ЖИЗНЬ В ЖИВОМ

1 терминология
теория симбиогенеза 2
жизнь в живом
3 членистоногие - бактерии

Симбиоз - сожительство двух разных видов

несколько смысловых значений

1) факт сожительства и ничего более
2) «...взаимнополезное сожительство, из которого оба партнёра извлекают известную выгоду»

кроме того

3) любые взаимнополезные отношения между животными
4) антагонистические взаимоотношения => хищничество подпадает под определение симбиоза

Взаимодействие двух видов

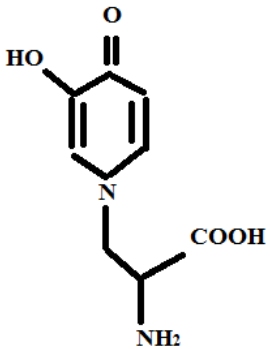
	-	0	+
-			паразитизм
0		нейтрализм	комменсализм
+		комменсализм	мутуализм

комменсализм / мутуализм

Жвачные в Австралии и Малайзии страдали от токсина мимозина

- *Leucaena leucocephala*

содержит мимозин



После заражения инфузориями-симбионтами (Entodiniomorpha) токсического эффекта нет

патоген -> мутуалист

- *Amoeba proteus*

- X-bacteria, *Legionella jeonii*, гамма-протеобактерия (Park et al, 2004)

- 200 поколений в лабораторных условиях. Развилась устойчивость к бактерии + облигатность (Jeon, Ahn, 1978)

- инфекция выключает один ген амебы (S-аденозинметионин синтаза), но может включать его альтернативный вариант (Jeon, Jeon, 2003; 2004)

Классификация симбиоза

1. Локализация симбиоза
2. Постоянство симбиоза
3. Зависимость от симбиоза
4. Специфичность симбиоза
5. Симбиотические продукты

- Starr Mortimer (1975)

Локализация симбиоза

- эктосимбиоз
- эндосимбиоз
- истинный внутри клеток, не окруженный цитоплазматической мембранной хозяина

или

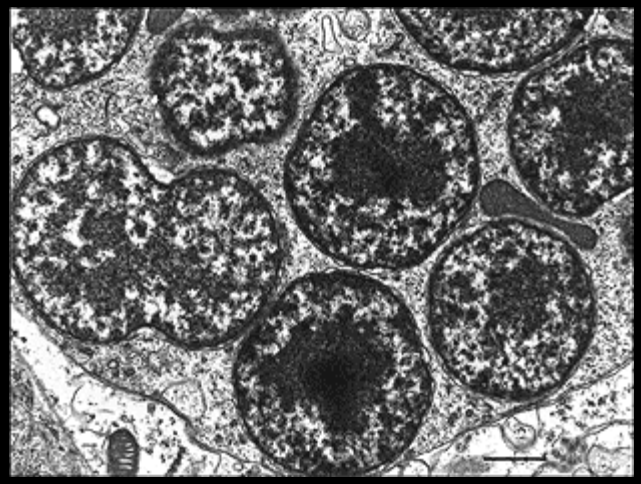
эктосимбиоз

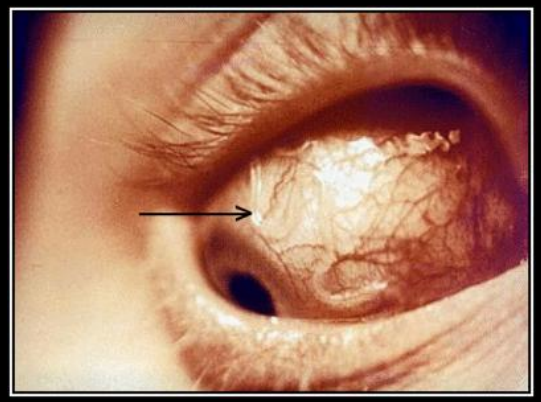
эндосимбиоз

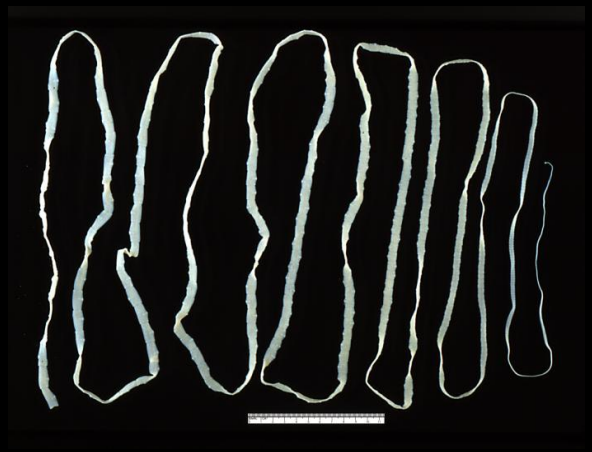
эндоцитосимбиоз

-симбиосома

эндосимбиоз







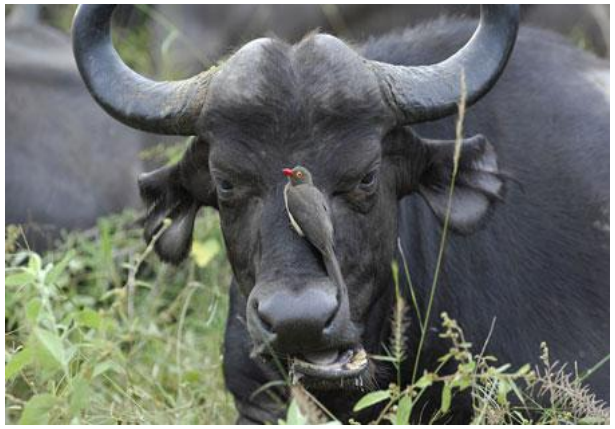
Классификация симбиоза

1. Локализация симбиоза
2. Постоянство симбиоза
3. Зависимость от симбиоза
4. Специфичность симбиоза
5. Симбиотические продукты

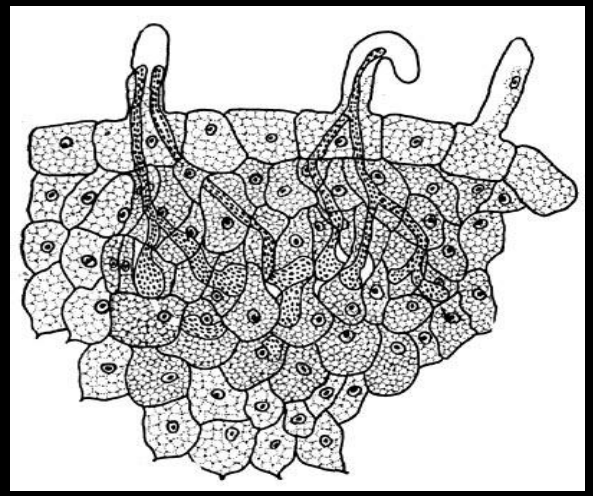
- Starr Mortimer (1975)

Постоянство симбиоза

- эндосимбионты – длительный
- в зависимости от стадии жизненного цикла
  - у паразитов в зависимости от вирулентности стадии
- периодичный / прерванный симбиоз



