

Неведомська, Євгенія Олексіївна (2015). Гіпотези походження еукаріотів [Текст] / Євгенія Олексіївна Неведомська // // Біологія і хімія в рідній школі. – №3. – 2015. – С. 9 – 11.

Анотація. На сьогодні існує багато гіпотез походження еукаріотів. У статті докладно розглянуто автогенетичну та ендосимбіотичну гіпотези. Крім поданих доказів на користь тієї чи іншої гіпотези, подано факти, які не пояснено цими гіпотезами. На початку ХХІ ст. на основі синтезу обох гіпотез — як автогенетичної, так і ендосимбіотичної, сформувалася синтетична гіпотеза походження еукаріотів, яку також подано у статті.

Ключові слова: еукаріоти; автогенетична гіпотеза; ендосимбіотична гіпотеза; синтетична гіпотеза.

Євгенія Неведомська, кандидат педагогічних наук, доцент кафедри анатомії і фізіології людини Інституту людини Київського університету імені Бориса Грінченка

Гіпотези походження еукаріотів

Існування прірви, яка відокремлює прокаріотів від еукаріотів (евкаріотів), не знаходила пояснень з погляду еволюційних постулатів, що їх сформулював у ХІХ ст. Роберт-Чарльз Дарвін (1809–1882). Згідно з теорією Р.-Ч. Дарвіна різноманітність органічного світу пов'язана з поступовим еволюційним процесом, передумовою для якого було виникнення безлічі пристосувальних ознак на основі випадкової спадкової мінливості, а рушійною силою — природний добір лише серед тих організмів, котрим ці нові ознаки забезпечували переваги в конкурентній боротьбі над іншими близькоспорідненими особинами. Тому згідно з поглядами класичного дарвінізму між типовими прокаріотами та типовими евкаріотами мали б існувати перехідні форми, яких, проте, навіть наприкінці ХХ ст. виявити не вдалося.

На сьогодні існує багато гіпотез походження еукаріотів, тому розглянемо основні з них.

Автогенетична гіпотеза походження еукаріотів

У ХІХ ст. та першій половині ХХ ст. переважна більшість біологів обминала питання походження еукаріотів, вважаючи, що вони виникли внаслідок дарвінівської еволюції, проте перехідні форми вимерли. Гіпотеза, що описувала походження еукаріотів за таким сценарієм, дістала назву автогенетичної (від грец. *autos* — сам і *genesis* — походження). Згідно з нею еукаріотична клітина утворилася внаслідок здатності плазматичної мембрани, або плазмолемі, до *інвагінацій* (від лат. *in* — в і *vagina* — піхва, оболонка), або *вп'ячувань*, які надалі замкнулися навколо ділянок плазмолемі з ферментами дихального ланцюга, фотосинтетичними пігментами, нуклеоїда, утворивши, відповідно, мітохондрії, пластиди та ядро. Розвиток системи інвагінацій мембран привів також до

виникнення ендоплазматичної сітки, комплексу Гольджі, лізосом тощо. Проте автогенетична гіпотеза не змогла пояснити чимало фактів: як виник мітоз та з'явилися мікротрубочки, чому мітохондрії та хлоропласти містять власну ДНК і розмножуються поділом, чому в мітохондріях та хлоропластах наявні легкі прокаріотичні рибосоми, чому поровий апарат мітохондрій і пластид подібний до порового апарату прокаріотів і відрізняється від порового апарату плазмолемі еукаріотів.

Ендосимбіотична гіпотеза походження еукаріотів

Наприкінці XIX ст. видатний російський ботанік та фізіолог рослин **Михайло Цвет** (1872–1919) на підставі спостережень за поділом хлоропласта та ядерця в зеленій водорості *Spirogyra* висунув припущення, що клітини рослин, можливо, становлять симбіотичний (від грец. *syμβiosis* — співжиття) утвір із клітини-хазяїна та бактеріальних внутрішньоклітинних симбіонтів, відомих як хлоропласти та ядерця [2].

На початку XX ст. гіпотезу про ендосимбіотичне (від грец. *endon* — усередині та *syμβiosis* — співжиття) походження еукаріотичної клітини докладно розробив російський ботанік **Костянтин Мережковський** (1855–1921) [3]. На підставі аналізу даних цитології (науки про клітину) та ліхенології (науки про лишайники) учений продемонстрував, як симбіози (форма спільного існування двох організмів різних видів, що зазвичай приносить їм обопільну користь) дали змогу надати еволюційному процесові не поступового, а стрибкоподібного характеру та зумовити виникнення еукаріотичної клітини, минаючи перехідні форми між типово прокаріотичним та еукаріотичним планами будови. Проте його робота не знайшла підтримки у широкого загалу біологів. Гіпотезу ендосимбіотичного походження еукаріотів називали «приголомшливим витвором людської фантазії», «непристойною темою в колі освічених біологів».

