

Тема 20. Геохимия биосферы

Ч. 2. Происхождение и эволюция живого вещества

Два возможных варианта появления жизни на Земле:

1. Зарождение жизни на поверхности Земли.
2. Занос живых организмов на Землю из космоса (гипотеза «панспермии»).

Глобальная проблема естествознания – что такое жизнь?

- Жизнь есть способ существования белковых тел, существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой, причём с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка (Ф.Энгельс)
- Жизнь есть свойство материи, приводящее к сопряженной циркуляции биоэлементов в водной среде, движимое, в конечном счете, энергией солнечного излучения по пути увеличения сложности (Онзагер и Моровиц)
- Открытая, саморегулирующаяся и самовоспроизводящая система, построенная из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот (М.В.Волкенштейн)
- Система саморегулирующихся молекул, способная подвергаться дарвиновской селекции и эволюции (Д.Джойс)
- Явление возрастающего и наследуемого упорядочения, присущее при определенных условиях химической истории соединений углерода. (Э.М.Галимов)
- Жизнь — это использование химической энергии таким образом, что устройство для использования энергии делает копию самого себя (Ф.Соуза и др.).
- Высокоустойчивое состояние вещества, использующее для выработки сохраняющих реакций информацию, кодируемую состояниями отдельных молекул (А.А.Ляпунов)
- Фазово-обособленная форма существования функционирующих автокатализаторов, способных к химическим мутациям и претерпевших достаточно длительную эволюцию за счёт естественного отбора (В.Н.Пармон)
- [Функциональное определение живого существа] - способность выполнять определенные действия – метаболизм, рост, воспроизводство, реагирование и адаптацию (Britannica).
- Самоподдерживающаяся химическая система, способная к дарвиновской эволюции (определение NASA, 1994; используется в проектах поиска жизни во Вселенной)

Жизнь – функциональное определение

Проявления жизни характеризуются следующими свойствами:

1. **Организация** (высокоупорядоченное состояние).
2. **Обособленность** от окружающей среды.
3. **Метаболизм** (получение энергии и вещества из окружающей среды и использование для поддержания упорядоченности).
4. **Реакция на раздражители** (активное реагирование на состояние окружающей среды).
5. **Адаптация** (приспособление к окружающей среде посредством изменения внутреннего состояния).
6. **Рост** и способность к **развитию**.
7. **Воспроизводство** (размножение).
8. **Хранение информации и передача ее потомству**.

Вирусы не могут размножаться самостоятельно (п. 7), а только – находясь внутри живых клеток и используя их ресурсы. Кроме того, они не обладают свойствами п. 3, 5, 6. Поэтому, согласно функциональному определению, вирусы не являются живыми организмами.

Теория абиогенеза

Абиогенез – самозарождение жизни в результате спонтанных химических реакций. Предполагается последовательное прохождение стадий:

- эволюция малых молекул («железо-серный мир», «цинковый мир», «формамидный мир»);
- образование полимеров («мир ПАУ»);
- возникновение у них каталитических функций;
- самосборка молекул («мир РНК», «мир пептидов»);
- возникновение мембран и создание доклеточной организации («липидный мир»);
- возникновение механизма наследственности («мир прогенотов», FUSA);
- возникновение протоклетки.

Следующий шаг – клетка (живой организм, т.е. уже биогенез).

Среда возникновения жизни

По современным представлениям наиболее древние организмы были хемолитотрофами.

Наиболее популярны две гипотезы о среде обитания самых ранних организмов биосферы.

1. Термальные источники – «курильщики» на дне моря (современный аналог – слабо-щелочные гидротермы поля Lost City, Атлантический океан [Russell, Hall, 1997]).
2. Субаэральные источники вулканических областей (современный аналог – термальные источники Камчатки [Mulkidjanian et al., 2012]).

Термальные воды выносят на поверхность H_2 , H_2S , CO , CH_4 , а также термогенные низкомолекулярные органические соединения – энергетический субстрат для развития хемолитотрофных сообществ.

Аналогия среды обитания древний микроорганизмов с «курильщиками» не учитывает тот факт, что в экосистемах современных «курильщиков» источником энергии являются реакции окисления восстановленных веществ растворенным в придонной воде кислородом биологического – фотосинтетического происхождения. В бескислородных условиях, реконструируемых для древнего океана, эффективность метаболизма придонных экосистем будет на порядки меньше.

Гетеротрофы и автотрофы

По типу метаболизма все живые организмы подразделяются на автотрофов и гетеротрофов.

