

№17 2001 год ПРОБЛЕМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ ЖИЗНИ

Геологические и биологические науки в последние десятилетия накопили огромную новую информацию об эволюции органического и неорганического миров Земли, а также о физико-географических, геологических и биогеохимических предпосылках возможного существования каких-либо форм жизни в прошлом или настоящем на других планетах солнечной группы. Эволюция в геологии может быть представлена теперь мерой и числом. Собрана обширная информация о многочисленных биологических катастрофах (кризисах), прежде всего, в течение последнего миллиарда лет; об их корреляции с абиотическими кризисами, о возможных общих причинах этих явлений.

Одновременно с этим накоплены огромные объемы информации о структурной организации и молекулярно-генетических механизмах функционирования клеток — основы жизни, факторов изменчивости геномов и о закономерностях молекулярной эволюции клеток и организмов. В то же время, несмотря на обширные данные о молекулярно-генетических механизмах, обуславливающих реакции геномов, клеток и организмов на изменения внешней среды, нам мало что известно о связях этих механизмов с процессами эволюции биоты, происходившими на Земле в моменты глобальных геологических перестроек. Несмотря на обилие информации о закономерностях эволюции органического и неорганического миров, полученных науками о Земле и науками о жизни, она до сих пор остается разрозненной и требует системного обобщения.

Эти и другие обстоятельства побудили провести первый «круглый стол» биологов и геологов по проблемам возникновения и эволюции жизни, который происходил в августе 2000 г. в Новосибирске во время работы Первой международной конференции «Биоразнообразие и динамика экосистем Северной Евразии». Затем были проведены еще два круглых стола 10 марта 2001 г. в Новосибирске, в Объединенном институте геологии, геофизики и минералогии с участием группы сотрудников Института цитологии и генетики и 26 марта в Москве в здании Президиума РАН (сопредседатели заседаний академики Н.Л.Добрецов и В.К.Шумный). По результатам этих обсуждений были сформулированы тезисы, которые можно рассматривать как исходные для дальнейшего обсуждения, которое намечено провести в Московском университете в конце января 2002 г.

К числу крупнейших достижений последних десятилетий можно отнести расшифровку палеонтологами и геологами докембрийской летописи развития органического мира Земли, расширившую геохронологический диапазон наших знаний об эволюции жизни от 550 млн до почти 4 млрд лет. Классические концепции эволюции органического мира, основанные на опыте изучения его фанерозойской истории, когда в основных чертах уже сложилась таксономическая и экосистемная иерархия биологических систем, начиная с Ч.Дарвина, развивались в рамках градуалистического понимания филогенетического процесса (генеалогии таксонов), центральным звеном которого является вид. Изучение докембрийских форм жизни и условий ее существования поставило в повестку дня новые проблемы. Благодаря достижениям молекулярной биологии (включая молекулярную филогению) с начала 80-х годов XX века стало понятно, что пути биологической эволюции жизни в условиях первоначальной бескислородной (восстановительной) атмосферы и постепенного перехода ее в окислительную (увеличение концентрации кислорода в среде обитания) связаны с жизнью трех царств (доменов организмов) безъядерных прокариот: 1) истинных эубактерий; 2) археобактерий, геном которых имеет некоторые черты сходства с геномом эукариот; 3) эукариот, имеющих оформленное ядро и карпатментализированную цитоплазму с различными типами органелл. Важнейшим звеном на пути становления биоразнообразия живой оболочки Земли являются открытые в последнее десятилетие вендские бесскелетные Metazoa (вендобионты) с загадочными особенностями метаболизма (М.Глесснер, Б.С.Соколов, М.А.Федонкин и др.), непосредственные предшественники основных типов современных беспозвоночных, основные филогенетические стволы (на уровне типов и семейств) которых возникли около 540 млн лет назад в начале кембрийского периода.

Согласно общепринятым представлениям молекулярной биологии на ранних этапах эволюции из предковой формы, названной прогенотом, выделились три первичных царства: 1) эубактерии (предковые формы современных бактерий); 2) археобактерии, или археи — бактерии, ныне живущие преимущественно при экстремальных внешних условиях (метаногены, экстремальные галофилы, термофилы, ацидофилы и т.д.); 3) эукариоты, то есть клетки, вступившие впоследствии в эндосимбиотические взаимоотношения с некоторыми бактериями, что привело к образованию эукариот, давших впоследствии начало огромному разнообразию сложно организованных форм жизни (от одноклеточных до высших форм растений и животных).