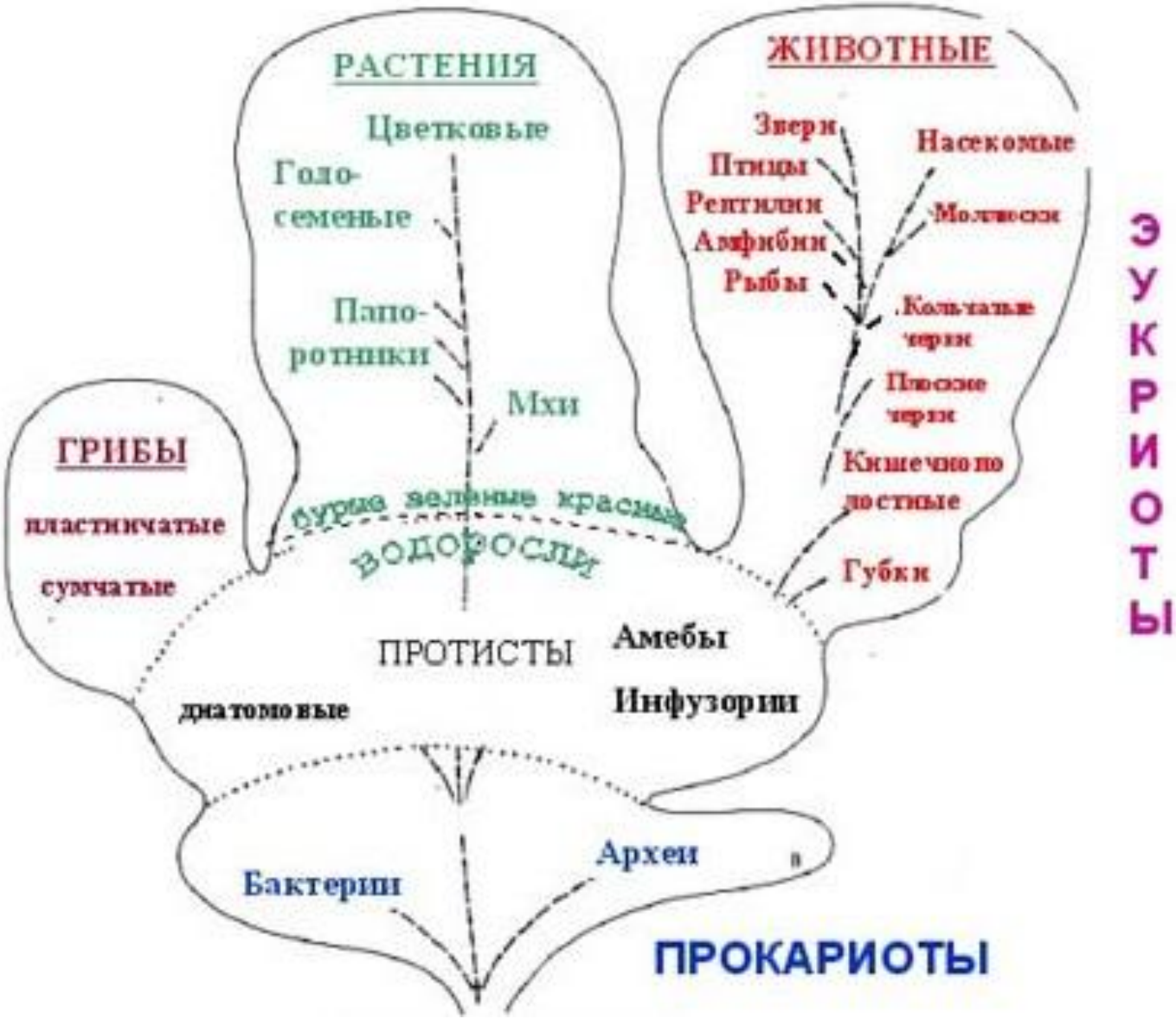
Симбиотические продукты



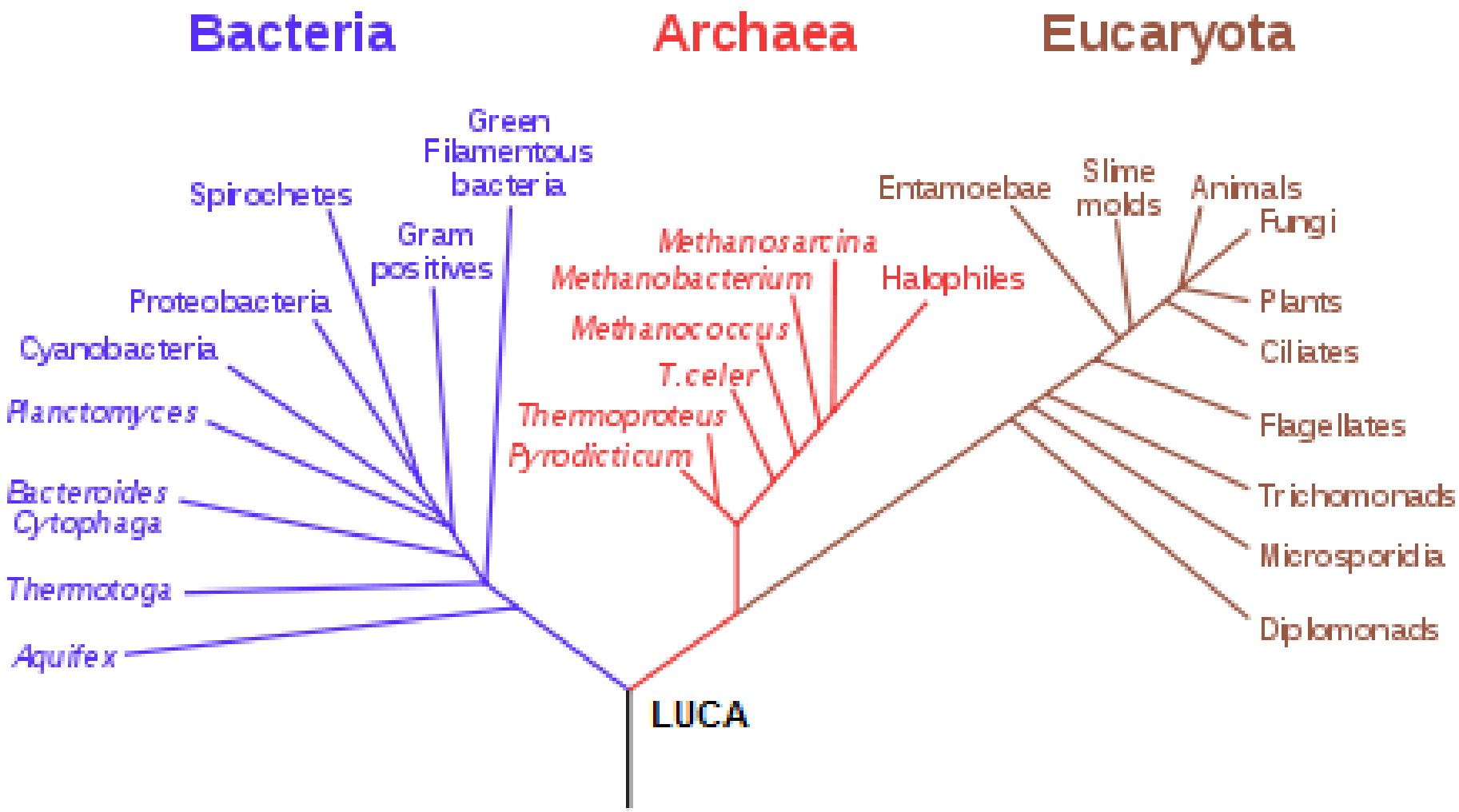
проблемы терминологии, вид и симбиоз

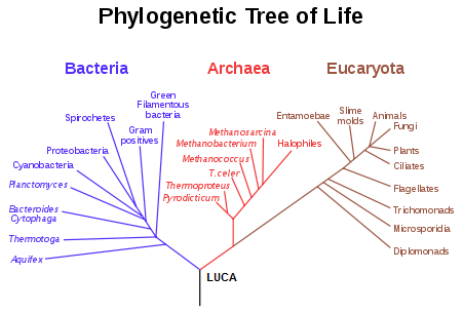
- границы вида

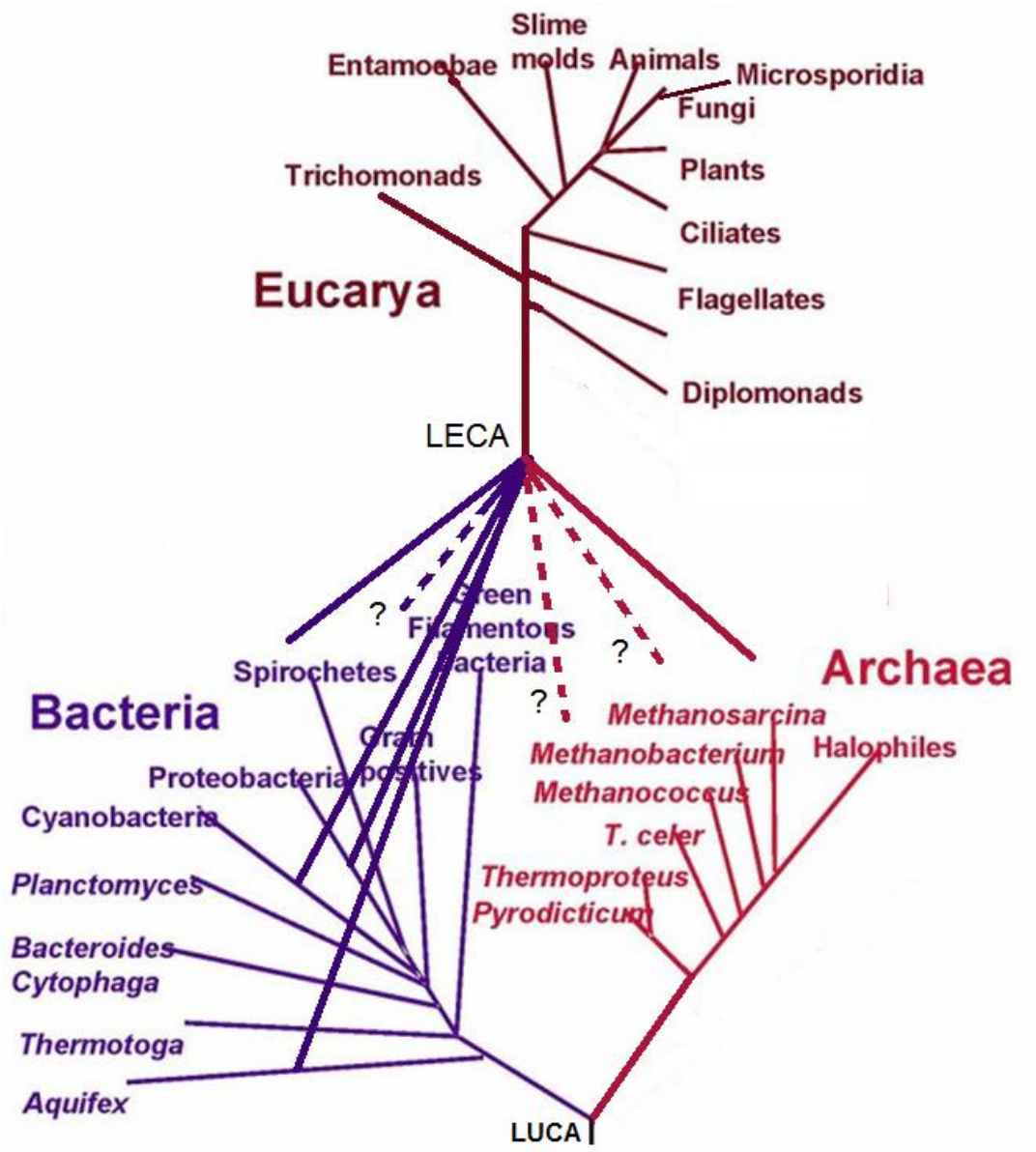
- что есть корова или термиты без симбионтов?
- лишайники
- наземные растения
- …


РАСТЕНИЯ
Цветковые
Голо-
семенные
Папо-
ротники
Мхи
ЖИВОТНЫЕ
Звери
Птицы
Рептилии
Амфибии
Рыбы
Насекомые
Моллюски
Кольчатые черви
Плоские черви
Кишечнополостные
Губки
ГРИБЫ
пластинчатые
сумчатые
бурые зеленые красные
ВОДОРОСЛИ
ПРОТИСТЫ
Амебы
Инфузории
диатомовые
Археи
Бактерии
ПРОКАРИОТЫ
ЭУКРИОТЫ

Phylogenetic Tree of Life



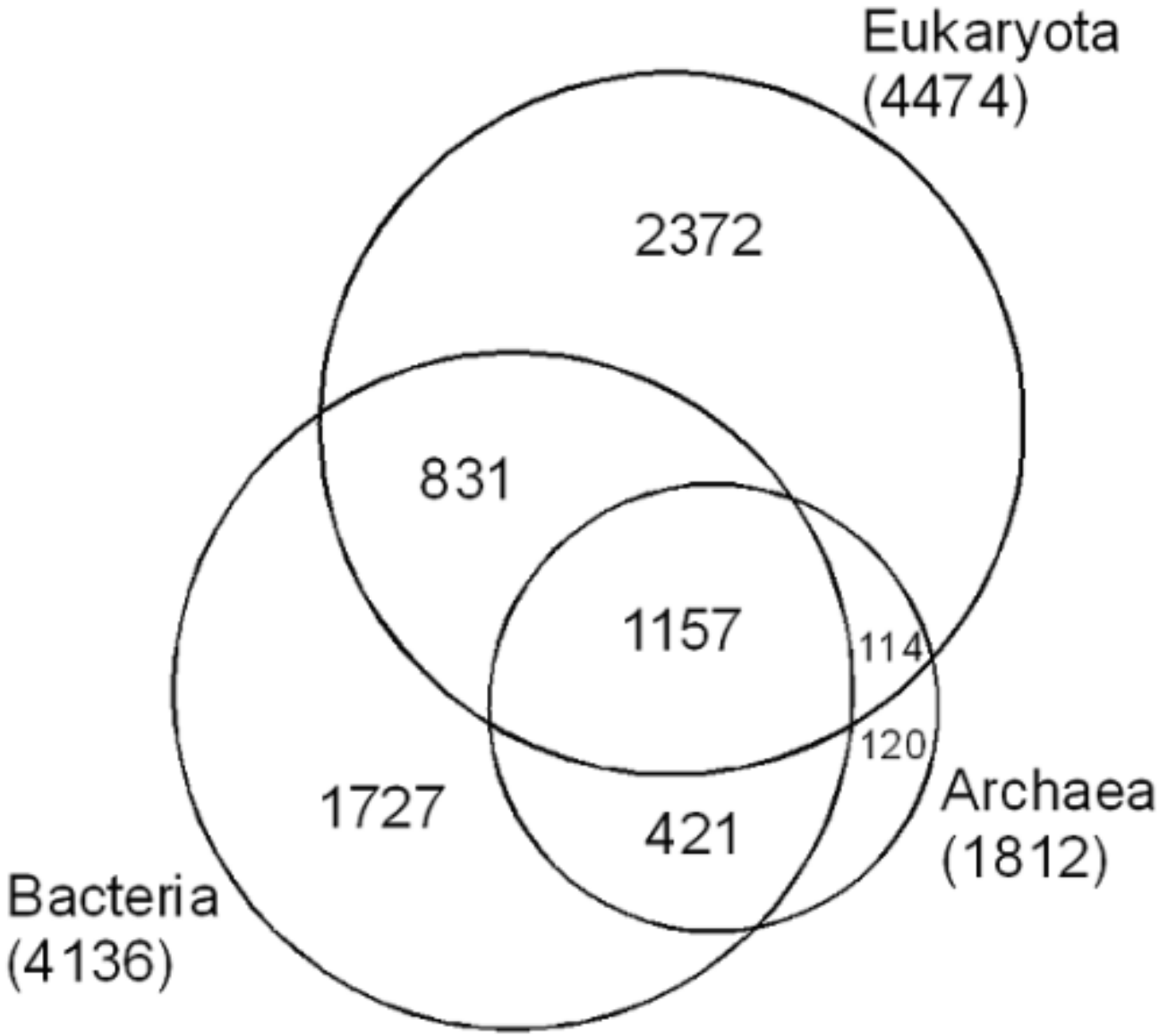




горизонтальный перенос генов и симбиогенез

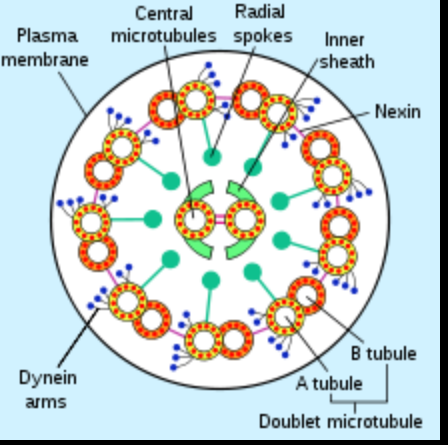
Вопросы теории симбиогенеза

- организация генома
- ундулиподии
- ядро и другие компартменты
- митохондрии
- пластиды



Количественное соотношение общих и уникальных белковых доменов у архей, бактерий и эвкариот. Площади фигур примерно пропорциональны числу доменов.

Марков, Куликов 2004


Plasma membrane
Central microtubules
Radial spokes
Inner sheath
Nexin
B tubule
A tubule
Dynein arms
Doublet microtubule

Mixotricha paradoxa
Canaleparotina

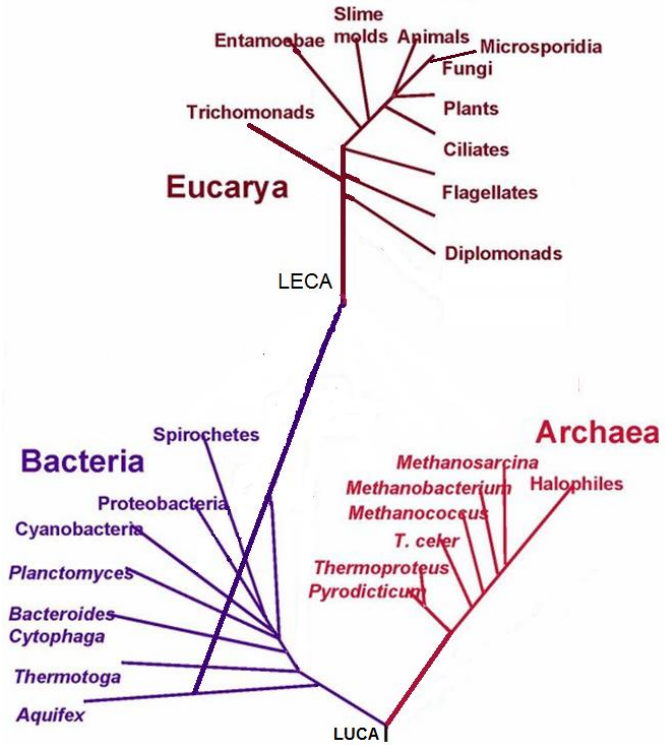
Ядро

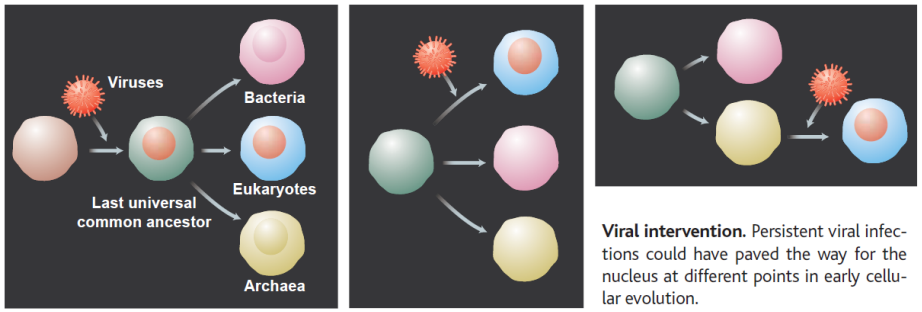
Происхождение, гипотезы:

1. Несимбиотическая

2. Симбиотическая

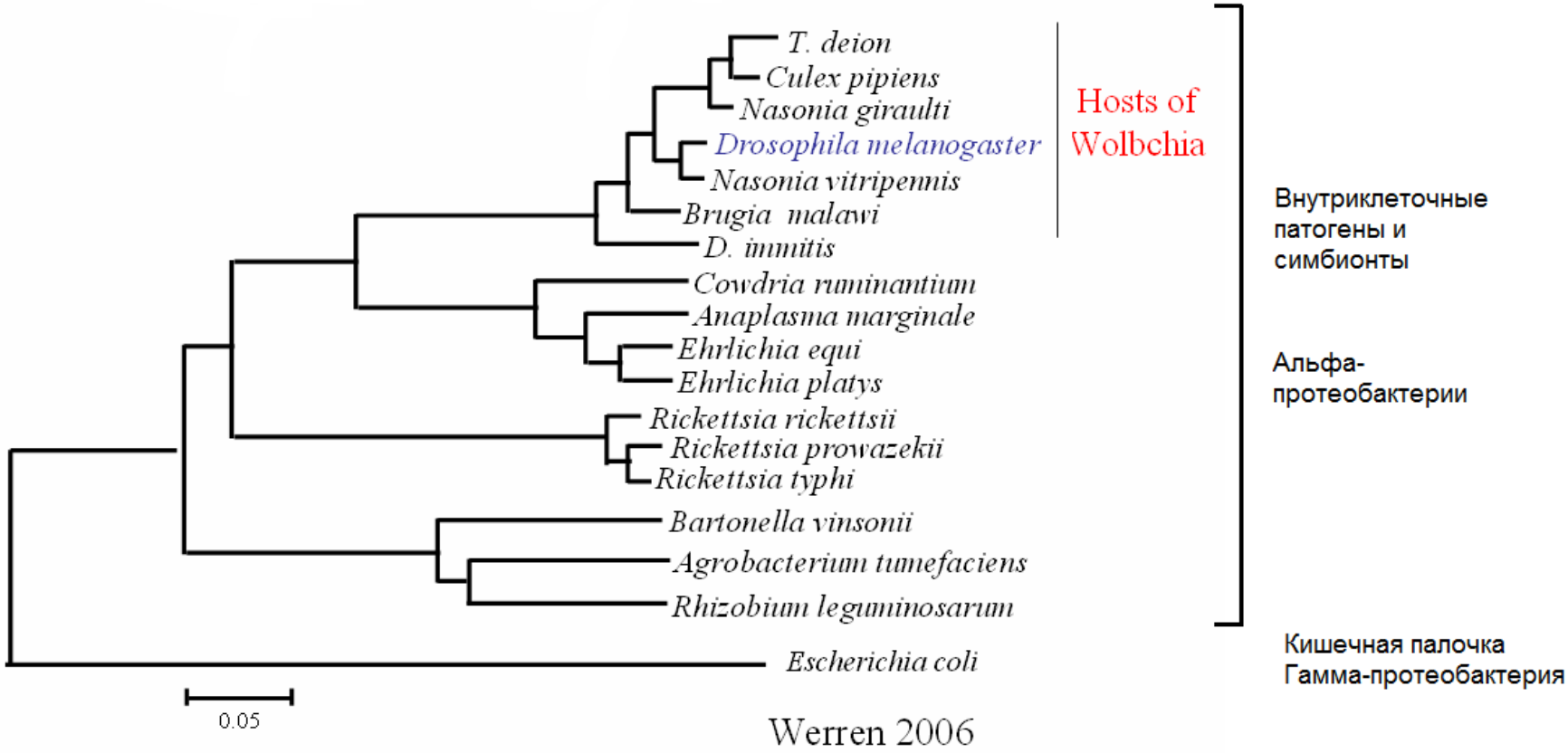
3. Вирусный эукариогенез

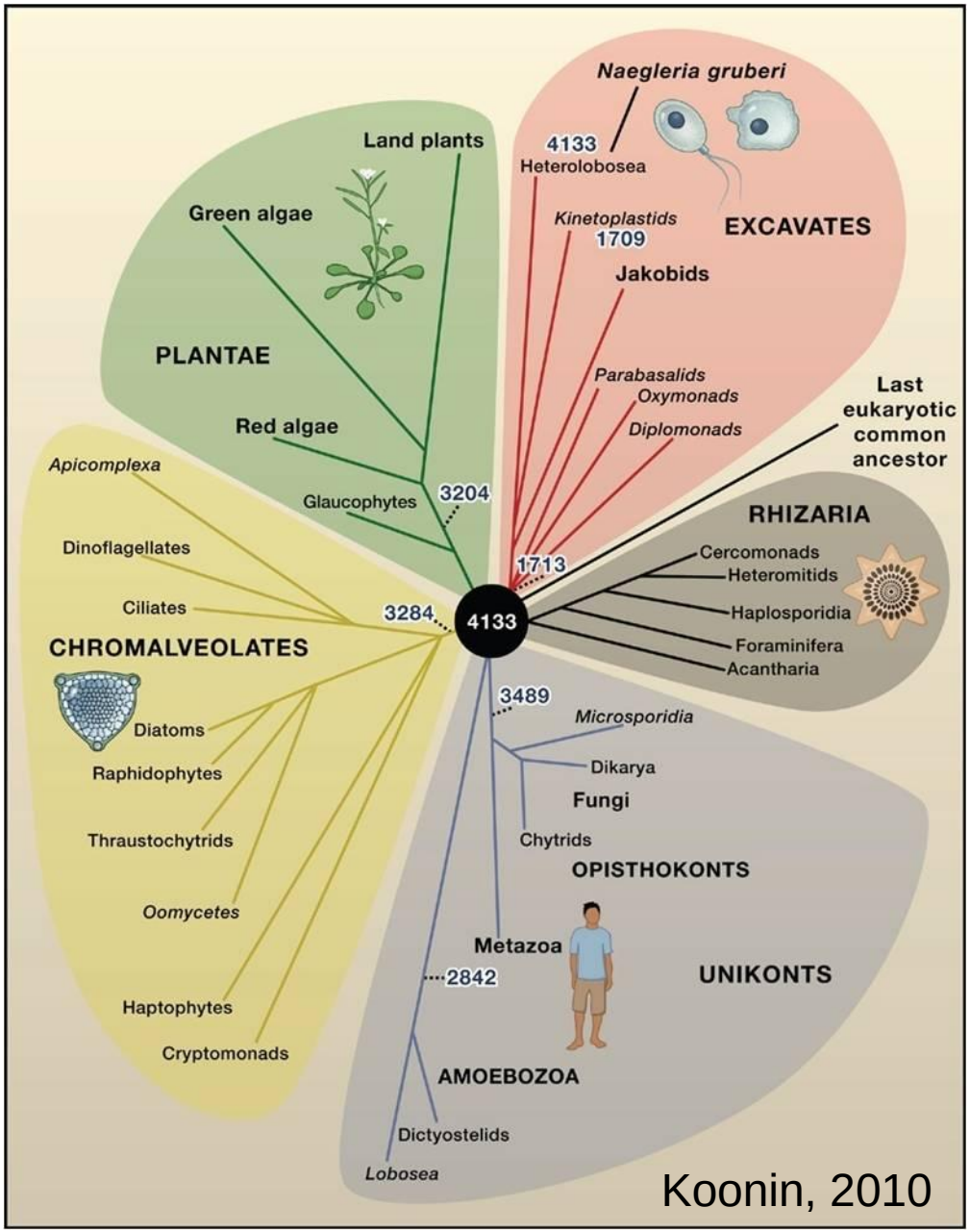




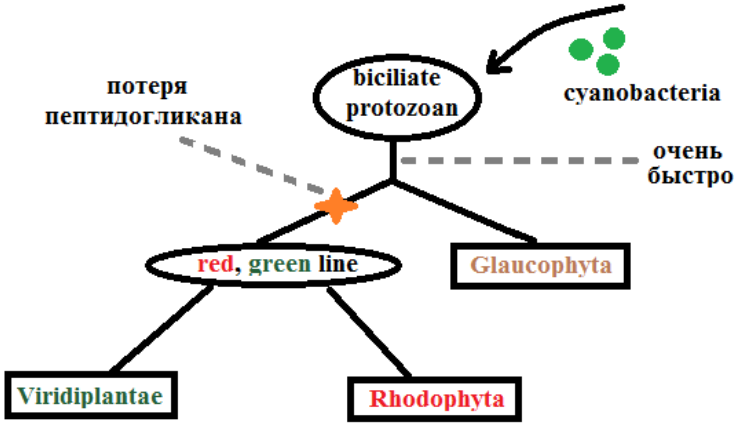
Viral intervention. Persistent viral infections could have paved the way for the nucleus at different points in early cellular evolution.

Современные цитобионты - родственники митохондрий

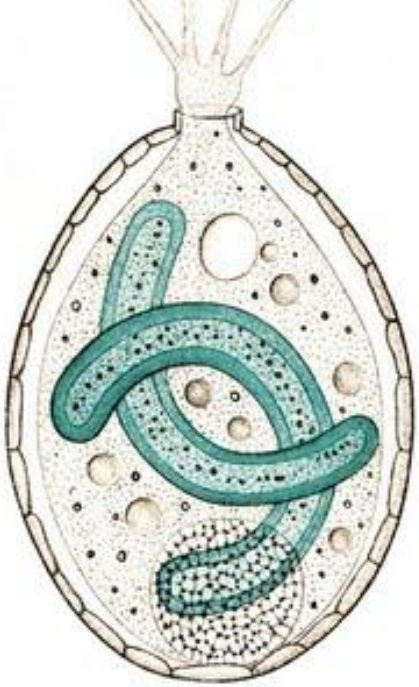



Naegleria gruberi
4133
Heterolobosea
Kinetoplastids
1709
EXCAVATES
Jakobids
Parabasalids
Oxymonads
Diplomonads
Last eukaryotic common ancestor
Land plants
Green algae
PLANTAE
Red algae
Glaucophytes
3204
Apicomplexa
Dinoflagellates
Ciliates
3284
4133
1713
RHIZARIA
Cercomonads
Heteromitids
Haplosporidia
Foraminifera
Acantharia
CHROMALVEOLATES
Diatoms
Raphidophytes
Thraustochytrids
Oomycetes
Haptophytes
Cryptomonads
3489
Microsporidia
Dikarya
Fungi
Chytrids
OPISTHOKONTS
Metazoa
2842
UNIKONTS
AMOEBOZOA
Dictyostelids
Lobosea

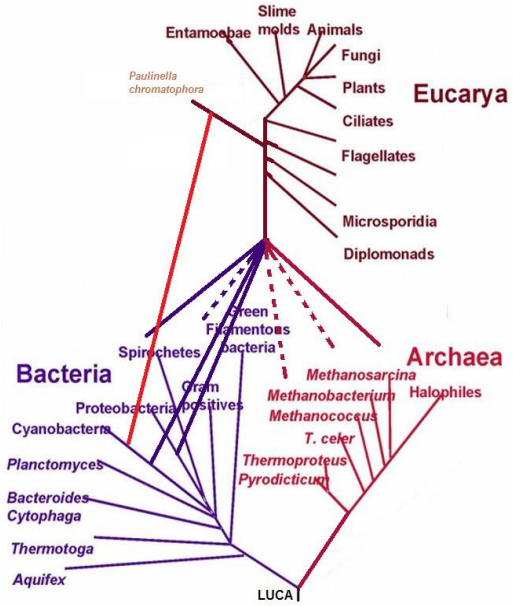
Koonin, 2010

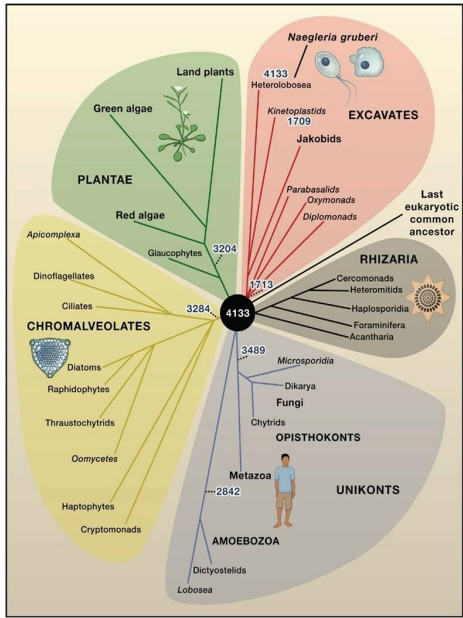

потеря пептидогликана
biciliate protozoan
cyanobacteria
очень быстро
red, green line
Glaucophyta
Viridiplantae
Rhodophyta

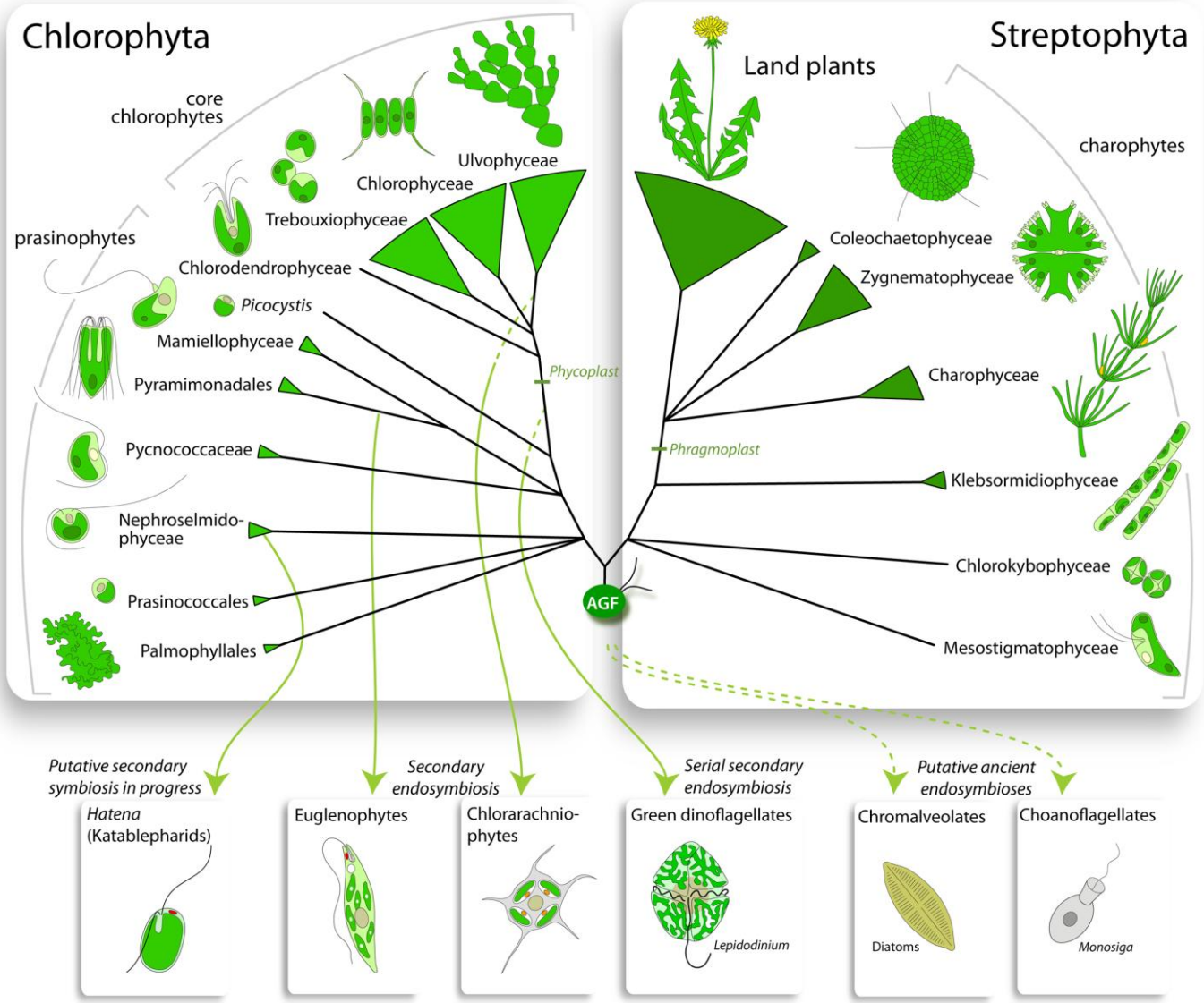
Paulinella chromatophora

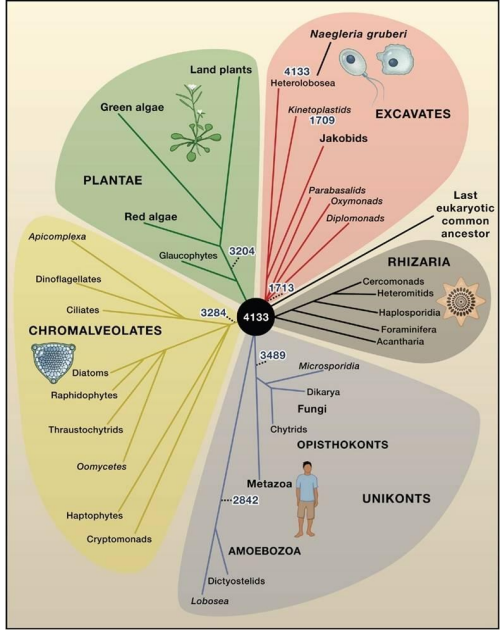


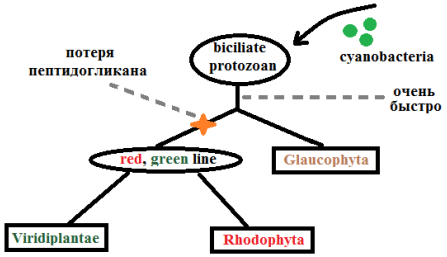
- **Цианелла** происходит от альфа-цианобактерии
- Возраст > 60 Mya (Nowack et al, 2008)
- Геном в 3 раза меньше свободно живущих цианобактерий
- Цианелла эндосимбионт или органелла?