Автотрофы – используют внешние источники энергии для синтеза органических соединений из углекислоты. При этом различают **хемолитоавтотрофов** – использующих химическую энергию окисления неорганических соединений - водорода, сероводорода, аммиака (различные группы бактерий), и **фотоавтотрофов** – использующих энергию света в процессе **фотосинтеза** (зеленые растения, водоросли, цианобактерии, пурпурные и зеленые серобактерии).

Гетеротрофы – используют готовые органические вещества, синтезированные другими организмами, в качестве источника энергии и углерода. К гетеротрофам относятся животные, грибы, большинство бактерий и некоторые растения-паразиты.

Обнаружены бактерии – **миксотрофы** – использующие внешние источники энергии (свет, окисление неорганических соединений), но не способные ассимилировать углекислоту, и нуждающиеся в органическом источнике углерода. Способ питания может даже меняться в зависимости от условий (пример – насекомоядные растения).

Эволюционное положение гетеротрофов и автотрофов

Существует несколько точек зрения на время возникновения гетеротрофии и автотрофии. По одной из гипотез (Horowitz, 1947), первыми появились гетеротрофы, так как первичные организмы были чрезвычайно примитивными и могли получать органические вещества в виде мономеров из окружающей среды. Гетеротрофы питались «первичным бульоном» — той органикой, что в избытке возникала в первичной атмосфере и океане.

Автотрофия, по этой версии, возникла позднее, когда гетеротрофные организмы разделились на тех, кто поглощал «первичный бульон», и тех, кто поглощал первичные организмы.

Однако есть мнение, что автотрофность и гетеротрофность возникли одновременно (Заварзин, 2010; Марков, 2016). Автотрофное и гетеротрофное питание организмов могло развиваться только параллельно, во взаимозависимости друг от друга, образуя в биосфере замкнутый биохимический цикл.

Концепция LUCA

LUCA – Last Universal Common Ancestor (Последний Всеобщий Предок), от него произошли бактерии и археи.

LUCA – это «виртуальный организм», свойства которого реконструированы методами сравнительной геномики: при сравнении геномов множества видов бактерий и архей (более 2,5 млн.) были выделены общие гены (около 350), предположительно сохранившиеся от их общего предка. Функции этих общих генов были использованы для воссоздания физиологии LUCA.

Возраст LUCA – ~4,2 млрд. лет (4,09-4,33 млрд. лет – оценка по генетическим «молекулярным часам»)

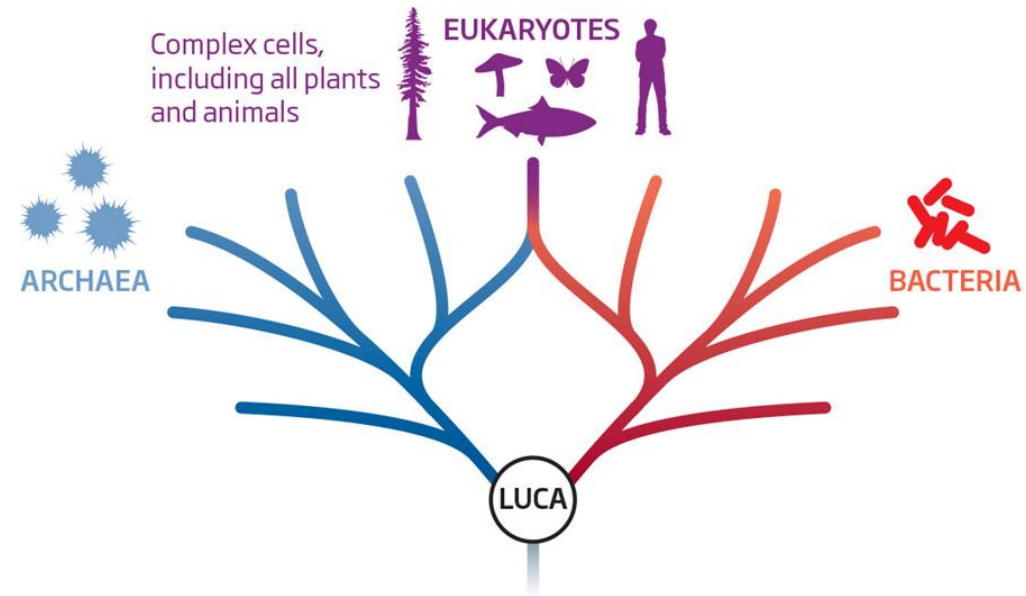
Возможные свойства LUCA (По Weiss et al., 2016; Moody et al., 2024)

Это был строго анаэробный, хемолитоавтотрофный, термофильный прокариото-подобный организм - ацетоген. Он мог восстанавливать CO_2 с помощью H_2 при посредстве ацетил-кофермента А (путь Вуда-Льюнгаля). Для синтеза АТФ он использовал градиенты водорода в окружающей среде.

