

Το φαινόμενο της ζωής: Από το αρχέγονο κύτταρο στους πολυκύτταρους οργανισμούς

Εισαγωγή

Η προσπάθεια αναπλάσεως των βημάτων που οδήγησαν από τα πρώτα ανόργανα συστατικά της γης μας στα οργανικά μόρια και βιομόρια, στο αρχέγονο κύτταρο, ικανό να μεταβολίζει και να αναπαράγεται, στους πολυκύτταρους οργανισμούς και στη βιοποικιλότητα, εμπλέκει σειρά προσεγγίσεων – το εργαστηριακό πείραμα, την Παλαιοντολογία, τη Μοριακή Βιολογία, ποικίλες θεωρίες και αρκετή φαντασία.

Η πειραματική προσέγγιση έδωσε πειστικές εξηγήσεις για το πώς δημιουργήθηκαν τα πρώτα βιομόρια, υπό συνθήκες που πιθανόν επικρατούσαν προ τεσσάρων δισεκατομμυρίων ετών στη γη (βλ. Θ.Γ. Παπαβασιλείου, «Αβιοτικός σχηματισμός οργανικών ουσιών: Μοριακός κανιβαλισμός και ενεργειακές απόψεις», *Ουτοπία* 50, 2002).

Για την κατανόηση της μετάβασης από τα βιομόρια σε δομές με ικανότητα μεταβολισμού και αναπαραγωγής, μια διαδικασία που για να ολοκληρωθεί απαιτήσε μερικές εκατοντάδες εκατομμύρια χρόνια, επιστρατεύονται τόσο πειραματικές μελέτες, οι οποίες αντανακλούν τις εκάστοτε προόδους της βιοχημείας και μοριακής/κυτταρικής Βιολογίας, όσο και πρότυπα βασισμένα σε φυσικοχημικές/μαθηματικές θεωρήσεις (βλ. Γιάννης Αλμυράνης, «Η ανάδυση της ζωής. Σύμπτωση ή αυτοοργάνωση;», *Ουτοπία* 50, 2002). Το ερώτημα του αν πρώτα εμφανίστηκε ένα μόρφωμα με ικανότητα μεταβολισμού και αύξησης για να «φιλοξενήσει» αργότερα τον αναπαραγωγικό μηχανισμό ή αντιστρόφως βρίσκεται ακόμη στο επίκεντρο του ενδιαφέροντος. Η διαπίστωση ενζυμικής δραστηριότητας στα ριβονουκλεϊνικά οξέα υπήρξε ανακάλυψη που έδωσε ουσιαστική ώθηση στο πρόβλημα αυτό και σε σύγκλιση των δύο ακραίων δοξασιών.

Οι πρώτοι μονοκύτταροι οργανισμοί: από τα προκάρνα στα ευκάρνα

Οι πρώτοι μονοκύτταροι οργανισμοί φαίνεται ότι εμφανίστηκαν 500 εκατομμύρια χρόνια μετά τη δημιουργία της Γης, σε μια ατμόσφαιρα αναγωγική (Εικ. 1) και ήταν ετερότρο-

φοι και αναερόβιοι, καλύπτοντας τις ενεργειακές τους ανάγκες από τη διάσπαση των αβιοτικά παραχθέντων ουσιών.

Μαρτυρίες για την ύπαρξη τέτοιων οργανισμών βρίσκονται σε απολιθώματα. Αργότερα, εξελίχθηκαν τα αυτότροφα φωτοσυνθετικά βακτήρια με ικανότητα εκμετάλλευσης της ηλιακής ενέργειας για τις συνθετικές τους ανάγκες. Λόγω της αναγωγικής ατμόσφαιρας ήταν και αυτά αναερόβια, χρησιμοποιώντας H_2S αντί για H_2O . Συγχρόνως, εμφανίστηκαν βακτήρια που καθήλωσαν το N_2 , με το οποίο κάλυπταν τις ανάγκες τους σε αζωτούχες ενώσεις.

Προ δύο δισεκατομμυρίων ετών περίπου, εμφανίστηκαν τα πρώτα αερόβια φωτοσυνθετικά βακτήρια, πρόδρομα των σημερινών κυανοβακτηρίων. Η εμφάνισή τους είχε κολοσσιαία επίδραση στην εξέλιξη των κυτταρικών μορφών, λόγω της αλλαγής στη σύσταση της ατμόσφαιρας, που άρχισε να εμπλουτίζεται σε οξυγόνο. Η αύξηση αυτή του οξυγόνου της ατμόσφαιρας οδήγησε στην εξαφάνιση πολλών αναερόβιων οργανισμών, στον περιορισμό τους σε αναερόβια περιβάλλοντα ή στην προσαρμογή τους στις αερόβιες συνθήκες. Τα κυανοβακτήρια εξαπλώθηκαν ευρύτατα και αποτέλεσαν την κύρια μορφή οργανισμών για πολλές εκατοντάδες χρόνια, δημιουργώντας πλούσια σε οξυγόνο ατμόσφαιρα και προστατευτικό στρώμα όζοντος. Τα κύτταρα απέκτησαν την ικανότητα να χρησιμοποιούν το οξυγόνο για τις ενεργειακές τους ανάγκες, αναπτύχθηκαν όλοι οι μεταβολικοί κύκλοι των κυττάρων και η μεγάλη ενεργειακή τους απόδοση.

