

О РАННИХ СТАДИЯХ ЗАРОЖДЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ ЖИЗНИ

Н.Л. Добрецов

Объединенный институт геологии, геофизики и минералогии СО РАН, Новосибирск

Во вступлении я хотел бы поставить ряд вопросов для совместного обсуждения. Моя роль двояка: во-первых, организовать работу программы (программа № 25 фундаментальных исследований Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы»). В основном эта задача уже выполнена), во-вторых, привлечь внимание геологов к проблемам биологии и микробиологии, а биологов – познакомить с геологической проблематикой, т. е. организовать более тесную совместную работу представителей наук о Земле и биологических наук. Я попытаюсь выполнить вторую задачу, поэтому мое внимание будет уделено в основном микробиологии и общим проблемам, связанным с возникновением и функционированием первичной биоты на Земле.

Во-первых, по уверениям многих, в частности, соруководителя Подпрограммы II Программы № 25 видного российского микробиолога академика Г.А. Заварзина, биота во все времена состояла в основном из бактерий, а все остальные организмы – это только позднее добавление; во-вторых, начальные стадии эволюции биоты Земли, конечно, связаны с бактериями; и в-третьих, как считает, по крайней мере, Г.А. Заварзин, – эволюции в бактериальном мире либо вообще не было, либо, если она была, то шла совсем по другим принципам, нежели у многоклеточных растений и животных (Сергеев и др., 1996; Заварзин, 1999, 2001, 2003а). Последний тезис хоть и спорный, но наиболее интригующий. К сожалению, микробиологические исследования у нас, в Сибирском отделении РАН, если не угасли совсем, то, по крайней мере, ведутся в незначительном объеме. Нужно принимать срочные меры для развития у нас микробиологии, чтобы пролить свет на перечисленные проблемы.

Известно, в частности из книги Г.А. Заварзина (2003б), как распределяется микробная биомасса в океане. 53 % микробной биомассы сосредоточено в верхнем слое воды глубиной до ста метров, 19 % – в слое воды глубиной от 100 до 200 метров, остальные 28 % – в основном на дне и в придонном слое. Эти данные согласуются с подсчетами соруководителя I подпрограммы М.Е. Виноградова, согласно которым в слое воды океана от поверхности до 200 м сосредоточено 924×10^6 т углерода, из них 528×10^6 т – это углерод бактерий и фитопланктона (Виноградов, 2004). То есть вся микробная биомасса сосредоточена в верхних двухстах метрах и придонном слое океана. Диаграмма из работы Г.А. Заварзина (2003б) показывает баланс кислорода, углерода и других химических элементов в сопряженных биогеохимических циклах (рис. 1). Не менее трети всей массы биоты ($1,5 \times 10^{17}$ г из 5×10^{17} г) составляет микробная биомасса океана. Для суши, вероятно, микробная биомасса сравнима с таковой растений. Таким образом, в целом микробная биомасса составляет по разным оценкам от половины до 90 % биомассы Земли. Она включает не только бактерии на суше, симбиотические бактерии в эукариотических организмах, бактерии в почвах, нанопланктон и другие бактерии океана, но и прокариотическую биоту (эубактерии и археи) экстремальных биотопов.

Следует отметить, что органический углерод ($C_{орг}$ на рис. 1) на Земле находится в основном в керогене. Кероген – это ископаемая органика, преобразующаяся либо в нефть, либо в битум, либо в углистое вещество, иными словами, это биомасса в омертвевшем виде, выведенная из круговорота веществ в биосфере. Видно, что масса керо-

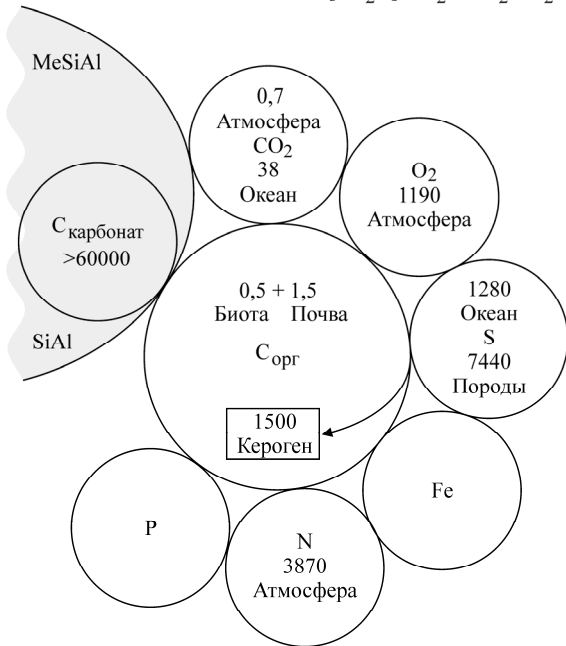
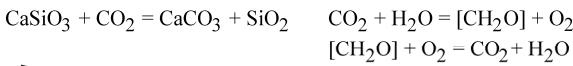


Рис. 1. Сопряжение геохимического карбонатного цикла (выделен серым) и биогеохимических циклов (по: Заварзин, 2001 с изменениями). Все величины даны в 10^{18} г.

гена на три порядка величин больше, чем собственно биомасса биосферы, т. е. значительная часть органики теряется биосферой и возврат ее в полном объеме невозможен (Заварзин, 2003б). Кстати, это еще одна очень важная многоплановая проблема: ка-

ким способом вещество выводится из круговорота биосферы, сколько его выводится и какие существуют способы его возврата в круговорот.

Основная же масса углерода на Земле находится, конечно, в карбонатах (CaCO_3 , $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$ и др.) – это еще на 4 порядка величин больше, чем биомасса биосферы, поэтому цикл углерода – это, прежде всего, карбонатный цикл. В конечном счете почти весь углерод накапливается в виде карбонатного остатка (Tajika, Matsui, 1992; Добрецов, Коваленко, 2001). Следовательно, биохимический цикл углерода – это ничтожная часть общего цикла, где в конечном счете накапливается 6×10^{22} г углерода в карбонате и только 5×10^{17} г органического углерода в биосфере – различия на 5 порядков величин, чем и определяется объем вещества, участвующего в карбонатном цикле и собственно в биохимическом цикле (Добрецов, Коваленко, 2001). Тем не менее по сравнению с циклическими процессами накопления осадков и выветривания биогеохимический цикл протекает намного быстрее (Леин, 2004), поэтому оценки углерода, циркулирующего в течение года в биогеохимическом и карбонатном циклах, значительно ближе друг к другу, хотя конечный баланс и объемы очень разные.