У LUCA, вероятно, были несовершенные клеточные стенки – мембраны, и он был «лишь наполовину живым», завися от абиотических процессов, протекавших снаружи.

LUCA имел примитивную иммунную систему.

Не исключено, что LUCA был не одним организмом, а целым сообществом (гипотеза Е.В.Кунина), в котором шел активный горизонтальный перенос генов. Из-за этого отдельные компоненты сообщества для нас уже неразличимы, и LUCA реконструируется как нечто цельное.



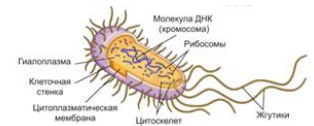
Заблуждения:

- Последний универсальный предок не является первым когда-либо существовавшим организмом, его появлению предшествовала долгая эволюция;
- Это не самый примитивный из возможных организмов;
- Это не единственное существо, жившее в то время на Земле; для замыкания биохимического цикла необходимо сообщество организмов.

Идея генетической реконструкции оказалась очень заманчивой, и ее использовали для анализа других этапов эволюции жизни (FUCA, FECA, LECA, LPCA).

Возникновение эукариотов

Строение эукариотной клетки



Для сравнения – прокариотная клетка в сопоставимом масштабе.

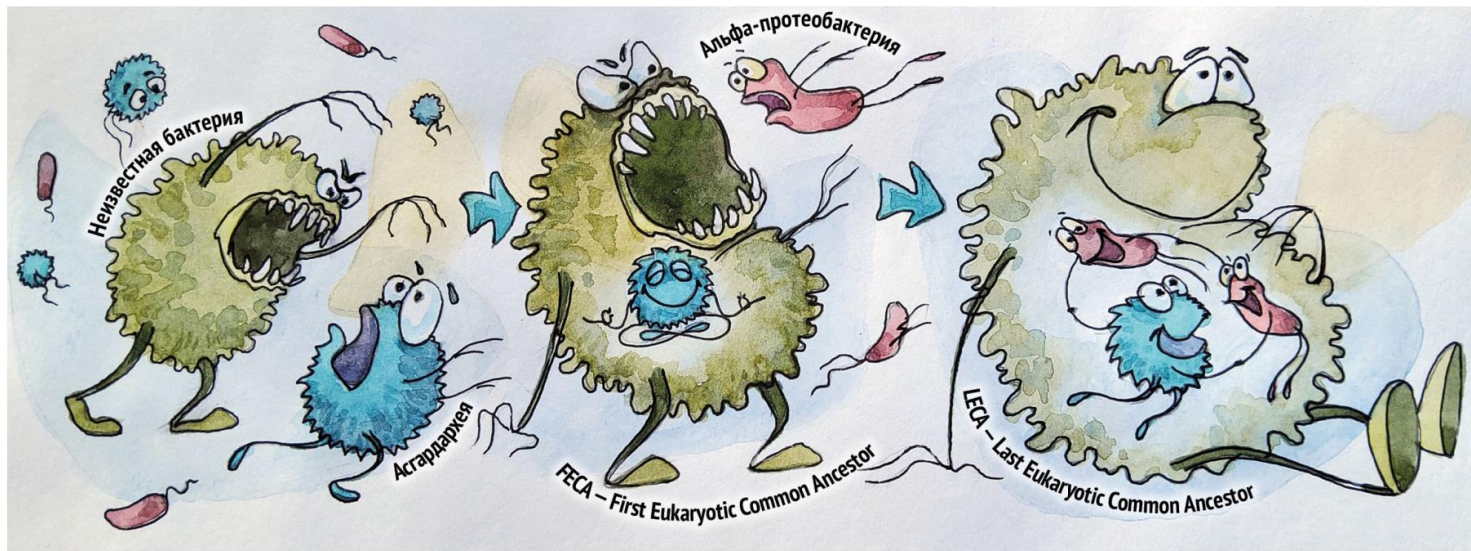
Характерные размеры эукариотных клеток:

- животных – 10-40 мкм, растений – 100-200 мкм.

У прокариотов – в среднем около 1 мкм.

Эукариоты. Происхождение путем эндосимбиоза.

Теория эндосимбиотического происхождения эукариотов в современном виде была предложена Л.Маргулис в 1967-1981 гг. Согласно этой теории клетки эукариотов приобрели свои органеллы (ядра, митохондрии, пластиды) в результате эволюционного развития симбиотических отношений между прокариотическими клетками.