Изучение микробных сообществ в современных экстремальных условиях и их экспериментальное моделирование (Г.А.Заварзин и др.) позволили выявить особенности взаимодействия автотрофных и гетеротрофных форм прокариотной жизни как особый тип адаптации в пространственно неразрывной двуединой системе организм-экосистема. Развитие методов микробной палеонтологии (Г.А.Заварзин, А.Ю.Розанов и др.) и обнаружение с помощью этих методов в метеоритах, предположительно привнесенных на Землю с Марса, структур, напоминающих следы бактериальной жизнедеятельности, дало новый импульс проблеме «вечности жизни».

В последние годы в палеонтологии и геологии накопилось много данных о корреляции глобальных геологических и биотических событий в истории биосферы. Особый интерес в последнее время вызвал «феномен» взрывной биодиверсификации органического мира в ордовикском периоде (450 млн лет назад), когда возникло огромное количество новых экологических специализаций, в результате чего впервые сформировался глобальный замкнутый биогеохимический цикл в морских экосистемах. Эта «экологическая революция» хорошо коррелируется с появлением в это время озонового экрана в атмосфере, который кардинально изменил пространственные параметры зоны жизни на Земле (А.В.Каныгин). Накопившиеся данные о взаимосвязях главных трендов и периодичности глобальных процессов в эволюции внешних и внутренних оболочек Земли и ее биосферы как целостной системы поставили в повестку дня проблему управляющего звена в коэволюции Земли и ее биосферы. В соответствии с новыми представлениями, согласующимися с теорией развития больших систем, эволюция биосферы

определяется высшими иерархическими уровнями глобальной экосистемы (Г.А.Заварзин, А.В.Каныгин), а на более низких уровнях (популяционном, видовом) обеспечивается ее более «тонкая» настройка («парадокс иерархии систем»). С этих позиций возникает проблема совмещения концепции видообразования Ч.Дарвина и биосферной концепции В.И.Вернадского, которая, вероятно, может быть разрешена в рамках кибернетической блочно-модульной концепции эволюции живых систем (В.А.Ратнер) на базе дарвиновской триады: наследственность, изменчивость, отбор и изучение эколого-геохимических закономерностей развития жизни.

В связи с открытием в 1970-е годы XX столетия в современных океанах уникальных экосистем «черных курильщиков», следы которых установлены теперь и в отложениях древнего возраста (не менее 400 млн лет), существующих за счет эндогенной энергии гидротерм, возникла еще одна проблема: являются ли солнечная энергия и кислородная атмосфера необходимыми условиями эволюции жизни на планетах и каков эволюционный потенциал экосистем такого типа?

Таким образом, для предстоящего обсуждения можно сформулировать следующие проблемы:

1. Возникла ли жизнь на Земле в ходе естественной эволюции неорганического мира (теория самозарождения жизни из неорганической материи)? Или она привнесена из Космоса (теория панспермии) и, таким образом, значительно старше Земли и не связана напрямую в своем генезисе с условиями первобытной Земли на момент фиксации в геологической летописи первых следов жизни?

В теории молекулярной эволюции накоплена значительная сумма знаний, указывающих на возможность самовозникновения жизни (в форме простейших самовоспроизводящихся систем) из неорганической материи в условиях первобытной Земли (Опарин, Холдейн, Оргел, Эйген, Ратнер и др.).

В то же время имеются факты, которые свидетельствуют в пользу теории панспермии:

- а) древнейшие осадочные породы с возрастом 3,8 млрд лет сохранили следы массового развития примитивных форм жизни, а изотопный состав углерода C12/C13 практически не отличается от такового в современном живом веществе;
- б) в метеоритах (А.Ю.Розанов и др.) обнаружены особенности, которые могут интерпретироваться как следы жизнедеятельности примитивных форм жизни, хотя есть и возражения против этой точки зрения (А.А.Макарушев, Э.М.Галимов и др.).

При этом следует оговориться, что вопрос относительно вечности жизни во Вселенной в конечном счете упирается в вопрос о вечности самой Вселенной. Если жизнь на Землю привнесена из Космоса (теория панспермии), это не снимает проблемы возникновения жизни, а лишь переносит момент возникновения жизни в глубины времени и пространства. В частности, в рамках теории «большого взрыва» время возникновения и распространения жизни во Вселенной не может быть больше 10 млрд лет. Следует, однако, иметь в виду, что эта дата относится только к нашей Вселенной, а не ко всему Космосу.