На рис. 2 показаны четыре стадии образования и эволюции жизни на Земле. Первая

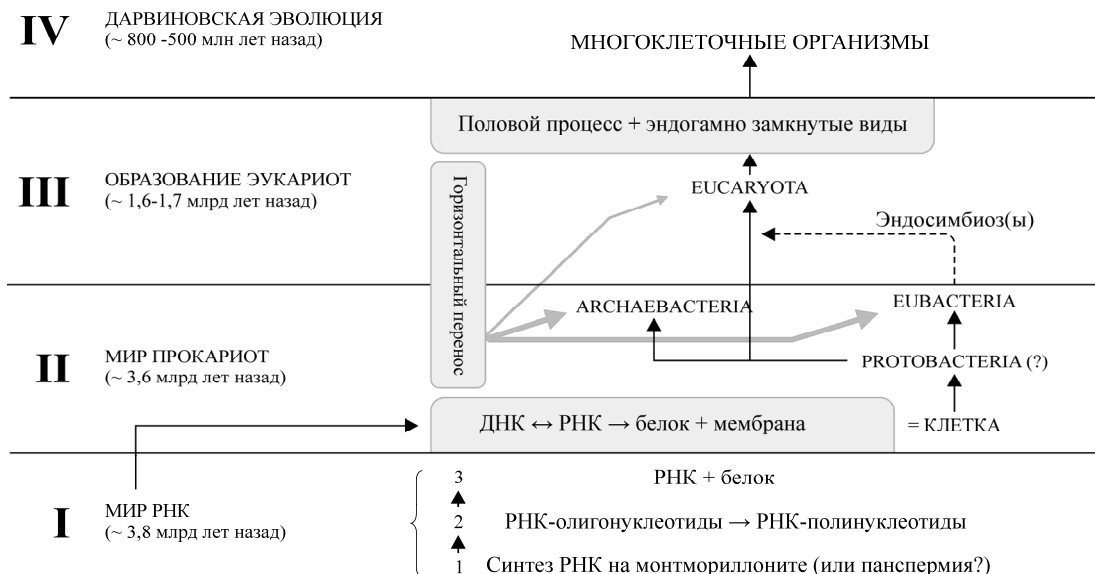


Рис. 2. Сценарий основных стадий образования и эволюции жизни на Земле.

стадия, начавшаяся примерно 3,8 млрд лет назад (Joyce, 2002), – это мир РНК. Представление о том, что самая ранняя стадия жизни – это существование самостоятельной РНК, насчитывает менее 20 лет. Здесь я сошлюсь на академика А.С. Спирина (Spirin, 2002), который, в свою очередь, ссылается на пионерную работу В. Джилберта (Gilbert, 1986). Экспериментально показано, что РНК могла синтезироваться непосредственно на одном из наиболее распространенных глинистых минералов – монтмориллоните. Поэтому можно предполагать, что при подходящем составе среды синтез коротких олигонуклеотидов мог идти прямо на первичных глинах, распространенных в то время на поверхности Земли и состоявших в основном из монтмориллонита (подстадия 1 стадии I возникновения жизни на рис. 2) (Ferris, Ertem, 1993; Ertem, 2004). Затем олигонуклеотиды могли удлиняться и становиться основой для синтеза протеинов, простейших белков (Morozov *et al.*, 1993; Zhang, Cech, 1997; Chetverin, 1999; Lee *et al.*, 2000). Поэтому подстадия 2 стадии I возникновения жизни – появление длинных полинуклеотидов РНК.

После образования длинных полинуклеотидов РНК могли появиться и белковые ферменты (подстадия 3 стадии I) (Trifonov, 2000). Здесь уместно привести гипотезу о том, что белок появился до возникновения клетки (Альтштейн, 1987), плаывая в первичном бульоне или существуя в пленочной среде на глинах вместе с первичной РНК.

Знаменитая триада «ДНК↔РНК→белок» сформировалась только на 1 подстадии стадии II образования и эволюции жизни на Земле, вероятно, около 3,6 млрд лет назад (Joyce, 2002). Сюда же я добавил бы и мембрану. Сложнейший вопрос – когда появилась мембрана? Ведь она, собственно, и обособила клетку, что и легло в основу классического определения: жизнь – это клеточная белковая форма существования материи. Поэтому для существования жизни важны как макромолекулы, так и клетка, т. е. мембрана с ее сложными и разнообразными функциями (см., например, Опарин, 1968; Полевой, 1985; Ратнер и др., 1985; Cavalier-Smith, 2001; Martin, Russell, 2003). После возникновения клетки быстро развил-

ся бактериальный мир (Жилина, Заварзин, 2000; Заварзин, 2001, 2003a; Cavalier-Smith, 2002a; Martin, Russell, 2003) (подстадия 2 стадии II).

На какой же фазе развития Земли как планеты происходили эти переходы? По мнению некоторых ученых (Гольданский, Кузьмин, 1989; Nisbet, Sleep, 2001; Пармон, Снытников, 2004), зарождение жизни может происходить еще в космосе. Мне кажется, что где бы жизнь ни существовала, если она и может переноситься в космосе, то только в виде коротких олигонуклеотидов, поскольку они могут быть просто замороженными в лед любого состава (метановый, водный) (Anders, 1989; Chyba, McDonald, 1995), и, попадая в благоприятную среду, этот цикл каждый раз начинается заново: синтез на монтмориллоните, появление макромолекул РНК, ДНК и белка, возникновение клетки. Поэтому не так важно, где все началось, а важно то, что если перенос в космосе и существует, то, скорее всего, в виде замороженных в лед олигонуклеотидов, а не готовых форм жизни (бактерий).