Ядро эукариотической клетки происходят от одного из типов архей, которая внедрилась в дельта-протеобактерию (или была захвачена последней по типу фагоцитоза*), но не переварена, а стала симбионтом. Внедрившиеся позже в основную бактерию альфа-протеобактерии эволюционировали в митохондрии.

Рис. Натальи Гриневич

Эукариотные клетки унаследовали механизм передачи информации и белки цитоскелета в основном от архей, а внешнюю клеточную мембрану и метаболизм – в основном от бактерий. Возникший «химерный» эукариотный организм получил ряд эволюционных преимуществ (см. далее).

* По полученным в последние годы данным механизм фагоцитоза представляется менее вероятным, чем синтрофный симбиоз.

Доказательства симбиотического происхождения митохондрий и пластид:

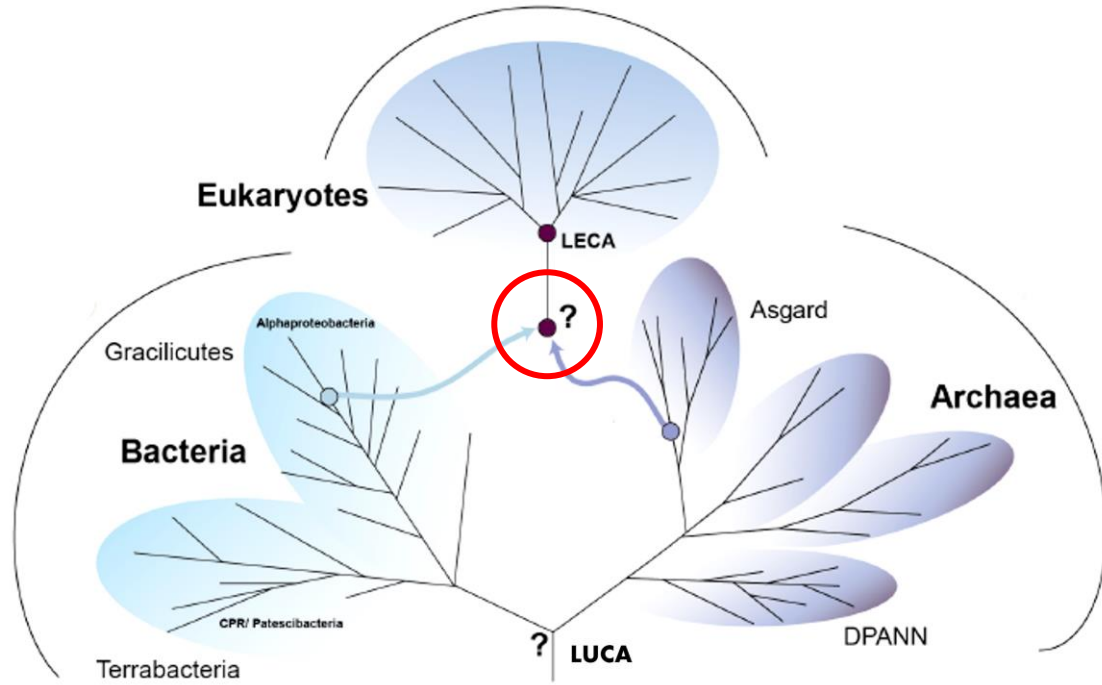
- они имеют две полностью замкнутые мембраны, причем внешняя сходна с мембранами вакуолей, а внутренняя – бактерий;
- они размножаются делением (причем иногда независимо от деления самой клетки и ядра) и не возникают заново за счет других органоидов;
- их ДНК не похожи на ДНК ядер эукариот, а больше похожи на ДНК бактерий;
- они имеют собственный аппарат синтеза белка (рибосомы), близкий к бактериальному.

Эволюционные преимущества эукариот:

- Наличие митохондрий позволяет эукариотным клеткам выживать в присутствии кислорода, который ядовит для других организмов, адаптированных к восстановительным условиям;
- Появилось половое размножение;
- Эукариоты способны к фагоцитозу.

Происхождение эукариотов

(По Sprang et al., 2022).



По данным, полученным в последние годы, путь развития эндосимбиоза мог быть еще более сложным. Он мог включать не два, а три синтрофных (т.е. питающихся продуктами метаболизма) партнера: асгардархею (бродильщика), альфа-протеобактерию (разлагающую органические продукты брожения) и дельта-протеобактерию (сульфат-редуктора). Подобные симбиотические сообщества недавно удалось выделить из глубоководных морских осадков.

