

ORIGIN OF EUKARYOTIC CELLS

I. S. KULAEV

At present, the most popular hypothesis of the origin of eucaryotic cells is a sufficiently substantiated view of their formation by multiple endosymbiosis of various prokaryotes, pertaining to bacteria and archea, in the course of evolution during the first 1,5–2 billion years of their existence on the Earth. The nature of the host cell, to which prokaryotic precursors of eukaryotic organelles are attached is still the most disputable issue.

Наиболее популярной и обоснованной гипотезой происхождения эукариотических клеток является в настоящее время представление об их образовании путем многократно происходившего в процессе эволюции в течение первых 1,5–2 млрд лет существования на Земле живых клеток эндосимбиоза различных прокариот, относящихся к бактериям и археям.

© Кулаев И.С., 1998

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЭУКАРИОТИЧЕСКИХ КЛЕТОК

И. С. КУЛАЕВ

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

ВВЕДЕНИЕ

Все живые организмы на Земле обычно делят на *прокариот* и *эукариот* (от греч. карион — ядро). Главной особенностью прокариот является отсутствие у них в отличие от эукариот (эу — по-гречески истинный) полноценного клеточного ядра, покрытого мембраной. Кроме того, прокариотические клетки обладают единой мембранной системой, включающей как цитоплазматическую мембрану, или плазмалемму, так и различные выросты из нее, зачастую выполняющие специфические функции. Клетки прокариот имеют очень небольшие размеры, порядка 1 мкм.

Объем эукариотических клеток, содержащих полноценное ядро, в 800–1000 раз больше объема клеток прокариот. В связи с этим для нормального выполнения жизненных функций клеткам эукариот необходим гораздо больший мембранный аппарат. Действительно, в эукариотической клетке выявлены разнообразные субклеточные структуры, окруженные независимыми от плазмалеммы и друг от друга мембранами. Эти структуры называются органеллами. Каждой органелле — митохондрии, хлоропласту (у растительных клеток), ядру, лизосомам, аппарату Гольджи и т.д. — присущи свои специфические функции в жизни клетки.

Следует сказать, что в последнее десятилетие с помощью молекулярно-биологических подходов получены убедительные доказательства того, что все живые существа должны быть разделены на три надцарства (домена): бактерии, археи и эукариоты [1]. Причем первые два домена — бактерии и археи — являются прокариотами. С помощью молекулярно-биологических подходов были получены весомые доказательства в пользу того, что бактерии и археи возникли на Земле от общего предка — так называемого прогенота — около 4 млрд лет назад, а эукариоты имеют более позднее происхождение [1]. По данным палеонтологов, эукариоты, в частности дрожжеподобные организмы, появились на Земле примерно через 500 млн лет после прокариот. Причем, по современным представлениям (рис. 1), в возникновении эукариотических клеток, скорее всего, участвовали как бактерии, так и археи (совсем недавно их называли археобактериями). Наиболее популярной и достаточно обоснованной идеей происхождения эукариотических клеток в настоящее время [2] является идея многократного эндосимбиоза

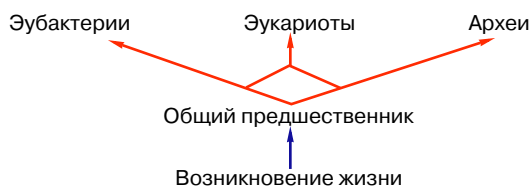


Рис. 1. Филогенетическое древо, полученное на основе данных молекулярной биологии (по: Т. Oshima, 1994)

различных прокариот. По представлениям известных микробиологов А. Ключивера и К. Ван Ниля [3], именно у древних прокариот произошел отбор клеток с наиболее экономичными и зачастую полифункциональными биохимическими реакциями, ставшими основой важнейших путей метаболизма. Эти метаболические пути, с одной стороны, явились универсальной основой обмена веществ всех живых существ, а с другой – дали начало формированию специфических биохимических реакций, характерных для организмов, обитающих в тех или иных экстремальных условиях существования. Первичные анаэробные прокариоты отличались, по-видимому, гетеротрофным типом питания за счет синтезированных абиогенно органических веществ. Они должны были достаточно быстро обеднить среду обитания необходимой им пищей.