Παράλληλα με την ανάπτυξη και εξέλιξη των βακτηρίων αυτών (Ευβακτήρια), εμφανίστηκε ένας άλλος κλάδος μονοκυτταρικών αρχέγονων οργανισμών, τα αρχαιοβακτήρια (Αρχαία), μια κατηγορία βακτηρίων με ικανότητα ανάπτυξης σε ακραίες συνθήκες θερμοκρασίας και πίεσης, καθώς και τα Ευκάριωτα, που εξελίχθηκαν από τα αρχαία, πρόδρομοι των πολυκυτταρικών οργανισμών (Εικ. 2). Τα ευβακτήρια και τα αρχαία είναι προκαρυωτικοί οργανισμοί (προκαρία), στερούνται, μεταξύ άλλων, πυρήνα, κυτταροσκελετού και κυτταρικών οργανιδίων, τα οποία είναι χαρακτηριστικά των ευκαρίων (Εικ. 3).

Τα αρχέγονα ευαρυωτικά απέκτησαν εσωτερική δομή με την ανάπτυξη μεμβρανικού περιβλήματος γύρω από το γενετικό υλικό (πυρηνική μεμβράνη), δημιουργώντας ξεχωριστό χώρο εγκλωβισμού του DNA (πυρήνα), καθώς και μεμβρανικούς σχηματισμούς (ενδοπλασματικό δίκτυο), πάνω στους οποίους τοποθετήθηκαν τα πρωτεϊνοσυνθετικά οργανίδια, τα ριβοσώματα. Ανέπτυξαν επιπλέον έναν πολύπλοκο κυτταροσκελετικό σχηματισμό (ακτομυοσίνη, τουμπουλίνη, ενδιάμεσα ινίδια), σημαντικό για πολλές κυτταρικές λειτουργίες (όπως κίνηση και μεταφορά ουσιών).

Σύμφωνα με το χιμαιρικό πρότυπο (Gupta και Golding, 1996, Εικ. 4), το πρωτοευκάριο (αρχαιοβακτήριο) εγκλωβήθηκε από ένα αρνητικό κατά gram ευβακτήριο, ακολούθως χάθηκε η κυτταρική μεμβράνη του πρωτοευκαρίου, η εσωτερικευμένη μεμβράνη του ευβακτηρίου αποσπάστηκε από την πλασματική και εξελίχθηκε σε πυρηνική μεμβράνη και ενδοπλασματικό δίκτυο, το δε DNA του νέου κυττάρου αποτέλεσε «χιμaira» του DNA των συμβληθέντων κυττάρων.

Η αύξηση της συγκέντρωσης του οξυγόνου στην ατμόσφαιρα και η αλματώδης αύξηση της παραγωγής ενέργειας από τον οξειδωτικό μεταβολισμό έκαναν δυνατή τη διαδικασία της μίτωσης ως τρόπον κυτταρικής διαίρεσης (αυτό προ περίπου 700 εκ. ετών), διαδικασία που απαιτήσε μεγάλα ποσά ενέργειας. Σημαντικό ρόλο στην αξιοποίηση του οξυγόνου για

το σκοπό αυτό ήταν η ενσωμάτωση στο προκαρυωτικό κύτταρο –και δη σε αρχαίο– ευβακτηρίων, συγκεκριμένα α-πρωτεοβακτηρίων, τα οποία είχαν την ικανότητα μεταβολισμού του οξυγόνου και εξελίχθηκαν στα σημερινά μιτοχόνδρια (Θεωρία ενδοσυμβίωσης, Margulis, 1970, Εικ. 5).

Μερικά γονίδια από τον ενδοσυμβιωτικό οργανισμό, που ανάλογά τους πιθανόν να υπήρχαν στον πυρήνα του ξενιστή, αποβλήθηκαν ως περιττά, ενώ άλλα μετατοπίστηκαν και ενσωματώθηκαν στο πυρηνικό γονιδίωμα. Έτσι, στο γονιδίωμα των σημερινών μιτοχονδρίων παρέμειναν μόνο μερικές δεκάδες γονιδίων.

Σε ορισμένα αρχέγονα ευκαρυωτικά ενσωματώθηκαν βακτήρια της τάξεως των κυανοφυκών, που αποτέλεσαν τους μελλοντικούς χλωροπλάστες, τα δε κύτταρα αυτά εξελίχθηκαν στους φυτικούς οργανισμούς.

Μια νέα υπόθεση (Martin και Muller, 1998) αποδέχεται μεν τη συμβίωση α-πρωτεοβακτηρίων με αρχαία, διατείνεται όμως ότι η βάση της συμβίωσης δεν ήταν η από το ευβακτήριο αξιοποίηση του ατμοσφαιρικού οξυγόνου, αλλά η προσφορά στο ευκάρυο από το ευβακτήριο H_2 και CO_2 , προϊόντα αναερόβιας ζύμωσης οργανικών ουσιών (Εικ. 6). Τα πρώτα ευκάρυα, όπως τα σημερινά αρχαία, χρησιμοποιούσαν H_2 και CO_2 ως πηγή ενέργειας και άνθρακα σε αναερόβιο περιβάλλον και παράγγαγαν μεθάνιο (μεθανογόνα). Αργότερα, μακριά από εξωτερική πηγή υδρογόνου, το πρωτοευκάρυο απέκτησε απόλυτη εξάρτηση από το ευβακτήριο. Η μεταφορά γονιδίων από το ευβακτήριο στο πρωτοευκάρυο προσέδωσε στο τελευταίο την ικανότητα να προσλαμβάνει υποστρώματα και ένζυμα γλυκολύσεως, επομένως και ικανότητα αναερόβιας παραγωγής ATP. Εν συνεχεία, το ευβακτήριο, το οποίο είχε και ικανότητα αξιοποίησης του οξυγόνου για ενέργεια, είτε αποβλήθηκε (αυτό εξηγεί την ύπαρξη πρωτίστων χωρίς μιτοχόνδρια, που διατηρούν όμως μιτοχονδριακά γονίδια, όπως για τις 60K και 70K πρωτεΐνες θερμοκικού σοκ), είτε μετατράπηκε σε υδρογονόσωμα (οργανίδιο που βρίσκεται σε πρώιστα χωρίς μιτοχόνδρια) ή μετατράπηκε στο σημερινό μιτοχόνδριο.