У 60-их роках XX ст. гіпотезу ендосимбіотичного походження еукаріотичної клітини заново сформулювала тоді ще молода американська дослідниця **Лінн Маргеліс (Маргуліс)** (1938–2011) [1]. Наводячи докази ендосимбіотичного походження мітохондрій та пластид, Л. Маргеліс широко використала дані електронно-мікроскопічних досліджень, яких ще не міг мати у своєму розпорядженні К. Мережковський.

Гіпотеза ендосимбіотичного походження еукаріотичної клітини, яку спочатку називали гіпотезою Маргеліс, викликала чимало запеклих дискусій та ініціювала цілу низку найрізноманітніших досліджень щодо її перевірки. Сама Л. Маргеліс, ознайомившись у 70-их роках з працями К. Мережковського, була настільки вражена збігом основних положень з її власними висновками, що запропонувала перейменувати гіпотезу, названу на її честь, на гіпотезу Мережковського. Нині роль симбіозів у походженні мітохондрій та пластид вважають доведеною, а перший варіант гіпотези ендосимбіотичного походження еукаріотичної клітини дістав у біології назву *гіпотези Мережковського* — *Маргеліс*, або *ортодоксальної ендосимбіотичної гіпотези*.

Згідно з гіпотезою Мережковського — Маргеліс еукаріотична клітина виникла внаслідок кількох ендосимбіозів. Гіпотетична прокаріотична анаеробна клітина (уркаріот), здатна до фагоцитозу, захопила, проте не перетравила, а зберегла в цитоплазмі аеробну гетеротрофну бактерію, яка надалі трансформувалася в мітохондрію. Далі клітина-хазяїн, що містила мітохондрію,

уступила в симбіоз із рухливою спірохетоподібною гетеротрофною бактерією, яка дала початок джгутикові. Після цього внаслідок автогенетичного процесу, пов'язаного з утворенням глибоких інвагінацій плазмолем, навколо нуклеоїда клітини-хазяїна утворилося ядро. Далі базальні тіла джгутиків трансформувалися в центри організації веретена поділу, унаслідок чого виник спочатку мітоз і його модифікація — мейоз — разом зі статевим процесом. Виникла перша гетеротрофна еукаріотична клітина.

Нащадки цієї клітини, еволюція яких пішла шляхом удосконалення фагоцитозу, дали початок тваринам. Ті ж нащадки, які еволюціонували в напрямку вдосконалення осмотрофного живлення, дали початок грибам. Симбіоз гетеротрофної еукаріотичної клітини із синьо-зеленою водорістю привів до появи рослин, оскільки симбіотична синьо-зелена водорість надалі трансформувалася в пластиду.

Численні перевірки ендосимбіотичної гіпотези, проведені із широким використанням електронної мікроскопії та мікрохімічних методів, з одного боку, не підтвердили низку положень ортодоксальної ендосимбіотичної гіпотези, зокрема положення про симбіотичне походження джгутика. З другого боку, молекулярні дослідження, здійснені в 90-их роках XX ст., істотно змінили погляди на час виникнення ядра: досліді підтвердили автогенетичну гіпотезу, і навіть більше — показали, що на довгому шляху, який урешті-решт привів до появи на Землі еукаріотів, однією з перших подій була саме поява морфологічно оформленої ядерної оболонки.

Таким чином, на початку XXI ст. теорія походження еукаріотів сформувалася на основі синтезу обох гіпотез — як автогенетичної, так і ендосимбіотичної.

Синтетична гіпотеза походження еукаріотів

У створенні сучасної системи органічного світу та розвитку уявлень про походження й напрямки еволюції еукаріотів надзвичайно важливу роль відіграли молекулярно-систематичні дослідження різних груп водоростей та грибів, а також найпростіших, здійснені в 90-их роках XX ст. Методами молекулярної таксономії доведено, що найпримітивнішими еукаріотами є невелика група одноклітинних гетеротрофних джгутиконосців — діпломонади, оксимонади та ретортамонади, у яких немає мітохондрій, проте наявні морфологічно оформлене ядро, ендоплазматична сітка, джгутики, яким властиві мітоз, мейоз та статевий процес. За результатами аналізу низки генів (передусім того, що кодує малу субодиницю рибосомальної РНК), ці джгутиконосці виявилися більш спорідненими з архебактеріями, ніж з еубактеріями.