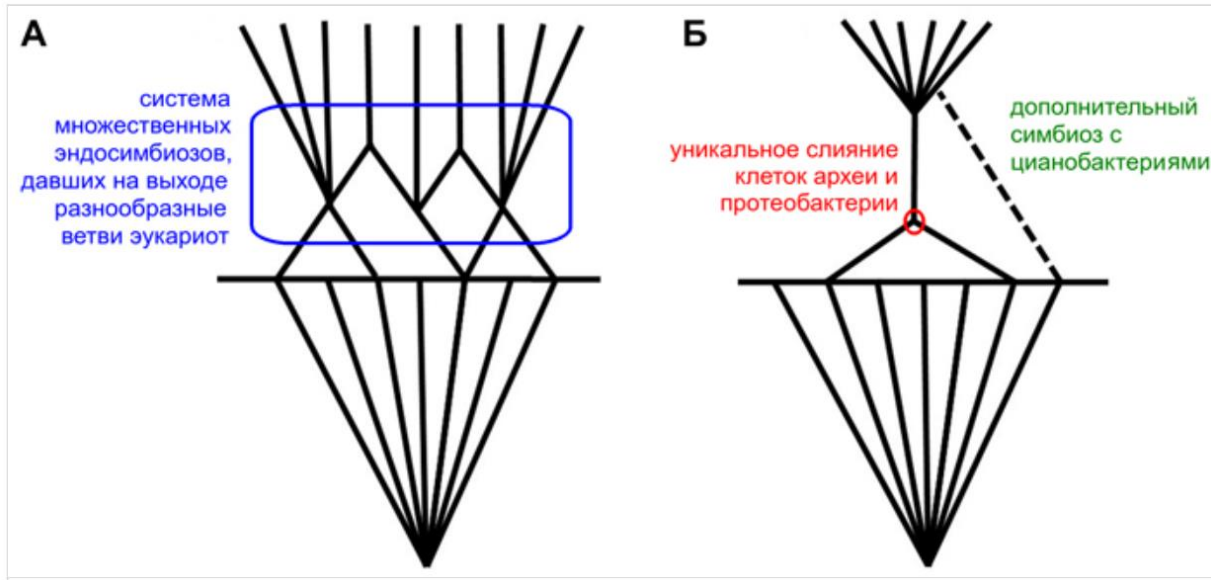
Точка слияния (отмечена кружком) - это гипотетический организм FECA (от First), первый общий предок эукариотов^{*}, результат эндосимбиотического слияния дельта-протеобактерии (?) с асгардархеей. Его возраст (по «молекулярным часам») - около 2,2 млрд. лет назад.

После длительной эволюции, детали которой не установлены, эукариотические организмы приобрели сложное клеточное строение и около 2 млрд. лет назад, диверсифицировались в «коронную группу», которая затем дала начало протистам, грибам, растениям и животным.

Точка диверсификации реконструируется как LECA (Last Eukaryote Common Ancestor).

^{*} - потомки которых дожили до наших дней или зафиксированы в геологических данных.

Эволюция эукариотов



Всплеск разнообразия эукариотов, происходящих от LECA («коронная группа»), может быть связан с тем, что в нем, наконец, был достигнут оптимальный комплект органелл (добавились митохондрии, по генетическим «молекулярным часам – самые «молодые» органеллы).

Эволюционный путь от FECA до LECA от нас скрыт – не сохранились потомки никаких промежуточных звеньев (кроме самого LECA).

Необходимо отметить, что теория эндосимбиогенеза в настоящее время быстро развивается, и по многим вопросам за последние годы были выдвинуты конкурирующие гипотезы.

На рис. – сценарии эукариотизации:

(А) «параллельная эукариотизация» по Л.Маргулис;
(Б) «бутылочное горлышко» по Н.Лейну.

Вторая гипотеза сейчас представляется предпочтительной, потому что у эукариотов фиксируется всего два варианта «джентельменских» набора органелл (ядро, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, митохондрии, пластиды, рибосомы, лизосомы и др.), различающихся только наличием или отсутствием пластид.

Второе принципиальное слияние – аэробной эукариотической клетки с цианобактерией, произошедшее около 1,6 млрд. лет назад, привело к появлению хлоропластов и возникновению фотосинтезирующих растений.

Причем это происходило неоднократно (как минимум, дважды, с разными видами цианобактерий).

Возникновение многоклеточности

Фотосинтезирующие прокариоты способны образовывать колониальные формы – маты и нити, в т.ч. даже с разделением функций – *«псевдо-многоклеточность»*

Истинная многоклеточность характеризуется наличием генетически детерминированной программы развития и межклеточной коммуникацией в форме выделения растворимых сигнальных веществ в межклеточное пространство, либо образования межклеточных контактов.

