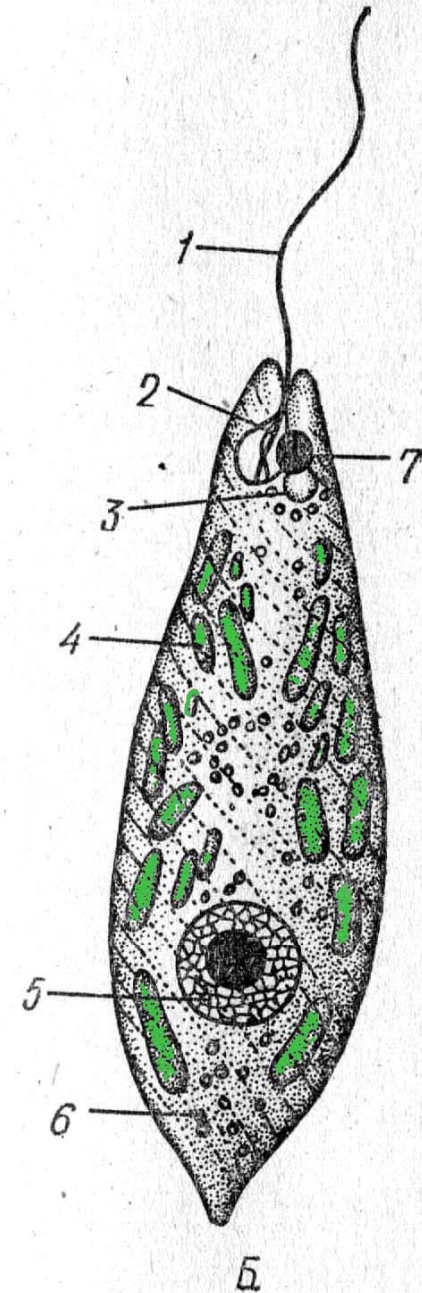
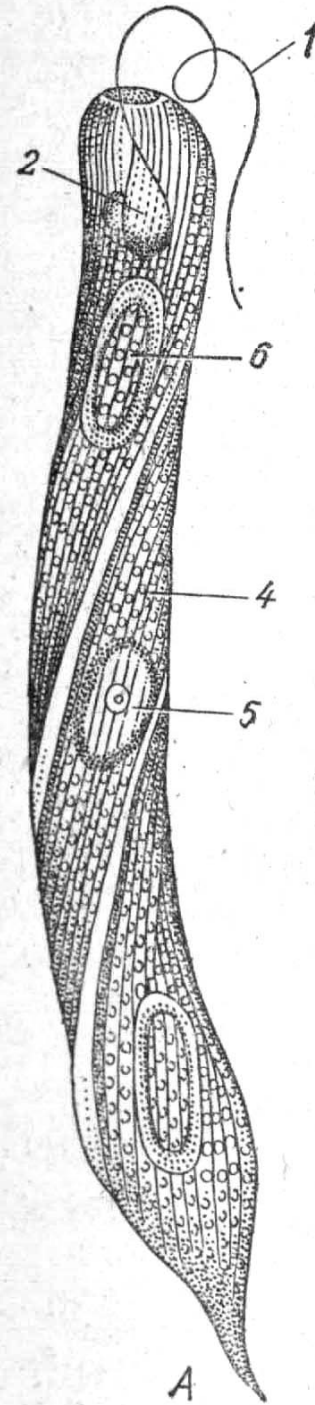




**Фототрофные  
евглены с  
хлоропластами (4):**

**А – *Euglena oxyuris***

**Б – *Euglena viridis***



# Пластиды *Euglena*

- ✓ Полная утрата без снижения жизнеспособности (УФ-лучи, антибиотики, тепловой шок)
- ✓ Три мембраны (возникли из зеленых водорослей)
- ✓ Сильно редуцированный геном (57 генов)
- ✓ Сходство с пластидами гетеротрофа *Astasia*

## Плазмиды, контролирующие фитопатогенные свойства бактерий

Бактерии	Симптомы	Хозяева	Кодируемые признаки (гены)
<i>Pseudomonas syringae</i>	Гнили, увядания, опухоли, некрозы	Разные растения	<i>avr</i> , <i>vir</i> , синтез коронатина или фитогормонов
<i>Xanthomonas campestris</i>	Гнили, увядания	Перец, хлопок	<i>avr</i>
<i>Erwinia herbicola</i>	Галлы	<i>Gypsophila</i>	<i>hrp</i> , синтез фитогормонов
<i>Erwinia amylovora</i>	Некрозы	Яблоня, груша	Синтез тиамин и экзополисахаридов
<i>Burkholderia cepacia</i>	Мягкие гнили	Лук	Синтез полигалактуроназы
<i>Ralstonia solanacearum</i>	Вилт	Картофель, томат, банан	<i>vir</i>
<i>Agrobacterium tumefaciens</i> , <i>A. rhizogenes</i>	Корончатые галлы, бородачатые корни	Разные двудольные	Синтез фитогормонов и опинов, перенос Т-ДНК



# Ядерный контроль активности пластидных генов

## Ядерные белки