По мнению американских ученых Б. Альбертса, Дж. Уотсона и др. [2], решение проблемы питания первичных протобионтов (анаэробных прокариот) в условиях истощенной органическими веществами окружающей среды могло быть достигнуто по крайней мере двумя независимыми путями. Во-первых, за счет усвоения имевшихся в атмосфере Земли необходимых для жизни источников углерода (CO_2) и азота (N_2). Для того чтобы ввести в обмен веществ эти стабильные, термодинамически устойчивые соединения атмосферы, необходима была энергия. Первичные анаэробные организмы выработали механизмы улавливания и использования для биосинтетических целей химической и солнечной энергии. В той форме, в которой эти процессы существуют сейчас на Земле, они получили названия *хемосинтеза* и *фотосинтеза*. Большинство исследователей предполагают, что первыми фотосинтетиками на Земле явились предки современных цианобактерий – синезеленых водорослей (см. статью Б.В. Громова “Цианобактерии в биосфере”: Соросовский Образовательный Журнал. 1996. № 9. С. 33–39.). Важно отметить, что и в настоящее время цианобактерии являются теми организмами, в результате жизнедеятельности которых углекислый газ и азот атмосферы включаются в значительном количестве в органические соединения и поступают в биосферу. Цианобактерии являлись и являются наиболее автономно живущими организмами, способными

фиксировать и CO и N_2 . Причем, по-видимому, основные механизмы, с помощью которых происходит питание этих организмов (называемое автотрофным), существенно не изменились на протяжении нескольких миллиардов лет.

Важно отметить, что именно примитивные фотосинтезирующие анаэробные бактерии кардинально изменили состав земной атмосферы, которая с появлением фотосинтеза превратилась из практически лишенной молекулярного кислорода смеси газов в атмосферу, содержащую 21% кислорода. Появление кислорода в земной атмосфере имело решающее значение для дальнейшего развития жизни на Земле. Можно думать, что после возникновения в земной атмосфере кислорода какая-то часть первичных анаэробных прокариот (бактерий и архей) была вынуждена для своего выживания искать специальные экологические ниши, где сохранялись анаэробные условия, ввиду большой токсичности для них кислорода или каким-то образом адаптироваться к нему, развить систему ферментов, способных утилизировать кислород для более эффективного окисления пищи. Таким образом, могли возникнуть более быстро растущие и размножающиеся на Земле аэробные прокариотические организмы. Эти живые организмы приобрели возможность более полно окислять органические соединения, в первую очередь углеводы. В частности, глюкоза при отсутствии кислорода у анаэробных бактерий и архей могла окисляться далеко не полностью: например, до масляной и молочнокислот или этилового спирта, тогда как конечными продуктами полного окисления являются H_2O и CO_2 . Этот процесс, называемый дыханием, приводил к извлечению из молекулы сахара гораздо большего количества энергии, аккумулируемой в клетках в форме богатых энергией фосфорных соединений (неорганических полифосфатов, пиррофосфата, АТФ и др.).

Во-вторых, Альбертс, Уотсон и др. [2] считают, что другой важнейший этап развития жизни на Земле связан с появлением у анаэробных прокариот в условиях сильного обеднения среды обитания пищевыми ресурсами (органическими соединениями) способности к поеданию друг друга (фагоцитоз). По предположению этих авторов, при фагоцитозе одних организмов другими анаэробные прокариоты могли вступить в симбиоз с поглощенными ими аэробными клетками, образуя с ними взаимовыгодную ассоциацию. Фагоцитированные таким образом аэробные клетки могли быть не утилизированы в качестве пищи, а оставлены внутри клетки-хозяина для более полного и эффективного окисления органических веществ. Это, безусловно, могло дать большие преимущества таким клеткам-хозяевам в борьбе за существование.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ГИПОТЕЗЫ ОБ ЭНДОСИМБИОТИЧЕСКОМ ПРОИСХОЖДЕНИИ ЭУКАРИОТИЧЕСКИХ КЛЕТОК