Προσφάτως, ο Pool και συνεργάτες (1998), διατύπωσαν την υπόθεση ότι τα ευκάρυα προϋπήρχαν των προκαρίων, βασιζόμενοι, μεταξύ άλλων, στο ότι ο μεταβολισμός των ευκαρυωτικών έχει πολλά κατάλοιπα του «κόσμου του RNA» (όπως καταλυτική ικανότητα του RNA) και ότι δεν υπάρχει εξελικτικό πλεονέκτημα για εμφάνιση του ματίσματος του RNA στα ευκαρυωτικά, και προτείνουν ότι το RNA γονιδίωμα του αρχέγονου ριβσοοργανισμού έδωσε το DNA γονιδίωμα ευκαρυωτικού τύπου (κατατημημένο, γραμμικό, με πολλαπλά κέντρα αντιγραφής), από όπου προέκυψε αργότερα το DNA γονιδίωμα προκαρυωτικού τύπου (κυκλικό, πλυκιστρονικό).

Σημαντική ώθηση στις θεωρήσεις όσον αφορά την εξέλιξη των βακτηρίων προς ευκαρυωτικούς οργανισμούς έδωσε η αποκρυπτογράφηση του γονιδιώματος του ανθρώπου και πολλών βακτηρίων, από το πιο απλό (*Mycoplasma genitalis*, μέγεθος DNA 0,58 Kb, σύνολο 470 γονιδίων) μέχρι πιο πολύπλοκων (*Escherichia coli*, 4,288 γονίδια), που εν μέρει επιβεβαίωσαν σχετικά συμπεράσματα στα οποία είχαν καταλήξει έρευνες με βάση τη σύγκριση των νουκλεοτιδικών αλληλουχιών ριβσοομικού RNA. Η κοινή προέλευση αρχαίων και ευκαρίων (Εικ. 2 και 5) τεκμηριώθηκε από την ύπαρξη γονιδίων ιστονών στα αρχαία, καθώς και υπομονάδων της DNA πολυμεράσης, της RNA πολυμεράσης, παραγόντων μεταγραφής.

παραγόντων επιμήκυνσης της πολυπεπτιδικής αλυσίδας και αμινοακυλο-tRNA συνθετασών, παρόμοιων με αυτών στα ευκάρια. Αντιθέτως, η οργάνωση των γονιδίων των αρχαίων σε πολυκιστρονικές οντότητες είναι χαρακτηριστικό των ευβακτηρίων και όχι των ευκαρύων (μονοκιστρονική οργάνωση DNA). Με βάση τη σύγκριση γονιδίων μεταγραφικών παραγόντων αρχαιοβακτηρίων, οι Κυρπίδης και Ουζούνης (1999) καταλήγουν στο συμπέρασμα ότι τα αρχαία βρίσκονται πιο κοντά στην αρχέγονη κατάσταση. Τα περισσότερα συστατικά του πολλαπλασιασμού και έκφρασης των γονιδίων είναι παρόμοια μεταξύ αρχαίων και ευκαρύων, ενώ οι μεταβολικοί δρόμοι είναι κοινός και στους τρεις κλάδους, ευβακτήρια, αρχαία και ευκάρια. Φαίνεται ότι ο κοινός παγκόσμιος πρόγονος είχε τα γονίδια πρωτεϊνών που εμπλέκονται στις αναπνευστικές διεργασίες (τελικές οξειδάσες που ανήκουν στις αναπνευστικές οδούς οξυγόνου, νιτρικών, θεικών και θείου, όπως κυτοχρωμική οξειδάση, νιτρική αναγωγή κ.ά.) και ότι είχε την ικανότητα σύνθεσης ATP (Castresana και Moreira, 1999).

Προ 800-750 εκατομμυρίων ετών εμφανίζεται ο διαχωρισμός των ευκαρυωτικών σε αρσενικά και θηλυκά και ο εγγενής πολλαπλασιασμός, που επέτρεψε απεριόριστους συνδυασμούς του γενετικού υλικού μέσω των επιχιασμών στα χρωμοσώματα, γεγονός που οδήγησε σε μεγάλη επιτάχυνση της εξέλιξης.

Από τους μονοκύτταρους στους πολικύτταρους οργανισμούς

Επί πολλά χρόνια επικράτησαν μονοκυτταρικοί ευκαρυωτικοί οργανισμοί, με κυρίαρχες τρεις τάξεις, τα μαστιγοφόρα, τα βλεφαριδωτά και τα ριζόποδα. Ταυτοχρόνως, κάνουν την εμφάνισή τους πολικύτταροι οργανισμοί, τα φύκη, με τεράστια εξειδίκευση ως προς τη μορφή και τη λειτουργία.