2. В чем заключались основные тенденции эволюции примитивных одноклеточных форм жизни на Земле в течение первых 3,5 млрд лет (или более) развития жизни? Было ли основной тенденцией усложнение внутренней организации клетки с целью максимизировать потребление любых ресурсов малодифференцированной окружающей среды первобытной Земли, или уже тогда часть организмов вступила на путь приспособления к преимущественному использованию какого-либо одного ресурса (специализация), что должно было способствовать дифференциации глобальной первобытной биосферы на систему локальных биоценозов? В этой связи возникает также вопрос о соотношении экзогенных (солнце) и эндогенных (гидротермы) источников энергии для развития жизни на ранних и более поздних этапах.

В настоящее время считается установленным, что простейшие безъядерные бактериальные организмы дали начало эукариотам с развитым ядром, компартментализированной цитоплазмой, органеллами и половой формой размножения. Эукариоты на рубеже около 1,2-1,4 млрд лет назад значительно увеличили свое биоразнообразие, следствием чего стало интенсивное освоение новых экологических ниш и общий расцвет как ядерных, так и безъядерных форм жизни. Этим объясняется, в частности, массовое образование древнейших биогенных нефтей 1,2-1,4 млрд лет назад, — возможно, самый крупномасштабный процесс преобразования существовавшей тогда биомассы Земли (в 10 раз превышающей современную биомассу — Конторович А.Э.) в косную материю. Здесь следует отметить, что существующие методики расчетов массы живого вещества для прошлых геологических эпох по количеству fossilized органического вещества не учитывают балансовые соотношения автотрофного и гетеротрофного ярусов биосферы (т.е. соотношение генерации и редукции ОВ), что также нужно отнести к одной из важных проблем в изучении глобальных закономерностей эволюции биосферы. Возможно, что первое заметное увеличение биомассы и биоразнообразия эукариот произошло около 2 млрд лет назад. Возникает вопрос о связи этого глобального эволюционного события с появлением свободного кислорода в атмосфере Земли.

3. Какие факторы обеспечили прогрессивное усложнение геномов эукариот и особенности геномов современных прокариот?

Существовали ли на первобытной Земле условия, благоприятствовавшие эволюционному усложнению структурно-функциональной организации эукариотической клетки?

Если да, то какова их природа, когда они возникли и продолжают ли они действовать по сей день?

Какие механизмы обеспечивали согласование самосборки экосистем «снизу» (на популяционном и видовом уровнях) и «сверху» (т.е. на уровне взаимодействия глобальной экосистемы с глобальными эндогенными и экзогенными геологическими процессами)?

Возникает также вопрос об эволюционном потенциале разных уровней биологической организации (на молекулярном, геномном, клеточном, многоклеточном, организменном, популяционном) и условиях его реализации. В общем виде можно считать очевидным возрастание эволюционного потенциала на каждом новом уровне биологической организации (т.е. возможностей морфо-функциональной дифференциации жизни на организменном и экосистемном уровнях), однако неясными остаются триггерные механизмы и лимитирующие факторы автогенетического (имарджентного) и внешнего (среды жизни) происхождения. В частности, остается загадочной природа давно установленных палеобиологией ароморфозов (кардинальных изменений

планов строения организмов) и скачков (вспышек биодиверсификаций, сопровождающихся появлением таксонов высокого ранга). Ароморфозы и скачки хорошо совпадают с эпохами глобальных биотических перестроек и кардинальных геологических изменений среды (баланса свободного кислорода и CO₂ в атмосфере и гидросфере, состояния озонового экрана, консолидации и распада суперконтинентов, крупномасштабных флуктуаций климата). Возникновение новых ароморфозов (например, появление бесскелетных, затем скелетных морских Metazoa, сосудистых растений, наземных позвоночных и т.д.) радикально изменяло функциональные и пространственные характеристики биосферы, а также эволюционные тренды в конкретных таксономических группах. Это хорошо согласуется с теоретическим положением кибернетики о направляющей роли в эволюционном процессе высших звеньев иерархических систем.