Сама идея о симбиозе, то есть образовании взаимовыгодной ассоциации двух и более организмов, возникла в России во второй половине XIX столетия. Еще в 1867 году была опубликована работа А.С. Фаминцына о том, что лишайники являются взаимовыгодной ассоциацией двух организмов — грибов и водорослей. Само название этого явления — симбиоз — было введено в литературу Де Бари через несколько лет после работы Фаминцына [4]. Опираясь на свои исследования и работы А.Ф. Шимпера в Германии, показавшего способность хлоропластов к саморепликации в клетках растений, Фаминцын в 1907 году опубликовал книгу, в которой сделал предположение о том, что хлоропласты могут являться одноклеточными водорослями — симбионтами растений [4]. Эта идея была поддержана и развита далее К.С. Мережковским и Б.М. Козо-Полянским в 20-х годах нашего столетия. Причем в этих работах было предположено, что не только хлоропласты, но и митохондрии являются симбионтами, так как и те и другие способны к саморепликации в клетках высших растений (см. предисловие Б.М. Медникова к [5]). Однако об этой гипотезе как весьма экстравагантной долгое время даже не упоминали. О ней снова вспомнили только после того, как в конце 50-х — начале 60-х годов биохимики получили данные о содержании в хлоропластах растений и митохондриях, выделенных из разных организмов [5], ДНК, отличной от ДНК ядер этих биологических объектов и похожей на ДНК прокариот (в частности, она имела кольцевое строение). Кроме того, в лаборатории Н.М. Сисакяна и других научных группах было установлено наличие в хлоропластах растений рибосом прокариотического типа. Процесс биосинтеза белка в хлоропластах и митохондриях по некоторым чертам был весьма схож с таковым у бактерий и существенно отличался от биосинтеза белка, происходящего на цитоплазматических рибосомах эукариотических клеток. Хлоропласты и митохондрии оказались близки бактериальным клеткам по другим биохимическим признакам (в частности, по наличию в их мембранах специфически построенного фосфолипида — кардиолипина, характерного только для мембран бактерий и полностью отсутствующего в плазматической мембране эукариот). Однако биохимики, а также специалисты, работающие в области молекулярной и клеточной биологии, получили довольно большое число аргументов против этой гипотезы. Главным из них была очень слабая автономия жизнедеятельности, и в первую очередь процесса биосинтеза белка, в хлоропластах и митохондриях. Оказалось, что и в митохондриях и в хлоропластах синтезируется только сравнительно малая часть необходимых для

их формирования и функционирования белков (в первую очередь ферментов).

Еще одним импульсом к пристальному рассмотрению гипотезы об эндосимбиотическом происхождении эукариотических организмов послужили работы и идеи американской исследовательницы Лин Маргелис [5]. Она, в частности, выявила очень большую иммунологическую, то есть структурную, близость жгутиков и некоторых элементов цитоскелета эукариотических клеток (отсутствующих у прокариот) со спирохетами — бактериями, обладающими спиралевидной формой клеток. Эти факты позволили Маргелис предположить, что цитоскелет и жгутики эукариотической клетки, возможно, произошли от спирохетоподобных прокариот. Сравнительно недавно было показано, что АТФаза — один из универсально распространенных во всех живых организмах АТФ-утилизующий фермент, выделенный из вакуолей дрожжей, — по своей структуре резко отличается от АТФаз других субклеточных органелл этих низших эукариот и практически идентичен АТФазе некоторых архей. На этом основании выдвинуто предположение, что предшественниками вакуолей низших эукариот являлись древние прокариоты, принадлежащие к археям и вступившие в симбиотические отношения с хозяйской клеткой. Недавно в нашей лаборатории было показано, что другой фермент — полифосфатаза (утилизующий неорганические полифосфаты), — выделенный из разных органелл дрожжей (ядер, митохондрий, клеточной оболочки, цитозоля и вакуолей), обладает совершенно различными характеристиками и свойствами [6]. Эти данные также свидетельствуют в пользу того, что все или по крайней мере многие внутриклеточные структуры эукариотических клеток имеют разное происхождение.

РЕШАЮЩИЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЭНДОСИМБИОТИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ ХЛОРОПЛАСТОВ И МИТОХОНДРИЙ

Наиболее существенные доказательства происхождения важнейших органелл эукариотических клеток — хлоропластов и митохондрий из прокариот получены в последние годы при изучении структуры одного из наиболее консервативных (в отношении возможности изменений в процессе эволюции) компонентов живых клеток — рибосомальных РНК. Выдающийся американский молекулярный биолог К. Воз с сотрудниками [1] показал уже в 80-х годах, что структура так называемой 16S РНК из рибосом хлоропластов растений совершенно непохожа на соответствующую ей 18S РНК из цитоплазматических рибосом растений и почти идентична структуре аналогичной РНК из некоторых цианобактерий.