Προ 540 περίπου εκατομμυρίων ετών και σε χρονική διάρκεια 45 εκατομμυρίων χρόνων παρατηρείται η Καμβριανή έκρηξη, το "Big Bang" της Βιολογίας, κατά την οποία απότομα εκδηλώθηκε η ποικιλότητα και η διαφοροποίηση των ευκαρυωτικών κυττάρων (Εικ. 7) και εμφανίστηκαν όλα τα ζωικά φύλα, με την εξαίρεση των χορδωτών, όπως διαπιστώνεται από τα ευρεθέντα απολιθώματα. Πιθανόν η διεργασία αυτή να είχε ξεκινήσει αρκετά χρόνια πιο πριν, λόγω όμως του μικρού μεγέθους των πρώιμων ζωικών μορφών δεν θα ήταν δυνατόν να είχαν αφήσει απολιθώματα. Για τα αίτια της έκρηξης αυτής υπάρχουν πολλές υποθέσεις. Είναι αμφίβολο αν μεταβολές της χημείας των ωκεανών και της κυκλοφορίας των θαλάσσιων υδάτων την επηρέασαν. Η μεγάλη αύξηση της συγκέντρωσης του O₂, λόγω τεκτονικών μεταβολών που παρουσιάστηκαν προ 800 εκ. ετών, ίσως ήταν αιτία της ακόλουθης εμφάνισης των μεγάλων ζώων.

Σημαντικό είναι ότι τα περισσότερα δομικά υλικά (ίσως όλα), τα απαραίτητα για την οργανισμική πολυπλοκότητα, ήταν διαθέσιμα πολύ πριν από την εμφάνιση της πολικυτταρικότητας. Γονίδια εξελίχθηκαν από αρχέγονα γονίδια με μεταλλάξεις, αναδιπλασιασμούς και μεταθέσεις. Μερικά από τα γονίδια που βρέθηκαν σε προκάρια δεν έχουν αναγνωριστεί σε ευκάρια, πιθανόν γιατί, λόγω εκτεταμένων μεταλλάξεων που υπέστησαν, υπάρχει δυσκολία να ταυτοποιηθούν με τις αρχικές μορφές τους. Ορισμένες νοηλεοτιδικές αλλη-

λουχίες, που αποτελούν θέσεις πρόσδεσης ρυθμιστικών μορίων ανώτερων ευκαρυωτικών, υπήρχαν ήδη στο γονιδίωμα ευβακτηρίων και αρχαιοβακτηρίων (Hatzoglou και Sekeris, 1997).

Πότε και πώς συναρμολογήθηκαν τα γονιδιακά δίκτυα και οι ρυθμιστικοί μηχανισμοί, που οδήγησαν στα πολύπλοκα όργανα και λειτουργικούς οργανισμούς, είναι άγνωστο. Πολλά γονίδια απέκτησαν νέα δραστηριότητα, αλλά διατήρησαν την αυτή λειτουργία, όπως χαρακτηριστικά το γονίδιο Pax-6 και τα ομόλόγιά του. Τα γονίδια αυτά ελέγχουν το σχηματισμό ματιού σε διάφορα φύλα που εξελικτικά διαφέρουν πολλές εκατοντάδες εκατομμύρια έτη και στα οποία η κατασκευή των ματιών δείχνει μεγάλη δομική ετερογένεια. Πρόκειται για εκπληκτικό παράδειγμα εξελικτικού συντηρητισμού. Η εισαγωγή του Pax-6 γονιδίου του ποντικού σε μύγα επάγει σχηματισμό ματιού με δομή ματιού μύγας και όχι ποντικού. Όμως, το Pax-6 γονίδιο ανιχνεύεται και στα νηματώδη, που στερούνται οφθαλμού. Γιατί δεν χάθηκε το γονίδιο αυτό κατά την εξέλιξή τους; Μήπως χρησιμοποιείται σε άλλο αναπτυξιακό μονοπάτι, για άλλους σκοπούς και λειτουργίες; Μερικά προϊόντα γονιδίων απέκτησαν νέα λειτουργικότητα, όπως οι κρυσταλλίνες του φακού του οφθαλμού που εξελίχθηκαν από τις πρωτεΐνες του θερμικού σοκ.

Ουσιαστικό ρόλο στην όλη διαδικασία της εξέλιξης των οργανισμών φαίνεται ότι έπαιξε η κατηγορία των ομοιοτικών γονιδίων, γονιδίων-ενισχυτών, τα οποία εξασκούν ρυθμιστικό ρόλο στην έκφραση συστοιχίων δομικών γονιδίων.

Ο ρυθμός της εξελικτικής διαδικασίας δεν υπήρξε σταθερός, ίσως λόγω του διαφορετικού ρυθμού των γονιδιακών αναδιπλασιασμών και αμινοξικών αντικαταστάσεων. Οι ρυθμοί ήταν ταχύτεροι στην πρώιμη εξέλιξη των χορδοτών, προ του διαχωρισμού των ψαριών και τετραπόδων, ενώ ήταν πολύ χαμηλότεροι στις επόμενες περιόδους, γεγονός που καταδεικνύει συσχέτιση μεταξύ μοριακής και ιστικής εξέλιξης.

