

## Введение

Происхождение эукариотической клетки — одна из фундаментальных проблем эволюционной биологии. На сегодняшний день консенсусом признано эндосимбиотическое происхождение митохондрий и хлоропластов (об этом свидетельствует собственная ДНК и двойная мембрана). Однако происхождение ядра остаётся дискуссионным.

Основные существующие модели:

- Эндосимбиотическая (Маргулис): эукариот = слияние археи и бактерии. Ядро возникает из эндомембранной системы.
- Аутогенная (Кавалье-Смит): ядро и другие органеллы возникают из впячиваний внешней мембраны протоклетки. Слабое место — не объясняет происхождение митохондрий.

Настоящая работа предлагает третью модель, отличную от обеих.

Основной тезис:

Эукариот возник не в результате слияния двух клеток (археи и бактерии), а в результате активного конструирования архей-архитектором собственной ниши с использованием случайной липидной везикулы как внешнего скаффолда.

Базовые тезисы (ядро теории)

1. Архея — это протоядро. Она обладает гистонами, регуляцией транскрипции и генетической памятью.
2. Везикула — внешний скаффолд. Архея использует случайную липидную везикулу как инструмент и дом, а не сливается с ней.
3. Активное конструирование. Архея модифицирует мембрану везикулы, меняет внутреннюю среду и сама формирует сообщество симбионтов (бактерий, других архей).
4. Специализация. Архея (прото ядро) — центр управления и памяти. Симбионты (прото органеллы) — исполнители (энергетика, синтез, утилизация). Везикула - общая мембрана для внутренней микроэкосистемы.

Ключевое событие: архея использует везикулу как внешний скаффолд

В природе существуют липидные везикулы, возникающие путём химической самосборки. Это пассивные контейнеры. Внутри случайно оказываются разные прокариоты — бактерии, археи, вирусы. Роль "хозяина" в начале играет не архея, а везикула. Археи и бактерии - равноправные "жильцы". Образуются своего рода археосомы - пузырьки с живыми клетками внутри. Никакой специализации и управления нет.

Однажды (или многократно) "архея-архитектор" — организм с развитой регуляцией (гистоны, факторы транскрипции), генетической памятью и способностью выделять сигнальные молекулы — оказывается внутри везикулы.

Но важнее другое: архея не сливается с везикулой и не теряет свою целостность. Она остаётся самостоятельной клеткой, а везикула становится её инструментом и внешним домом.

Протоядро = сама Архея-Архитектор. Везикула = внешний контейнер, который архея будет модифицировать.

Активное нише-конструирование

Архея начинает обустривать везикулу:

- Модифицирует мембрану везикулы — встраивает свои белки, меняет проницаемость, липидный состав, превращая случайный пузырёк в управляемую границу. Если
- Изменяет внутреннюю среду — pH, ионы, питательные вещества.
- Отбирает симбионтов — выделяет сигналы, привлекающие полезные бактерии, антимикробные пептиды — уничтожающие вредных.
- Формирует функциональный коллектив — привлекает полезных симбионтов (бактерий, других архей) и уничтожает вредных.

Архея-архитектор занимается нише-строительством, в качестве иллюстрирующего примера:

архея-архитектор "приручает" бактерию-энергетика, получает много АТФ, избыток АТФ позволяет

Архее-архитектору тратить энергию на управление средой (синтез регуляторных молекул), лучшее управление средой даёт более эффективный симбиоз. Возникает обратная положительная связь, которая ведёт к усложнению регуляторных систем.

Выделение антимикробных пептидов — убивает нежелательные бактерии. Выделение сигнальных молекул (подобные ацил-гомосерин-лактонам у бактерий) — заставляет «своих» бактерий менять метаболизм в нужную сторону. Изменение pH или ионного состава внутри везикулы — создаёт среду, комфортную для одних видов и губительную для других. Избирательный транспорт через мембрану (если архея встроила в мембрану везикулы свои белки-каналы) — пропускает питательные вещества для «хороших» бактерий, блокирует для «плохих». Важнейший момент: у археи есть генетическая память (ДНК). Однажды «научившись» узнавать и поощрять полезных симбионтов, она передаст это поведение потомству.

Интересно, что этот механизм объясняет ранее появление внутриклеточных паразитов и патогенов. Если архея умела выбирать "хороших" бактерий, то некоторые могли научиться обманывать систему - маскироваться под полезных, но потреблять ресурсы, а не отдавать. Это создало эволюционную гонку вооружений, которая в свою очередь, стимулировала ещё более сложные системы распознавания - и так к иммунитету эукариот.