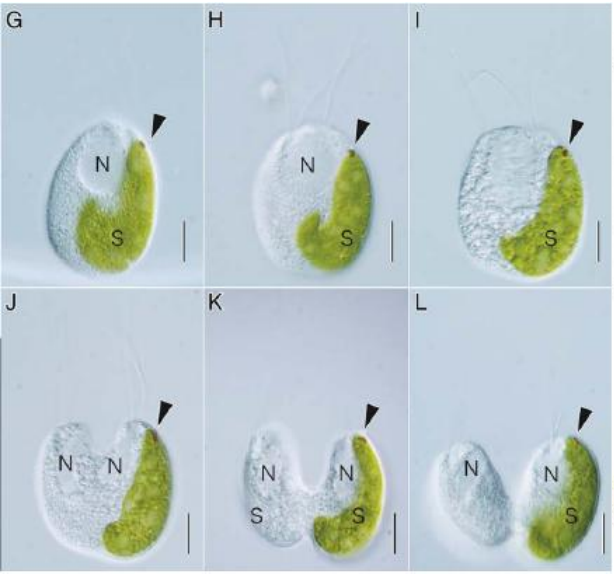
Leliaert et al, 2012

Protist, Vol. 157, 401—419, August 2006
http://www.elsevier.de/protis
Published online date 7 August 2006

Protist

Hatena arenicola gen. et sp. nov., a Katablepharid Undergoing Probable Plastid Acquisition

Noriko Okamoto, and Isao Inouye



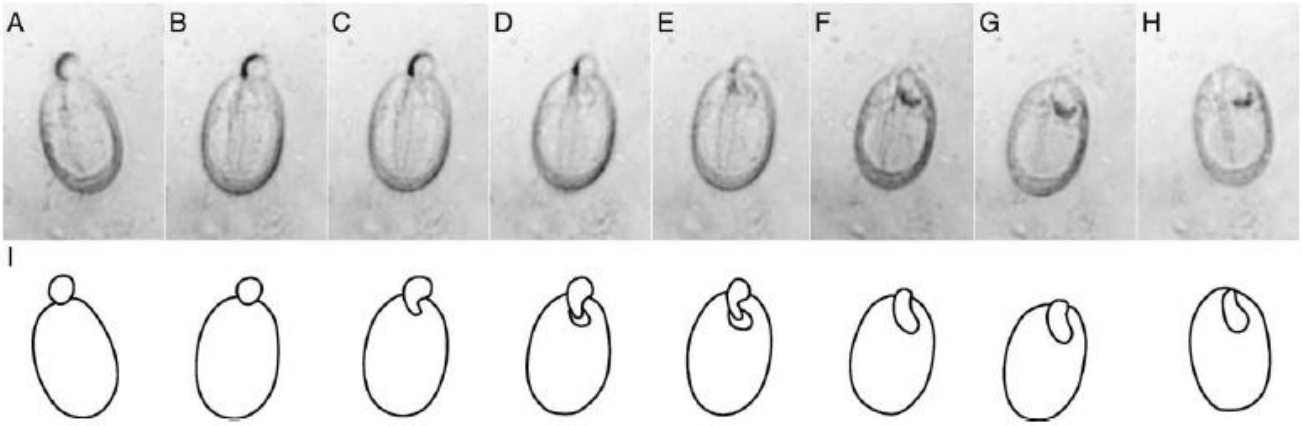


Figure 4. Uptake of *Nephroselmis* (NIES1417) by *Hatena arenicola*. **A-H** were taken at 6-s intervals. **I:** corresponds to *Hatena arenicola* and the symbiont of each frame.

Lateral Transfer of Genes from Fungi Underlies Carotenoid Production in Aphids

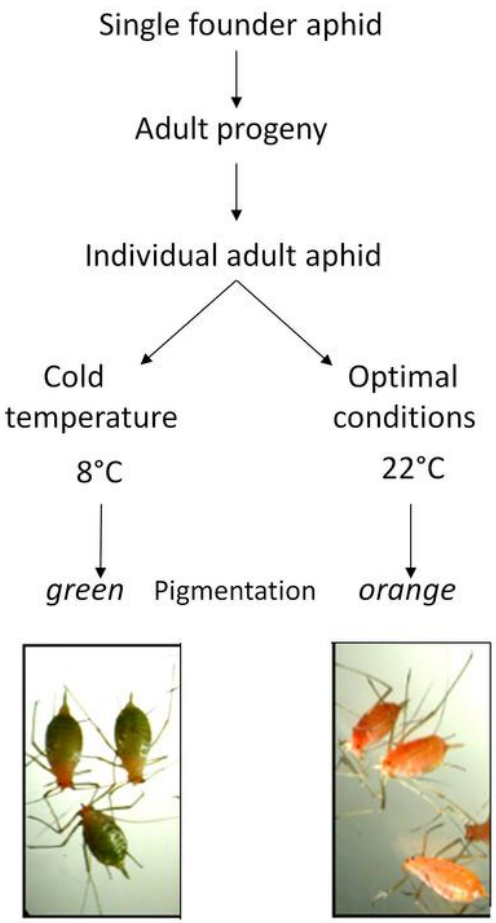
Nancy A. Moran[1*] and Tyler Jarvik[2]

Science **328**, 624 (2010); DOI: 10.1126/science.1187113

Light- induced electron transfer and ATP synthesis in a carotene synthesizing insect

Jean Christophe Valmalette, Aviv Dombrovsky, Pierre Brat, Christian Mertz, Maria Capovilla & Alain Robichon

Scientific Reports **2**, Article number: 579 | doi:10.1038/srep00579
Received 14 March 2012 | Accepted 19 July 2012 | Published 16 August 2012



Тля синтезирует АТФ при освещении?!

Symbiosis (2012) 57:127–132 DOI 10.1007/s13199-012-0187-x

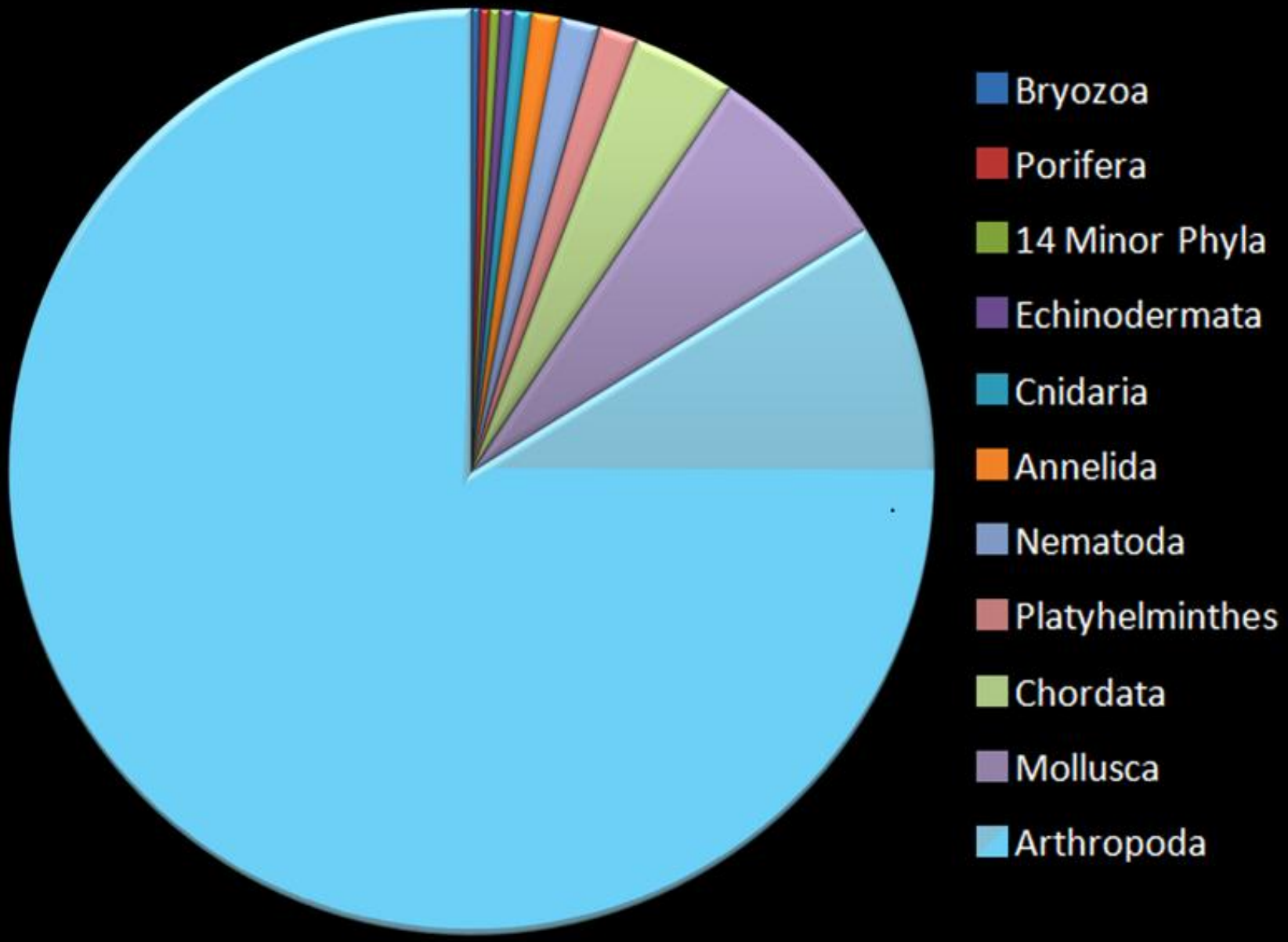
The kleptoplastic sea slug *Elysia clarki* prolongs photosynthesis by synthesizing chlorophyll a and b

Michael L. Middlebrooks · Susan S. Bell · Sidney K. Pierce

- Моллюск питается зелеными водорослями
- Отделяет хлоропласты от остальной части водоросли и помещает их в специализированные клетки
- В течение нескольких недель хлоропласты функционируют

Симбиозы бактерий и членистоногих

Разнообразие животных



- «случайная» микрофлора

  - культивируемые бактерии

- специфические симбиозы
  - некультивируемы бактерии

  -- древние симбиозы

  -- вертикальное наследование

  -- бактерии утратили самостоятельность на метаболическом и геномном уровне

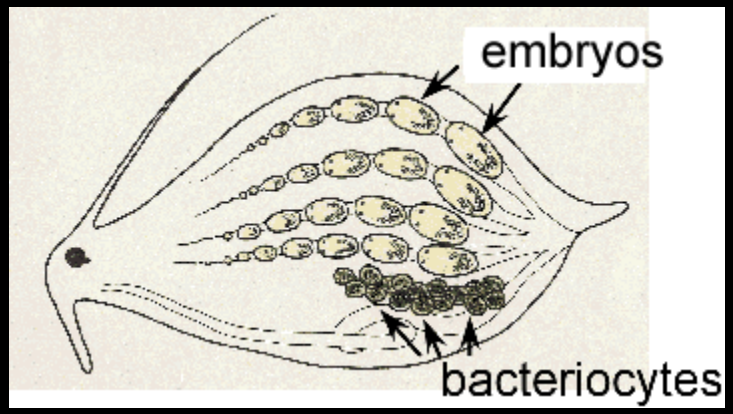
Роль симбионтов

- мутуалисты
  - питание
  - защита от патогенов
- «репродуктивные паразиты»
  - разного рода отклонения в биологии размножения хозяина (репродуктивные паразиты)

Самый изученный симбиоз

Тля-Бухнера

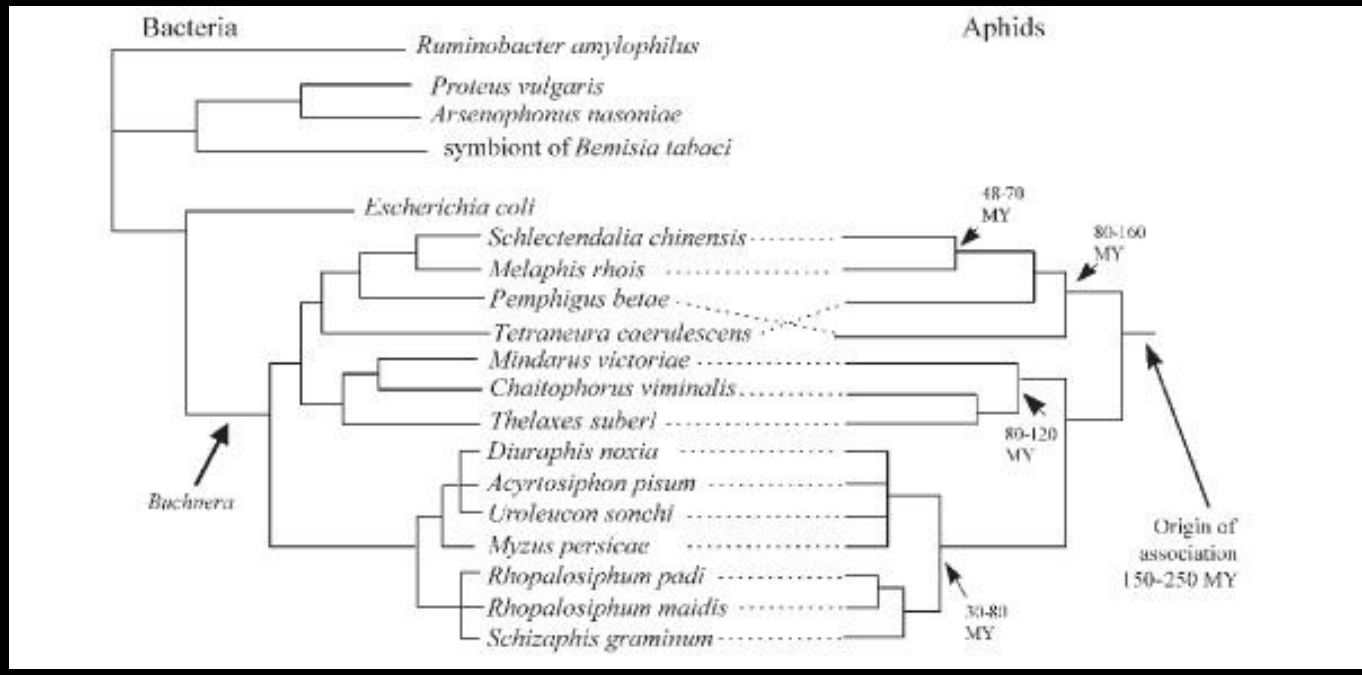
Buchnera дальний родственник кишечной палочки



Тля – *Buchnera* ~200Mya

строгая конкордантность

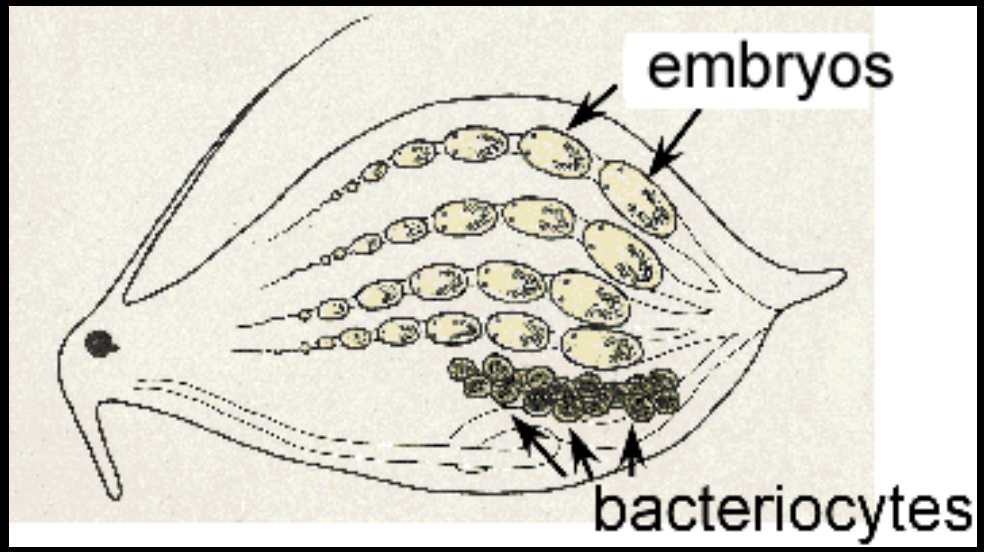
геном 416-700 Kb



Sabater *et al.*, 2001

Метаболическая комплементация

- Сок растений богат сахарами, но беден аминокислотами
- Избытком сахара пользуются муравьи… симбиоз
- Недостаток аминокислот восполняет Бухнера



Маленький геном

- утрата многих генов, включая важные для симбиоза

Serratia symbiotica сосуществует с *Buchnera aphidicola* у тли *Cinara cedri*

- *Buchnera* утратила возможность синтезировать триптофан и рибофлавин. *Serratia* – факультативный симбионт, синтезирует эти метаболиты