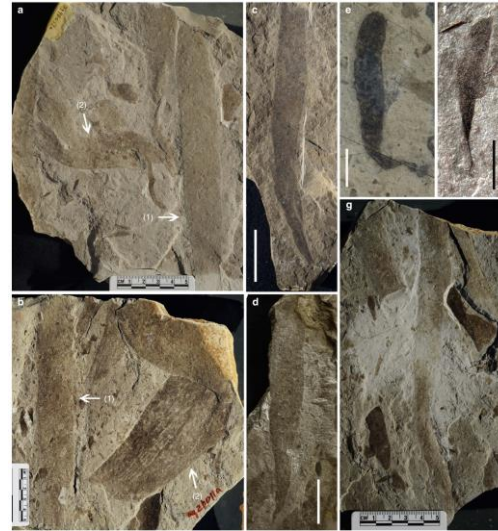
Истинная многоклеточность у эукариотов возникала независимо неоднократно (по крайней мере, 5 раз) у разных, генетически не связанных групп организмов.

Существует гипотеза, восходящая к экспериментам Пастера, что появление многоклеточных организмов связано с достижением определенного уровня содержания кислорода в атмосфере (~ 1/100 от современного). В свете работ последних десятилетий эта гипотеза перестала казаться очевидной.

История возникновения многоклеточности

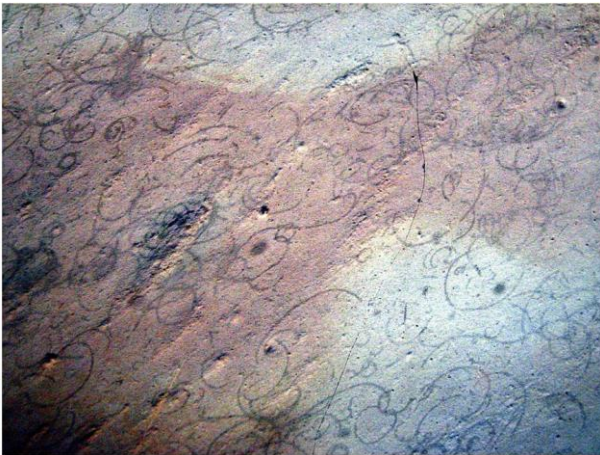


Франсвильская биота – вероятно, колониальные, т.е. псевдомногоклеточные организмы (2,2-2,06 млрд. лет) (отпечаток)



Макроскопические многоклеточные эукариоты (предположительно, фотосинтезирующие водоросли) из формации Gaoyuzhuang (Сев. Китай), возраст 1,56 млрд. лет (отпечатки).

Grypania spiralis - Предположительно- нитчатая фотосинтезирующая водоросль (2,1 млрд. лет).



Тиманская биота (1-1,2 млрд. лет)
Хайнаньская биота (840-740 млн. лет)
(реконструкция)

Эдиакарская фауна (около 575 млн.лет) (реконструкция)



Эволюционные взрывы (Biological Big Bangs – Е.В.Кунин, 2007)

Наблюдаемые по палеонтологическим данным эволюционные взрывы.

- «Авалонский взрыв» (около 575 млн.л.) – возникновение эдиакарской фауны многоклеточных животных. Большинство из них вымерли до начала кембрийского взрыва.
- «Кембрийский взрыв» (542-520 млн.л.) – появление большинства ныне живущих групп животных.
- «Великое ордовикское событие биоразнообразия» (GOBE) (489-443 млн.л.) – наибольшее увеличение биоразнообразия, в основном - бентосных организмов.
- «Девонский растительный взрыв» (419—359 млн.л.) – быстрая и масштабная диверсификация наземных растений и грибов, приведшая к колонизации ими всей земной суши и резко увеличившая биомассу живого вещества в биосфере Земли.



Эдиакарская биота на дне океана: реконструкция. (©Ryan Somma, Wikimedia Commons)

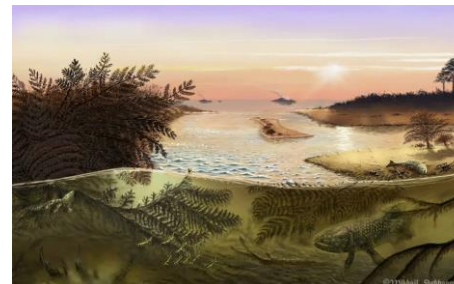


Кембрийская биота : реконструкция.

Есть версия, что «Кембрийский взрыв» – это просто отражение увеличившейся тафономической сохранности организмов с твердым скелетом.



Ордовикская биота (Museum of Natural History, Ann Arbor)



Девон, ландшафт речной дельты: реконструкция. (©Mikhail Shekhanov)

Эволюционные взрывы (Biological Big Bangs – Е.В.Кунин, 2007)

Можно предполагать, что аналогичный характер имели также события, плохо фиксирующиеся в палеонтологических данных:

- Диверсификация эукариот после возникновения LECA (в интервале от 2 до 1.4 млрд.л.).