Более десяти лет назад в Институте белка РАН в лаборатории А.Б. Четверина (Chetverina, Chetverin, 1993) была экспериментально показана способность молекул РНК формировать молекулярные колонии подобно бактериям на гелях или других твердых средах, если им были предоставлены условия для репликации. Такие молекулярные колонии РНК на твердых или полутвердых поверхностях (том же монтмориллоните с пленкой воды на поверхности), состоящие из ансамблей молекул РНК с разной рибозимной активностью, и могли быть первыми эволюционирующими бесклеточными ансамблями. В таких ансамблях каждая молекула выполняет свою функцию: одни обеспечивали репликацию молекул РНК всего ансамбля, а другие формировали необходимые для успешного существования структуры (например, структуры, обеспечивающие адсорбцию нужных веществ из окружающей среды). Эволюция таких РНК-ансамблей в бесклеточных колониях ускорялась за счет того, что колонии не были отгорожены от внешней среды и могли легко обмениваться между собой молекулами – своим генетическим материалом. Экспери-

ментально подтверждена, например, возможность обмена молекулами РНК через воздух (Chetverina, Chetverin, 1993).

Другим источником изменчивости в таких РНК-колониях, как показали недавние эксперименты той же группы исследователей (Chetverin, 1999), могли служить спонтанные неэнзиматические рекомбинации молекул РНК при столкновениях в водной среде. Кстати, за счет такой неэнзиматической рекомбинации могли возникнуть длинные полинуклеотиды, о которых говорилось выше.

Суммируем известные функции, которые РНК выполняет в клетке (рис. 3): слева изображены 16S- и 23S-РНК в составе рибосомы и транспортная РНК, справа – все типы

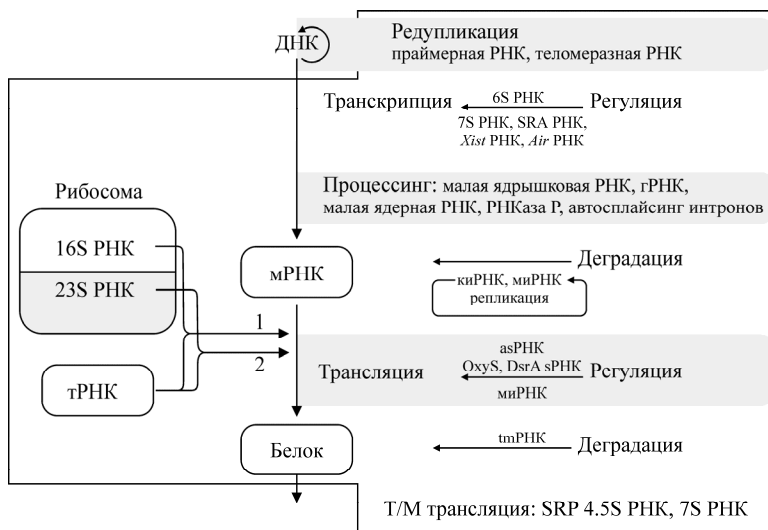


Рис. 3. «Мир РНК» в современной клетке: участие различных типов молекул РНК в базовых процессах реализации генетической информации (по: Spirin, 2002).

Цифрами обозначены функции рибосомы: 1 – декодирование РНК-последовательности, 2 – транспептидация.

РНК, участвующие в процессах синтеза ДНК и белка, процессинга, сплайсинга, транспорта, регуляции и т. п. Таким образом, все базовые процессы в живой клетке могут идти (мы не рассматриваем – с какой скоростью) лишь при помощи имеющихся в ней РНК разных типов (Spirin, 2002). В экспериментах показано также, что путем отбора из пула случайных РНК-полимеров во внеклеточной среде могли возникать молекулы РНК со спектром ферментативных активностей, который полностью замыкал

цикл самовоспроизведения РНК-матрицы, от синтеза нуклеотидов до матричного синтеза РНК по РНК (Unrau, Bartel, 1998; Johnston, *et al.*, 2001). Поэтому РНК могла существовать самостоятельно раньше, чем появилась триада «ДНК↔РНК→белок».

Перейдем к миру бактерий. Какие бактерии возникли раньше? Н. Пэйс (Pace, 1997) считает, что из некоего общего предка – протобактерии, простого организма неясного систематического положения, независимо появились прокариоты (эубактерии и архебактерии) и эукариоты. Сейчас существует много доказательств того, что эукариоты появились позже прокариот (Cavalier-Smith, 2002b), а по поводу архебактерий

есть две взаимоисключающие гипотезы. Г.А. Заварзин, в частности, считает, что архебактерии – тупиковая ветвь эволюции, идущая от эубактерий и освоившая экстремальные экологические ниши: с высокой температурой, кислотностью или уровнем радиации (напри-мер, ядерные реакторы) и т. д. (Заварзин, 2001). Согласно другой точке зрения, архебактерии, наоборот, являются наиболее древними организмами и их следует ставить в основание древа жизни (Martin, Russell, 2003; Воробьева, 2004)¹. Я теперь более склоняюсь к последней гипотезе, в поддержку которой, в частности, можно привести данные по эволюции структур рибосомальной

РНК (Yusupov *et al.*, 2001; Caetano-Anolles, 2002). Несмотря на то что некоторые авторы не согласны с этой гипотезой, мне кажется, что по логике вещей архебактерии должны были появиться первыми, так как только они могли выжить в экстремальных условиях первичной Земли: высокие температуры, кислотная атмосфера, восстановительная среда, т. е. те условия, в которых живут сегодня архебактерии.

¹ См. также статью О.В. Морозовой в этом же номере.