Специализация под управлением археи

Архея остаётся центром управления (транскрипция, регуляция, память). Другие организмы становятся исполнителями — энергетика, синтез метаболитов, утилизация отходов. Архея «культивирует» полезных симбионтов и избавляется от балласта. Модифицирует мембрану везикулы своими белками. Внутри везикулы создаёт особую среду (буферную, восстановительную). Внешнюю защиту даёт модифицированная археей мембрана везикулы. Собственная стенка Археи-архитектора становится ненужной и энергозатратной - она утрачивается. Но её цитоплазматическая мембрана сохраняется. Архея-архитектор становится прото ядром. Двойная мембрана ядра возникает естественно: внутренняя = мембрана археи, внешняя = модифицированная мембрана везикулы.

Когда Архея-архитектор сфокусировалась на управлении всей системой, то далее её изменения и разнообразия диктуются естественным отбором.

Парадокс классической теории в том, что она не может легко объяснить, зачем предку эукариот понадобилось сложное ядро до митохондрий. В этой модели ответ прост: ядро возникает из археи, которая уже специализировалась на управлении в тесном симбиозе с энергетическим партнёром. Отбор затем закрепляет любые мутации, улучшающие это управление — вплоть до полного исчезновения исходной архейной клеточной организации (метаболизм, синтез мембранных липидов и т.п. переходят к гибридной системе). Модель предсказывает, что ядерная линия должна эволюционировать в сторону максимальной регуляторной сложности, а митохондриальная — в сторону энергетической эффективности и редукции генома. И реальные данные это подтверждают.

Результат — первый эукариот. Предлагается альтернативная гипотеза происхождения эукариот, отличающаяся от классической эндосимбиотической теории (Л. Маргулис) и аутогенной модели (Т. Кавалье-Смит). Согласно предлагаемой модели «Архей-архитектор», эукариотическая клетка возникла не в результате слияния археи и бактерии и не через впячивания мембраны, а как результат активного конструирования архей-архитектором собственной ниши с использованием случайной липидной везикулы в качестве внешнего скаффолда. В этой модели архея становится протоядром, везикула — предшественником мембранной оболочки, а митохондрии и пластиды симбионтами.

Но что если в везикуле оказались две археи-архитектора?! Расхождение - археи отталкиваются (электростатические взаимодействия, конкуренция за ресурсы). Каждая уже модифицирует свою часть внутренней мембраны везикулы. По мере расхождения они тянут за собой модифицированные участки везикулы. Перетяжка — исходная везикула начинает перешнуровываться посередине (как при клеточном делении у бактерий — кольцо из FtsZ-подобных белков архейного происхождения). Но здесь кольцо сокращается между двумя археями, а не вокруг одной. Достройка — каждая архея достраивает свой купол мембраны, используя липидные везикулы-сателлиты (которые она же и генерирует). В итоге вместо одной везикулы — две, каждая с собственной археей-архитектором внутри.

Закрытый митоз у простейших - прямой предковый механизм. Роль архейного FtsZ - кольцо сокращения, но не для деления клетки, а для деления везикулы между археями. Ключевой эволюционный скачок - когда в одной везикуле оказываются две археи, естественный отбор начинает работать на:

- Синхронизацию их расхождения
  - Упорядоченное распределение генетического материала (зачатки хромосомной сегрегации)
  - Появление веретена — сначала как случайных микротрубочек, которые «мешают» археям слипаться
- Сценарий с двумя археями-архитекторами в одной везикуле - это по сути сценарий, когда архея поделилась, но везикула не разделилась. И тогда возможны два сценария:
1. Паразитический — архея продолжает делиться внутри везикулы, везикула не успевает за ней,

и «дом» разрывается хаотично. Отбор против этого.

2. Козволюционный — отбор закрепляет мутации, которые замедляют деление археи до одного раза за цикл и привязывают его к перетяжке везикулы. Так рождается протомитоз. в теории археи-архитекторы перестали быть свободными клетками и "научились" делиться вместе с домом. Эукариотическая клетка не возникла из слияния двух клеток. Она была построена археей-архитектором, которая нашла липидную везикулу, сделала из неё дом, поселилась внутри и "одомашнила" бактерии. Когда в одной везикуле оказались две такие археи, они разделили её между собой — так родился митоз. Вся эукариотическая клетка — это архитектурный проект, а не генетическая авария.