В то же время эта группа исследователей установила, что 16S РНК рибосом, полученных из митохондрий разных эукариотических организмов, непохожа по своей структуре на 16S РНК рибосом из

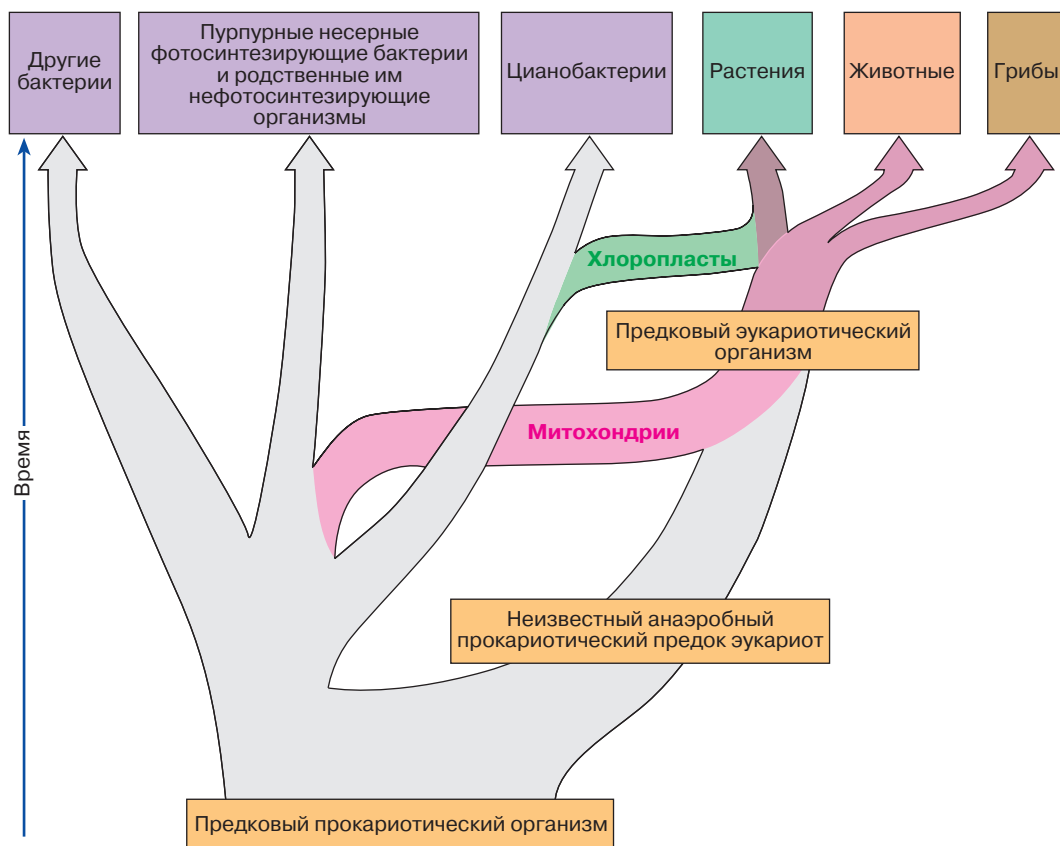


Рис. 2. Предположительная схема происхождения эукариот путем многократного симбиоза аэробных и анаэробных прокариот (по Альбертсу, Уотсону и др., 1986)

цитозоля тех же самых биологических объектов, но чрезвычайно схожа с 16S РНК некоторых бактерий, в частности бактерий рода *Parasoccus*. Интересно, что и набор дыхательных ферментов указанной бактерии очень похож на “дыхательный ансамбль” митохондрий животных.

Все эти данные достаточно ясно свидетельствуют в пользу большой вероятности эндосимбиотического происхождения эукариотических клеток. Уместно также сказать, что и по сей день явление эндосимбиоза чрезвычайно широко распространено в природе. Так, например, анаэробная амeba *Pelomyxa polustris*, которая в отличие от других эукариот не имеет митохондрий, содержит, однако, когда-то фагоцитированные ею аэробные бактерии-симбионты, выполняющие функцию митохондрий. Кроме того, известно, что на теле некоторых морских рыб и других животных часто поселяются светящиеся бактерии, которые не только сами получают большие преимущества для своей жизнедеятельности (в первую очередь из-за того, что им не нужно постоянно искать пищу), но и очень полезны для организмов-хозяев. Они, по-видимому, облегчают им жизнь и