Следующий этап – это появление зубактерий, которые в этот период были почти исключительно хемотрофами и гетеротрофами, хотя возможно, что простейшие автотрофы, своеобразный аналог фитопланктона, появились раньше, чем о том свидетельствует палеонтологическая летопись. Следует подчеркнуть, что в настоящее время автономные, т. е. замкнутые по всем известным на Земле биогеохимическим циклам и вследствие этого способные существовать неограниченно долго чистые архебактериальные или зубактериальные сообщества нам не известны (хотя и с некоторым успехом моделируются). Распространены и обладают наибольшим разнообразием и сбалансированностью биогеохимических циклов и как следствие устойчивостью смешанные сообщества, населенные и архебактериями, и зубактериями. Причем тесные трофические отношения, как правило, возникают между парами организмов, филогенетически удаленными друг от друга. Например, археи-метаногены взаимодействуют с бактериями-бройдильщиками, кластридии-гидролитики – со спирохетами-диссипотрофами, представляющими самостоятельную филогенетическую ветвь, спирохеты – с протеобактериями-сульфатредукторами (Заварзин, 2001). На рис. 4 в качестве примера изображена трофическая схема одного из кандидатов на модель первичной биосферы Земли – метаногенного сообщества прокариот, состоящего как из архе-, так и из зубактерий (Жилина, Заварзин, 2000; Заварзин, 2003а). В то же время не следует забывать, что древние метаногенные сообщества могли сильно отличаться от современных если не трофическими цепями, то составом видов.

На третьей стадии появились эукариоты с ядром, что произошло, возможно, около 1,6–1,7 млрд лет назад. В геологии на это время приходится множество глобальных изменений в окружающей среде. Вероятно, геологические события, формируя новую окружающую среду, влияли на биологическую эволюцию, хотя конкретные механизмы этого влияния остаются гипотетическими (см.: Закруткин, 1993; Розанов, Федонкин, 1994; Федонкин, 2003; Hengeveld, Fedonkin, 2004). В общем, так или иначе около 1,6–1,7 млрд лет назад появляются эукариоты, при-

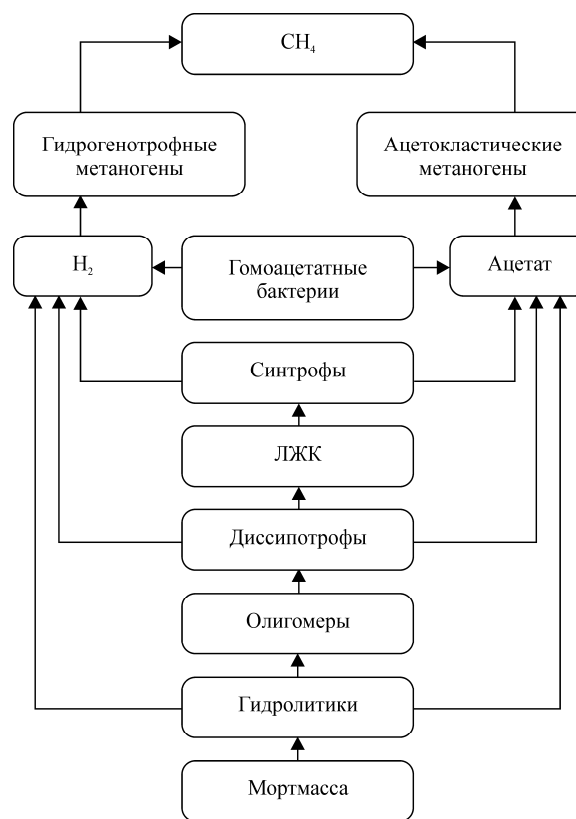


Рис. 4. Трофическая схема современного метаногенного сообщества прокариот.

чем, возможно, сразу в виде разных жизненных форм: гетеротрофов и фитопланктонных автотрофов (Schopf, 1983; Knoll, 1994; Сергеев и др., 1996; Cavalier-Smith, 2002b). Отметим главное – вместе с эукариотами появилась половая форма размножения. Основной способ размножения прокариот – простое деление. Несмотря на то что у прокариот известны и широко распространены аналоги полового процесса (конъюгация, трансформация, трансдукция), эти процессы не являются обязательным условием размножения и часто запускаются в экстремальных условиях существования бактериальной популяции (Прозоров, 2002). В обычных условиях деление у прокариот идет и без обмена участками ДНК у различных особей. Таким образом, «половой процесс» у прокариот лишь факультативно связан с размножением, следовательно, полового размножения – в том смысле, в каком оно есть у эукариот, у прокариот нет. Аналоги полового процесса у прокариот служат

лишь вспомогательным способом повышения изменчивости в популяции. Напротив, у большинства эукариот размножению обязательно предшествует обмен участками ДНК в форме полового процесса (Cavalier-Smith, 2002с, Solari, 2002). То есть для эукариотических организмов основной способ генерации изменчивости – это половой процесс и связанное с ним половое размножение. Бесполое размножение, которое распространено в отдельных группах эукариот, наоборот, является факультативным и служит либо для быстрого наращивания биомассы (партеногенез тлей, вегетативное размножение растений), либо обеспечивает воспроизводство в экстремальных условиях, когда шансы встретить партнера минимальны (партеногенез у ящериц, апомиксис у растений) (Васильев и др., 1983; Рувинский, 1991).

Таким образом, начиная с определенного времени половой процесс стал не только ведущим способом размножения у эукариот, но и одним из главных факторов видообразования (Старобогатов, 1985; Рувинский, 1991). Возможно, благодаря этому и появились уже многоклеточные эукариоты, подавляющее большинство которых представлено эндогамно замкнутыми видами, причем каждый тип клеток характеризовался своими функциями (Старобогатов, 1985). Таким образом, 1,65 млрд лет назад – это важнейший рубеж в развитии биоразнообразия. Если бы не появились эукариоты, мы так и жили бы в бактериальном мире с его особыми законами эволюции. При сравнительной морфологической простоте бактерий на первую роль в их систематике выходит биохимическое разнообразие. Это разнообразие необычайно велико и сами микробиологи говорят, что не существует единых принципов и схем классификации бактерий. Построенные схемы плохо согласуются между собой, не выстраиваясь в единые филогенетические деревья, характерные для эукариот (Заварзин, 1999, 2001, 2003а). Такие противоречия в классификации заставляют вспомнить горизонтальный перенос и предположить полифилетичную, сетевую эволюцию бактерий. Горизонтальный перенос позволяет сравнительно быстро изменить метаболизм отдельной бактериальной клетки в изменившихся условиях,

при том что общий генетический пул бактериального сообщества не меняется, а идет лишь перераспределение генов между клетками. Может быть, поэтому эволюция бактериального сообщества идет медленно (Сергеев и др., 1996; Розанов, Заварзин 1997), при том что каждая отдельная бактериальная клетка в составе сообщества может меняться очень быстро. Правда, при таких условиях само понятие «вид бактерии» вызывает много споров. Таким образом, бактериальный мир эволюционирует совсем по-другому, чем тот мир, в котором мы живем и к которому мы привыкли.