Επίλογος

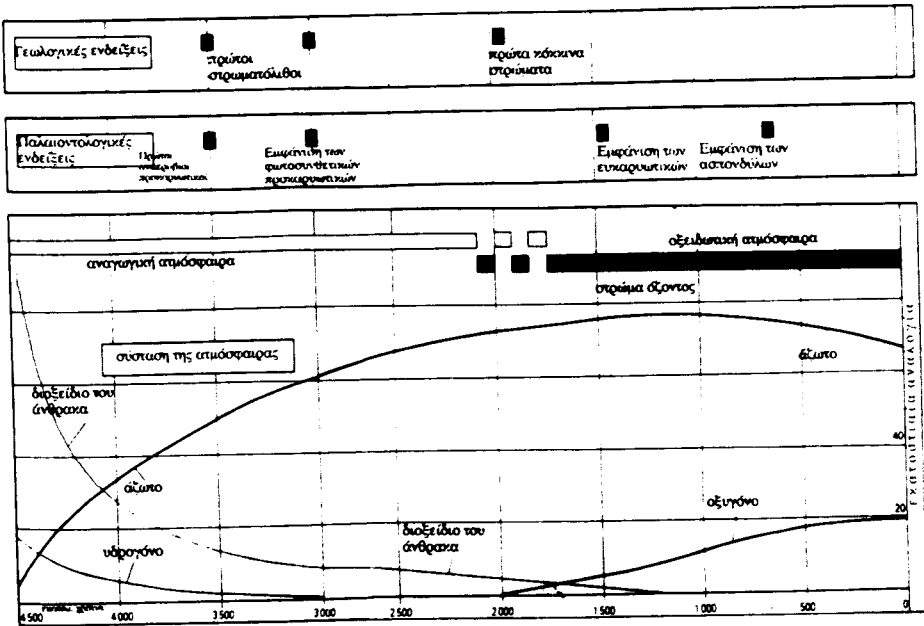
Η αλματώδης πρόοδος των μοριακών επιστημών –Βιολογίας, Χημείας, Φυσικής– και ο πακτωλός πληροφοριών που πιηάζουν από την αλληλουχία του γονιδιώματος ανθρώπου, άλλων θηλαστικών και μιας μεγάλης ποικιλίας οργανισμών, συμπεριλαμβανομένων πολλών μικροβίων, επέδρασε σημαντικά στην κατανόηση της δημιουργίας οργανικής ύλης από την ανόργανη και της εμφάνισης αρχέγονης ζωής και της εξέλιξής της στη σημερινή ποικιλία έμβιων όντων. Πάμπολλα, όμως, είναι τα ερωτήματα που παραμένουν αναπάντητα, καθώς και τα αντικρουόμενα ευρήματα, όπως αυτά που αφορούν τη χρονική πορεία των εξελικτικών διεργασιών προερχομένων από μοριακές έρευνες και από ανάλυση απολιθωμάτων (Εικ. 8). Η πιθανότητα οριζόντιας μεταφοράς γονιδίων μεταξύ των προκαρυωτικών αποτελεί σημείο συζήτησεων και ασάφειας στη διατύπωση φυλογενετικών δένδρων (Rivera και Lake, 1999). Στο επίκεντρο του ενδιαφέροντος συνεχίζει να βρίσκεται το βασικό ερώτημα του αν η εξέλιξη επιτευχθηκε μέσω διαδοχικών ενδιάμεσων μορφών ή μέσω απότομης εμφάνισης νέων μορφών, μια άποψη που υποστηρίζεται από μερικούς μοριακούς βιολόγους επικεντρωμένους στα ομοιοτικά γονίδια.

Η ύπαρξη γονιδίων κεντρικής σημασίας για την οργανογένεση σε ανώτερους οργανισμούς και όμοιων γονιδίων σε κατώτερους, με διαφορετική όμως λειτουργία, ή η ύπαρξη μορίων σε πρωτόγονους οργανισμούς χωρίς εκδηλωμένη λειτουργικότητα, που αποκτούν συγκεκριμένη λειτουργία όταν εκφραστούν σε ανώτερους οργανισμούς, θέτει το ερώτημα της σχέσης μεταξύ γονότυπου και φαινότυπου. Αυτό που εντυπωσιάζει είναι η διάσταση μεταξύ της εκπληκτικής ποικιλίας των ζώντων οργανισμών και της αφοπλιστικά απλής μοριακής τους αρχιτεκτονικής.

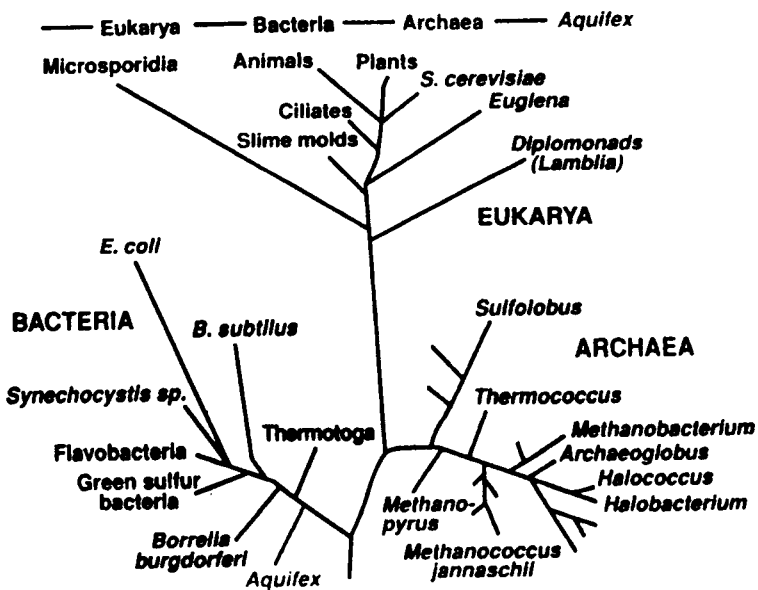
Όπως προαναφέρθηκε, βασικά δομικά στοιχεία, απαραίτητα για την οργανισμική πολυπλοκότητα, προϋπήρχαν της εμφάνισης των πολυκυτταρικών μορφών ζωής, παραμένει όμως το βασικό ερώτημα της συναρμολόγησης των γονιδιακών δικτύων στις διάφορες αυτές μορφές. Παρ' όλη τη φαινοτυπική πολυπλοκότητα που συνεπαίρνει το βιολόγο και τη μοριακή ποικιλότητα που θέλγει το βιοχημικό/μοριακό βιολόγο, υπάρχουν περιορισμοί στη μορφή, καθώς και συγκλίσεις, που δεν έχουν τύχει της δέουσας προσοχής. Με τις σύγχρονες μοριακές δυνατότητες μπορεί να ξεταστεί το αν η «εξέλιξη ανακάλυψε τον τροχό δυο φορές ή εφήυρε δυο διαφορετικούς τρόπους για την κατασκευή παρόμοιου τροχού» (S.B. Carroll). Πιθανόν, οι παλιοί γονιδιακοί καταρράκτες δεν χάνονται, αλλά επαναχρησιμοποιούνται, για να δώσουν παρόμοια φαινοτυπική λύση σε ανάλογη οικολογική πρόκληση.