Происходила ли в истории Земли глобальная смена эволюционных стратегий в рамках стабилизирующего отбора (постоянство условий внешней среды), движущего отбора (выраженные однонаправленные изменения критических параметров внешней среды) и дестабилизирующего отбора (катастрофические изменения параметров внешней среды, затрагивающие иерархически высокие уровни организации биосистем (от молекулярно-генетического до биосферного)? Имеется представление о том, что на ранних этапах эволюции биосферы, когда жизнь развивалась в узком диапазоне толерантности с резко дискретными условиями среды и низким биоразнообразием, эволюционная стратегия определялась поисками оптимальных вариантов адаптации к физико-химическим условиям среды (некогерентная эволюция), а по мере стабилизации абиотической среды эволюция приобретает когерентный характер и ведущим фактором эволюционной стратегии в экологически насыщенных экосистемах становится выработка трофических специализаций под давлением конкуренции за пищевые ресурсы (А.В.Каныгин).

Насколько частыми были подобного рода изменения и какую роль играли в них глобальные геологические перестройки? Насколько это связано с появлением эукариот в геологической летописи, а также общим расцветом как ядерных, так и безъядерных форм жизни на рубеже 1,2-1,4 млрд лет назад?

Каково соотношение градуального и взрывообразного режимов эволюции на видовом и экосистемном уровнях и как они изменялись на разных этапах геологической истории биосферы?

Возможно ли достоверное восстановление картины эволюции жизни на Земле с учетом принципиальной неполноты геологической летописи и сложности реальных эволюционных процессов?

Насколько связана общая сложность клеточного уровня организации жизни у про- и эукариот со сложностью и особенностями организации образуемых этими формами экосистем?

Какие ограничения накладывают особенности структурно-функциональной организации экосистем на эволюцию преобладающих в них форм жизни?

4. Какова природа триггерных механизмов, обеспечивающих радикальное изменение режимов эволюции жизненных форм? Имеет ли она имманентную сущность, обусловленную внутренними особенностями организации и эволюции биосистем, или обусловлена внешними причинами, например, геологическими перестройками? Как соотносятся эти факторы?

По геологическим данным массовое развитие высокоорганизованных форм жизни Metazoa (с мышечными тканями, пищевым трактом и т.д.) произошло в венде около 600 млн лет назад, хотя, возможно, они появились раньше, о чем свидетельствуют палеонтологические находки последних лет (М.А.Федонкин). Но это были бесскелетные мягкотелые Metazoa. Они не имели защитного скелета и при отсутствии озонового слоя, по-видимому, имели ограниченную экологическую нишу. На рубеже 540-550 млн лет произошел таксономический взрыв (массовое, практически одновременное появление) всех основных «стволов» (типов и классов) морских беспозвоночных, представленных в основном уже скелетными формами. Однако полное развитие форм жизни, занявших все основные биотопы на Земле, произошло позже, когда существенно увеличилось количество свободного кислорода в атмосфере и гидросфере и начал стабилизироваться озоновый экран (ордовик — возникновение многоярусных морских экосистем, включая пелагиаль, и первые попытки выхода растений на сушу, девон — карбон — массовое заселение суши и пресноводных водоемов сосудистыми растениями, беспозвоночными гидробионтами и появление наземных позвоночных).

Все эти события, с одной стороны, коррелируются с крупнейшими геологическими событиями, а с другой, взрывной характер этих событий требует формирования новых подходов к построению сценариев эволюции на основе синтеза классических дарвиновских представлений и теории развития больших систем, которая хорошо согласуется с учением В.И.Вернадского о биосфере как глобальной биогеохимической системе Земли и современными эколого-геохимическими моделями экосистем разного типа. Все крупнейшие биотические кризисы коррелируются с крупнейшими геологическими перестройками, но подготавливаются саморазвитием биологических систем и накоплением экологического дисбаланса.