Тем не менее и в бактериальном мире есть некая таксономическая упорядоченность. Все же существуют морфологически и биохимически достаточно четко обособленные группы бактерий. Среди этих групп наиболее важными для биосферы, несомненно, являются цианобактерии, которые в огромной массе запечатлены в горных породах. Автотрофные фотосинтезирующие цианобактерии строили особые бактериальные маты. На рис. 5 приведена схема строения бактериального мата. Это плотный «ковёр», состоящий из нескольких функциональных слоев: 1) верхний слой из автотрофных цианобактерий и аэробных гетеротрофов, утилизирующих кислород и отмершую/выпавшую на поверхность мата органику; 2) подкладка из неокислородных фотосинтетиков – пурпурных бактерий, утилизирующих световую энергию, и факультативных аэробов-гетеротрофов; 3) афотическая зона из анаэробов, утилизирующих все, что осталось. Зона развития сульфатредуцирующих бактерий находится внизу, а цианобактерии живут и развиваются в стандартных кислородных условиях (Розанов, Заварзин, 1997). Однако схему можно и перевернуть! И тогда в архее или на ранних этапах развития Земли при контакте с восстановительной средой окажутся сульфатредуцирующие и метанотрофные бактерии, а ниже расположится слой цианобактерий, для которого характерен кислородный тип обмена.

Минеральные остатки этих матов – строматолиты – слагают огромные толщи горных пород, по которым можно судить, что биомасса прокариотического мира в древние времена была не меньше, а, как мини-

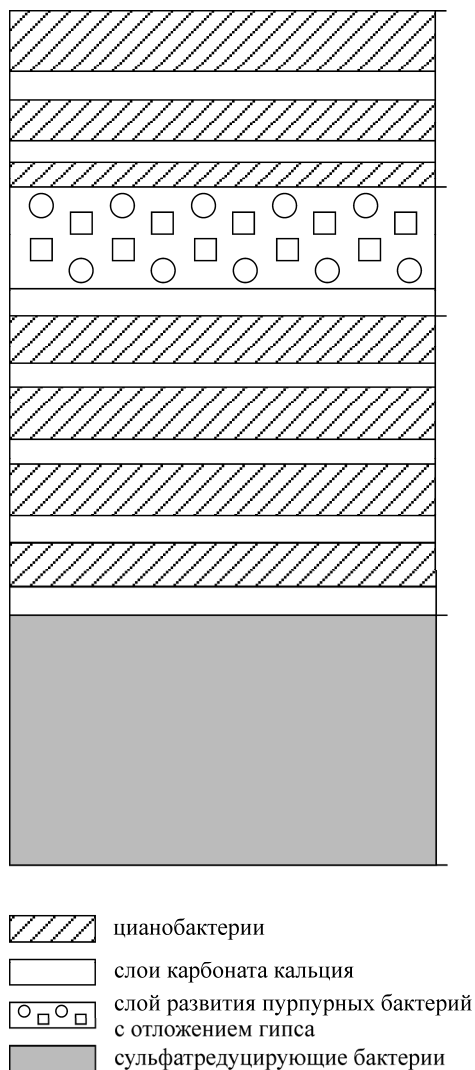


Рис. 5. Схема строения цианобактериального мата.

мум, на 1–2 порядка величин больше биомассы современной биосферы. К этому выводу можно также прийти, подсчитав массу строматолитовых построек, отнесенную к единице времени их образования. Таким образом, биомасса биосферы менялась в истории Земли не меньше, чем на порядок величин (Розанов, Заварзин, 1997).

Цианобактерии появились на рубеже 3,6 млрд лет назад и имели два максимума численности – около 2 и 1 млрд лет назад (рис. 6) (Заварзин, 2001). Сейчас цианобактериальные маты являются экзотикой, но раньше основную биомассу создавали именно цианобактерии. Что же было до распространения цианобактерий? На рис. 6 максимум развития и рас-

пространения цианобактерий соответствует переходу от восстановительных к окисленным осадочным породам, т. е. процессы окисления в атмосфере Земли к тому времени были уже доминирующими. Таким образом, цианобактерии развивались уже в достаточно окисленном мире (Заварзин, 2001, 2003а), а до этого атмосфера в основном состояла из метана, примесей аммиака и сероводорода, и в экосистемах Земли господствовали метанотрофные бактерии. Полных аналогов таких экосистем в современном мире мы не знаем, но Г.А. Заварзин считает, что близкими характеристиками обладают метанотрофные бактериальные сообщества современных болот (Заварзин, 2001). Я не думаю, что биота из археобактерий и метанотрофных бактерий была полным аналогом того, что наблюдается сейчас в болотах, скорее всего, она была аналогом того, что наблюдается сегодня вокруг черных курильщиков. Черные курильщики образуются в районах рифтовых зон, где из трещин сквозь толщу океанической коры просачиваются горячие газы, имеющие температуру ~ +300–400 °С и нагревающие воду. В такой воде растворено много сероводорода, метана и сульфидов металлов. Вокруг черных курильщиков возникает и бурно развивается жизнь, в основе которой лежит хемосинтез бактерий. На единицу площади биомасса таких экосистем на 1–2 порядка величин больше биомассы экосистем поверхности. То есть хемосинтез на два порядка величин эффективнее, чем фотосинтез, и на первых порах он резко преобладал на Земле. Образно говоря, когда археобактерии «съели» весь метан и сероводород, то они от голода занялись фотосинтезом (Добрецов, 2004).