Маленький геном

- утрата многих генов, включая важные для симбиоза
- высокий уровень генетического дрейфа
- «портится качество генов»
- сильная зависимость от белков теплового шока и условий среды

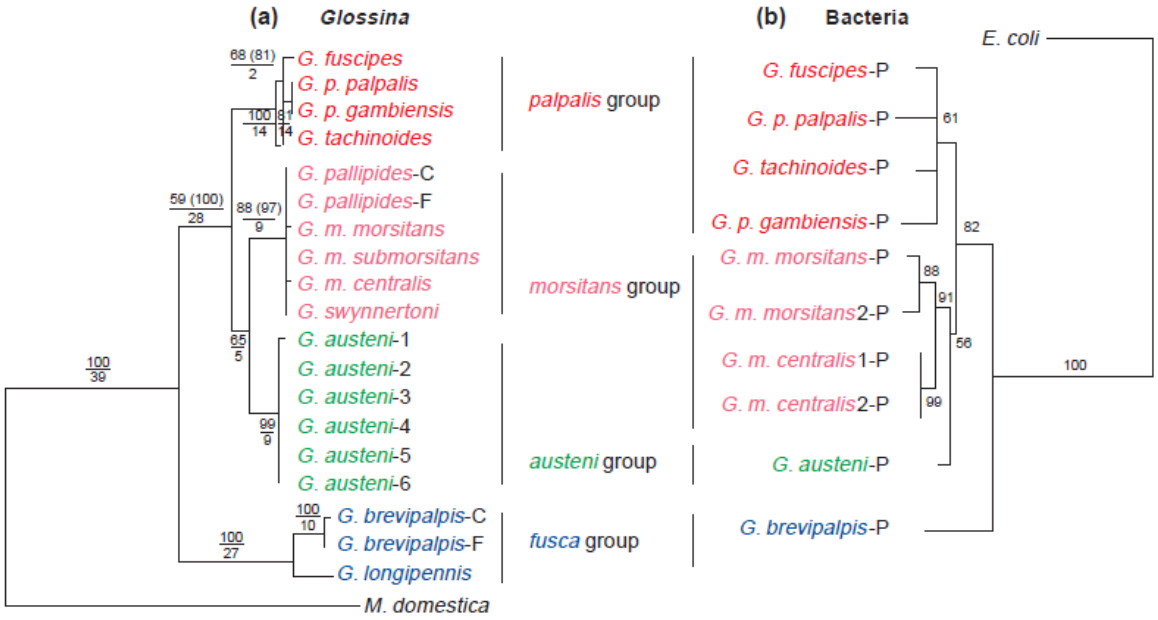
Вторичные симбионты тли

- *Hamiltonella defensa* защита от наездников
- *Regiella insecticola* защита от патогенов (?)
- *Serratia symbiotica* метаболическая комплементация, защита от патогенов
- *Rickettsiella* синтез пигментов (афины)

Все гамма-протеобактерии

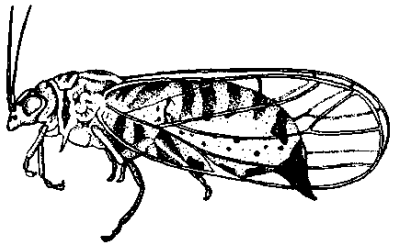
Муха це-це и *Wigglesworthia*

- *Wigglesworthia* – гамма-протеобактерия
- нет генов синтеза аминокислот
- синтезирует кофакторы для мухи (?)
- локализуется в бактериоцитах



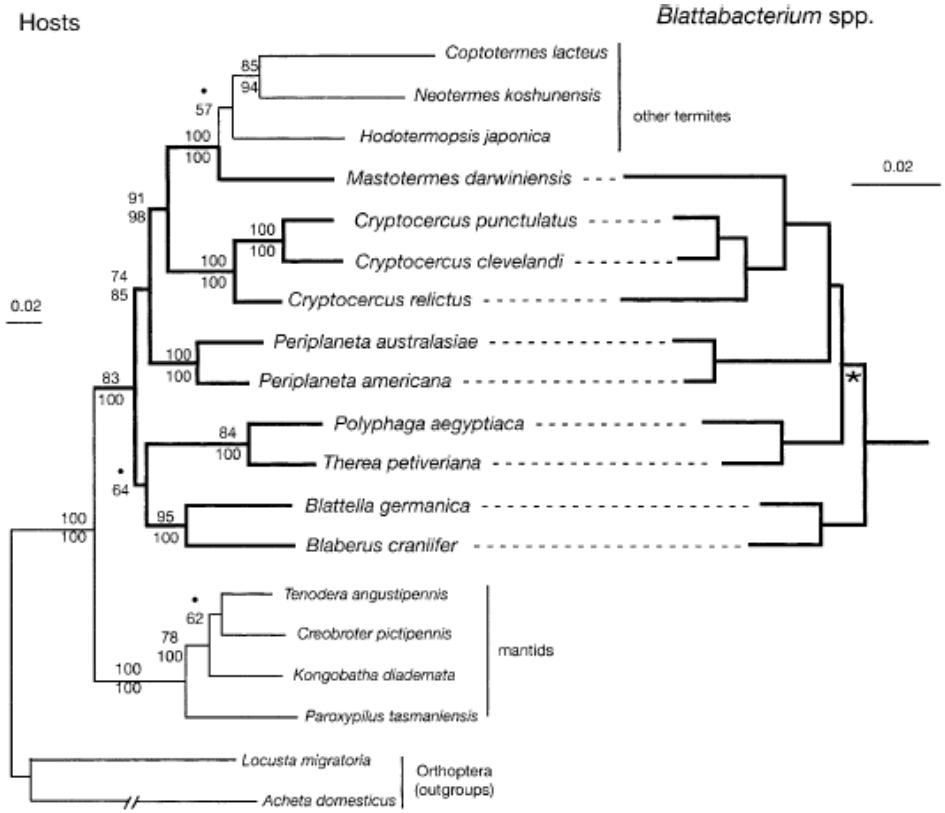
Carsonella ruddii самый маленький геном из известных бактерий

- гамма-протеобактерия
- 160 Кб
- 182 гена (Nakabachi et al, 2006)
- хозяин: псиллиды (*Pachypsylla venusta*)

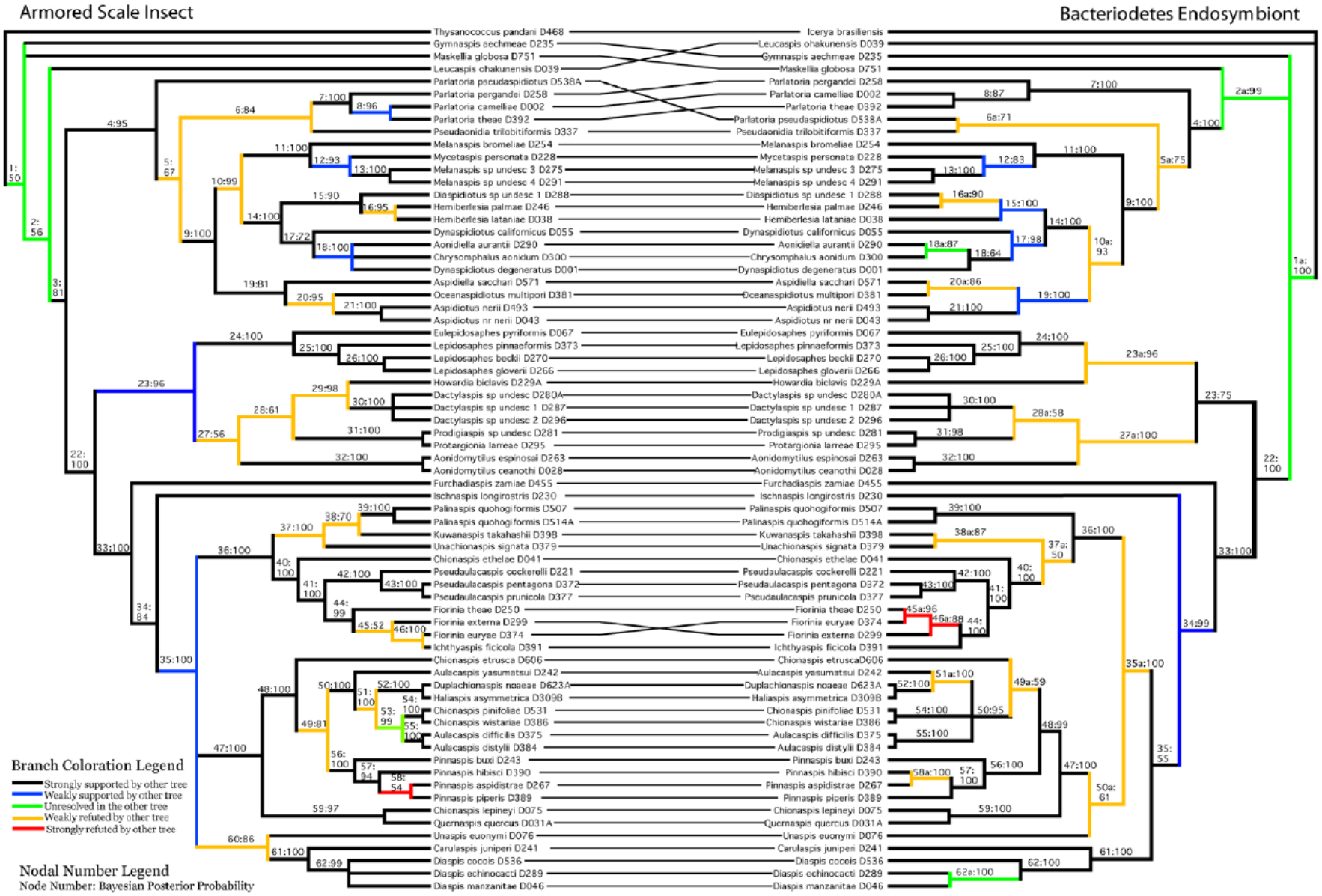


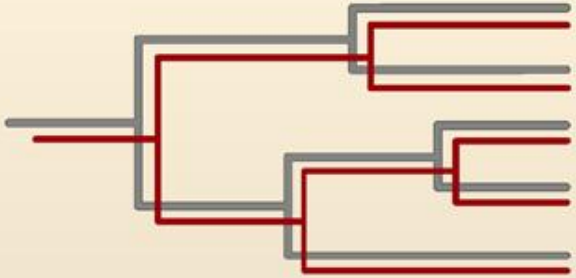
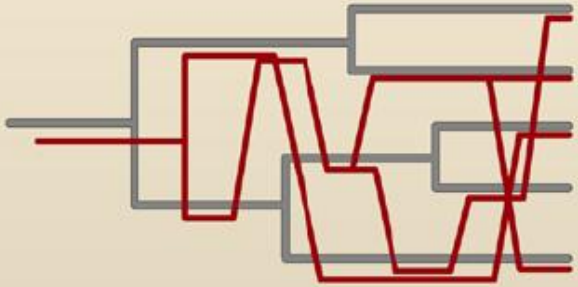
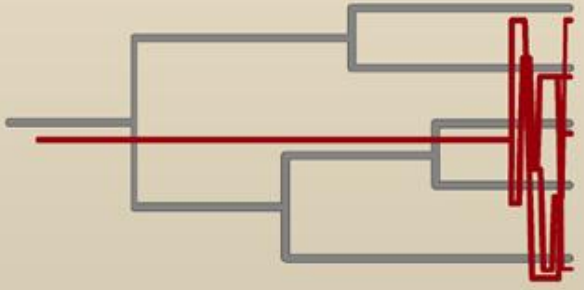
Тараканы - Blattabacterium

- группа флавобактерий
- все тараканы и термит *Mastotermes darwiniensis*
- локализация бактериоциты
- геном 650 Kb



Phylogenetic congruence of armored scale insects (Hemiptera: Diaspididae) and their primary endosymbionts from the phylum Bacteroidetes (Gruwell et al, 2007)



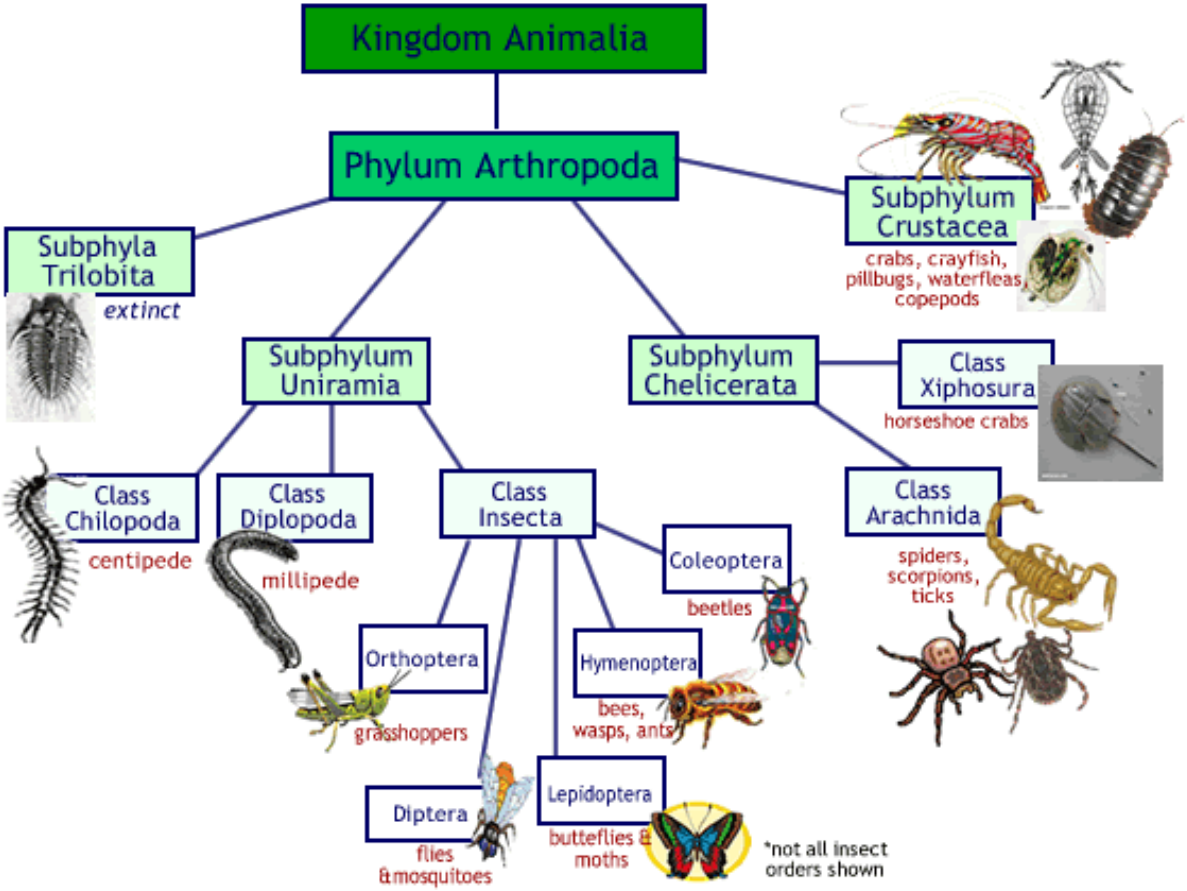
Evolutionary history	Features	Examples
	**Bacteriome-associated obligate symbiont** Ancient codiversification of host and symbiont, no symbiont exchange among lineages	*Buchnera aphidicola* *Wigglesworthia glossinidia* *Blochmannia* species *Baumannia cicadellinicola*
	**Ancient reproductive parasite** Occasional horizontal transfer and recomb-ination between hosts	*Wolbachia pipientis* *Spiroplasma* species *Rickettsia* species
	**Facultative symbiont** Occasional horizontal transfer Recent coalescence of symbiont lineages Recent symbiotic origin	*Hamiltonella defensa* *Regiella insecticola* *Serratia symbiotica* *Arsenophonus* species