Нині вважають, що першим кроком на шляху виникнення еукаріотів було утворення в гіпотетичного прокаріотичного прашура — уркаріоти — численних внутрішніх інвагінацій плазмолем, які, з одного боку, замкнули прокаріотичний нуклеоїд у двомембранну оболонку (тобто утворили морфологічно оформлене ядро), а з другого, — привели до утворення ендоплазматичної сітки та похідного від неї комплексу Гольджі, а також травних вакуолей та їхніх похідних — лізосом.

На другому етапі внаслідок горизонтального перенесення гена, що кодує білок тубулін від спірохетоподібних бактерій, примітивні еукаріоти набули здатності до синтезу тубулінових мікротрубочок. Нині в біологів немає одностайної думки стосовно того, який комплекс органел виник раніше —

ядерний чи мікротрубочковий. Щодо цього існують дві альтернативні гіпотези — про первинність ядра й вторинність мікротрубочкової системи, і навпаки. Як наслідок, в еукаріотів виник цитоскелет, джгутики з базальними тілами, веретено поділу, мітоз. Надалі базальні тіла джгутиків у частини представників трансформувалися в клітинний центр, а порушення нормального мітозу (зокрема скорочення інтерфази) привели до виникнення мейозу й пов'язаного з ним статевого процесу. Групу первинно безмітохондріальних еукаріотів нині розглядають як перше, найпримітивніше царство еукаріотів — *Nupochondria* (домітохондріальні, або гіпохондріати). Усі гіпохондріати є одноклітинними гетеротрофами із тваринною стратегією живлення.

На третьому етапі еукаріотична клітина утворила симбіотичний комплекс із прокаріотичною клітиною, схожою на сучасні альфа-протеобактерії. Ця прокаріотична клітина надалі трансформувалася в мітохондрію. За результатами як цитологічних, так і молекулярних досліджень, найдавнішими мітохондріальними еукаріотами вважають ті, що мають мітохондрії з особливими дископодібними кристами. Групу мітохондріальних еукаріотів із дископодібними кристами прийнято кваліфікувати як таксон рангу царства *Discicristates* (Дискокрістати). В основі царства Дискокрістат перебувають первинногетеротрофні організми.

На четвертому етапі еукаріоти розділилися на дві великі групи. Одна з цих груп має мітохондрії з трубчастими кристами й утворює царство *Tubulocristates* (Тубулокрістати, Трубочастокристні), друга — мітохондрії з переважно пластинчастими кристами, становить царство *Platyrcsitates* (Платикрістати, Пластинчастокристні). Як і в дискокрістат, в основі філетичної еволюції, або філ (від грец. *phyle* — рід, плем'я — еволюція групи організмів, яку характеризує прогресивне пристосування особин наступних поколінь під дією добору), тубуло-та платикрістат лежать первинногетеротрофні організми із тваринною стратегією живлення.

На п'ятому етапі в еукаріотичному світі з'явилися перші рослини. За молекулярними та цитологічними даними, ця подія пов'язана із симбіозом гетеротрофної еукаріоти-платикрістати з фотоавтотрофним прокаріотом — синьо-зеленою водорістю. Унаслідок цього симбіозу утворилася пластида, одягнена двома мембранами, яка отримала назву первинносимбіотичної пластиди. Подальша дивергенція (розходження) організмів з первинносимбіотичними пластидами зумовила виникнення в межах філи платикрістат групи фотоавтотрофних відділів, які утворили підцарство *Plantae* — Рослини. Дивергенція гетеротрофних платикрістат за типами живлення зумовила виникнення, з одного боку, відділів з осмотрофним живленням — підцарства *Fungi* (Гриби), з другого, — таксонів з фаготрофним живленням, що становлять підцарство *Animalia* — Тварини.

Велика радіація тубулокрістат відбувалася майже паралельно з платикрістатами, проте була пов'язана не стільки з еволюцією за типами живлення, скільки з еволюцією клітинних покривів та джгутикового апарату. В основі тубулокрістат залишилися амебоподібні організми, які становлять підцарство *Ameboflagellates* (Амебо-флагеляти). Дві більш розвинені філи становлять, з одного боку, таксони зі специфічними, альвеольованими покривами — *Alveolates* (Альвеоляти), з другого, — таксони зі специфічними

субмікроскопічними тричленими волосками на поверхні клітин або джгутиків (т. зв. ретронемами) — Stramenopiles (Страменопіли).

Список використаних джерел

1. Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. — М.: Мир, 1983. — 352 с.
2. Сенченкова Е. М. Михаил Семёнович Цвет. 1872—1919 / АН СССР. — М.: Наука, 1973. — 307 с. — (Научно-биографическая серия).
3. Теория двух плазм, как основа симбиогенезиса, нового учения о происхождении организмов / Проф. К. С. Мережковский. — Казань : Типо-литография Императорского университета, 1909. — 102 с.