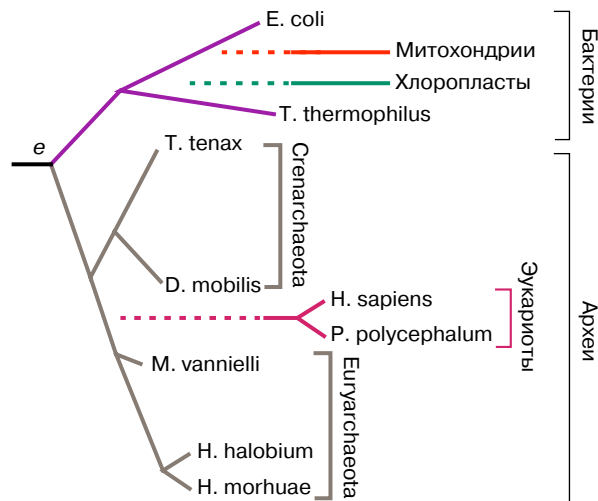


Рис. 3. Предположительная схема происхождения эукариотических клеток из хозяйской клетки древних архей и бактериальных предков митохондрий и хлоропластов (по: T. Oshima, 1994)

помогают ориентироваться среди “своих” и “чужих”. Существует и множество других примеров взаимовыгодного эндосимбиоза прокариот с различными эукариотическими организмами.

О ПРИРОДЕ КЛЕТКИ-ХОЗЯИНА

Все сказанное убедительно свидетельствует в пользу эндосимбиотического происхождения эукариотических клеток из гораздо меньших по объему (на несколько порядков) клеток прокариот. Однако самый главный и пока весьма туманный вопрос заключается в установлении природы хозяйской клетки. Ведь клетки эукариот обладают хорошо сформированным ядром, имеющим оболочку, а прокариоты такого ядра не имеют. Вместе с тем Л. Маргелис, например, считает, что роль хозяйских клеток, возможно, сыграли прокариоты – предше-

ственники современных бактерий, относящиеся к микоплазмам (очень примитивно построенным прокариотам, практически лишенным клеточных стенок).

Предположительная схема происхождения эукариот путем многократного симбиоза аэробных и анаэробных, фотосинтезирующих и нефотосинтезирующих прокариотических организмов, рассмотренная Альбертсом, Уотсоном и др. [2], представлена на рис. 2. На этой гипотетической схеме все как бы понятно, но остается неясным, откуда же или по крайней мере когда возникает клеточное ядро.

В последнее время появились и широко обсуждаются работы японского исследователя Т. Ошиму. На основании тщательного изучения структуры рибосомных 16S РНК многих про- и эукариот, в том числе и многих представителей до сих пор