Time in millions of years — Host lineage — Symbiont lineage

Dale, Moran, 2006

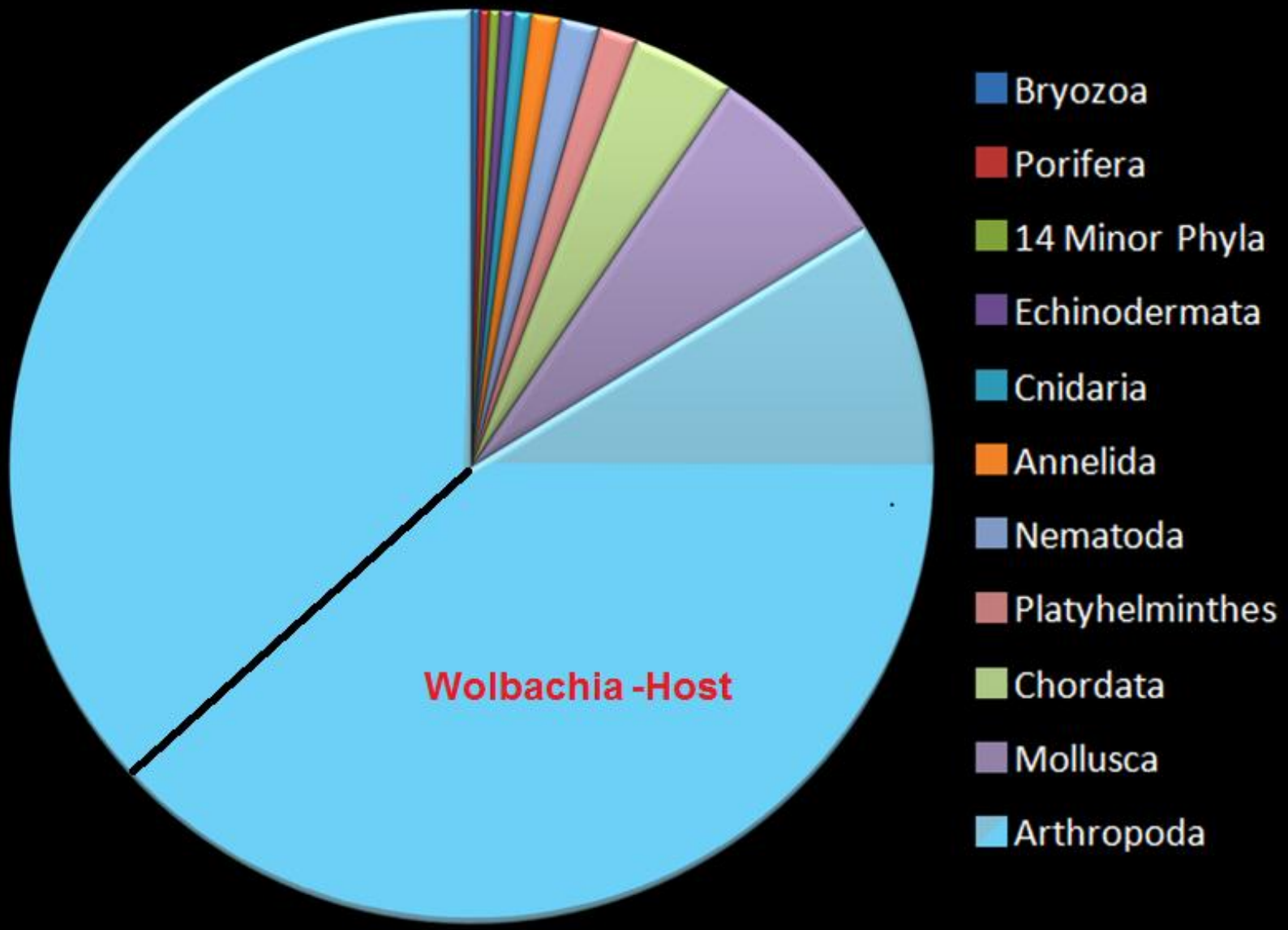
Wolbachia - Arthropoda

- «...the proportion of Wolbachia-infected insecta species is estimated to be 66%...» (Hilgenboecker *et al.*, 2008)

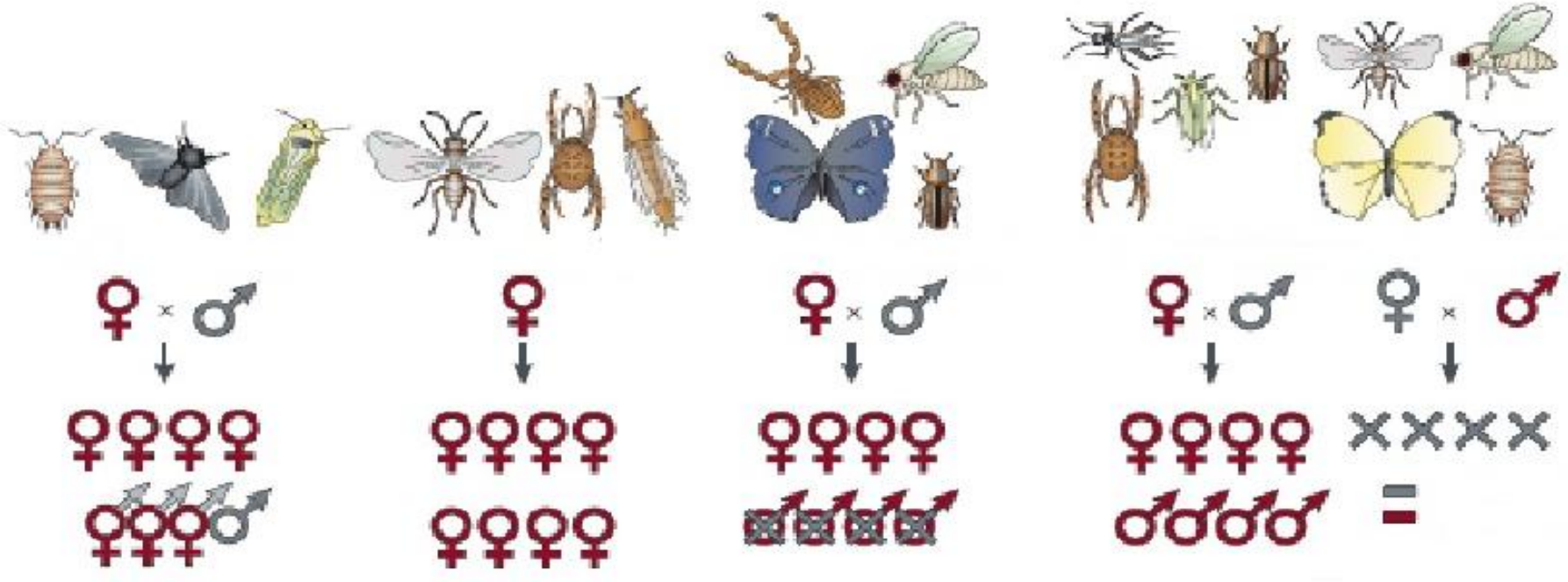


http://www.biologycorner.com/bio1/notes-arthropods.html

Распространенность Wolbachia среди насекомых,
оценки: 40% (Zug, Hammerstein, 2012), 66% (Hilgenboecker et al., 2008)



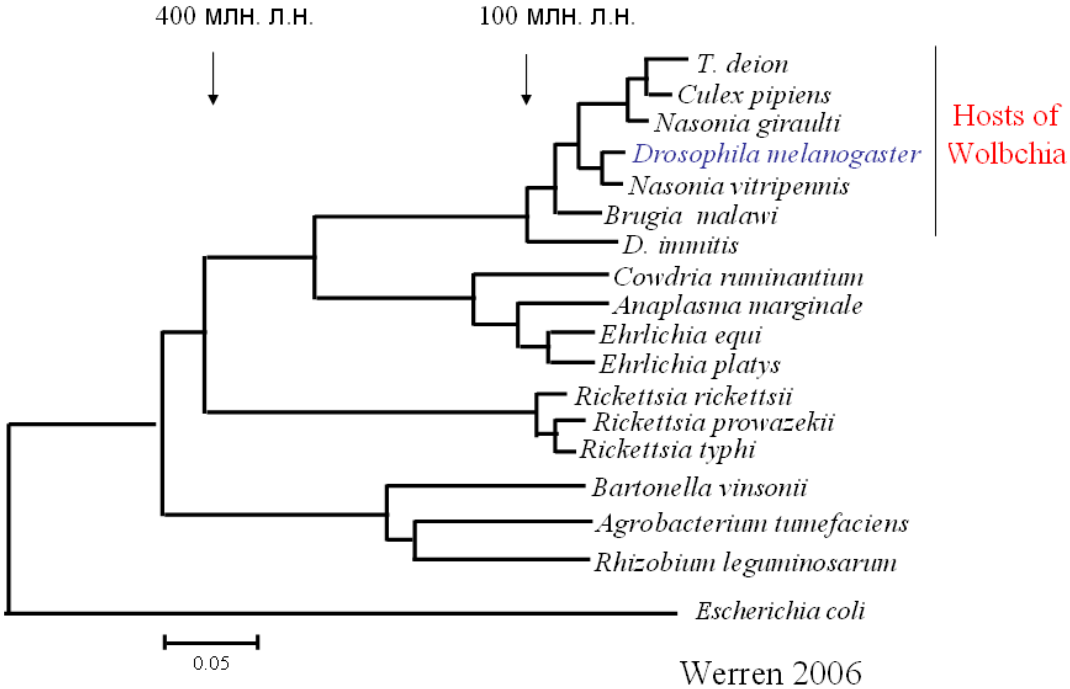
Wolbachia вызывает репродуктивные аномалии



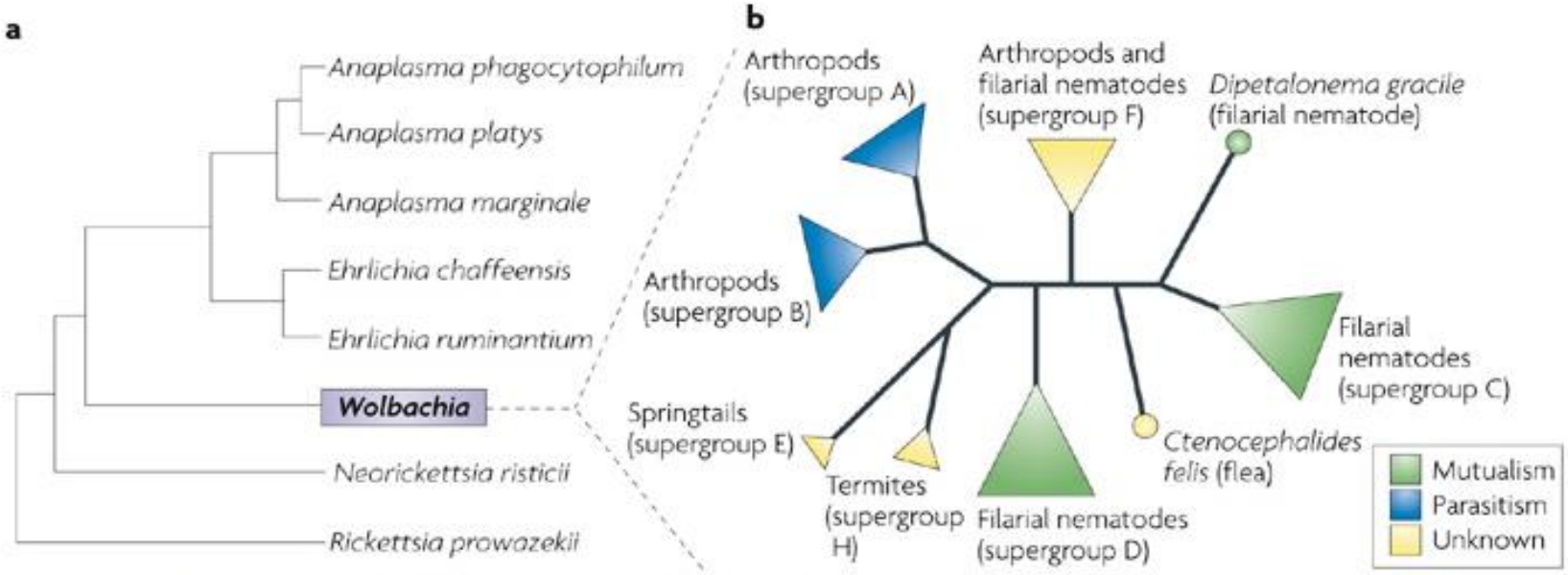
феминизация партеногенез андроцид ЦН

Генетическое разнообразие выходит за рамки рода

Выделяют до 14 супергрупп



Werren 2006



Werren et al., 2008 Wolbachia: master manipulators of invertebrate biology

Nature Reviews | Microbiology

❀ экологическая генетика ТОМ XI № 1 2013 ISSN 1811–0932

© Ю.Ю. Илинский [1,2],
М.А. Юдина [2], Е.А. Калмыкова [2],
Р.А. Быков [1], Н.П. Высочина [3],
Н.П. Винарская [4],
И.К. Захаров [1,2]

ИНФИЦИРОВАННОСТЬ ЭНДОСИМБИОТИЧЕСКОЙ БАКТЕРИЕЙ *WOLBACHIA* ВИДОВ БЛОХ (SIPHONAPTERA: INSECTA) СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ И ХАБАРОВСКОГО КРАЯ