Όπως συζητεί ο Simon Morris, το χέρι με το οποίο γράφονται οι γραμμές αυτές και το φτερό της μύγας που πετάει μπροστά μας εγείρουν την πιθανότητα ότι μεγάλο μέρος της οργανισμικής αρχιτεκτονικής εξαρτάται από μια σειρά «εργαλειοθηρών», που ανοιγοκλείνουν όποτε αυτό απαιτηθεί. Και καταλήγει ότι το κεντρικό αίνιγμα της εξέλιξης είναι το πώς εξισορροπείται η διεργασία της αλλαγής έναντι της ανάδυσης της μορφής, εισάγοντας και τη φιλοσοφική διάσταση με αναφορά στο «πάντα ρει» του Ηρακλείτου και στο «αείον» του Πλάτωνα.

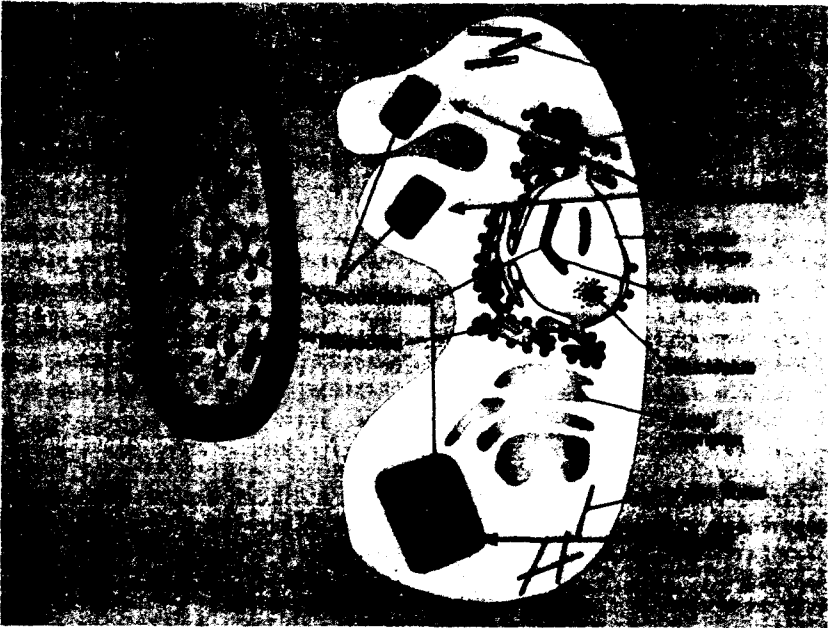
Εικόνες



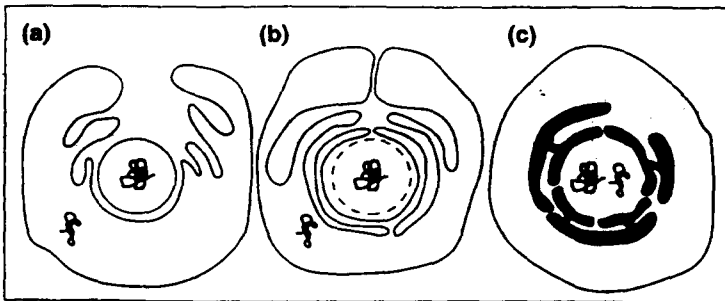
Εικόνα 1. Σύσταση της ατμόσφαιρας κατά την εξέλιξη και γεωλογικές και παλιοντολογικές ενδείξεις για το χρονοδιάγραμμα της εξέλιξης (από Γιάννης Π. Αργύρης, *Εξέλιξη*, 1998).



Εικόνα 2. Το «Δένδρο της Ζωής» (από E. Pennisi, *Science*, 280, 672-674, 1998).



Εικόνα 3. Τυπικά προκαρυωτικά (αριστερά) και ευκαρυωτικά (δεξιά) κύτταρα (από W.F. Doolittle, *Nature*, 392, 15-16, 1998).



Εικόνα 4. Προέλευση του πυρήνα και του ενδομεμβρανικού συστήματος του ευκαρυωτικού κυτάρου με το χιμαιρικό πρότυπο.

a) Το κύριο συμβάν στην εξέλιξη του ευκαρυωτικού κυτάρου προτείνεται ότι ήταν η εγκόλιση ενός αρχαιοβακτηρίου από ένα αρνητικό κατά Gram ευβακτήριο που στερούσαν κυτταρικού τοιχώματος.

b) Καθώς η μεμβράνη του ξενιστή περιέβαλλε τον ξένο οργανισμό, ο τελευταίος έχανε τη δική του μεμβράνη.

c) Ο διαχωρισμός των εσωτερικευμένων μεμβρανών από την πλασματική μεμβράνη οδήγησε στο σχηματισμό της πυρηνικής μεμβράνης και του ενδοπλασματικού δικτύου. Η μεταφορά του γονιδιώματος του ξενιστή στο νεοσχηματισθέντα πυρήνα και μια συμβολή γονιδίων από τους δυο «γονείς» οδήγησαν στο σχηματισμό του αρχέγονου ευκαρυωτικού κυτάρου [από R.S. Gupta και G.B. Golding, *TIBS*, 21, 166-171 (1996)].