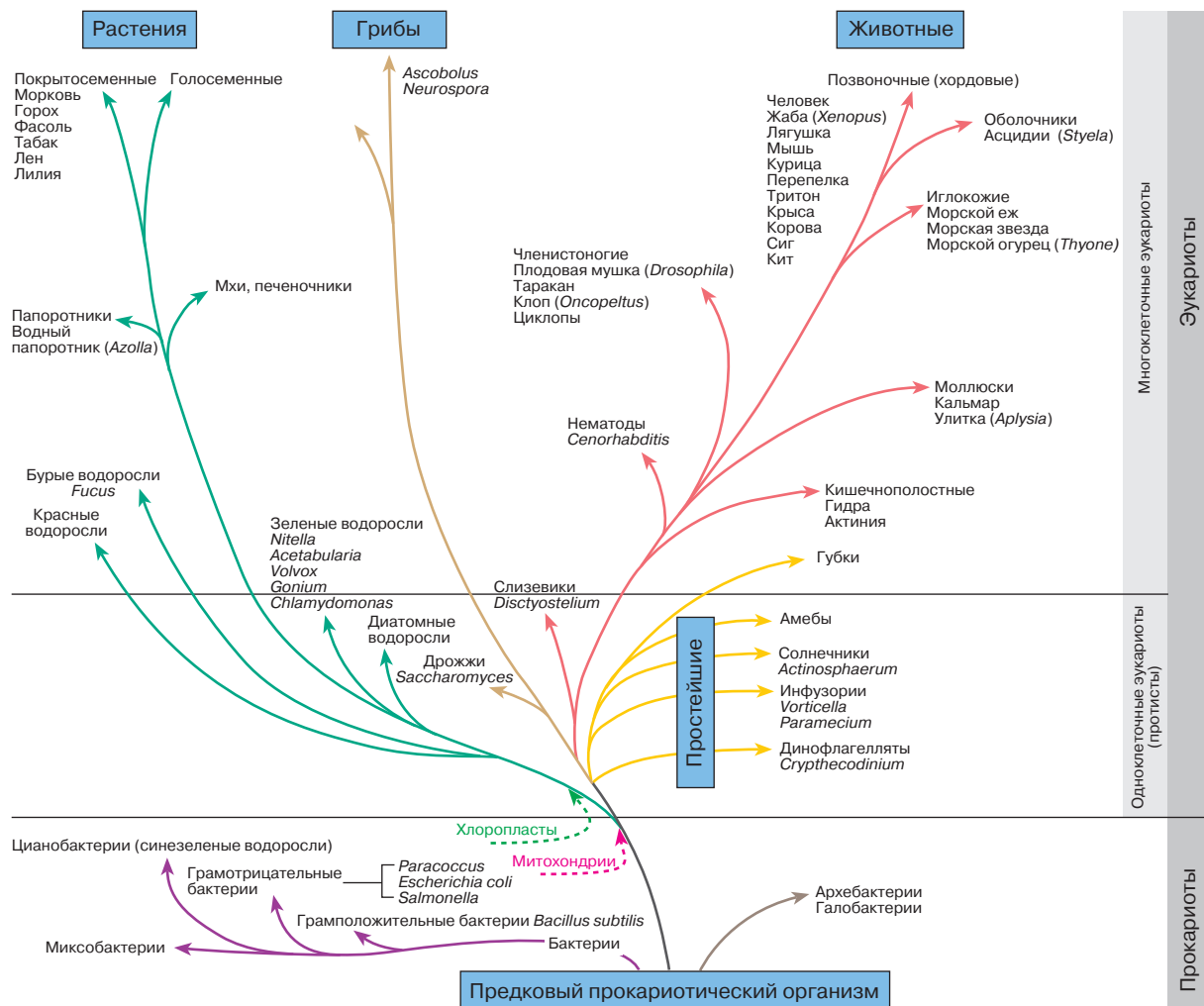


Рис. 4. Общая предположительная схема эволюционного родства и происхождения основных типов живых организмов (по Альбертсу, Уотсону и др., 1986)

малоизученного надцарства архей, этот автор приходит к выводу, что хозяйской клеткой являлся один из предков современных архей. Кстати, следует сказать, что у представителей именно этого надцарства (в отличие от бактерий) имеется очень много общих с эукариотами биохимических и молекулярно-биологических особенностей. На рис. 3 представлена схема происхождения эукариотических клеток по Ошиму. В его последних работах приводятся доводы в пользу того, что хозяйской клеткой при возникновении эукариот являлся предок архей, подобный одному из современных представителей этих древних прокариот — термоплазме. Каково будет окончательное решение проблемы установления природы хозяйской клетки, давшей начало эукариотическим клеткам в процессе множественного эндосимбиоза, покажут дальнейшие исследования. Примером очень осторожного отношения современных биологов к этому вопросу является гипотетическая схема (рис. 4), представленная Альбертсом, Уотсоном и др. [2].

ЛИТЕРАТУРА

1. *Woese C.R., Kandler O., Wheeliss M.L.* Towards a Natural System of Organisms: Proposal for the Domains Ar-

chaea, *Bacteria and Eucarya* // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1990. Vol. 87. P. 4576–4579.

2. *Альбертс Б., Брей Д., Льюис Дж. и др.* Молекулярная биология клетки: Пер. с англ. М.: Мир, 1986. Т. 1.

3. *Клюйвер А., Ван Ниль К.* Вклад микробов в биологию. М.: Изд-во иностр. лит., 1959.

4. *Хахина Л.Н.* Концепция А.С. Фаминцына о значении симбиоза в эволюции // Андрей Сергеевич Фаминцын. Л.: Наука, 1981. С. 165–181.

5. *Маргелис Л.* Роль симбиоза в эволюции клетки: Пер. с англ. М.: Мир, 1983.

6. *Кулаев И.С.* Неорганические полифосфаты и их роль на разных этапах эволюции // Соросовский Образовательный Журнал. 1996. № 2. С. 28–35.

* * *

Игорь Степанович Кулаев, профессор кафедры молекулярной биологии МГУ им. М.В. Ломоносова, член-корреспондент РАН, действительный член Нью-Йоркской академии наук, зав. отделом ИБФМ РАН. Автор более 500 научных трудов в зарубежных и отечественных журналах, нескольких монографий, патентов, учебных пособий.