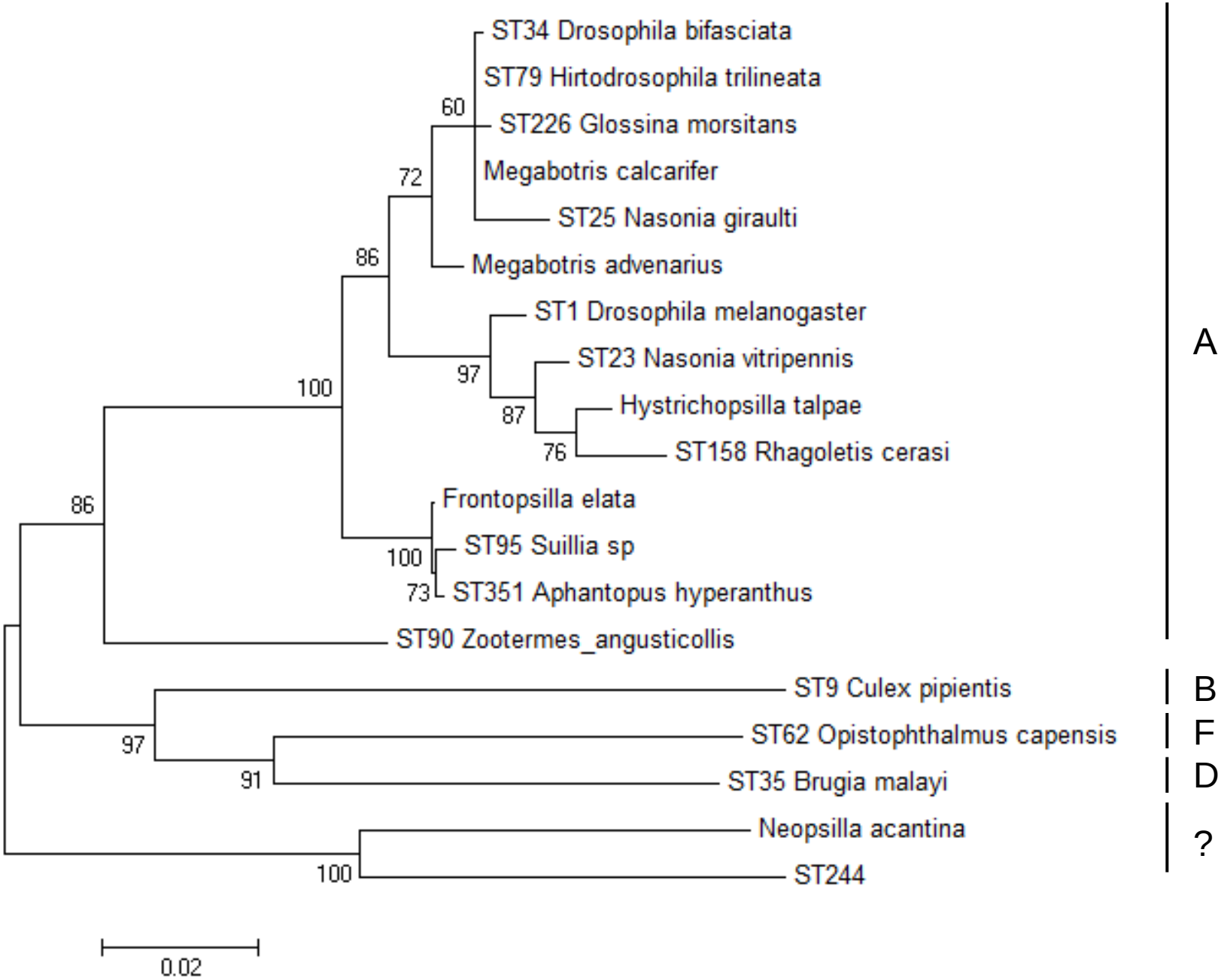
Инфицированность эндосимбиотической бактерией *Wolbachia* коллекции блох, собранных на территории Свердловской области (Св) и Хабаровского края (Хб)

Вид	Территория сбора	Число образцов (инфицированных образцов); %
Инфраотряд Hystrichopsyllomorpha, семейство Hystrichopsyllidea		
Catalagia striata	Хб	1 (0); 0
Ctenophthalmus congeneroides	Хб	62 (0); 0
Ct. pisticus pacificus	Хб	9 (0); 0
Doratopsylla birulai	Хб	5 (1); 20
Hystrichopsylla microti	Хб	7 (0); 0
H. talpae	Св	10 (8); 80
Neopsylla acanthina	Хб	11 (1); 9,1
Palaeopsylla sorecis	Хб	1 (0); 0
	Св	3 (0); 0
Stenoponia sidimi	Хб	2 (0); 0
Инфраотряд Ceratophyllomorpha, семейство Ceratophyllidea		
Frontopsylla elata botis	Хб	20 (13); 65
Megabothris advenarius	Хб	13 (5); 38,5
M. calcarifer	Хб	23 (1); 4,3
Monopsyllus indages	Хб	1 (0); 0
Инфраотряд Ceratophyllomorpha, семейство Leptopsyllidea		
Leptopsylla bidentata	Св	2 (0); 0
L. pectiniceps	Хб	82 (0); 0

Генетическое разнообразие *Wolbachia*

Вид \ Ген	*gatB*	*coxA*	*hcpA*	*ftsZ*	*fbpA*	ST
F. elata botis	new	57	196	new	64	new
H. talpae	8	new	new	79	62	new
M. advenarius	14	15	new	56	64	new
M. calcarifer	14	15	23	56	15	79
N. acanthina	new	new	new	new	new	new

Цифрами обозначены номера аллелей


ST34 Drosophila bifasciata
ST79 Hirtodrosophila trilineata
ST226 Glossina morsitans
Megabotris calcarifer
ST25 Nasonia giraulti
Megabotris advenarius
ST1 Drosophila melanogaster
ST23 Nasonia vitripennis
Hystrichopsilla talpae
ST158 Rhagoletis cerasi
Frontopsilla elata
ST95 Suillia sp
ST351 Aphantopus hyperanthus
ST90 Zootermes_angusticollis
ST9 Culex pipientis
ST62 Opistophthalmus capensis
ST35 Brugia malayi
Neopsilla acantina
ST244
60
72
86
97
87
76
100
86
100
73
97
91
100
A
B
F
D
?
0.02

- бабочки
- стрекозы
- блохи
- шмели
- паразитические осы
- иксодовые клещи

Шмели Западной Сибири не инфицированы *Wolbachia*?

Юдина Мария Александровна[1,2], Белова Ксения Андреевна[1].
1 Новосибирский государственный университет
2 Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск,
Лаборатория генетики популяций
Научные руководители: к.б.н. Илинский Юрий Юрьевич
к.б.н. Бывальцев Александр Михайлович

Шмели (семейство Apidae) – экономически важный опылитель многих культурных растений.

Wolbachia – матерински наследуемая эндосимбиотическая бактерия членистоногих и некоторых нематод.

Эндосимбионт широко представлен у перепончатокрылых, но представители рода Bombus остаются мало исследованными.

Материалы и методы

В коллекции представлено 75% видового разнообразия шмелей – 192 особи, относящиеся к 29 видам шмелей.

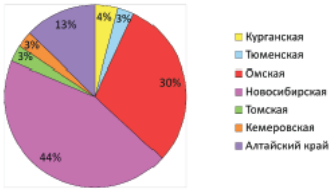
Сборы шмелей проводились в период с 2001 по 2012 год на территории юга Западной Сибири.

Каждая особь проверялась на наличие эктопаразитов (веерокрылые и клещи).

Выделение ДНК проведено из сухого (ноги, брюшки) и заспиртованного материала (брюшки, гонады) стандартными методами с модификациями.

Проверка качества ДНК проводилась с помощью ПЦР метода универсальными праймерами к генам насекомых (*28SrRNA*). Статус инфицированности *Wolbachia* определялся с помощью праймеров к генам *16SrRNA*, *hcpA* и *gatB*.

Ампликоны визуализировались в 1,5% агарозном геле.



Результаты и обсуждение

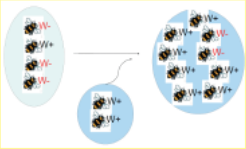
Не обнаружено ни одного случая инфицированности *Wolbachia* у шмелей на юге Западной Сибири, что не согласуется с литературными данными о встречаемости бактерии среди перепончатокрылых, и, в частности, среди шмелей. В литературе отмечается высокий уровень инфекции в популяциях шмелей Англии.

Причины отсутствия инфекции:

1) Недостаточный объем выборок при низкой частоте инфекции
НО! Одна исследуемая особь может характеризовать статус всей колонии (40–50 особей).

2) Демографические кризисы в популяциях шмелей

3) Биогеографические особенности



Evison,2012

Вид	Количество особей
B. armeniacus	4
B. barbutellus	1
B. bohemicus	5
B. campestris	11
B. consobrinus	7
B. cryptarum	7
B. deuteromymus	1
B. distinguendus	13
B. equestris	1
B. fragrans	1
B. hortorum	17
B. humilis	14
B. hypnorum	2
B. lucorum	4
B. maculidorsis	6
B. modestus	2
B. paradoxus	14
B. pascuorum	10
B. quadricolor	5
B. ruderarius	5
B. rupestris	8
B. schrenckii	3
B. semenovilleus	7
B. semisquama	2
B. sicheli	3
B. soroceensis	13
B. subterraneus	13
B. terrestris	6
B. veteranus	12
Итого	192

Open access, freely available online PLoS

The *Wolbachia* Genome of *Brugia malayi*: Endosymbiont Evolution within a Human Pathogenic Nematode

Jeremy Foster[1], Mehul Ganatra[1], Ibrahim Kamal[1¤a], Jennifer Ware[1], Kira Makarova[2], Natalia Ivanova[3¤b],

Brugia malayi (filarial Nematoda) lacks a complete biosynthetic pathway for both heme and riboflavin.

In contrast, the much reduced genome of its infecting *Wolbachia* strain, *w*Bm contained a complete suite of genes for both pathways.

Evidence for Metabolic Provisioning by a Common Invertebrate Endosymbiont, *Wolbachia pipientis*, during Periods of Nutritional Stress

Jeremy C. Brownlie[¤a], Bodil N. Cass, Markus Riegler[¤b], Joris J. Witsenburg, Iñaki Iturbe-Ormaetxe, Elizabeth A. McGraw, Scott L. O'Neill*

School of Biological Sciences, The University of Queensland, St. Lucia, Queensland, Australia

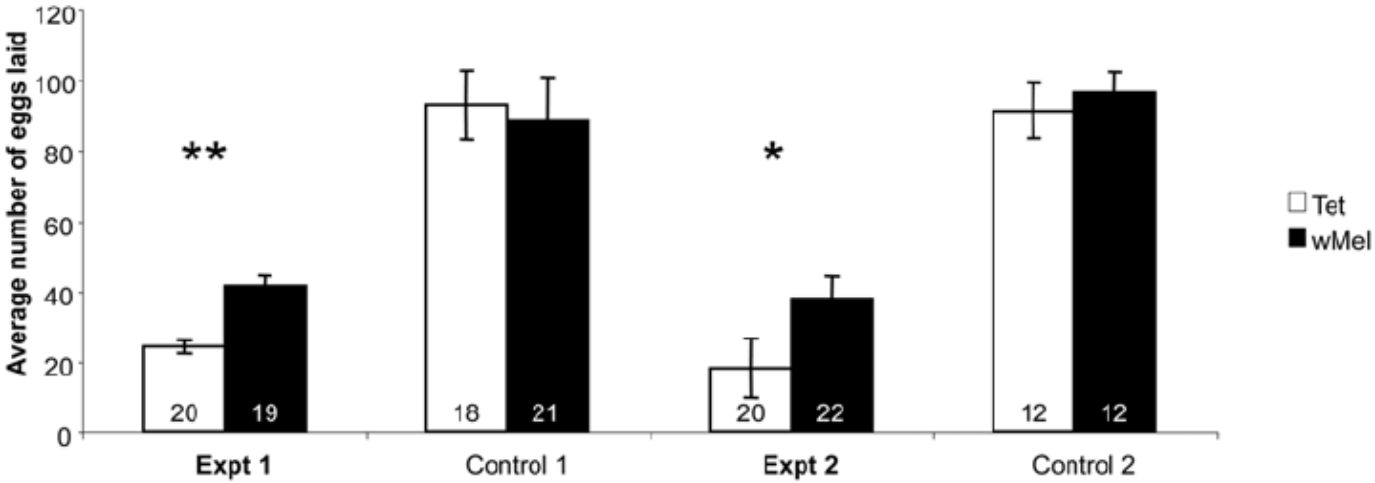


Figure 4. Mean fecundity measures of female *D. melanogaster* reared on high iron food ($FeCl_3$). The total number of eggs laid by a single female was counted over a three-day period and the average calculated. Standard error bars are indicated; replicate numbers are noted within the columns. Uninfected females are denoted by an open bar, *Wolbachia*-infected females by a filled bar. Female flies reared on cornmeal fly diet are described as "Control." Mean fecundities that are significantly different are denoted by *($p<0.05$) or ** ($p<0.001$; Mann-Whitney U Test).
doi:10.1371/journal.ppat.1000368.g004

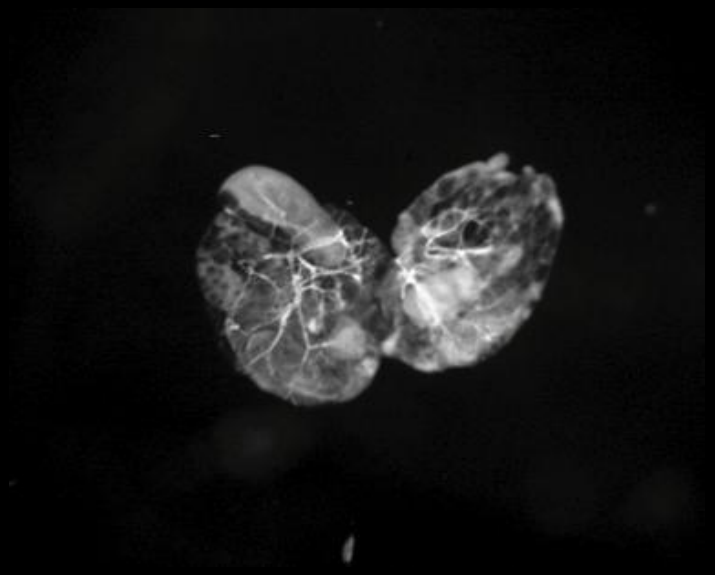
A host–parasite interaction rescues *Drosophila* oogenesis defects

Diana J. Starr & Thomas W. Cline

Department of Molecular and Cell Biology, 401 Barker Hall, University of California, Berkeley, California 94720-3204, USA

NATURE | VOL 418 | 4 JULY 2002 | www.nature.com/nature

Ovaries from 4-day-old Wolbachia-infected and unifected female ***D. melanogaster*** *Sxl^{f4}/Sxl^{f4}*



uninfected female, sterile

infected female, *fertile*

PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B BIOLOGICAL SCIENCES

The endosymbiont *Wolbachia* increases insulin/IGF-like signalling in *Drosophila*

Tomoatsu Ikeya, Susan Broughton, Nazif Alic, Richard Grandison and Linda Partridge