– «Авалонский взрыв» (около 575 млн.л.) – возникновение эдиакарской фауны многоклеточных животных. Большинство из них вымерли до начала кембрийского взрыва.

– «Кембрийский взрыв» (542-520 млн.л.) – появление большинства ныне живущих групп животных.

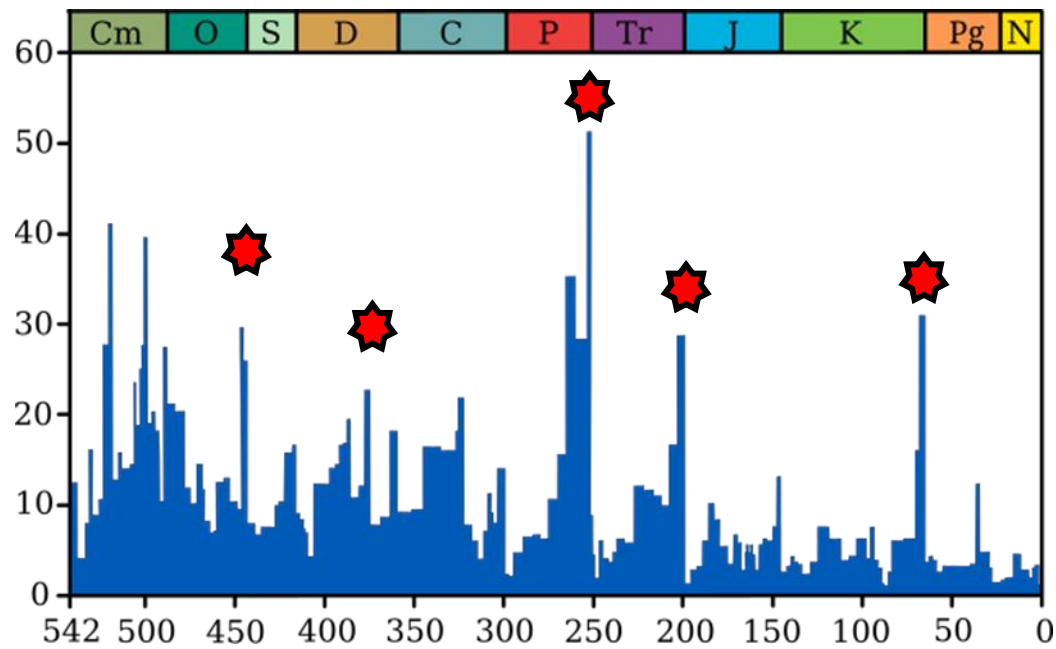
– «Великое ордовикское событие биоразнообразия» (GOBE) (489-443 млн.л.) – наибольшее увеличение биоразнообразия, в основном - бентосных организмов.

– «Девонский растительный взрыв» (419—359 млн.л.) – быстрая и масштабная диверсификация наземных растений и грибов, приведшая к колонизации ими всей земной суши.

– Появление древесной наземной растительности (395-400 млн.л.), резко увеличившее биомассу живого вещества в биосфере Земли.

Предполагаемые причины эволюционных взрывов:

- высокие темпы эволюции при росте содержания кислорода;
- появление полового размножения;
- приобретение твердых скелетов/панцирей в ответ на развитие отношений «хищник-жертва»;
- предшествующие вымирания и освобождение экологических ниш;
- предшествующее оледенение (Snowball Earth);
- распад суперконтинентов (Родинии);
- импактные события.



Вымирание морской фауны в течение фанерозоя. Для каждого интервала времени показано, какой процент существовавших тогда родов не дожил до следующего интервала.

Пять крупнейших массовых вымираний в течение фанерозоя (в скобках указан % вымерших родов)