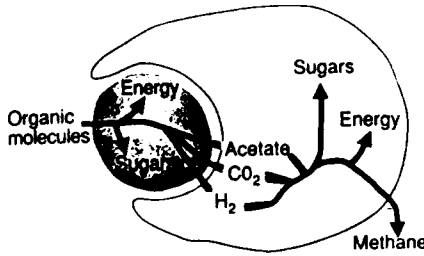


Εικόνα 5. Η υπόθεση της ενδοσυμβίωσης.

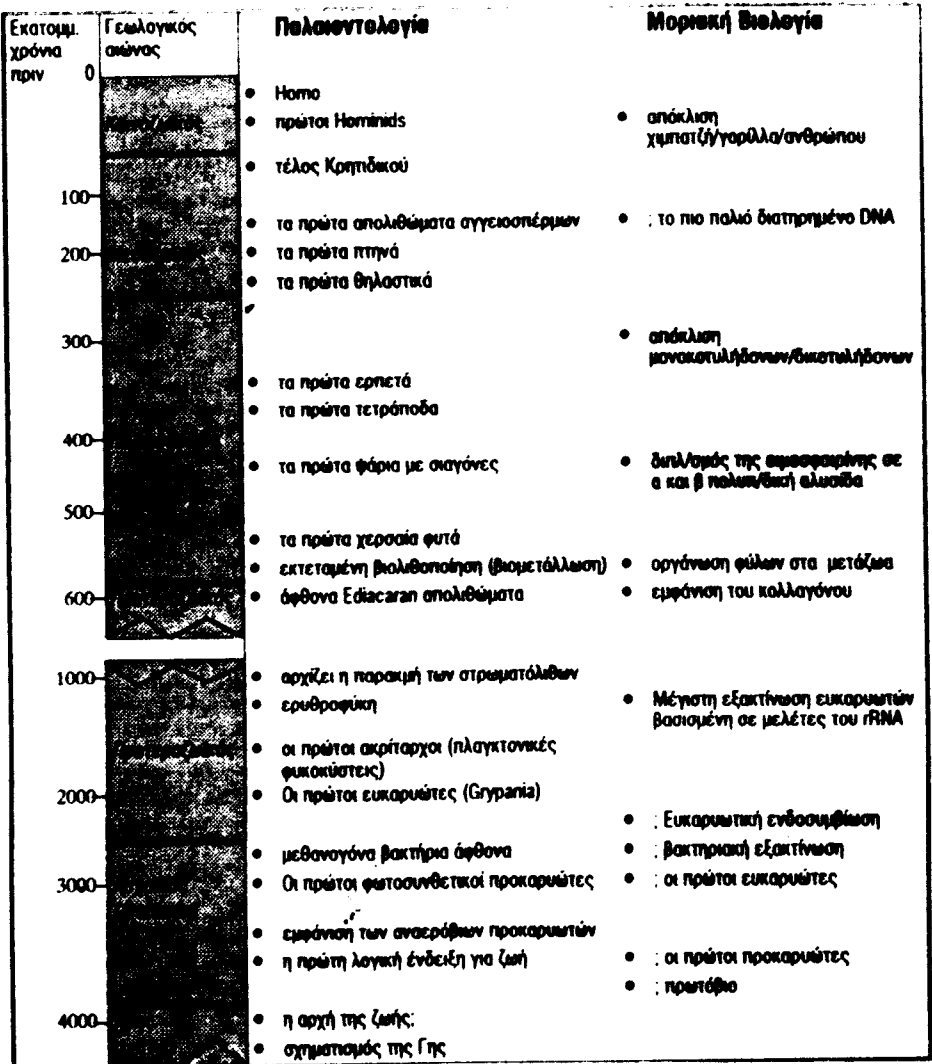
Η πιο παλαιά διακλάδωση στο Δένδρο της Ζωής διαχωρίζει τα βακτήρια από τα αρχαία και τους ευκαρυώτες. Οι πρόγονοι των τελευταίων ήταν αρχαία βακτήρια.

Δείχνονται τρία καίρια βήματα:

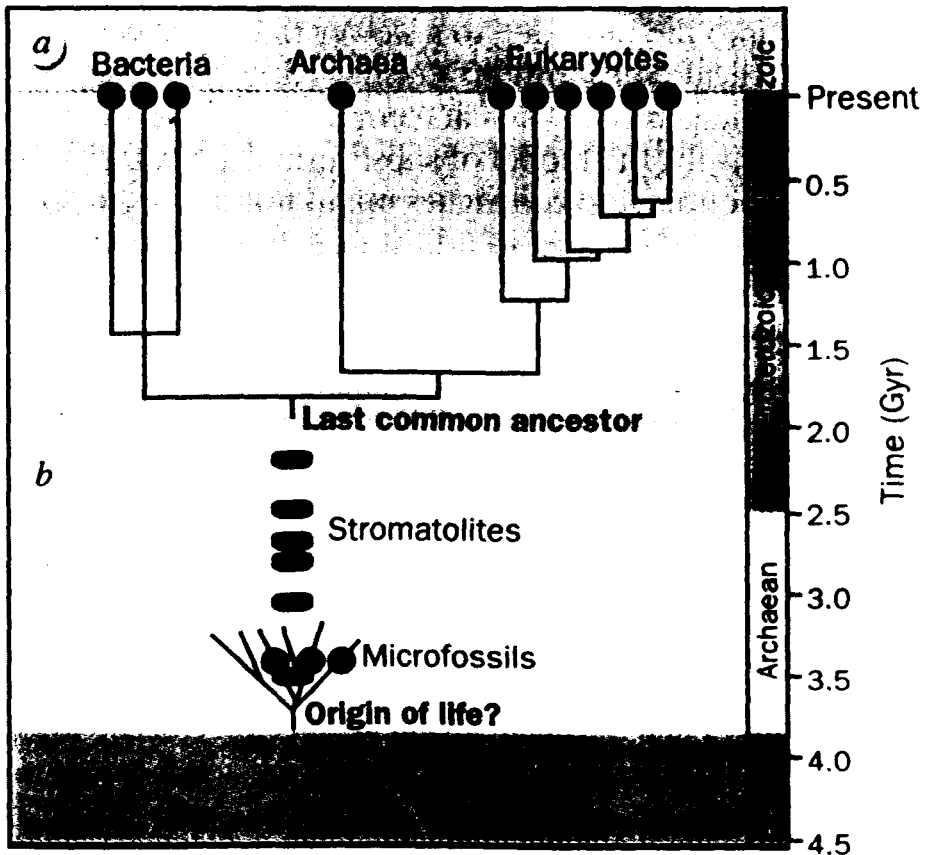
- 1) Η ανάπτυξη του κυτταροσκελετικού και μεμβρανικού συστήματος, λόγω του επιλεκτικού προτερήματος να επιτρέπουν αυτά στο κύτταρο να εγκολώνει σωματίδια τροφής, όπως βακτήρια.
- 2) Η μετατροπή των μη λεφτεθέντων α-πρωτεοβακτηρίων σε ενδοκυτταρικούς συμβιωτές (ενδοσυμβιωτές) με ικανότητα αναπνοής και μετά σε μιτοχόνδρια.
- 3) Η απώλεια πολλών από τα αρχικά γονίδια των α-πρωτεοβακτηρίων και η μεταφορά άλλων στον πυρήνα (από W.F. Doolittle, *Nature*, 392, 15-16, 1998).



Εικόνα 6. Ανταλλαγές μορίων, περιλαμβανομένου του υδρογόνου, θα μπορούσαν να είχαν οδηγήσει στη σύνδεση ευβακτηρίου με πρωτεύον κάκρυ (από *Nature*, 279, 1633, 1998).



Εικόνα 7. Η χρονική κλίμακα εμφάνισης των ειδών (από Γιάννης Π. Αργύρης, *Εξέλιξη*, 1998).



Εικόνα 8. Χρονοδιάγραμμα εξέλιξης, όπου δείχνεται η διάσταση μεταξύ των δεδομένων από τα μικροαπολιθώματα και από τη μοριακή ανάλυση.

α) Η σύγκριση των αλληλουχιών πρωτεϊνών δίνει ένα φυλογενετικό δένδρο, βάσει του οποίου ο τελευταίος κοινός πρόγονος ζούσε προ 1,8 δισεκατομμυρίων ετών.

β) Τα μικροαπολιθώματα δείχνουν ανάπτυξη ζωής, περιλαμβανομένων των κυανοβακτηρίων, παρόμοιων με τα σημερινά, προ 3,5 εκατομμυρίων ετών [από A.O. Mooers και R.J. Redfield, *Nature*, 379, 587 (1996)].

Βιβλιογραφία

- Γιάννης Π. Αργύρης, *Εξέλιξη, η γένεση της ζωής και των ειδών*, Θεσσαλονίκη, 1998.
- M. Belforst and A. Weiker, "Another bridge between kingdoms: tRNA splicing in Archaea and Eukaryotes", *Cell*, 89, 1003-1006 (1997).
- J. Castresana και D. Moreira, "Respiratory Chain in the Last Common Ancestor of Living Organisms", *J. Mol. Evol.*, 49, 453-460 (1999).
- W.F. Doolittle, "A paradigm gets shifty", *Nature*, 392, 15-16 (1998).
- D.R. Edgett and W.F. Doolittle, "Archaea and the Origin(s) of DNA Replication Proteins", *Cell*, 89, 995-998 (1997).
- M.W. Gray, "The third form of life", *Nature*, 383, 299 (1996).
- R.S. Gupta and G. Brian Golding, "The origin of the eukaryotic cell", *TIBS*, 21, 166-170, (1996).
- E. Hatzoglou and C.E. Sekeris, "The detection of nucleotide sequences with strong similarity to hormone responsive elements in the genome of eubacteria and archaeobacteria and their possible relation to similar sequences present in the mitochondrial genome", *J. Theor. Biol.*, 184, 339-344 (1997).
- N.C. Kyrpides and C.A. Ouzounis, "Transcription in Archaea", *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 26, 8545-8550 (1999).
- L. Margulis, *Origin of eukaryotic cells*, Yale University Press, 1970.
- W. Martin and M. Muller, "The hydrogen hypothesis for the first eukaryote", *Nature*, 392, 37-41 (1998).
- A.O. Mooers and R.J. Redfield, "Digging up the roots of life", *Nature*, 379, 587-588 (1996).
- S.C. Morris, "The Cambrian 'explosion': Slow-fuse or megatonnage", *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 97, 4426-29 (2000).
- G.J. Olsen and C.R. Woese, "Archaeal Genomics: An overview", *Cell*, 89, 991-994 (1997).
- A.M. Poole, D.C. Jeffares and D. Penny, "The path from the RNA world", *J. Mol. Evol.*, 46, 1-17 (1998).
- E. Pennisi, "Genome Data Shake Tree of Life". *Science*, 280, 672-674 (1998).
- J.H. Schwartz, *Sudden Origins: Fossils, Genes and the Origin of Species*, Wiley, New York, 1999.
- J.R. Rivera and J.A. Lake, "Horizontal transfer among genomes: the complexity hypothesis". *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 96, 3801-3806 (1999).