Proc. R. Soc. B published online 19 August 2009

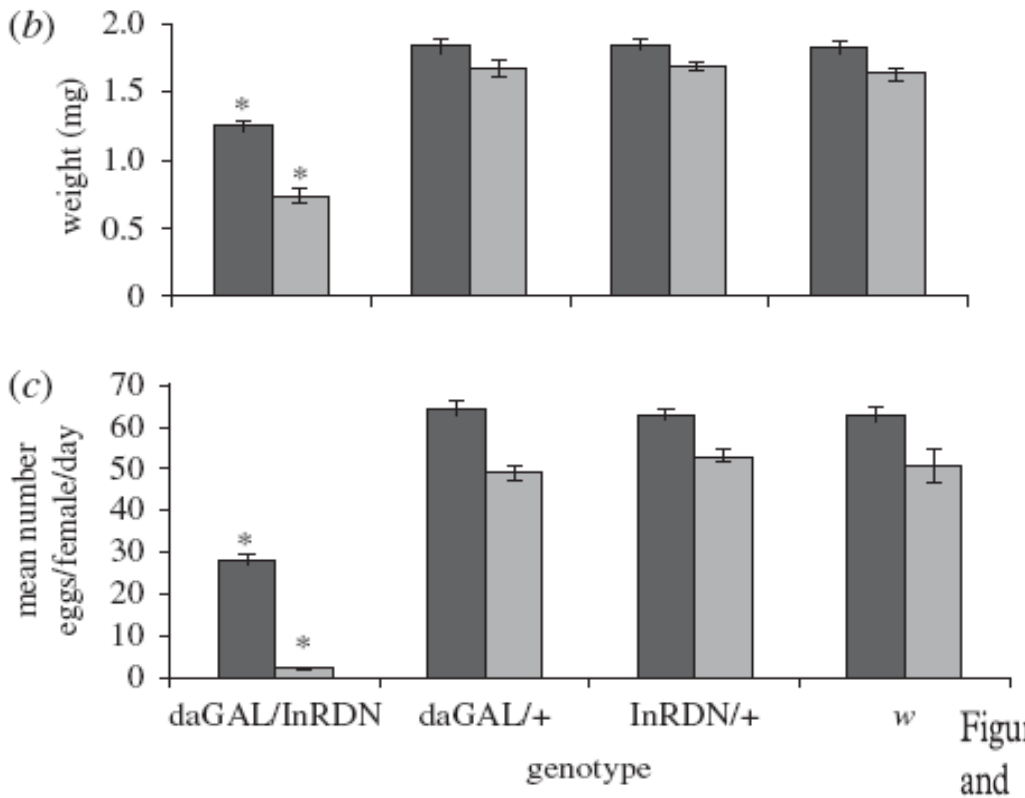


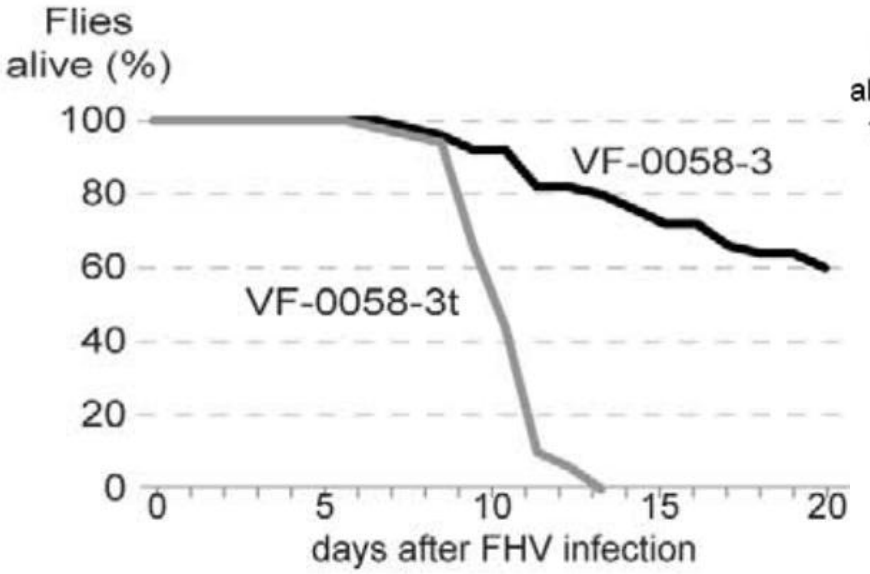
Figure 1. The effect of *Wolbachia* infection status on weight and fecundity of IIS mutant and control female flies.

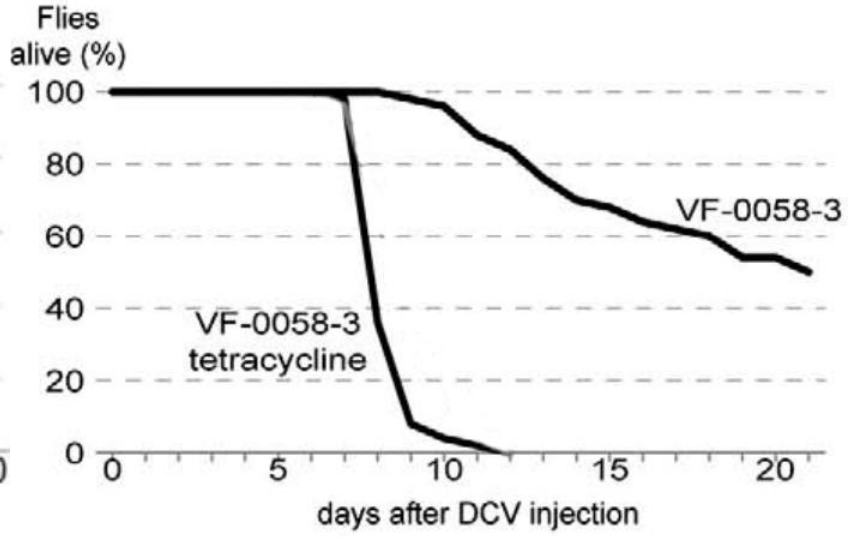
OPEN ACCESS Freely available online PLOS BIOLOGY

The Bacterial Symbiont *Wolbachia* Induces Resistance to RNA Viral Infections in *Drosophila melanogaster*

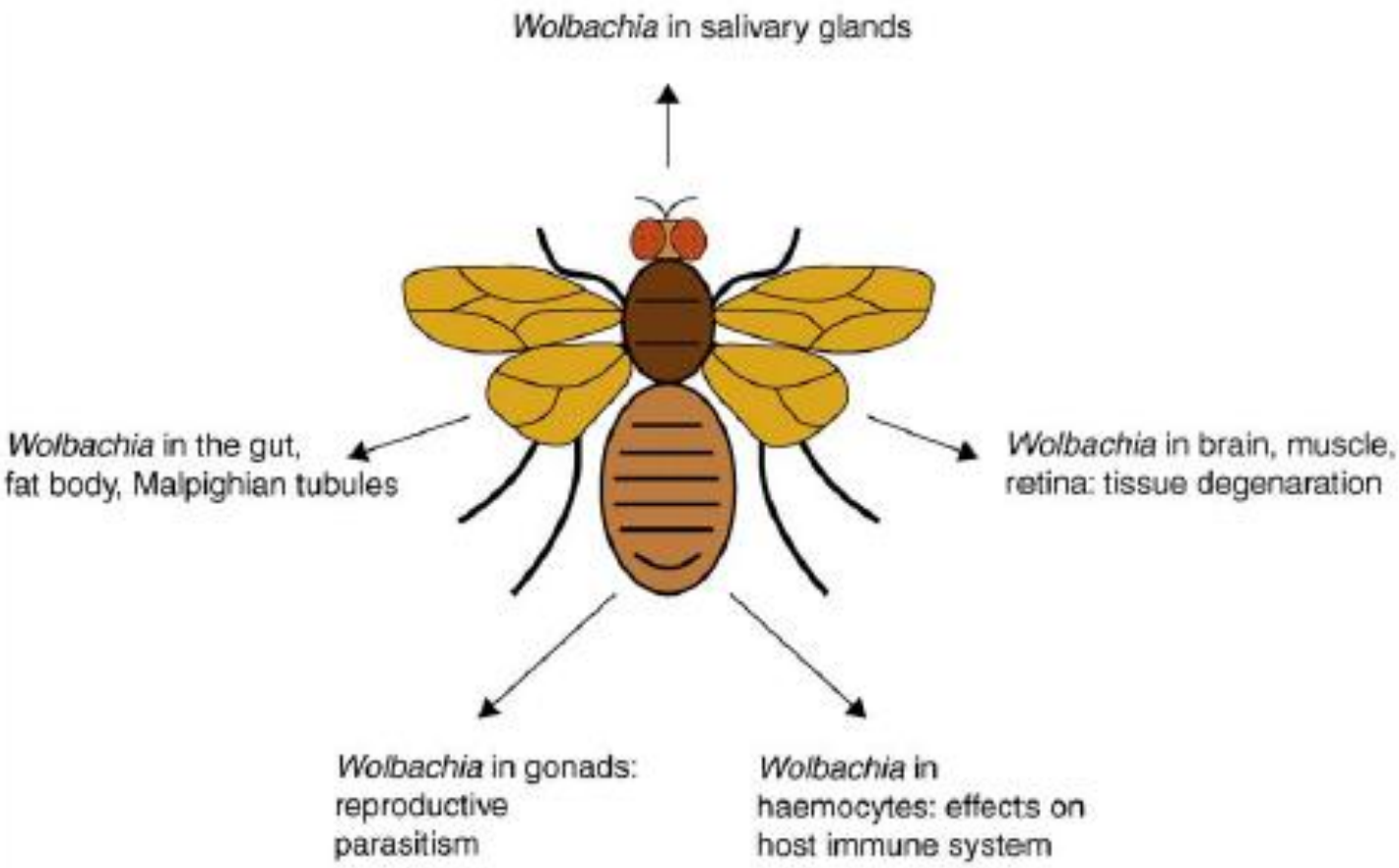
Luís Teixeira*, **Álvaro Ferreira**, **Michael Ashburner**

Department of Genetics, University of Cambridge, Cambridge, United Kingdom





в каждой ткани свой отбор?



OPEN ACCESS Freely available online PLOS | ONE

Coevolution of *Drosophila melanogaster* mtDNA and Wolbachia Genotypes

Yury Ilinsky[1,2]*

1 Laboratory of Populations Genetics, Institute of Cytology and Genetics of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia, 2 Department of Cytology and Genetics, Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

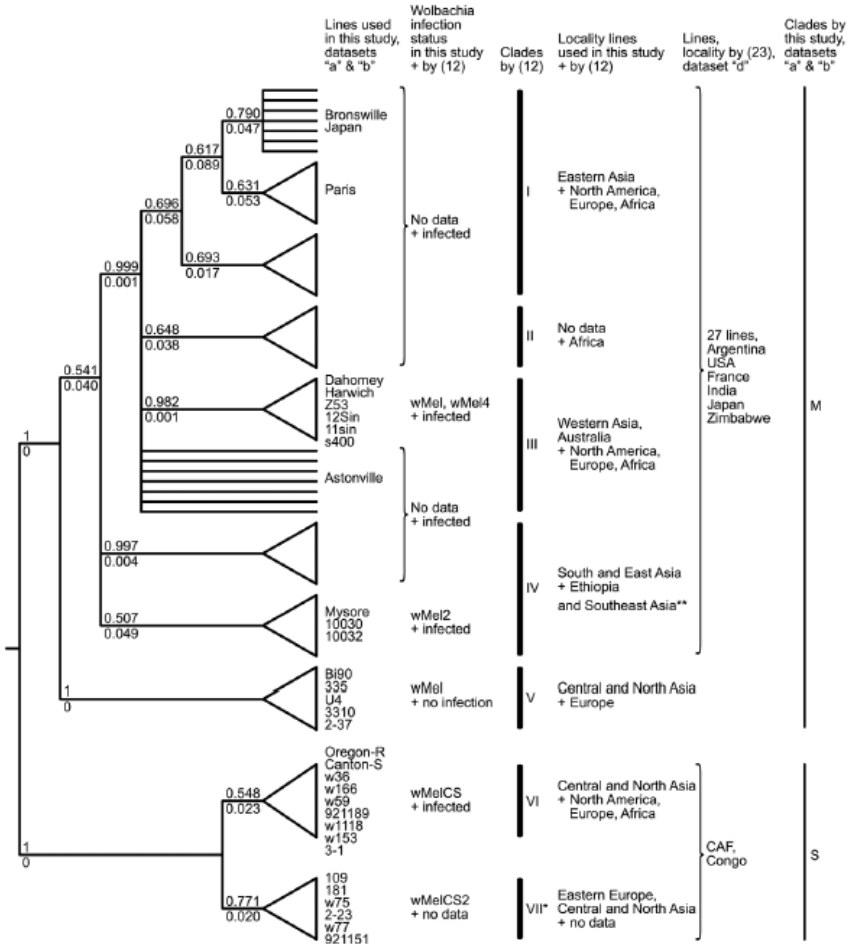
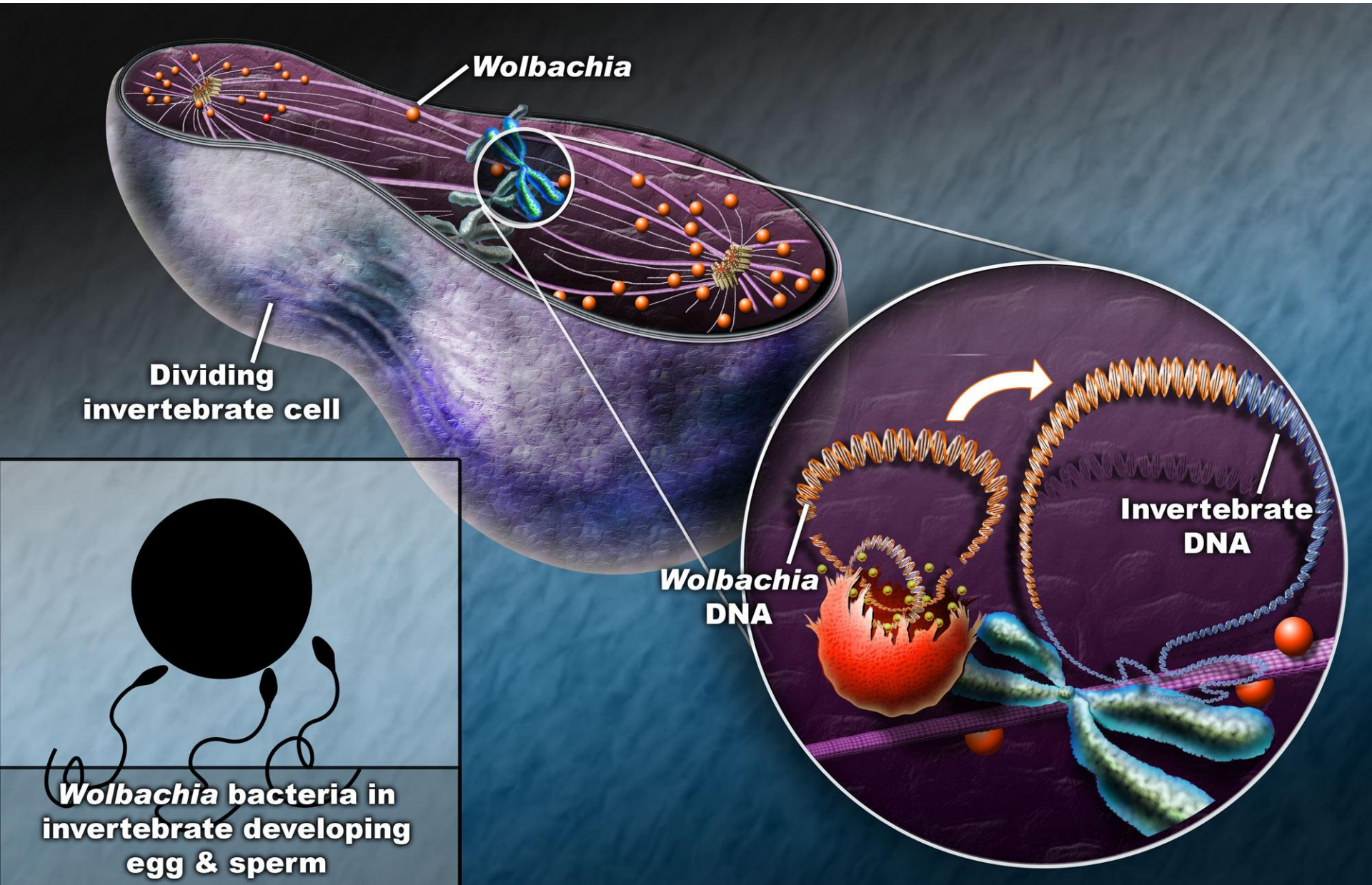


Figure 3. Schematic tree of 2757 bp mtDNA based on Bayesian genealogy of 323 *Drosophila melanogaster* lines ("a, b, e" datasets) from over the world (Supporting Information S3). Posterior Bayesian probabilities and SE indicated above and below nodes, respectively.

Разнообразие мтДНК вида зависит от матерински наследуемого микроорганизма

Разнообразие мтДНК среди неинфецированных особей … такое же, как и среди инфицированных


Wolbachia
Dividing invertebrate cell
Wolbachia DNA
Invertebrate DNA
Wolbachia bacteria in invertebrate developing egg & sperm