

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ
ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ВОРОНЕЖСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ»

ЭВОЛЮЦИЯ ГЕНОМА И КОЭВОЛЮЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Учебное пособие

Составители:
М.Н. Назарова,
Е.В. Богданова

Издательско-полиграфический центр
Воронежского государственного университета
2010

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
1. Сходство основных процессов жизнедеятельности у представителей органического мира	6
2. Основные концепции происхождения клеток эукариот	7
2.1. Методологическая основа аутогенной и симбиотической концепции	7
2.2. История развития симбиотической концепции	7
2.3. Экспериментальное подтверждение возможности симбиотического происхождения эукариотической клетки и слабые места этой концепции	8
3. Прокариоты и эукариоты как представители двух надцарств живой природы	10
3.1. Различия между надцарствами прокариот и эукариот	10
3.2. Прокариоты и эукариоты – разные линии эволюции	12
3.3. Типы корреляций и их роль в усложнении организации эукариот	13
4. Многоуровневая организация генома эукариот	14
4.1. Генный уровень	14
4.1.1. Гены и регуляция их экспрессии	14
4.1.2. Генные мутации	19
4.2. Хромосомный уровень организации генетического материала	20
4.2.1. Хромосома как эволюционно сложившаяся структура	20
4.2.2. Структурные перестройки хромосом	23
4.3. Геномный уровень организации генетического материала	28
4.3.1. Понятие о генотипе, норме реакции и модификационной изменчивости	28
4.3.2. Экспрессивность и пенетрантность	31
4.3.3. Поддержание постоянства кариотипа в ряду поколений клеток и рекомбинация наследственного материала	32
4.3.4. Геномные мутации	34
4.3.5. В-хромосомы эукариот, их структурные и функциональные особенности, механизмы возникновения и роль в эволюции	36
4.3.5.1. Морфологические особенности В-хромосом, их число и поведение при клеточном делении	36

1. Сходство основных процессов жизнедеятельности у представителей органического мира

Проблема прогрессивного развития органического мира (**арогенез**) является одной из центральных в современной биологии. Особое место в проблеме прогресса принадлежит вопросу об усложнении организации. Так, например, в процессе эволюции происходило изменение генома. **Геном** является информационным центром всего живого. Он представляет собой совокупность генов гаплоидного набора хромосом данного вида, включая как кодирующие, так и некодирующие последовательности ДНК с неизвестными пока функциями. Геном, по определению Жимулева (2003), – это вся ДНК в гаплоидном наборе хромосом данного вида. Клаг и Каммингс (2007) рассматривают геном как совокупность всех генов данной особи.

Изменения генома привели к появлению живых существ разной степени организации. Предполагается, что все организмы в процессе эволюции произошли от общей предковой клетки. Это проявляется:

- в единстве элементарного состава живых организмов;
- в единстве типа химических связей (нуклеиновые кислоты, белки, углеводы, липиды);
- в единстве мембранного типа строения субклеточных органелл;
- в единстве генетического кода;
- в сходстве процесса репликации;
- связь информационной РНК с рибосомами в процессе синтеза белка тоже универсальна;
- все изученные организмы используют аденозинтрифосфат (АТФ) в реакциях, требующих затраты энергии.

На основе сравнения геномов различных организмов было обнаружено, что существует фундаментальный набор генов (**ортологичные гены**), белковые продукты которых легко распознаются у про- и эукариот. Эти гены произошли от общего предшественника и сохранили свои функции в процессе эволюции. **Паралогичные гены** произошли в результате геномных дупликаций и их функции дивергировали в процессе эволюции.

В эволюции жизни удивительным является то, как быстро она происходила. Примерно через миллиард лет после образования нашей планеты на ней уже возникли одноклеточные формы жизни (клетки

появились 3,5–4,0 млрд лет назад). Появление эукариот произошло приблизительно 1,5 млрд лет назад. Это очень важное событие на эволюционном пути, как бы переломный скачок в истории жизни. Связано это с тем, что возникновение эукариотной клетки впоследствии обеспечило возможность для усложнения организации живого.

2. Основные концепции происхождения клеток эукариот

2.1. Методологическая основа аутогенной и симбиотической концепции

К основным концепциям происхождения клеток эукариот относятся **аутогенная** и **симбиотическая**.

Методологическая основа аутогенной концепции основывается на принципе непрерывности развития (принцип прямой филiaeции). Все органеллы возникли из предковой формы путем последовательной эволюции ее собственных компонентов: поверхностной мембраны, цитоплазмы, нуклеоида.

Методологический подход симбиотической концепции основывается на принципе объединения организмов-симбионтов. В процессе эволюции между симбионтами возрастала интеграция, т. е. усиливалась связь. Интеграция в процессе эволюции могла стать такой глубокой, что биоценотические отношения перерастали в физиологические. Компоненты становились частями нового целостного организма. Так могла возникнуть **полигеномная** структура эукариотической клетки.

2.2. История развития симбиотической концепции

Симбиотическая концепция о происхождении митохондрий была впервые высказана Р. Альтманом в 1890 г., о происхождении пластид – А.С. Фаминциным в 1907 г. и К.С. Мережковским в 1909 г. Б.М. Козо-Полянский в 1924 г. дал ей дарвиновское толкование. Затем эта концепция была забыта. Это связано с тем, что возможности световой микроскопии не могли ни подтвердить ее, ни опровергнуть. К ней вновь возник интерес в 50–60-е гг. XX в. в связи с развитием методов электронно-микроскопических исследований и анализа ДНК. Было обнаружено сходство строения энергообразующих органелл, их способность к самостоятельному размножению. ДНК органелл оказалась сходной с ДНК прокариот.

Новый фактический материал привел к возрождению симбиотической концепции. В наиболее энергичной форме она стала развиваться Линн Саган Маргелис (1983). Суть концепции заключалась в следующем:

1) произошел симбиоз крупной анаэробной амебоидной клетки с мелкими аэробными бактериями, что привело к трансформации мелких бактерий в митохондрии;

2) симбиоз этой клетки со спирохетоподобными бактериями привел к появлению: жгутикового аппарата, кинетосом, центросом. Клетки с этим набором органелл после дифференциации ядра от цитоплазмы дали начало линии, ведущей к царствам грибов и животных;

3) третий акт симбиоза произошел с цианобактериями (синезелеными водорослями). Это привело к формированию царства растений.

К началу XXI в. симбиотическая концепция, по сравнению с аутогенной, приобрела наибольшую популярность. Но у нее имеются и слабые места.

2.3. Экспериментальное подтверждение возможности симбиотического происхождения эукариотической клетки и слабые места этой концепции

Для ее обоснования используют следующие аргументы:

1. Относительная генетическая автономность хлоропластов и митохондрий. Она проявляется в следующем:

- а) имеется собственная генетическая система у органелл;
- б) они способны к размножению посредством деления;
- в) непрерывность в клеточных циклах;
- г) изолированные хлоропласты и митохондрии синтезируют собственные иРНК и белки.

2. Сходство геномов и белоксинтезирующих систем митохондрий и хлоропластов с прокариотами. Оно заключается в следующем:

2.1. ДНК органелл проявляет сходство с ДНК прокариотов:

- а) их ДНК не связана с гистонами;
- б) является кольцевой молекулой;
- в) одни и те же антибиотики блокируют репликацию ДНК органелл и прокариот. В то же время эти вещества не препятствуют репликации ядерной ДНК эукариот.

2.2. Сходство в строении рибосом:

- а) рибосомы хлоропластов и митохондрий сходны с рибосомами прокариот по константе седиментации (S);