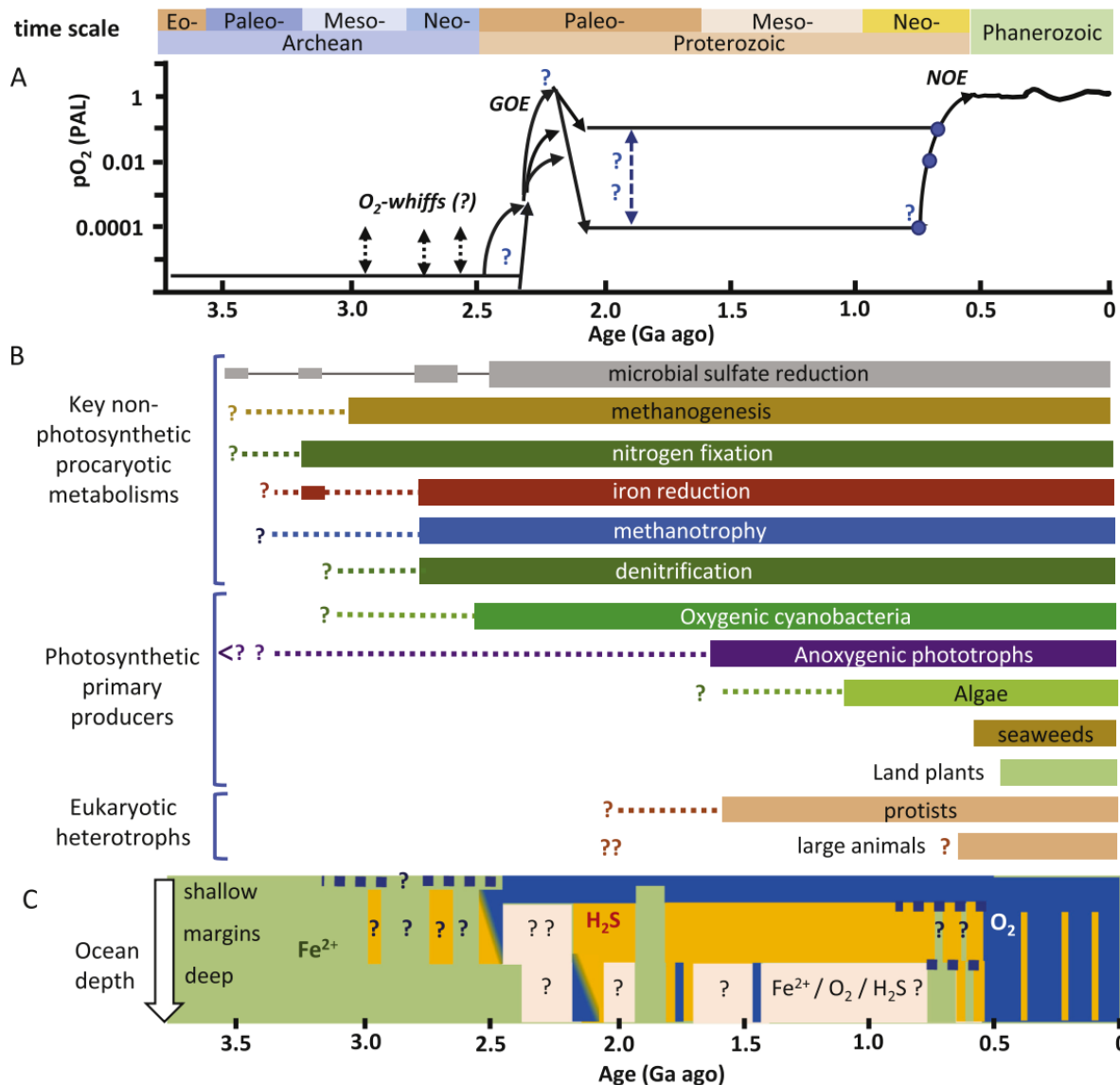
1. Ордовикско-силурийское (43-67%)
2. Девонское (50%)
3. Великое Пермское вымирание (83%)
4. Триасовое (48%)
5. Мел-палеогеновое (39-47%)

Массовые вымирания

Предполагаемые причины массовых вымираний:

1. Трапповый вулканизм и выбросы CO_2 ;
2. Импактные события (граница мел/палеоген):
3. Бескислородные условия в глубинах океана;
4. Объединение литосферных плит и связанное с этим изменение уровня океана;
5. Глобальное похолодание или потепление;
6. Космогенные факторы.

Шаги биологической эволюции в истории Земли



Ко-эволюция жизни и окружающей среды (По Lerot, 2020).

(А) Изменение парциального давления атмосферного O₂ относительно современного уровня. (Стрелками показаны неопределенности оценок GOE по уровням O₂ и времени).

(В) Оценки времени появления ключевых метаболизмов (групп организмов):

- не-фотосинтетических прокариотов;
- фотосинтетических первичных продуцентов;
- эукариотов-гетеротрофов.

(С) Реконструкция эволюции химического режима океана:

зеленый – железистый (Fe²⁺) бескислородный;
 рыжий – бескислородный сульфидный («эвксинский») – результат бактериальной сульфат-редукции [источник сульфата – окисление сульфидной серы кислородом?];
 синий – кислородная среда в океане;
 [розовым цветом показаны интервалы неопределенности].