Загадкой экосистем черных курильщиков являются такие существа, как вестиментиферы. Самое загадочное – это их строение. Большую часть их туловища занимает трофосома – особый орган, крупные клетки которого буквально напичканы хемосинтезирующими бактериями, которые поглощают метан и сероводород, доставляемый им кровеносной системой вестиментифера. Та же кровеносная система разносит кислород: гемоглобин вестиментифера связывает и кислород, и сероводород, причем кислород связывается с гемом, а сероводород – с белковой частью молекулы гемоглобина

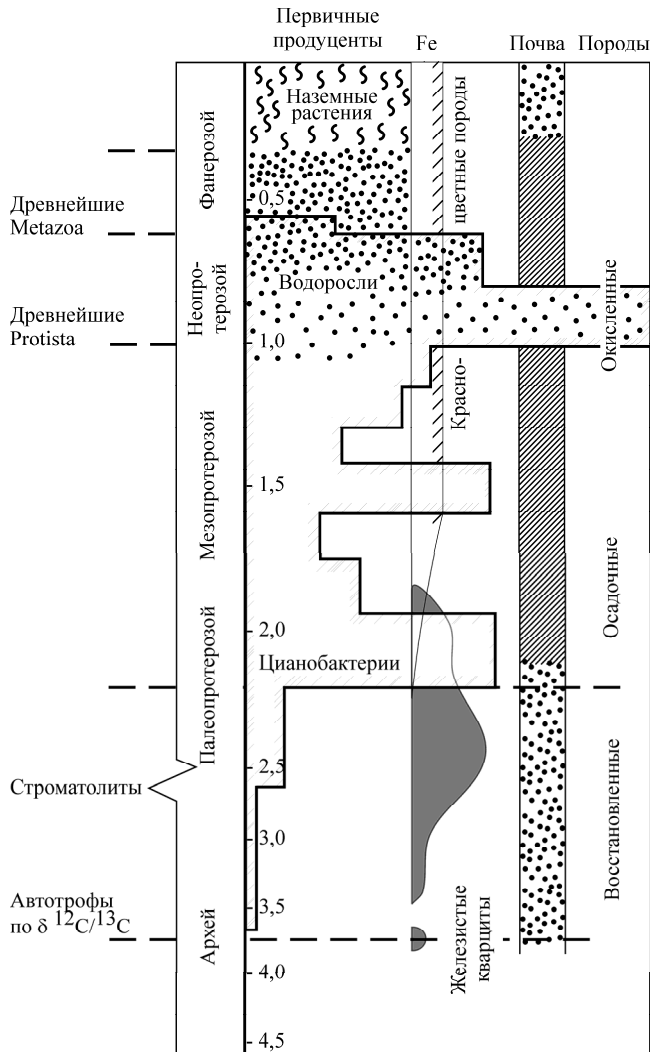


Рис. 6. Биотические события в истории Земли и распределение биоразнообразия строматолитов (по: Заварзин, 2001).

(Малахов и др., 1997; Малахов, Галкин, 1998). Совершенно не понятно, почему система обмена энергией и веществом так сложна. В сероводородной среде вокруг черного курильщика обитает множество других животных. Например, креветки, которые приносятся течением, адаптируются к сероводородной среде, у них за одно-два поколения редуцируются жабры, поглощающие кислород из воды, жаберные полости заселяются бактериями-хемосинтетиками и они начинают поглощать сероводород непосредственно. Аналогичные и даже более простые механизмы симбиоза с бактериями-хемосинтетиками развились у других организмов (моллюски,

черви) экосистем черных курильщиков (Добрецов, 2004).

Сложная двойная система обмена веществ и энергии у вестиментифер может быть связана с их древним происхождением. Систематическое положение вестиментифер не ясно, но они все же существуют очень давно, по крайней мере уже 400 млн лет без изменений, о чем свидетельствуют находки их ископаемых трубок на Урале (Малахов, Галкин, 1998). Консерватизм строения вестиментифер, очевидно, связан с консерватизмом среды их обитания. Вероятно, вестиментиферы были одними из первых эукариот, которые, благодаря симбиозу с бактериальными хемосинтетиками, освоили зону черных курильщиков. Исходно не имея здесь конкурентов, они воспользовались относительно простой адаптацией, сохранив сложную систему питания. Дальнейшая специализация закрыла для них другие пути эволюции. Впоследствии за прошедшие миллионы лет зона черных курильщиков постепенно заселялась другими организмами. Встретив здесь вестиментифер, они вынуждены были искать другие экологические ниши зоны черного курильщика, в частности, путем приобретения адаптаций, более кардинально перестраивающих метаболизм.

В таблице представлены размеры геномов разных представителей про- и эукариот. Переход от прокариот к эукариотам привел к увеличению размера генома от величин порядка 10^4 – 10^5 до величин порядка 10^9 – 10^{10} пар оснований. При этом число генов выросло от 470 (*Mycoplasma genitalium*) до нескольких десятков тысяч (многоклеточные эукариоты). Подчеркнем, что если у бактерий сложность организации в общем коррелирует с размером генома и числом генов в нем, то у эукариот никаких корреляций между сложностью организации, размерами геномов и числом генов найти не удастся. Например, и среди насекомых, характеризующихся наибольшим биоразнообразием на нашей планете, и среди амфибий с их наименьшим среди позвоночных биоразнообразием размер генома меняется в пределах двух порядков величин. В то же время геном *Drosophila*

Таблица

Сравнительная характеристика геномов про- и эукариот
(по: Carroll, 2001 и Taft, Mattick, 2003 с изменениями)