5. В какой мере фотосинтез и кислородный обмен являются обязательными и необходимыми условиями развития жизни на Земле? Переход от преобладающего хемосинтеза к фотосинтезу на основе хлорофилла произошел, вероятно, около 2 млрд лет назад, что, возможно, и послужило «энергетической» предпосылкой последующего взрывного увеличения биоразнообразия на планете. Но в последней трети XX века был открыт и изучен феномен бурного развития жизни около сероводородных курильщиков на дне океана в полной темноте на основе хемосинтеза. Здесь «внезапно» и за короткое время развиваются не только скопления хемосинтезирующих бактерий, но и поедающие бактерий моллюски и креветки, а гигантские червеобразные организмы вестиментиферы разводят бактерии внутри своего тела. Биопродуктивность этих экосистем (до 50 кг/м²) превосходит любые другие морские и наземные сообщества, хотя в общем балансе биопродуктивности биосферы они не играют существенной роли из-за их локальности. Если допустить, что весь кислород на Земле выгорит в результате катастрофы, жизнь не исчезнет, но ее основу будут составлять уже хемосинтезирующие (прежде всего аммиачно-сернистые) продуценты (теоретически допустимы и безуглеродные, например, кремниевые формы жизни). Возможно ли в этом случае, исключительно на основе хемосинтеза, восстановление биоразнообразия планеты по типу биоценоза сероводородного курильщика, или же этот богатый биоценоз — лишь экзотическое порождение фотосинтетической жизни, освоившее новый источник энергии?

Локальное (точечное) распределение «черных курильщиков» и приуроченность их к определенным геодинамическим обстановкам литосферы (срединно-океаническим хребтам — зонам растяжения земной коры) — важнейшие лимитирующие факторы, препятствующие образованию на этой основе пространственного континуума жизни на Земле в виде современной биосферы. Эволюционный потенциал эндогенного сектора биосферы лимитируется не только пространственными, но и временными ограничениями — недолговечным (в масштабе геологического времени) дискретным характером их существования, которое прерывается периодическим затуханием гидротерм, а в глобальном масштабе литосферными перестройками. Палеонтологические данные показывают, что в геологическом прошлом состав продуцентов этих экосистем (бактериальных сообществ) практически не изменялся, а гетеротрофное население формировалось за счет эмигрантов из «нормальных» биотопов (факультативные биоценозы). Вестиментиферы, — по-видимому, единственная специализированная форма гидротермальных экосистем с уникальными адаптациями к агрессивной среде, однако и у этих организмов, известных теперь с силурийского периода (прошло 400 млн лет), не установлено признаков эволюционного развития. Экосистема «черных курильщиков», вероятно, может рассматриваться как хорошая эвристическая модель для решения проблем: 1) ранних этапов развития жизни на Земле в условиях бескислородной атмосферы; 2) возможностей жизни на других планетах; 3) эволюционного потенциала экосистем, существующих за счет эндогенных и экзогенных источников энергии.

Перечень проблем происхождения и эволюции жизни, впервые возникших или получивших новое освещение в свете новейших данных биологии, геологии, палеонтологии, океанологии и других разделов естествознания, можно продолжить. Однако и вышеперечисленные проблемы убедительно свидетельствуют, что на современном этапе развития наших знаний на первый план выдвигается проблема междисциплинарного, системного синтеза этих знаний в рамках новой парадигмы, которую академик Н.Н.Моисеев назвал «универсальным эволюционизмом».

В связи с запланированной на конец января 2002 г. научной конференцией по проблемам эволюции биосферы авторы приглашают принять участие в обсуждении поставленных вопросов через «Вестник ВОГиС» и высказать предложения по тематике конференции. Предполагаемый формат конференции: доклады приглашенных лекторов (50 мин) и 2-3 круглых стола. Доклады и обсуждения будут опубликованы в специальном сборнике или спецвыпуске какого-либо журнала (желательно в «Журнале общей биологии»).

Академик Г.А.Заварзин и член-корреспондент А.Ю.Розанов предложили следующие темы заседаний:

1. Проблемы доклеточной эволюции.
2. Происхождение клетки и органелл, симбиогенез.
3. Биологические факторы в коэволюции геосфер и биот.
4. Соотношение биотических и абиотических процессов.
5. Бактериальный седиментогенез.
6. Современные и ископаемые биологические пленки.
7. Факторы генетической изменчивости и видообразования.
8. Роль систем биоэнергетики в эволюционных процессах.

Этот список может быть уточнен и дополнен на основе предложений, которые будут рассмотрены программным комитетом. Состав программного комитета будет определен к августу 2001 г. Предложения можно направлять академику Н.Л.Добрецову, член-корреспонденту РАН А.В.Каныгину (Объединенный институт геологии, геофизики и минералогии СО РАН, Новосибирск), академику В.К.Шумному (Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск), академику М.А.Семихатову (Геологический институт РАН, Москва).

академики РАН *Н.Л.Добрецов, С.В.Шестаков, В.К.Шумный,*

член-корреспондент РАН *А.В.Каныгин*