Таксон	Вид	Гаплоидный геном, млн п.н.	Число генов в геноме
Прокариоты			
Микоплазмы	<i>Mycoplasma genitalium</i>	0,58	470
	<i>Mycoplasma pneumoniae</i>	0,82	~ 670
Риккетсии	<i>Rickettsia prowazekii</i>	1,1	834
Археобактерии	<i>Archaeoglobus fulgidus</i>	2,18	2436
	<i>Methanopyrus kandleri</i>	1,69	1738
Цианобактерии	<i>Synechocystis sp.</i>	3,57	3168
Эубактерии	<i>Escherichia coli</i>	4,6–5,5	4288
	<i>Campylobacter jejuni</i>	1,64	1654
	<i>Aquifex aeolicus</i>	1,55	1512
	<i>Neisseria meningitidis</i>	2,27	2121
	<i>Bacillus subtilis</i>	4,2	4100
Низшие эукариоты			
Грибы	<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	11,4	6241
	<i>Schizosaccharomyces pombe</i>	13,8	4824
	<i>Aspergillus nidulans</i>	31	
Протисты	<i>Amoeba dubia</i>	670000	
	<i>Entamoeba histolytica</i>	20	
	<i>Dictyostelium discoideum</i> *	32	11000
Высшие эукариоты			
Высшие растения	<i>Lilium longiflorum</i>	90000	
	<i>Arabidopsis thaliana</i>	115,7	27540
	<i>Oryza sativa</i>	466	46022–55615
Первичноротые	<i>Caenorhabditis elegans</i>	97	19049
	<i>Drosophila melanogaster</i>	120	13600
Вторичноротые	<i>Protopterus aethiopicus</i>	139000	
	<i>Fugu rubriceps</i>	365-400	30–40 тыс.
	<i>Homo sapiens</i>	3000	30000
	<i>Mus musculus</i>	2500	37000

* Протист, имеющий многоклеточную стадию жизненного цикла – плодовое тело.

melanogaster содержит 13600 генов, а геном более простого круглого червя *Caenorhabditis elegans* содержит 19000 генов. Удивительно, что человек и рыба фугу имеют примерно равное количество генов ~30000–40000 (Carroll, 2001; Taft, Mattick, 2003). Очевидно, что здесь мы имеем дело с фундаментальной биологической закономерностью, определившей в дальнейшем пути эволюции прокариот, жестко связавших свой прогресс с размерами генома, и эукариот, у которых эта связь с какого-то момента практически перестает действовать.

Я попытался показать, что происходит на самых ранних стадиях эволюции, а также осветить роль мира РНК и мира бактерий, который, возможно, начинался с метаноредуцирующих бактерий и частично сульфатредуцирующих. Затем появились эукариоты, создавшие в дальнейшем свое собственное многообразие.

Благодарности

Я выражаю благодарность В.В. Власову за ценные советы и помощь в подборе литературы и В.В. Суслову за помощь в подготовке статьи.

Литература

- Альтштейн А.Д. Происхождение генетической системы: гипотеза прогенов // Молекуляр. биология. 1987. Т. 21. С. 309–322.
- Васильев В.П., Васильева Е.Д., Осипов А.Г. Первое свидетельство в пользу основной гипотезы сетчатого видообразования у позвоночных // Докл. АН СССР. 1983. Т. 271, № 4. С. 1009–1012.
- Виноградов М.Е. Биологическая продуктивность океанических экосистем // Новые идеи в океанологии. М.: Наука, 2004. Т. 1. С. 237–263.
- Власов В.В., Власов А.В. Жизнь начиналась с РНК // Наука из первых рук. 2004. № 2(3). С. 6–19.
- Воробьева Л.И. Удивительный мир архей // Наука в России. 2004. № 5. С. 13–20.
- Глобальные изменения природной среды / Ред. Н.Л. Добрецов, В.И. Коваленко. Новосибирск: Гео, 2001. 373 с.
- Гольданский В.И., Кузьмин В.В. Спонтанное нарушение зеркальной симметрии в природе и происхождение жизни // Усп. физич. наук. 1989. Т. 157, № 1. С. 1–50.
- Добрецов Н.Л. Известное и неизвестное в эволюции // Наука из первых рук. 2004. № 0. С. 8–19.
- Жилина Т.Н., Заварзин Г.А. Содовые озера – природная модель древней биосферы континентов // Природа. 2000. № 2. С. 45–55.
- Заварзин Г.А. Индивидуализм и системный анализ – два подхода к эволюции // Природа. 1999. № 1. С. 23–34.
- Заварзин Г.А. Становление биосферы // Вестник РАН. 2001. Т. 71, № 11. С. 988–1001.
- Заварзин Г.А. Эволюция геосферно-биосферной системы // Природа. 2003а. № 1. С. 27–35.
- Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука, 2003б. 348 с.
- Закруткин В.Е. О масштабах накопления органического вещества в докембрии и фанерозое // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. С. 202–212.
- Леин А.Ю. Роль процессов бактериального хемосинтеза и метанотрофии в биогеохимии океана // Новые идеи в океанологии. Т. 1. М.: Наука, 2004. С. 280–324.
- Малахов В.В., Галкин С.В. Вестиментиферы – бескишечные беспозвоночные морских глубин. М.: КМК Ltd., 1998. 204 с.
- Малахов В.В., Попеляев И.С., Галкин С.В. Организация Vestimentifera // Зоол. журнал. 1997. Т. 76, № 11. С. 1308–1335.
- Опарин А. И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М.: Наука, 1968.
- Пармон В.Н., Снытников В.Н. Жизнь создает планеты // Наука из первых рук. 2004. № 0. С. 21–31.
- Полевой В.В. Живое состояние клетки // Эволюция функций в растительном мире / Ред. В.В. Полевой, Ю.И. Маслов. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. С. 36–45.
- Прозоров А.А. Альтруизм в мире бактерий? // Усп. соврем. биологии. 2002. Т. 122, № 5. С. 403–413.
- Ратнер В.А. Жарких А.А., Колчанов Н.А. и др. Проблемы теории молекулярной эволюции. Новосибирск: Наука, 1985.
- Розанов А.Ю., Заварзин Г.А. Бактериальная палеонтология // Вестник РАН. 1997. Т. 67, № 3. С. 241–245.
- Розанов А.Ю., Федонкин М.А. Проблема первичного биотопа эукариот // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. С. 25–32.
- Рувинский А.О. Пол, мейоз и прогрессивная эволюция // Проблемы генетики и теории эволюции / Ред. В.К. Шумный, А.О. Рувинский. Новосибирск: Наука, 1991. С. 214–228.
- Сергеев В.Н., Нолл Э.Х., Заварзин Г.А. Первые три миллиарда лет жизни: от прокариот к

- эукариотам // Природа. 1996. № 6. С. 54–67.
- Старобогатов Я.И. Проблема видообразования // Итоги науки и техники. Сер. Общая биология / ВИНТИ. М., 1985. Т. 20. 94 с.
- Федонкин М.А. Сужение геохимического базиса жизни и эвкарриотизация биосферы: причинная связь // Палеонтол. журнал. 2003. № 6. С. 33–40.
- Anders E. Pre-biotic organic matter from comets and asteroids // Nature. 1989. V. 342, № 6247. P. 255–257.
- Caetano-Anolles G. Tracing the evolution of RNA structure in ribosomes // Nucleic Acids Res. 2002. V. 30, № 11. P. 2575–2587.
- Carroll S.B. Chance and necessity; the evolution of morphological complexity and diversity // Nature. 2001. V. 409, № 6823. P. 1102–1109.
- Cavalier-Smith T. Obcells as proto-organisms: membrane heredity, lithophosphorylation, and the origins of the genetic code, the first cells, and photosynthesis // J. Mol. Evol. 2001. V. 53, № 4/5. P. 555–595.
- Cavalier-Smith T. The neomuran origin of archaeobacteria, the negibacterial root of the universal tree and bacterial megaclassification // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2002a. V. 52. Pt. 1. P. 7–76.
- Cavalier-Smith T. The phagotrophic origin of eucaryotes and phylogenetic classification of Protozoa // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2002b. V. 52. Pt. 2. P. 297–354.
- Cavalier-Smith T. Origins of the machinery of recombination and sex // Heredity. 2002c. V. 88, № 2. P. 125–141.
- Chetverin A.B. The puzzle of RNA recombination // FEBS Lett. 1999. V. 460, № 1. P. 1–5.
- Chetverina H.V., Chetverin A.B. Cloning of RNA molecules *in vitro* // Nucleic Acids Res. 1993. V. 21, № 10. P. 2349–2353.
- Chyba C.F., McDonald G.D. The origin of life in the Solar system: current issues // Annu. Rev. Earth Planet. Sci. 1995. V. 23. P. 215–249.
- Earth's earliest biosphere: Its origin and evolution / Ed. J.W. Schopf. Princeton: Princeton Univ. Press, 1983. 544 p.
- Ertem G. Montmorillonite, oligonucleotides, RNA and origin of life // Orig. Life. Evol. Biosph. 2004. V. 34, № 6. P. 549–570.
- Ferris J.P., Ertem G. Montmorillonite catalysis of RNA oligomer formation in aqueous solution. A model for the prebiotic formation of RNA // J. Am. Chem. Soc. 1993. V. 115, № 26. P. 12270–12275.
- Gilbert W. The RNA world // Nature. 1986. V. 319, № 6055. P. 618.
- Hengeveld R., Fedonkin M.A. Causes and consequences of eukaryotization through mutualistic endosymbiosis and compartmentalization // Acta Biotheoretica. 2004. V. 52, № 2. P. 105–154.
- Johnston W.K., Unrau P.J., Lawrence M.S., Glasner M.E., Bartel D.P. RNA-catalyzed RNA polymerization: Accurate and general RNA-templated primer extension // Science. 2001. V. 292, № 5520. P. 1319–1325.
- Joyce G.F. The antiquity of RNA-based evolution // Nature. 2002. V. 418, № 6894. P. 214–221.
- Knoll A.H. Neoproterozoic evolution and end nomenclature change // Early life on Earth. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1994. P. 439–449.
- Lee N., Bessho Y., Szostak J.W., Suga H. Ribozyme-catalyzed tRNA aminoacylation // Nature Struct. Biol. 2000. V. 7, № 1. P. 28–33.
- Martin W., Russell M.J. On the origins of cells: a hypothesis for the evolutionary transitions from abiotic geochemistry to chemoautotrophic prokaryotes, and from prokaryotes to nucleated cells // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. 2003. V. 358, № 1429. P. 59–85.
- Morozov I.Y., Ugarov V.I., Chetverin A.B., Spirin A.S. Synergism in replication and translation of messenger RNA in a cell-free system // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1993. V. 90, № 20. P. 9325–9329.
- Nisbet E.G., Sleep N.H. The habitant and nature of early life // Nature. 2001. V. 409, № 6823. P. 1083–1091.
- Pace N.R. A molecular view of microbial diversity and the biosphere // Science. 1997. V. 276, № 5313. P. 734–740.
- Solari A.J. Primitive forms of meiosis: The possible evolution of meiosis // BioCell. 2002. V. 26, № 1. P. 1–13.
- Spirin A.S. Omnipotent RNA // FEBS Lett. 2002. V. 530, № 1/3. P. 4–8.
- Taft R.J., Mattick J.S. Increasing biological complexity is positively correlated with the relative genome-wide expansion of non-protein-coding DNA sequences // Genome Biology. 2003. V. 5, № 1. P1. Epub 2003 Dec 01
- Tajika E., Matsui N. Evolution of terrestrial proto-CO₂-atmosphere coupled with thermal history of Earth // Earth Planet. Sci. Lett. 1992. № 113. P. 251–266.
- Trifonov E.N. Consensus temporal order of amino acids and evolution of the triplet code // Gene. 2000. V. 261, № 1. P. 139–151.
- Unrau P.J., Bartel D.P. RNA-catalyzed nucleotide synthesis // Nature. 1998. V. 395, № 6699. P. 260–263.

- Yusupov M.M., Yusupova G.Z., Baucom A., Lieberman K., Earnest T.N., Cate J.H., Noller H.F. Crystal structure of the ribosome at 5.5 Å resolution // *Science*. 2001. V. 292, № 5518. P. 883–896. Epub. 2001. Mar 29.
- Zhang B., Cech T.R. Peptide bond formation by *in vitro* selected ribozyme // *Nature*. 1997. V. 390, № 6655. P. 96–100.

Материалы статьи были доложены 15 октября 2004 г. на семинаре Подпрограммы II Программы № 25 фундаментальных исследований Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы».