



СОВРЕМЕННЫЕ ВЗГЛЯДЫ НА ЭВОЛЮЦИЮ: О РОЛИ ГОРИЗОНТАЛЬНОГО ПЕРЕНОСА ГЕНОВ

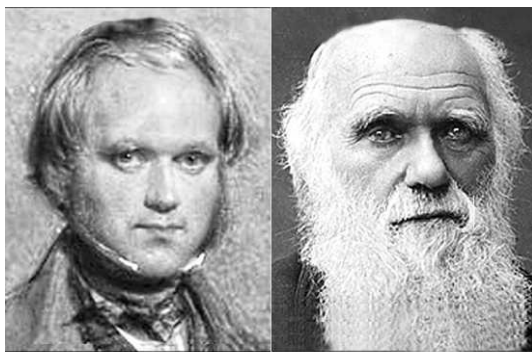
С. Ю. Щеголев

Статья представляет собой расширенный конспект лекции, прочитанной для студентов и аспирантов факультета нелинейных процессов СГУ на школе-конференции «Нелинейные дни в Саратове для молодых – 2012». В ней представлен краткий обзор работ, отражающих основные положения современной теории биологической эволюции. В огромном разнообразии источников, посвященных изложению различных подходов к проблеме (включая ряд основополагающих исследований по вопросам самоорганизации открытых систем) и анализу экспериментальных данных (порой довольно противоречивых) предпочтение отдано публикациям российских и зарубежных авторов, представляющим (по мнению докладчика) наибольший интерес для микробиологов. Особое внимание уделено, в частности, роли межвидового (горизонтального) обмена генетической информацией, его значению для эволюции, возникновения и функционирования широкого круга эндо- и эктосимбиотических систем с участием растений и микроорганизмов, геной инженерии.

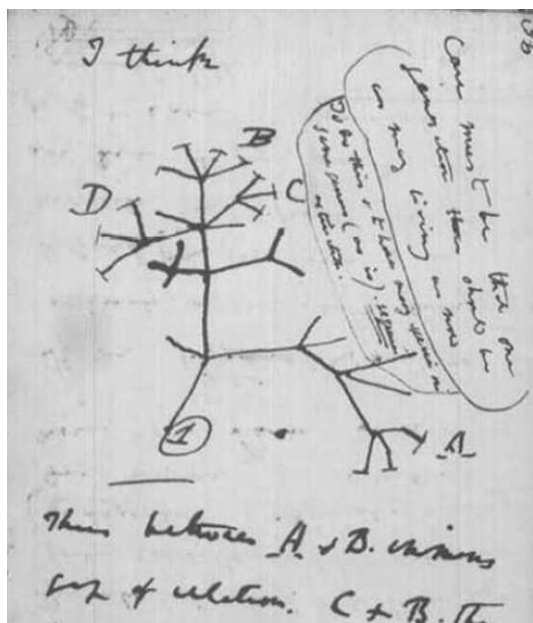
Ключевые слова: Биологическая эволюция, горизонтальный перенос генов, открытые системы, панспермия, прокариоты, самоорганизация, симбиогенез, филогения.

1. Теория Дарвина и открытые системы

В 2009 г. исполнилось 200 лет со дня рождения Чарльза Дарвина и 150 лет со времени выхода в свет первого издания его знаменитой книги [1], круто изменившей всю систему взглядов на происхождение жизни и оказавшей огромное влияние на ход мыслей ученых в самых разных отраслях естествознания. Выдающийся физик-теоретик Ю.Л. Климонтович (внесший большой вклад в развитие статистической физики и физики открытых систем) в своих трудах неоднократно отмечал [2], что один из величайших физиков Людвиг Больцман был, по его мнению, первым, кто отчетливо понимал общность и важность понятия Эволюция. Именно поэтому на рубеже двух веков Больцман назвал век XIX веком Дарвина.



Ч. Дарвин – молодой ученый (1830-е годы) Ч.Р. Дарвин в зрелом возрасте (1870-е годы)



Charles Darwin

Рис. 1. набросок древа жизни в блокноте Ч.Дарвина, 1837 г.

которой является естественный отбор, разделение видов отражается на филогенетическом древе жизни в виде соответствующих разветвлений. На рис. 2 приведен пример такого построения, отражающего эволюционное сродство между тремя царствами ныне живущих организмов: растениями, животными и грибами. Несмотря на большое внешнее сходство многих известных грибов с растениями, современный филогенетический анализ указывает на то, что более близкими родственниками для них являются животные. В том числе люди.

В построениях такого типа отражена одна из долго существовавших генетических догм. Согласно этой догме, биологические виды могут приобретать новые

Отдавая должное вкладу этого человека в мировую науку, взглянем на его портреты, отразившие неизбежную печать времени (так много значащего в историко-эволюционном развитии всего живого), и приведем цитату из упомянутой выше великой книги: «...Всякое существо, которое в сложных и нередко меняющихся условиях его жизни хотя незначительно варьирует в выгодном для него направлении, будет иметь больше шансов выжить и таким образом подвергнется естественному отбору....Отобранная разновидность будет склонна размножаться в своей новой и модифицированной форме». Как говорится, «ни убавить, ни прибавить».

В связи с темой данной статьи отметим прежде всего черновой набросок филогенетического «древа жизни» (отражающего эволюционные взаимосвязи между различными видами или другими сущностями, имеющими общего предка), сделанный рукой Дарвина (рис. 1). Напомним, что хранение генетического материала в клетках и его распространение обеспечивается особенностями структуры двойной спирали ДНК. Делению клеток предшествует репликация ДНК, при которой образуются две дочерние спирали. Каждая из них включает одну материнскую и одну вновь синтезированную дочернюю последовательность, восстановленную по материнской в соответствии с правилом Чаргафа (А+Т, Г+Ц). При дивергентной эволюции, основной движущей силой

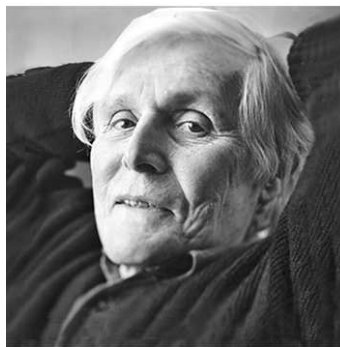
черты лишь путем постепенного, шаг за шагом, накопления мутаций, передаваемых из поколения в поколение. Вариант так называемого *вертикального переноса генов*. Долгое время это считалось единственно возможным генетическим механизмом видообразования со строгим запретом преодоления неродственных межвидовых барьеров.

Однако с конца 50-х годов 20-го столетия стали появляться данные, свидетельствующие о возможности передачи генов не только от предков к потомкам, но и «по горизонтали». То есть реализации обмена генетической информацией между различными видами организмов, порой весьма отдаленно родственными. Вместо постепенного накопления мутаций в этих случаях может иметь место единовременное приобретение организмами большого количества генетического материала (рис. 3).

Таким образом, *горизонтальный перенос генов* – это процесс, в котором организм передаёт генетический материал другому организму, *не являющемуся* его потомком. Изучение этого феномена и оценка его значения в эволюционном развитии жизни стало предметом пристального внимания многочисленных исследователей. Особенно активно проявляемого в последние годы в связи с бурным развитием вычислительной молекулярной биологии, оперирующей быстро растущими базами данных расшифрованных геномов и структур разнообразных биомолекул.

Упрощенный вариант филогенетического дерева, принятый в последние годы в качестве некоего исходного стандарта, показан на рис. 4. На нем отмечены три таксономические единицы наиболее высокого уровня, то есть *надцарства* или *домены*. Этот термин был введен в систематику в 1990 г. профессором Карлом Вёзе (C.R. Woese), выдающимся микробиологом и эволюционистом (кстати, физиком по образованию и изначальным научным интересам), который предложил разделить все живые организмы на три домена: бактерии, археи и эукариоты. Указанная транскрипция его имени, отражающая немецкое происхождение, часто встречается в русскоязычной литературе. (Хотя, учитывая, что он родился в 1928 г. и вырос в США, следует, возможно, транскрибировать его имя на американский лад как Воуз.)

Работы К. Вёзе с соавторами положили начало широкому внедрению в филогению *технологии 16S рРНК* (как универсального молекулярного *филогенетического маркера*) и послужили обоснованием отнесения архей к самостоятельному домену (надцарству) на предложенном им универсальном филогенетическом дереве. Сравнение рис. 2–4 позволяет более четко определить феномен, отраженный в названии статьи, и круг рассматриваемых в ней объектов. Тема эволюции жизни охватывает широчайший спектр проблем, явлений и экспериментальных данных. Ее более или менее осмысленное рассмотрение в пределах одной статьи предполагает введение неких ограничений. Эти ограничения определяются, в первую очередь, научными интересами ИБФРМ РАН, который я имею честь представлять на этой школе-конференции, сосредоточенными на исследованиях микроорганизмов и растений, их разнообразных взаимоотношений, сложившихся в ходе эволюционного развития Жизни.



Prof. C.R. Woese
Иллинойский университет
в Урбане и Шампейне, США

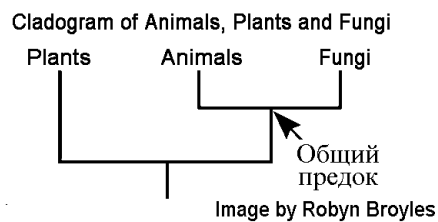


Рис. 2. Пример дивергентной эволюции (вертикальный перенос генов)

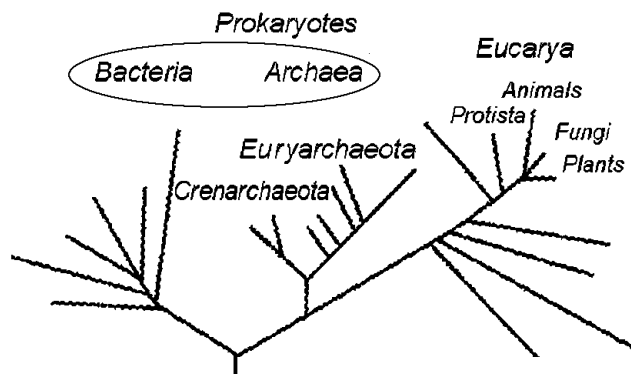
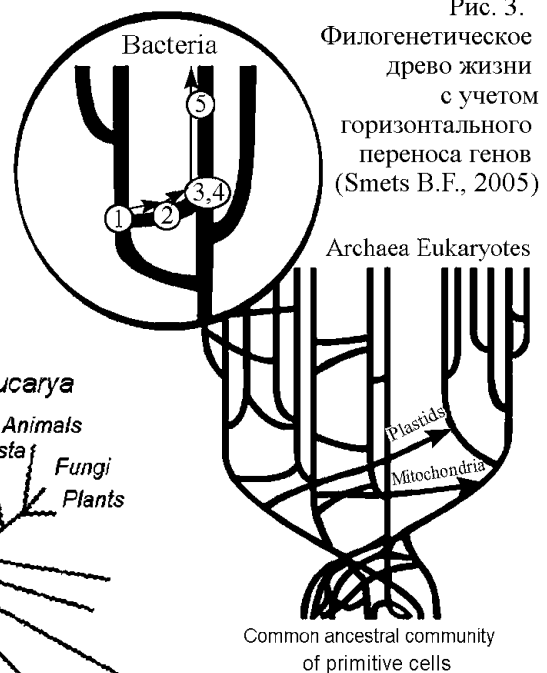


Рис.4. Универсальное филогенетическое древо (16S рРНК), по данным работы [3]

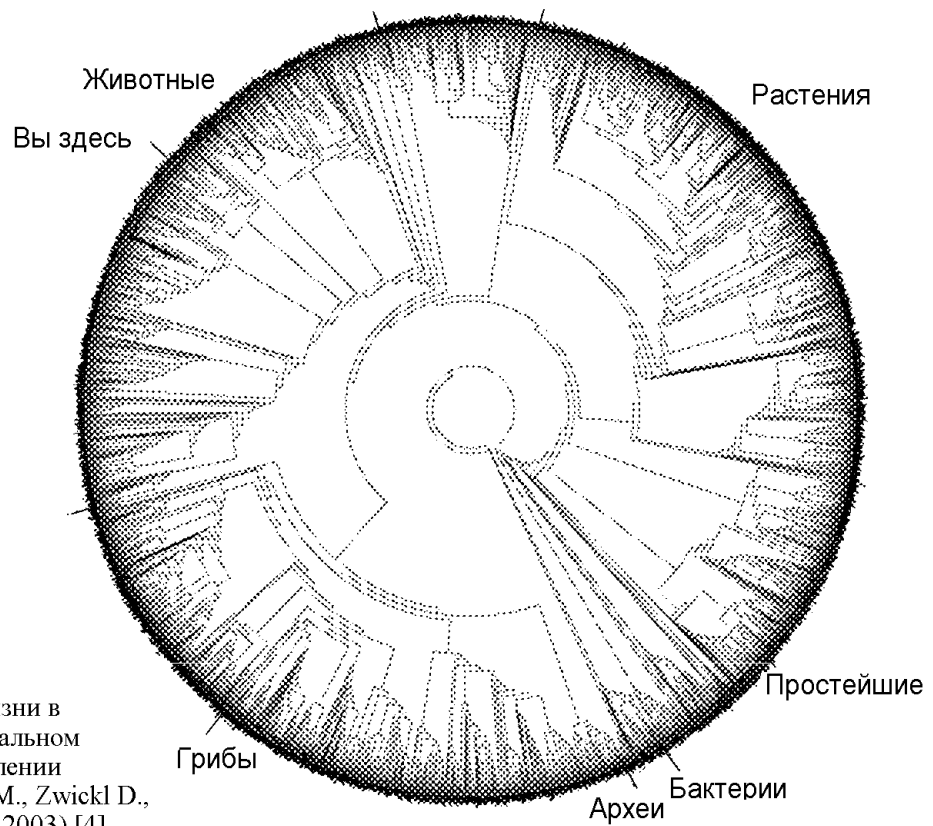


Рис. 5. Древо жизни в более детальном представлении (Hillis D.M., Zwickl D., Gutell R., 2003) [4]

Далее мы увидим, что, согласно результатам последних 10–15 лет, построение на рис. 4 следует рассматривать лишь как первое приближение, отражающее соотношение между таксономическими группами без учета межвидового (горизонтального) обмена генетическим материалом. В соответствии с комментарием самого Вёзе к этому рисунку данное построение справедливо для тех стадий эволюционного развития жизни, на которых *клетка становится достаточно целостной и устойчивой к «эрозивным»* (как считал Вёзе еще в 2000 году) *эффектам горизонтального переноса генов, чтобы могли существовать истинные клеточные линии организмов*. Позднее, однако, все более очевидной становится преимущественно конструктивная эволюционная роль этого явления, особенно актуального именно для *прокариотов*. Коими далее и будет ограничено, главным образом, наше рассмотрение.

На рис. 5 приведена более детализированная версия древа жизни, представленная сотрудниками университета штата Техас (США) [4]. Оно построено по результатам филогенетического анализа с использованием множественных выравниваний последовательностей нуклеотидов малой субъединицы рибосомальной РНК (16S рРНК). Эта макромолекула принята в качестве одного из наиболее стабильных филогенетических маркеров для всех известных организмов. Авторами использованы примерно 3000 образцов видов из всего многообразия древа жизни. Они старались включить в эту диаграмму большинство главных групп организмов, отобранных в пропорции, учитывающей число известных видов для каждой группы. Это составило около 0.2% от 1.7 миллионов описанных на то время (2003) видов.

В биологической систематике организмов таксоном самого высокого уровня до недавних пор считалось *царство*. Приведенный здесь список основных царств включает бактерии, археи, протисты (простейшие), грибы, растения, животные и вирусы. На диаграмме рис. 5 отмечено их систематическое положение. Кроме вирусов, чье причисление к категории живых существ является предметом дискуссии.

Со времени опубликования эпохальных работ Дарвина и по сию пору не утихают дискуссии относительно самой возможности существования естественного отбора как явления природы, являющегося главной (хотя и не единственной, по современным представлениям) движущей силой эволюции. Одним из аргументов в этих спорах до поры до времени было его якобы противоречие фундаментальной *Н-теореме Больцмана*. Согласно этому закону, в термодинамически замкнутой системе при ее стремлении к равновесному состоянию энтропия возрастает с соответствующим уменьшением степени упорядоченности системы. При этом, однако, не принималось во внимание то, что любая эволюционирующая живая среда представляет собой существенно *открытую систему*, в которой происходит активный обмен с окружающими ее объектами *энергией, веществом и информацией* (см. схему на рис. 6).

Теоретическое рассмотрение таких систем, начатое в 30–40-е годы прошлого столетия целым рядом выдающихся физиков и математиков, увенчалось к началу 1980-х годов формулировкой так называемой *S-теоремы Климонтовича* [5] (буква S в этом названии – от английского self-organization – самоорганизация). По значимости для развития естествознания эксперты ставят ее в один ряд с упомянутой выше Н-теоремой Больцмана.

Рис. 6.
Схематическое
представление
открытой системы

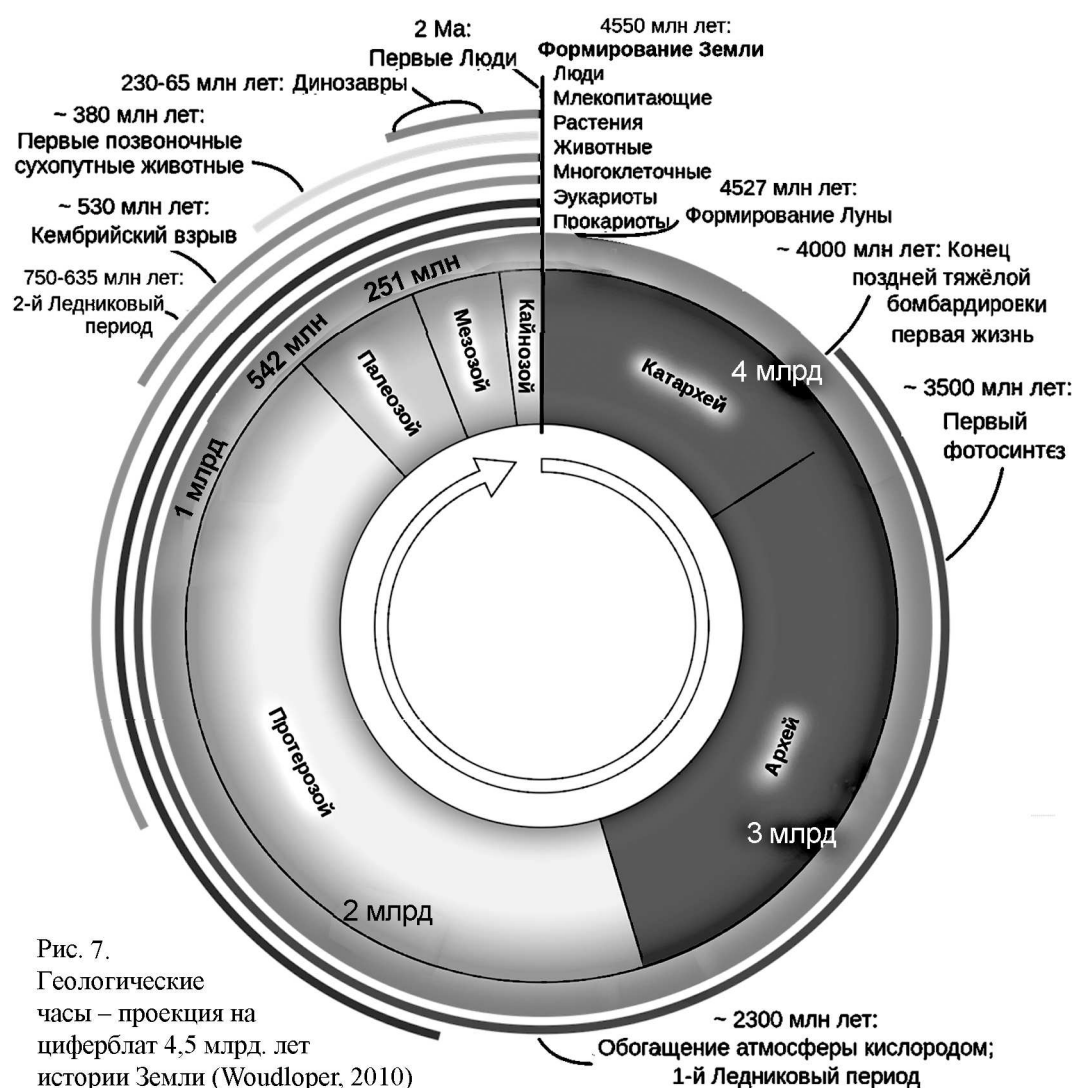
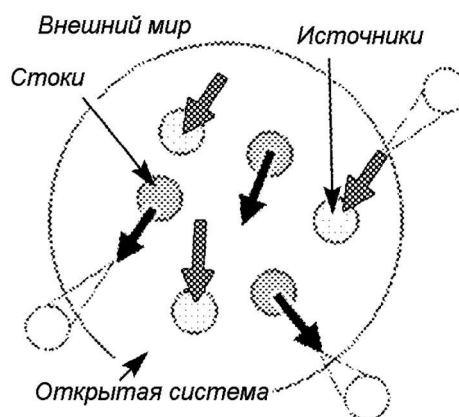
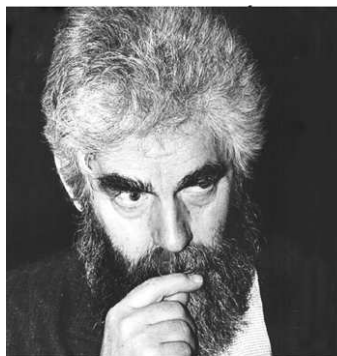


Рис. 7.
Геологические
часы – проекция на
циферблат 4,5 млрд. лет
истории Земли (Woudloper, 2010)

Не вдаваясь в математические подробности, можно констатировать, что в ней впервые была строго доказана возможность при определенных условиях реализации процессов *самоорганизации* открытых систем с *уменьшением* энтропии, их усложнением и совершенствованием. Как утверждал профессор Климонтович, наличие выявленной им дисперсии энтропии определяет саму возможность выбора пути развития в процессе биологической эволюции, так как делает возможным (без внешнего вмешательства) *естественный отбор*.



Проф. Ю.Л. Климонтович
МГУ, лауреат Госпремии РФ 1991

Среди естественных наук есть основания по-настоящему точной наукой считать математику. Отсюда ясна фундаментальная обоснованность дарвиновской теории естественного отбора, привнесенная результатами работ Юрия Львовича Климонтовича в области статистической физики открытых систем.

2. О происхождении жизни

Изложение современных взглядов на эволюцию предполагает определение ее временных и пространственных границ. В первую очередь это связано с установлением возраста Земли и времени существования на ней биоты в соответствии с геологическими и палеонтологическими данными. Хотя, как будет видно из дальнейших материалов, результаты современных экспериментальных и теоретических исследований способны существенно раздвинуть эти границы.

На рис. 7 дано одно из наглядных представлений геолого-биологической истории Земли, насчитывающей около *4.5 миллиардов лет*. Если уподобить этот круг циферблату и принять, что эволюции земной жизни соответствует 1 час, то первые примерно 50 минут надо отвести эволюции микроорганизмов. Животным здесь будет принадлежать около 10 минут. И, наконец, только 1/100 секунды от этого часа приходится на развитие рода человеческого вида *Homo sapiens*. С этой точки зрения у нас с вами все только начинается!

Рассуждения о происхождении жизни имеют целью ответить на три принципиальных вопроса: *как, когда и где?* По первому из них (*как?*) уже довольно давно сложился консенсус, краткую историю которого отражает левый столбец таблицы. Этот список завершает гипотеза существования предорганизованного мира РНК, анализ и моделирование которого продолжает привлекать внимание многих исследователей.

Основные этапы развития представлений о происхождении жизни

Как?	Когда и где?
Абиогенез (химическая эволюция)	Панспермия (внеземное происхождение жизни)
Коацерваты, Опарин (1924)	Привнесение из космоса метеоритами, Рихтер (1865)
Аминокислоты, Миллер (1953)	
Рибозимы, Чек, Олтман (1981, Нобелевская премия 1989)	Бактериальная палеонтология, Розанов, Заварзин (1997)
Мир РНК, Вёзе (1968), Гилберт (1986)	



Акад. А.Ю. Розанов
Палеонтологический
институт РАН



R.B. Hoover Ph.D.
рук. группы астробиологии
NASA, США

Два других вопроса (*когда и где?* – правый столбец таблицы) остаются по-прежнему предметом острых дискуссий вокруг вариантов земного и внеземного происхождения жизни. Список основных этапов развития представлений о панспермии для краткости можно ограничить двумя пунктами, из которых ближайший к нам по времени связан со становлением и развитием в конце 20-го столетия *бактериальной палеонтологии*. В этой области науки были получены экспериментальные данные, свидетельствующие о возможном появлении на Земле простейших организмов уже около 4 миллиардов лет тому назад. При этом целый ряд оценок показывает, что остающихся «каких-то» 500 миллионов лет со времени возникновения Земли никак не хватает для абиогенетического возникновения и развития мира РНК как самоорганизующейся системы на основе естественного отбора.

Результаты исследований в области бактериальной палеонтологии достаточно полно и последовательно отражены в работах российских и американских специалистов. Их руководителем с российской стороны является академик Алексей Юрьевич Розанов. В серии публикаций последних лет (см., например, [6]) им приводятся данные (рис. 8, 9), свидетельствующие об обнаружении структур, интерпретируемых как окаменелые остатки древних микроорганизмов в осадочных горных породах и метеоритах, возраст которых достигает 4.5 миллиардов лет. Это дает основания академику Розанову для констатации высокой вероятности возникновения жизни в космосе гораздо раньше образования Земли, на планете «земного» типа, где была вода и подходящие температура, состав атмосферы и иные условия.

Также представляют интерес работы в этой области американских ученых [7], проводимые под руководством Ричарда Гувера (R.B. Hoover). В них морфологические исследования, проведенные с использованием самых современных вариантов полевой эмиссионной сканирующей микроскопии (рис. 10), дополняются результатами элементного анализа исследуемых метеоритных структур методом энергодисперсионной рентгеновской спектроскопии (рис. 11). Его результаты показали, что найденные в углеродсодержащих метеоритах CII структуры, характерные для остатков прокариот, являются скорее аборигенными окаменелостями, а не современными наземными биологическими загрязнениями, которые могли проникнуть в метеориты после их прибытия на Землю.

Гувер обращает внимание на большое значение обнаруженных на Земле *живых микробных экстремофилов*. В сочетании с палеонтологическими данными это значительно увеличивает вероятность того, что микробная жизнь может существовать в ледяных полярных шапках и вечной мерзлоте Марса, в водосодержащих астероидах, ядрах комет, в поверхностных льдах ледяных лун, таких как *Европа* (Юпитер) и *Энцелад* (Сатурн).

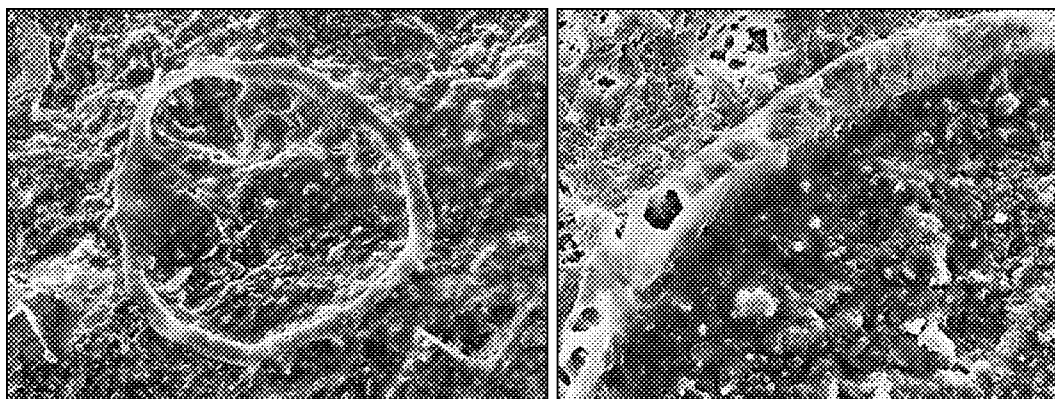


Рис. 8. Зелёные водоросли (*Pechengia*) в осадочных горных породах (фосфоритах) Карелии (2 млрд лет) [6]

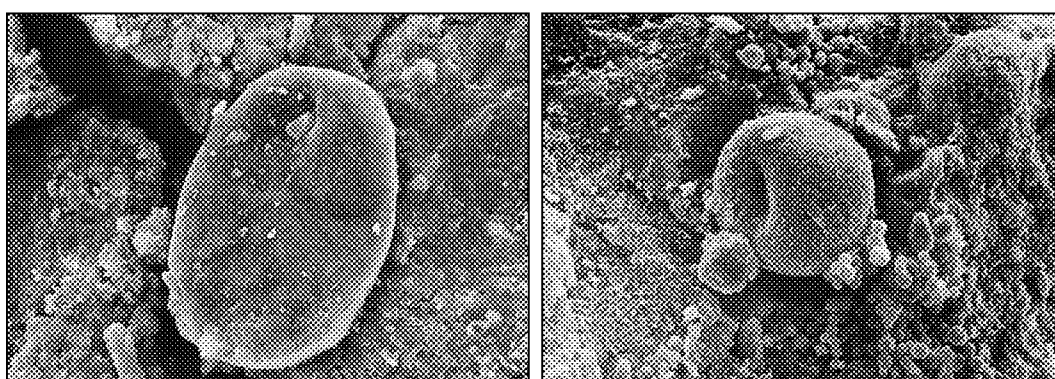


Рис. 9. Предполагаемые эукариотические организмы в метеорите Оргей (4,5 млрд лет) [6]

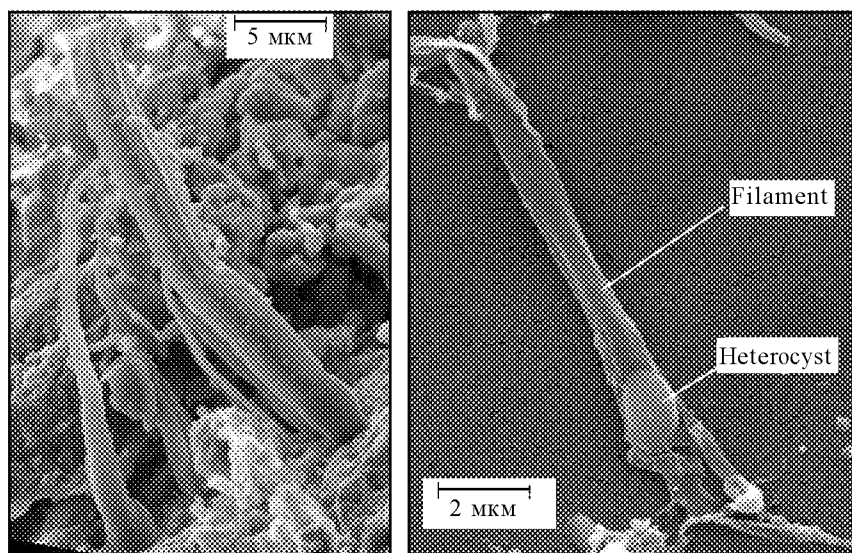
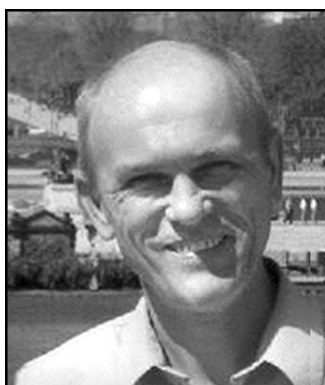


Рис. 10. Сравнение микроструктур из метеорита Оргей (4,5 млрд лет) (слева) с цианобактерией *Calothrix* с использованием полевой эмиссионной сканирующей электронной микроскопии [7]



К.б.н. А.А. Шаров
Национальный институт
по проблемам старения США

В связи с результатами, полученными в области бактериальной палеонтологии, нельзя обойти вниманием начавшуюся в 2012 году экспедицию на Марс американской автоматической станции Curiosity (что переводится как «любопытность») (рис. 12). Замечу, что в ее конструкцию входит детектор для определения воды – разработка российских специалистов. При этом стоит процитировать первую строчку из сочинения 12-летней (в 2008 году) школьницы Клары Ма, ставшей победительницей конкурса на лучшее название марсианской автоматической лаборатории (специально организованного среди американских школьников): «Любопытность – это вечный огонь, который горит в сознании каждого». Мы будем надеяться на получение в скором времени новых конкретных данных по риторическому пока вопросу «есть ли жизнь на Марсе?».

Таким образом, можно констатировать, что интересующий нас мир прокариотов (включающий бактерии, цианобактерии и археи) существует на Земле уже около 4 миллиардов лет и что этому периоду предшествовал этап ее интенсивной метеоритной бомбардировки. Все эти факты приводят А.Ю. Розанова к заключению о крайне малой вероятности возникновения жизни на Земле и возможном внеземном существовании мира РНК [6].

Приведенные выше наблюдения и выводы, озвученные в нынешнюю постгеномную эпоху, не могли не привлечь внимание специалистов, активно работающих с быстро растущими биоинформационными базами данных. В этой связи стоит отметить публикацию [8] нашего бывшего соотечественника Алексея Шарова, ныне сотрудника одного из подразделений Национального института здоровья США – Национального института по проблемам старения.

В серии публикаций, отраженных в обобщающей статье [8], он привел результаты статистической обработки геномов различных организмов – от прокариот до млекопитающих. Выделяя из них неизбыточные функциональные части и используя палеонтологические данные, автор оценил динамику изменения биологической сложности организмов в пределах 4 миллиардов лет. Эти оценки, во-первых, выявили ее экспоненциальный рост во времени с высоким коэффициентом корреляции. Во-вторых, они подтвердили достаточно высокую генетическую сложность протобионтов, возможное существование которых приходится на начало этого периода. Наконец, в данной работе была сделана экстраполяция полученной экспериментальной зависимости на глубину более 4 миллиардов лет с учетом погрешности определения возраста и размера геномов организмов (рис. 13). Это привело автора к сенсационному предположению, что зарождение жизни, соответствующее минимальной биологической сложности (экстраполяция к нулевому значению логарифма размера генома), могло состояться *от 7 до 13 млрд лет тому назад*, и что возможность панспермии как источника жизни на Земле должна обсуждаться *наравне* с гипотезами зарождения жизни *de novo*.

Эти идеи были подхвачены и развиты в работах специалистов из США и Англии [9]. Авторы, R. Joseph и N. Wickramasinghe, использовали несколько генетических моделей, более широкий набор палеонтологических данных и также экстраполировали полученные зависимости к нулевому значению логарифма числа генов (рис. 14). Полученные результаты подтвердили допущение А. Шарова о том,

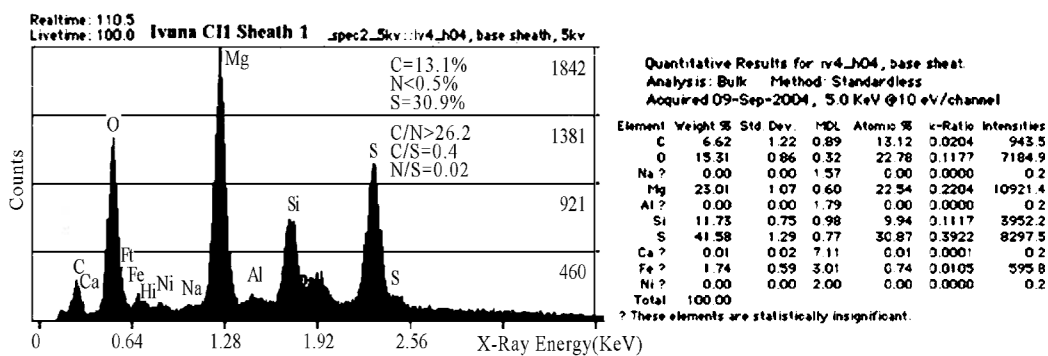


Рис. 11. Элементный анализ
микроструктур из метеорита
Оргей методом
энергодисперсионной
рентгеновской спектроскопии [7]

Клара Ма,
победительница
конкурса
на лучшее назва-
ние марсохода
Curiosity

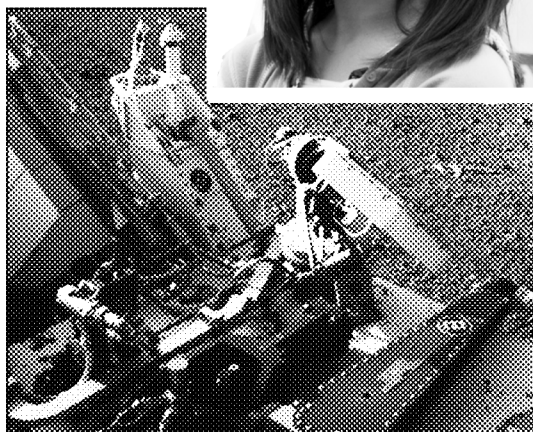


Рис. 12. Как себя «видит» Curiosity
на фоне марсианского ландшафта

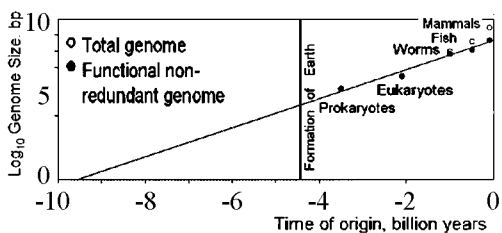


Рис.13. Эволюция размера генома на Земле
от прокариот до млекопитающих,
($R^2 = 0.97$), рост в 7.8 раз за 1 млрд. лет [8]

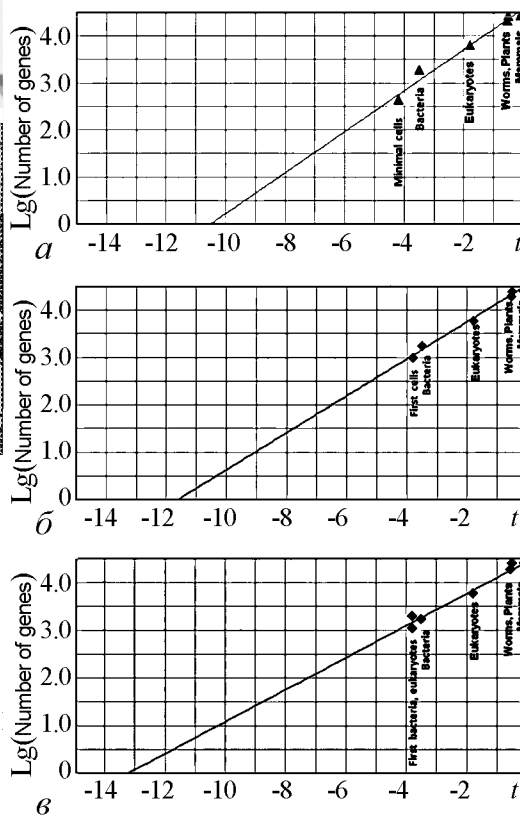
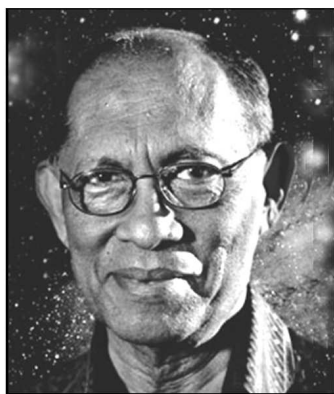


Рис.14. Связь между числом генов организмов
и временем их появления на Земле
($R^2 = 0.91-0.99$) [9]



R. Joseph, Ph.D.
Лаборатория исследований мозга,
Эмеритус, США



Prof. N. Wickramasinghe
Букингемский центр
астробиологии, Англия

что источник первого гена мог возникнуть примерно 10 миллиардов лет тому назад. То есть вскоре (по вселенским меркам, конечно) после зарождения нашей Вселенной, произошедшего в результате *Большого взрыва* около 14 миллиардов лет тому назад.

Таким образом, по мнению авторов работы [9], первый ген был сформирован примерно *за 6 млрд лет до возникновения Земли* путем внеземного абиогенеза, вероятно, во время образования нашей галактики.

Не менее важной частью работы А. Шарова [8] следует признать обоснование соображений о том, что мир РНК слишком сложен для того, чтобы в нем в разумные сроки могла возникнуть развитая система клетки по механизму спонтанной самосборки, и что миру РНК должен был предшествовать абиогенетический мир *более простых* саморазвивающихся систем типа *коэнзимов*. На рис. 15 приведена примерная схема такого коэнзимного мира из работы [8]. Одним из основных ее выводов остается то, что эволюционный (по Дарвину–Климонтовичу) переход от коэнзимного мира к миру РНК также должен был произойти задолго до того, как на Земле появились первые живые организмы.

В связи с этой темой следует отметить также две работы российских авторов [10, 11], опубликованные одна за другой в 2007 году в одном и том же выпуске Палеонтологического журнала. Первая принадлежит перу академика Александра Сергеевича Спирина, всемирно признанного эксперта в области биохимии и молекулярной биологии. К доста-

точно выразительному названию этой интересной работы следует добавить то, что автором констатируется *невозможность* возникновения, существования и эволюции мира РНК в клеточные формы жизни на Земле.

Вторая представлена сотрудником Института катализа Сибирского отделения РАН кандидатом физ.-мат. наук Валерием Николаевичем Снытниковым. В ней доплетный (по отношению к Солнечной системе) околозвездный диск отмечается как

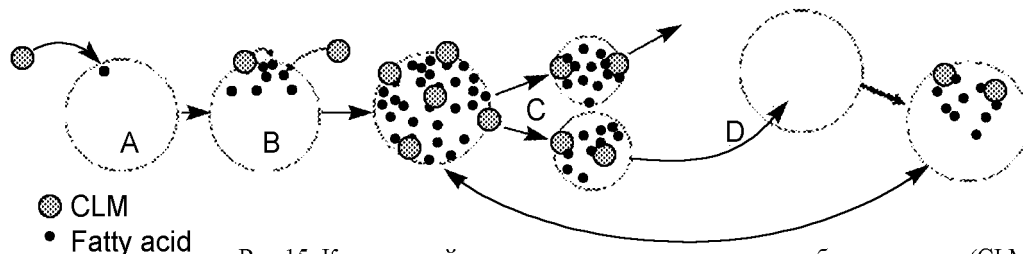


Рис. 15. Коэнзимный мир: прикрепление коэнзим-подобных молекул (CLM) к жировой микросфере и окисление углеводов (А, В), накопление жирных кислот и разделение микросферы (С), инфицирование больших микросфер малым с захватом нового жирового ресурса (D) [8]

наиболее вероятное время (4.56 млрд лет тому назад) и место первичного абиогенного синтеза пребиотического органического вещества из простых молекул с миром РНК и самым возникновением жизни (около 500 млн лет). Однако эти временные рамки оказываются слишком узкими по сравнению с приведенными выше оценками американских авторов.

Отметим, что, по замечанию академика Розанова, до примерно 1997 года обсуждать всерьез проблему панспермии считалось неприличным. В связи с чем мне представляется уместным завершить очень краткий обзор некоторых работ по проблеме происхождения жизни цитатой из А. Шопенгауэра: «Новые истины проходят три стадии. На первой их высмеивают, на второй им резко оппонируют и затем, в конце концов, их принимают как само собой разумеющееся».

3. Эволюционные процессы в реальном масштабе времени

Выше было сказано о принципиальном значении S-теоремы Климонтовича как теоретическом обосновании существования естественного отбора в качестве движущей силы эволюции открытых систем. Однако подавляющая часть многочисленных экспериментальных доказательств естественного отбора в живой природе по необходимости имеет характер, существенно опосредованный большими временными интервалами с неизбежной утратой нативности исследуемых объектов. Зачастую это приводит к неоднозначным толкованиям полученных результатов, используемых оппонентами против дарвиновской теории.

Поэтому трудно будет переоценить значение *долгосрочного микробиологического эксперимента*, начатого в 80-х годах прошлого столетия и имеющего целью осуществить наблюдение эволюционного развития популяций в *реальном масштабе времени*. То есть за время, соизмеримое со временем активной жизни экспериментаторов. Эта уникальная возможность обеспечена физиологическими и биохимическими особенностями микроорганизмов, накопленным большим опытом работы с ними в лабораторных условиях.

Данный эволюционный эксперимент стартовал в 1988 г., поддерживается Национальным научным фондом США и проводится в университете штата Мичиган под руководством профессора Ричарда Ленски (R. Lenski). По состоянию на 1 сентября 2012 г. согласно счетчику, приведенному на официальном сайте проекта [12], в этом эксперименте сменилось примерно 56000 поколений кишечной палочки.

Было использовано 12 стартовых популяций *E. Coli*, полученных от общего предка – 6 с геном Ara^+ и 6 с геном Ara^- , отличающихся по способности усваивать арабинозу. Это позволяет отличать современные и предковые культуры по окраске колоний на чашках в сравнительных конкурентных экспериментах по адаптации. Родительские штаммы хранятся замороженными и оживляются для проведения тестов. Культуры размножаются ежедневно. Каждые 75 дней (через 500 поколений) образцы смешанных популяций замораживаются, хранятся бессрочно и могут быть использованы как «палеонтологическая летопись». Другие интересные детали эксперимента можно найти на сайте проекта [12].



Prof. R. Lenski
университет штата Мичиган
США

Для оценки эволюционного масштаба эксперимента можно отметить, что 50 тысяч поколений, к примеру, в пределах человеческого рода соответствуют погружению в глубь веков примерно на 1.5 миллиона лет. Во времена широкого распространения на Земле *Homo erectus*. Его реконструированный портрет приведен на рис. 16 в сравнении с типичным «портретом» конгломерата кишечной палочки.

За время этого эксперимента по его результатам профессором Ленски с сотрудниками опубликовано 60 статей. Из них 4 – в *Nature* и 6 – в *Science* (текущий импакт-фактор обоих журналов более 30). Мы отметим здесь лишь некоторые из них, отражающие результаты, достаточно показательные с эволюционной точки зрения.

В работе [13], результаты которой отражены на рис. 17, отмечается, что эволюционное развитие микробных популяций в 12 исследуемых линиях выразилось в более высокой эффективности использования основного источника питания глюкозы в культуральной среде и существенном укрупнении клеток. В ней были прослежены основные эволюционные изменения, контролируемые естественным отбором. На-

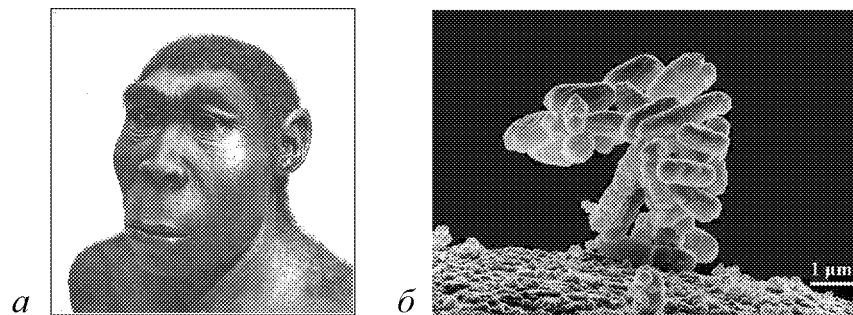


Рис. 16. *Homo erectus*, 0.3-2 млн лет тому назад (~ 50000 поколений) (а) и *Escherichia coli*, 1988-2012 гг. (~ 55000 поколений) (б)

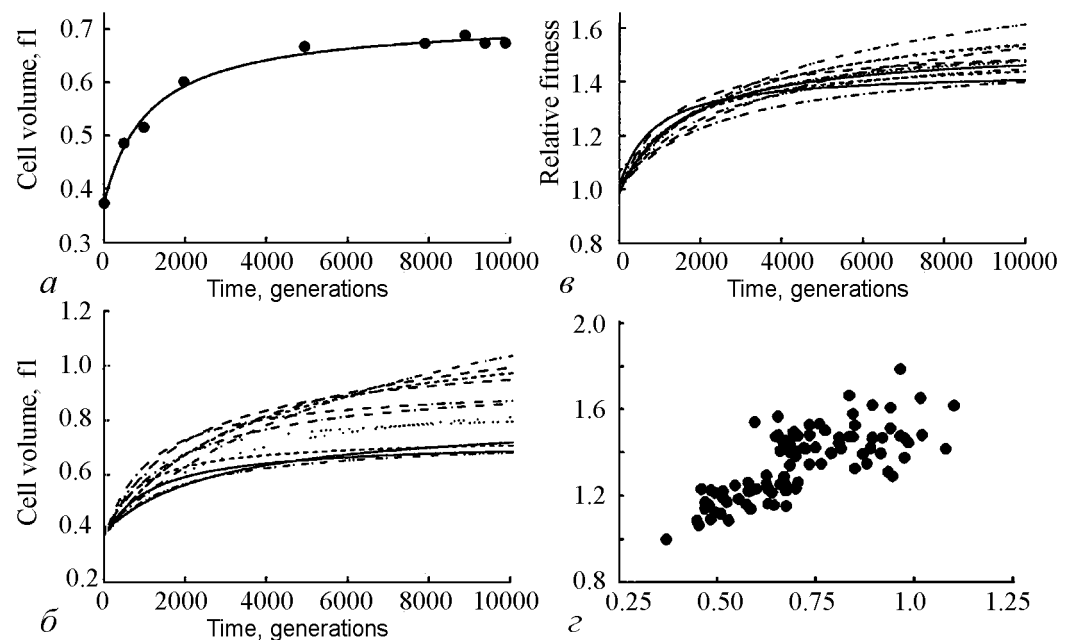


Рис.17. Зависимость размера (а, б) и относительной приспособляемости (в) клеток *E.coli* от времени эволюции в единичной (а) и 12 линиях (б, в); соотношение между приспособляемостью и объемом клеток (г) [13]

пример, параллелизм, реализуемый, однако, при движении культур по разным эволюционным траекториям. Отмечено также значение для адаптивной эволюции случайных событий, таких как мутации и дрейф генов.

Одним из открытий в этом долгосрочном эксперименте, описанном в работе [14], стало обретение одной из линий в эволюционных циклах, превышающих примерно 33 тысячи поколений, *способности усваивать цитрат* (рис. 18). Что было в принципе исключено для предкового штамма. Было показано, что это связано с согласованной работой двух мутантных генов. При том что мутации в каждом из них по отдельности не приводят к появлению способности усваивать цитрат кишечной палочкой.

В 2009 году группой Ленски в *Nature* были опубликованы результаты *полногеномного секвенирования ДНК* ряда эволюционирующих штаммов кишечной палочки [15] (рис. 19). Они продемонстрировали сложную взаимосвязь между геномной эволюцией и адаптационными изменениями культур, отраженную в основных выводах этой работы:

- хотя адаптация резко замедлялась, геномная эволюция была почти постоянной на протяжении 20000 поколений;
- почти все из этих мутаций были полезными;
- впоследствии (до 40000 поколений) популяция аккумулировала сотни дополнительных мутаций с преобладанием нейтральных черт;
- полезные замещения были на удивление постоянными во времени, в то время как нейтральные – высоко вариабельными.

Это дало основания авторам заключить, что сопряжение между геномной и адаптивной эволюцией является сложным и может быть парадоксальным даже при неизменном внешнем окружении. Иными словами, даже для такого относительно несложного объекта, находящегося в неизменных стандартных условиях, в ходе данного эксперимента проявились как адаптивные, так и неадаптивные механизмы эволюционных процессов.

Надо заметить, что еще более коротким жизненным циклом обладают вирусы, что делает возможными еще более наглядные эксперименты в ходе их эволюционных изменений в реальном масштабе времени. И не только для регистрации, но и для практического использования эффектов естественного отбора. Например, в разработке подхода к борьбе со СПИДом, осуществленной американскими исследователями. В этих экспериментах они добились естественного эволюционного вытеснения в организме пациента клонов ВИЧ, устойчивых к действию лекарств, их нерезистентными конкурентами с последующим эффективным уничтожением вируса. Однако по сравнению с микроорганизмами вирусы не так интересны с общепроизводственной точки зрения, поскольку, паразитируя в организме хозяина, они не обладают собственными системами клеточного метаболизма.

В завершение данной части обзора я хотел бы присоединиться к оценке результатов и значения рассмотренного выше долгосрочного эволюционного микробиологического эксперимента, данной Ричардом Докинзом (R. Dawkins). В одной из своих книг [16], по-



Prof. R. Dawkins
Оксфордский университет
Англия

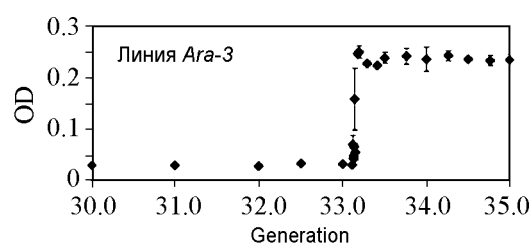


Рис. 18. Увеличение концентрации бактерий в ходе эволюции с приобретением уникальной способности усваивать цитрат при согласованной работе 2-х мутантных генов [14]

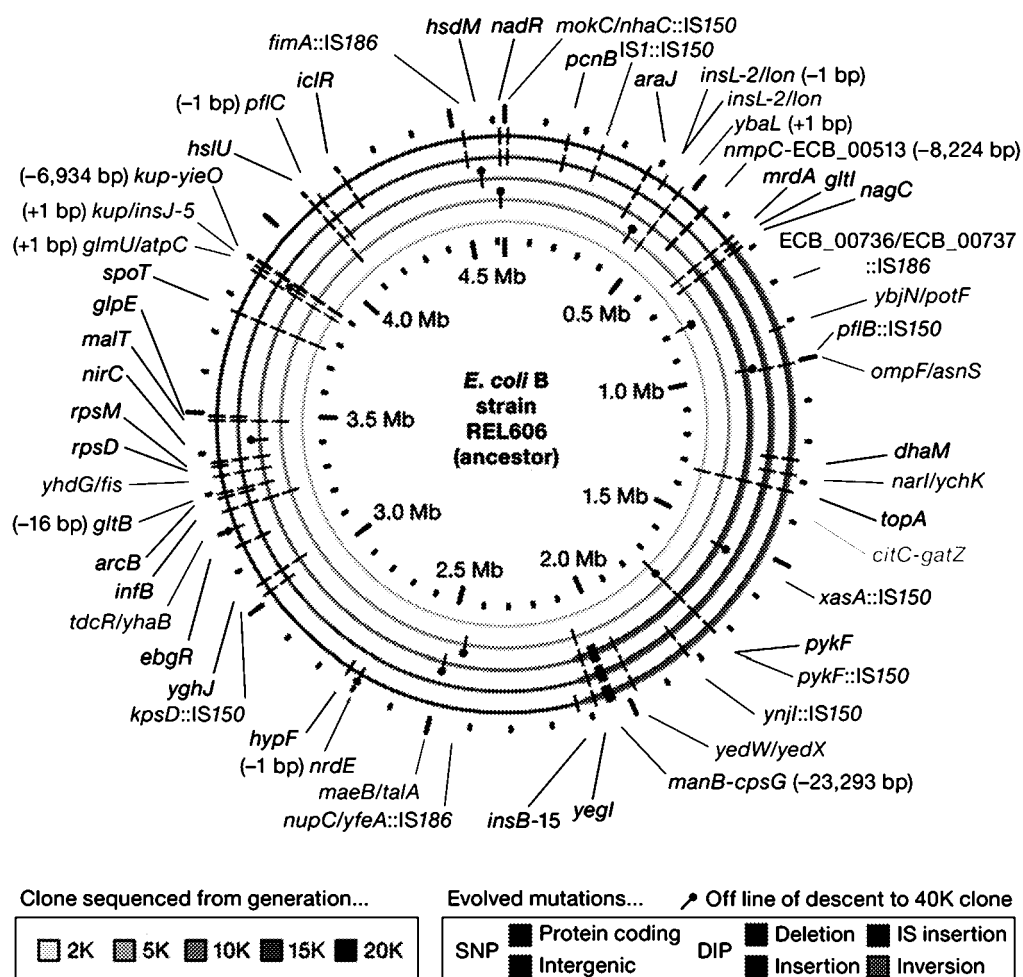


Рис. 19 Мутации, найденные при секвенировании геномов, отобранных между 2000 и 20000 поколений в эволюционном эксперименте с *E. coli* [15]

священных анализу современного состояния эволюционного учения с позиций дарвинизма, он отмечает, что работы группы Ленски выявляют процессы эволюции, происходящие путем естественного отбора, *многократно ускоренные* в масштабе микрокосма в лабораторных условиях. Ими продемонстрированы случайные мутации, за которыми следует неслучайный отбор; независимые пути адаптации к одним и тем же внешним условиям у разных популяций; эволюционные изменения за счет добавления успешных мутаций к существующим; зависимость эффектов некоторых генов от присутствия других генов. И все произошедшее зафиксировано за время, составляющее ничтожную долю срока, который обычно требуется для полномасштабных эволюционных изменений в живой природе.

4. Современные представления о механизме эволюционных процессов

Начало современного этапа в становлении эволюционного учения связано с бурным развитием генетики в первой половине 20-го столетия. Это направление получило название синтетической теории эволюции. Его ассоциируют, в первую очередь, с трудами Сергея Сергеевича Четверикова. В 1926 году им опубликована работа [17] с весьма характерным названием. В публикациях профессора Четверикова была сформулирована концепция адаптивных и неадаптивных процессов эволюции и подчеркнута важность *генетико-стохастических явлений*, впоследствии названных дрейфом генов (genetic drift). Ныне принято, что наряду с естественным отбором генетический дрейф является одной из основных движущих сил эволюции.



Проф. С.С. Четвериков
Горьковский
госуниверситет

Короткий список наиболее часто упоминаемых эволюционных теорий можно представить, например, следующим образом:

- *синтетическая теория эволюции* (Четвериков, 1926; Шмальгаузен, 1939; Хаксли 1942, и др.), синтез генетики и дарвинизма, постулирует органическую эволюцию путем естественного отбора признаков, детерминированных генетически;
- *нейтральная теория молекулярной эволюции* (Кимура, 1968) утверждает, что подавляющее число мутаций на молекулярном уровне носит нейтральный по отношению к естественному отбору характер;
- *теория прерывистого равновесия* (пунктуализма) (Гулд и Элдридж, 1972) констатирует, что эволюция существ, размножающихся половым путём, происходит скачками, перемежающимися с длительными периодами, в которых не происходит существенных изменений;
- ... ?

Многоточие и вопросительный знак отражают то обстоятельство, что биологическая наука в последние десятилетия переживает период чрезвычайно бурного развития. И в ней можно найти набор экспериментальных данных, как хорошо



*А.В. Марков, д.б.н.,
Палеонтологический
институт РАН*
эволюционистов, такая природная база данных включает 4 составляющих, названных им «суперструктурой аппарата выживания» [16]:

- *репозиторий ДНК*, содержащий техники выживания, выработанные предками и записанные в генофондах популяций и видов;
- *иммунная система*, содержащая данные об окружающей среде в отношении заболеваний и ранений, которые перенесла особь;
- *нервная система*, хранящая данные о гибели и успехе прошлых поколений и собственном опыте индивидов;
- *культура*, аккумулирующая коллективные воспоминания, не генетически наследуемые от прошлых поколений.

Я позволю себе добавить, что культуру можно, вероятно, трактовать в широком смысле слова – от клинописи и наскальной живописи до Интернета. Последние два пункта этого списка привносят в эволюцию некое «разумное начало». Только не в смысле *креационизма* (см. ниже), а как результат интеллектуальной деятельности рода *Ното*.

Говоря о современных представлениях об эволюционных процессах, нельзя не упомянуть хотя бы кратко, о подходах, *альтернативных* классическому дарвинизму и неodarвинизму.



Prof. M. Behe
Лехайский университет,
Бетлехем, США

укладывающихся, так и выходящих за рамки любой известной теории эволюции. В связи с чем трудно не согласиться с высказыванием известного российского эволюциониста, ведущего научного сотрудника Палеонтологического института РАН Александра Владимировича Маркова: «Современная биология – это даже не лоскутное одеяло, скорее, это стремительно растущий ворох лоскутков, в котором будущее “одеяло” только начинает угадываться» [18].

С точки зрения S-теоремы Климонтовича, для реализации естественного отбора важно сохранение информации об оптимальном выборе эволюционного пути и его предыстории. По мнению упомянутого выше Р. Докинза – одного из известных и активнейших западных

эволюционистов, такая природная база данных включает 4 составляющих, названных им «суперструктурой аппарата выживания» [16]:

Среди западных ученых большой активностью в этом плане отличается известный биохимик профессор Майкл Бихи (М. Behe). Разработанная им концепция «несократимой сложности» является одной из идейных основ современного *креационизма*. То есть учения о сотворении и развитии мира в соответствии с неким данным свыше «разумным замыслом». Одна из его книг [19] называется достаточно выразительно: «Черный ящик Дарвина. Биохимический вызов эволюции». Со всем недавно Майклом Бихи опубликована работа [20], в которой он дает свое толкование результатов описанного выше долгосрочного эволюционного эксперимента с кишечной палочкой.

Среди российских ученых, придерживающихся, в отличие от Бихи, материалистических взглядов, но отстаивающих собственные представления об эволюции, я бы отметил академиков Георгия Александровича Заварзина и Эрика Михайловича Галимова.

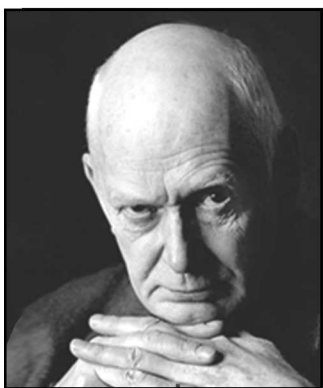
У академика Заварзина достаточно показательными являются уже сами названия работ, посвященных проблемам эволюционного развития жизни [21,22]. В статье [22] Георгий Александрович утверждает, что, поскольку в мире микробов, существующем на Земле около 4 млрд лет, не удастся найти общего предшественника, теория Дарвина в нем не работает. По его мнению, чтобы существовать в мире микробов, нужно соответствовать своей среде обитания, а в эволюции биосферы главную роль играет не происхождение, а функциональное взаимодействие.

Точка зрения академика Галимова достаточно полно отражена в опубликованной им книге [23]. В ней утверждается, в частности, что дарвинизм не дает исчерпывающего знания проблем эволюции, и обращается внимание на возможное существенное значение для эволюции комбинаторного видообразования и *горизонтального переноса генов*. Здесь мы постепенно начинаем приближаться к центральной теме нашего обзора.

Целая коллекция различных взглядов на эволюционное развитие биоты и их обобщений содержится в двух книгах [24,25] ведущего научного сотрудника Института истории естествознания и техники РАН Юрия Викторовича Чайковского. В них, в частности, перечисляются основные, так сказать, «зарегистрированные на сегодняшний день» крупные направления развития эволюционной мысли:

- *ламаркизм* (наследование приобретенных признаков, возможность передачи информации от фенотипа к генотипу);
- *жюффруизм* (изменение под прямым воздействием среды, в особенности, изменение ранних зародышевых стадий);
- *дарвинизм* (естественный отбор случайных отклонений);
- *ногогенез* (развитие на основе закономерностей, а не случайностей).

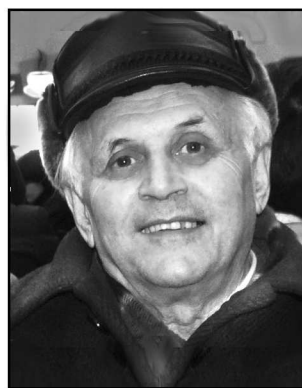
Ю.В. Чайковский считается учеником и последователем известного ученого, геолога и палеоботаника Сергея Викторовича Мейена. Здесь мы упоминаем



Акад. Г.А. Заварзин
Институт микробиологии
РАН



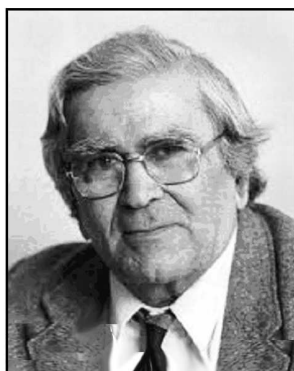
Акад. Э.М. Галимов
Институт геохимии и
аналитической химии РАН



Ю.В. Чайковский, к.т.н.,
ИИЕТ РАН



С.В. Мейен, д.г.-м.н.,
Геологический институт РАН,
лауреат Госпремии СССР 1989



Акад. А.Л. Тахтаджян
Ботанический институт РАН,
Герой соц. труда СССР 1990

С.В. Мейена как знаменитого эволюциониста, одного из разработчиков концепции *номогенеза* (чье развитие связывают также с работами Л.С. Берга – 1922, 1977 гг.). Заметим, что в работах С.В. Мейена (см., например, [26]) предпринимались попытки сочетания принципов номогенеза с дарвинизмом. Ему же принадлежит и замечательное высказывание, весьма уместное на фоне нестихающих (порой весьма эмоциональных) споров приверженцев различных взглядов на эволюцию жизни: «В спорах рождается только склока, а истина рождается в работе».

Возвращаясь в лоно современного дарвинизма, отдадим должное еще одному выдающемуся армянско-российскому ботанику и эволюционисту академику Армену Леоновичу Тахтаджяну. Академик Тахтаджян является автором всемирно признанной филогенетической системы классификации высших растений и новой системы ботанико-географического районирования планеты. Им опубликована серия работ по теории эволюции (см., например, подборку [27]), получившая широкую известность. Стоит особо отметить блистательное эссе [28], написанное им в качестве комментария к изданиям на русском языке дарвиновского «Происхождения видов...».

5. О роли горизонтального переноса генов

Горизонтальный (межвидовой) перенос генетического материала между бактериями был впервые описан в 1959 году в работе японских авторов [29]. В этой работе была продемонстрирована передача устойчивости к антибиотикам *между бактериями разных видов*.

Считается, что впервые *эволюционное значение* горизонтального переноса генов было отмечено в работах профессора Калифорнийского университета Майкла Сиванена (М. Syvanen). О чем свидетельствует, в частности, название и время опубликования его статьи [30]. В ней автор утверждает, что «модель межвидового переноса генов могла бы помочь объяснить многие наблюдения, запутавшие эволюционистов, такие как быстрые скачки в эволюции и широко распространенное проявление параллелизма в палеонтологической летописи». Впоследствии этот подход был развит в работах многих других специалистов.

Среди российских ученых наибольшую активность в описании и анализе эволюционных аспектов горизонтального переноса генов проявляют академик Сергей Васильевич Шестаков [31] и уже упомянутый нами сотрудник Палеонтологического института РАН А.В. Марков [18].

Принципиальная схема горизонтального обмена генетическим материалом у прокариот, представленная на рис. 20, включает хорошо известные механизмы трансформации, конъюгации и фаговой трансдукции.

Большое значение для исследований молекулярных и клеточных механизмов горизонтального переноса генов имеет также феномен агробактериальной трансформации растений [32,33]. В нем реализован возникший в природе перенос генетического материала *от прокариот к эукариотам*, активно используемый в последнем десятилетии в генной инженерии растений. Его общая схема, показанная на рис. 21, отражает этапы прикрепления клеток, защиту Т-ДНК белками VirE2, ее перенос посредством Т-пилей и т.д.

Из результатов последних лет по механизмам межклеточных коммуникаций у бактерий, обеспечивающих им обмен разнообразными метаболитами, можно отметить работу [34]. В ней выявлены структуры типа *нанотрубок*, связывающие клетки как внутри вида, так и на уровне межвидовых взаимодействий (рис. 22).

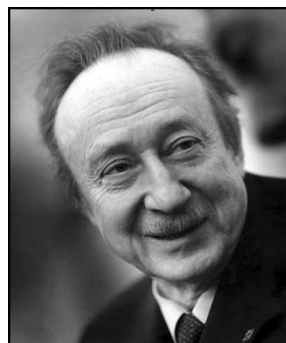
Высшим уровнем межвидовых генетических и метаболических обменов следует, вероятно, признать эволюционную историю разнообразных *симбиозов*. В них зачастую реализуется захват целых геномов с их последующим возможным перераспределением между партнерами с соответствующими изменениями их физиолого-биохимических функций.

Одной из наиболее надежно обоснованных на сегодняшний день можно признать концепцию *симбиогенетического* происхождения клеточных органелл эукариотов, иллюстрацией которой служит схема на рис. 23, заимствованная из работы [35]. Случай «а» демонстрирует поглощение альфа-протеобактерий примитивной эукариотической клеткой из первоначально чисто трофических побуждений. Случай «b» показывает их превращение в симбионтов. Случай «с» иллюстрирует утрату симбионтом части генома с ее переносом в ядро клетки и превращением симбионта в митохондрию. Одновременно в этой части схемы показано поглощение эукариотом цианобактерий. Наконец, случай «d» отражает превращение цианобактерий в хлоропласты.

Среди многочисленных экспериментальных свидетельств в пользу теории симбиогенеза отметим публикацию российских авторов [36]. Средствами биоинформационного анализа они оценили распределение белковых доменов в надцарствах бактерий, архей и эукариот. Диаграмма на рис. 24 демонстрирует полученные ими результаты с наглядным указанием количества уникальных и обобществленных белковых доменов. Авторами охарактеризованы также типы важнейших биохимических функций, наследуемых при симбиотическом горизонтальном перераспределении генетического материала между партнерами из различных надцарств.



Prof. M. Syvanen
Калифорнийский
университет, США



Акад. С.В. Шестаков
зав. каф. генетики МГУ,
лауреат Госпремии СССР
1988

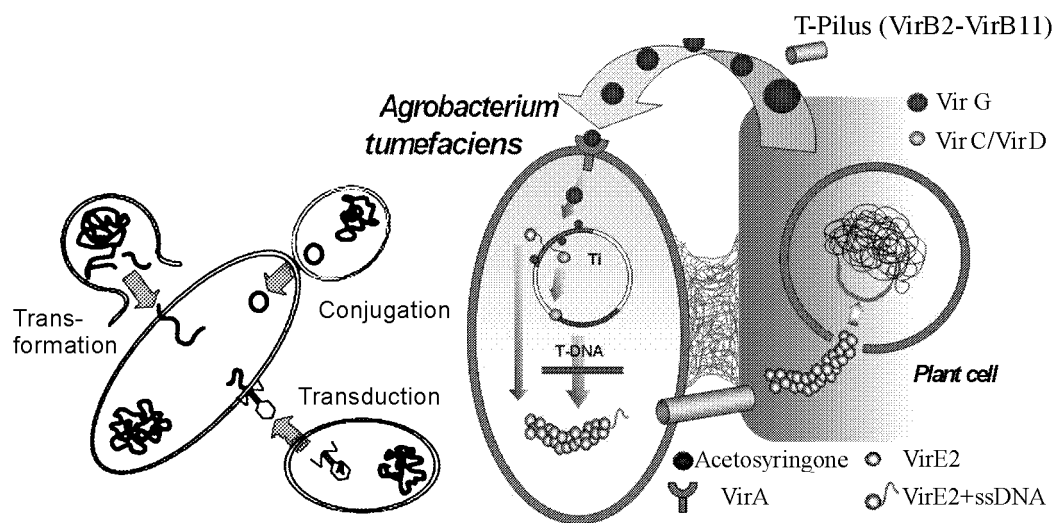


Рис. 20. Общая схема горизонтального обмена генами у бактерий

Рис. 21. Общая схема агробактериальной трансформации растений (<http://www.rasmusfrandsen.dk/atmt.htm>)

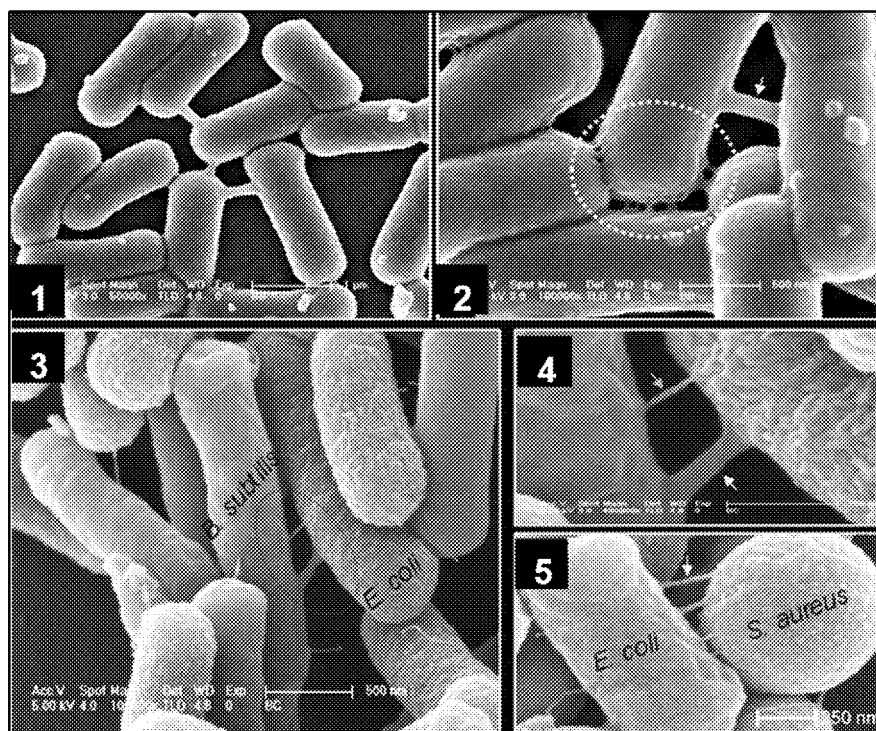


Рис. 22 . Клетки *Bacillus subtilis*, соединенные нанотрубками (1, 2), и межвидовые соединения посредством нанотрубок (3-5) [34]

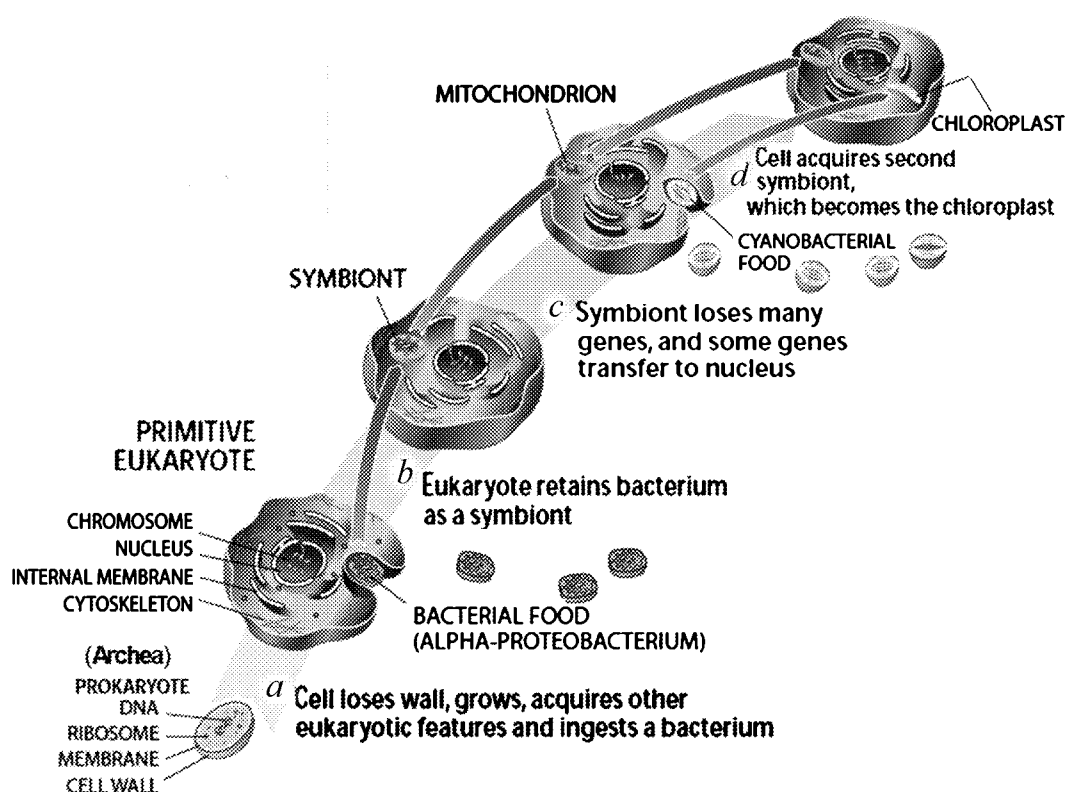


Рис. 23 Общая схема концепции симбиогенетического происхождения клеточных оргanelл эукариотов [35]

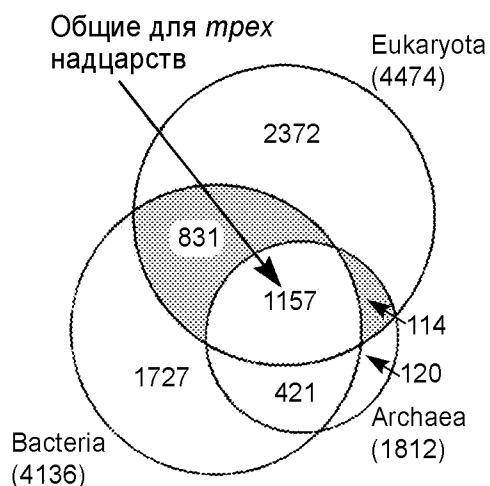


Рис. 24. Распределение в надцарствах общих и уникальных белковых доменов [36]

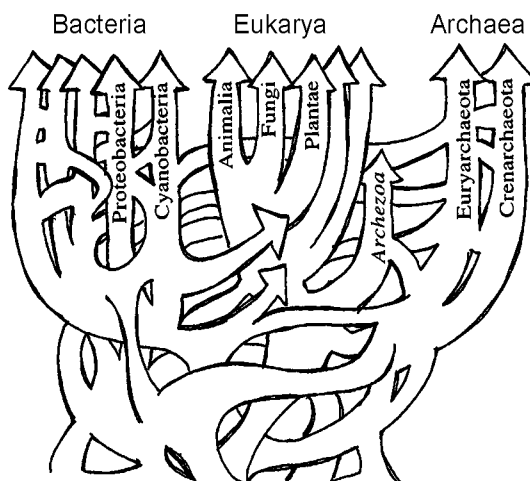
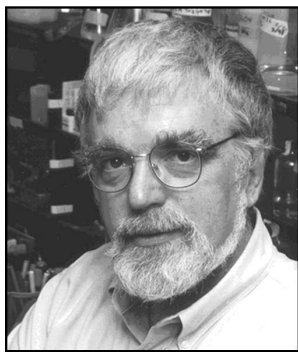


Рис. 25. Ретикулярное дерево или сеть, которая могла бы более адекватно представить историю жизни [37]



Prof. W.F. Doolittle

Почетный профессор,
Университет Далхаузи,
Галифакс, Канада

Схема Дулитла (W.F. Doolittle) 2000 года была в 2005 году дополнена Марковым и Куликовым соображениями о том, что предком ядерно-цитоплазматического компонента эукариот могла стать симбиотическая архея (см. в нижней части рис. 23). Из-за существенного возрастания концентрации свободного кислорода на определенном этапе земной эволюции у таких архей мог резко активизироваться процесс инкорпорации чужеродного генетического материала из внешней среды.

Теперь можно вернуться к универсальному древу жизни, приведенному на рис. 4, и оценить его изменения с учетом симбиогенетического происхождения клеточных органелл у эукариотов (см. рис. 3). По-видимому, первые схемы такого типа, отражающие возможные пересечения ветвей филогенетического дерева, обусловленные горизонтальным переносом генов, были опубликованы тем же Фордом Дулитлом в работе [37]. На одной из них (рис. 25) вместо укорененного по Вёзе древа жизни типа рис. 4 автором отражено наличие общего предполагаемого *предкового сообщества* бактерий и архей, выступающего в роли некоего «плавильного котла» эволюции. На этих ранних этапах весьма существенную (но отнюдь не эрозивную в эволюционном смысле) роль играл интенсивный горизонтальный обмен генов, придающий филогенетическому древу вид сильно переплетенной сети.

С ростом числа секвенированных геномов организмов и развитием математических методов биоинформационного анализа стал возможным переход от умозрительных схем (вроде приведенных на рис. 3, 25) к более точным расчетам. На рис. 26 представлены такие данные, опубликованные в работе [38]. Здесь показана трехмерная реконструкция эволюции прокариот с учетом горизонтального переноса, полученная по *экспериментальным* результатам для примерно *полумиллиона* генов из около *двухсот* секвенированных прокариотических геномов.

По мере продвижения эволюции в сторону эукариот и многоклеточных организмов влияние горизонтального переноса ослабевало с одновременным возрастанием роли естественного отбора и генетико-стохастических процессов [28]. При этом горизонтальный перенос становится относительно более редким событием, и филогенетическая сеть трансформируется в стандартное ветвящееся древо жизни по Вёзе (см. рис. 4). Довольно обширную информацию о горизонтальном переносе генов в эволюции видов внутри *эукариотических* царств можно найти в книге [18].

Отмечая фундаментальную роль симбиозов в эволюции жизни на Земле, в данном обзоре по необходимости я ограничиваюсь лишь перечислением ученых, можно сказать, отцов-основателей, чей вклад в развитие симбиологии наиболее часто отмечается в литературе: А. де Бари, А.С. Фаминцин, К.С. Мережковский, Б.М. Козо-Полянский. Среди них видное место занимают представители российской научной школы. Здесь же представлены ученые, олицетворяющие современное состояние этого направления. Среди них два директора институтов РАН и РАСХН – О.В. Бухарин и И.А. Тихонович, бывший заведующий кафедрой физиологии МГУ М.В. Гусев и одна из наиболее активных представительниц зарубежной научной школы профессор Линн Маргулис.

Несколько замечаний следует сделать о молекулярно-генетических механизмах эволюционных процессов. Существует два в корне различных пути, по которым новые гены могут появиться в геноме [39]. Это а) – *дупликация* некоторых или всех имеющихся в геноме генов и б) – их приобретение от других видов (*горизонтальный перенос*). Давление естественного отбора на систему дублированных генов может отразиться либо на обоих, либо на одном из них. В первом случае велика вероятность сохранения обоих генов. Тогда как при избирательном давлении естественного отбора на один из дублированных генов он может либо деградировать, либо приобрести новую функцию. Примерами организмов, претерпевших полную дупликацию геномов, является красиво цветущее растение резуховидка Таля (Арабидопсис) и пекарские дрожжи (рис. 27).

Как уже было сказано выше, горизонтальный перенос генов у эукариот наблюдается значительно реже. Исключением являются растения, способные образовывать новые полиплоиды путем слияния гамет родственных видов. В качестве примера на рис. 28 отмечен результат межвидового скрещивания культурной тучной пшеницы *Triticum turgidum* с дикорастущей травой эгилопсом оттопыренным. В результате



А. де Бари

«Явление симбиоза» «О роли симбиоза в эволюции организмов»

1879

А.С. Фаминцин

«О роли симбиоза в эволюции организмов»

1907

К.С. Мережковский

«Теория двух плазм, как основа симбиогенеза»

1909

Б.М. Козо-Полянский

«Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза», 1924



О.В. Бухарин

ИКВС УРО РАН, ассоциативные симбиозы в организме человека



И.А. Тихонович

ВНИИСХМ РАСХН, бобовоизобильные симбиозы



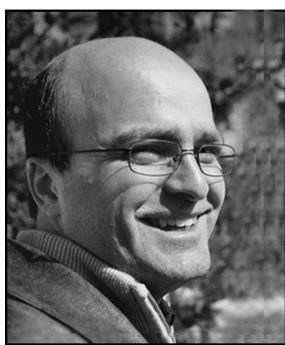
М.В. Гусев

биофак МГУ, экспериментальная симбиология, журнал Symbiosis



L. Margulis

Массачусетский унив., США, «Роль симбиоза в эволюции клетки»,



E.P.C. Rocha, Ph.D.,
Институт Пастера, Франция



T. Treangen, Ph.D.,
Унив. Мэриленда, США

был получен сорт мягкой летней пшеницы *T. Aestivum*, отличающейся улучшенными хлебопекарными свойствами.

Из результатов исследований последних лет по теме молекулярных механизмов эволюции обращает на себя внимание работа [40]. В ней франко-американский авторский дуэт – E.P.C. Rocha, T. Treangen – решал задачу оценки вклада дупликации и горизонтального переноса генов в экспансию белковых семейств в ходе эволюции прокариот.

Ими были исследованы 110 образцов геномов в широком диапазоне размеров из представительного набора семейств и родов бактерий. Методами сравнения последовательностей и кластеризации на 110 образцах геномов были идентифицированы около 60 тысяч белковых семейств, включающих приблизительно 400 тысяч белков. Оценки относительного вклада горизонтального переноса в эволюционное распространение белковых семейств прокариот (рис. 29) показали, что для всех исследованных образцов он находится на уровне примерно 90–100%. Эти и другие приведенные в статье наблюдения дали авторам основания для выводов о том, что большинство экспансий белковых семейств обусловлено переносом; перенос и дупликация генов играют разные роли в формировании эволюции биологических систем; перенос делает возможным приобретение новых функций, тогда как дупликация приводит к более вы-

сокой дозе гена. В своем заключении авторы констатируют, что при изучении эволюции биологических систем следует однозначно учитывать *преобладающую роль* горизонтального переноса генов в диверсификации белковых семейств.

В завершающей части данной статьи я хотел бы остановиться на некоторых результатах, представляющих особый интерес с точки зрения научной тематики ИБФРМ РАН.

Согласно его Уставу, главной целью деятельности Института является осуществление фундаментальных и прикладных исследований в области растительно-микробных, иных *симбиотических систем* и биотехнологических разработок на их основе. Важнейшим инструментом этой работы является коллекция непатогенных микроорганизмов ИБФРМ РАН, созданная в 1981 г. и преобразованная ныне в *Коллекцию ризосферных микроорганизмов*, зарегистрированную во Всемирном электронном каталоге (WDCM) под номером 1021 (см. на http://ibppm.ru/kollekciya_mikrobnyh_kultur.html).

Коллекция включает около 300 культур бактерий, относящихся к родам: *Acidovorax*, *Aeromonas*, *Agrobacterium*, *Alcaligenes*, *Aquaspirillum*, *Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Bradirhizobium*, *Brevundimonas*, *Camomonas*, *Ensifer*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Herbaspirillum*, *Kocuria*, *Micrococcus*, *Moraxella*, *Mycobacterium*, *Nocardioideis*, *Paenibacillus*, *Pectobacterium*, *Pimelobacter*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Rhodococcus*, *Sinorhizobium*, *Xanthomonas*.

Центральное место в ней занимают бактерии рода *Azospirillum* (рис. 30) – 132 штамма, большая часть которых выделена из-под диких и культурных злаков

Рис. 26

Трехмерная реконструкция эволюции с учетом горизонтального переноса среди 181 прокариотического генома [38]

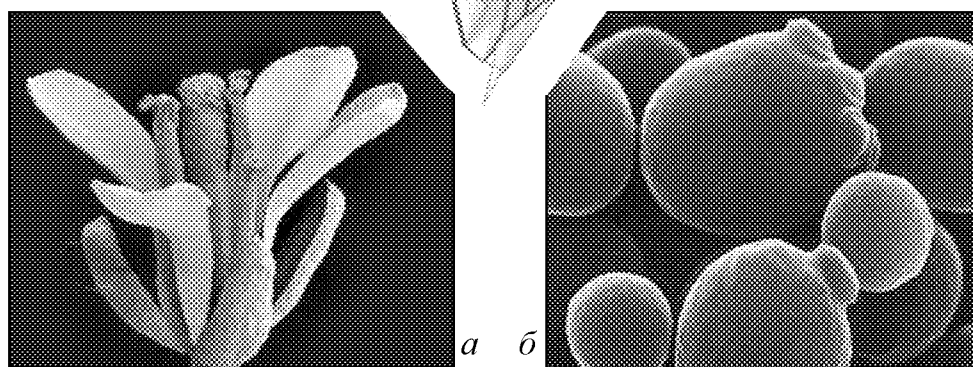
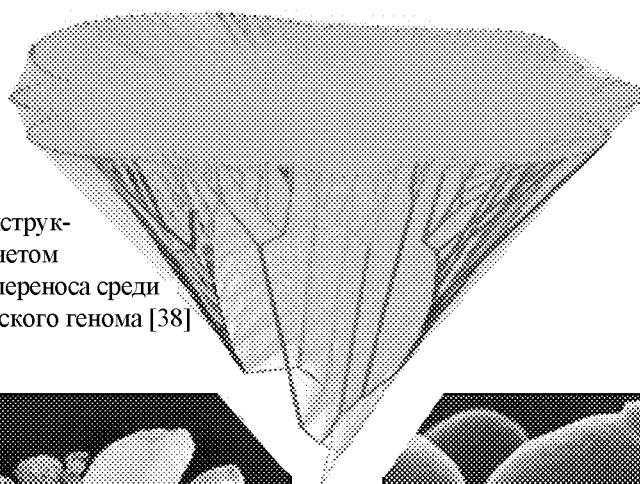


Рис. 27. Имеются доказательства возможной дупликации полных геномов *Arabidopsis thaliana* (а) и *Saccharomyces cerevisiae* (б)



Рис. 28. Мягкая летняя пшеница *Triticum aestivum* (в) как результат межвидового скрещивания *T. turgidum* (а) и *Aegilops squarrosa* (б)

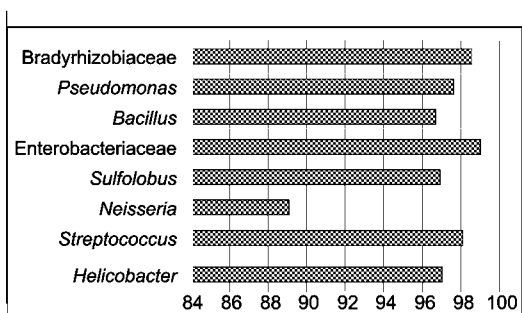


Рис.29. Относительный вклад (%) горизонтального переноса генов в экспансию белковых семейств [40]

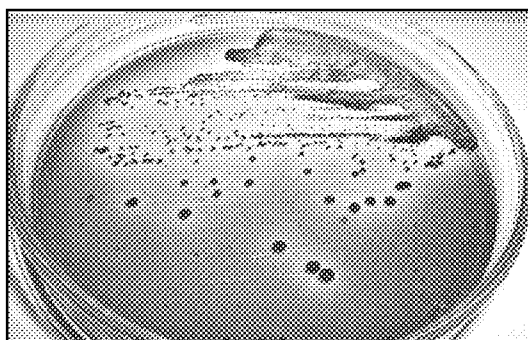


Рис. 30. Азоспириллы, выращенные на плотной питательной среде

Саратовской области. Это самая большая коллекция азоспирилл в России. Будучи ассоциативными азотфиксаторами, стимулирующими рост и развитие растений, эти бактерии служат одним из основных модельных объектов в исследованиях феномена растительно-микробной ассоциативности.

Нами разработана базовая концепция исследований механизмов взаимоотношений растений и ассоциативной микрофлоры с учетом традиций и последних достижений в области растительно-микробной симбиологии [41]. В ней предусмотрено познание симбиоза как *надорганизменной системы* с разнообразными взаимодействиями, направленными на *адаптацию* партнеров к среде обитания. Важная роль отводится анализу генетических процессов, происходящих при эктосимбиозе, спонтанному и индуцированному горизонтальному переносу генов. А также перспективам изучения коэволюции как совокупности согласованных макро- и микроэволюционных процессов в эктосимбиотических системах.

В связи с чем большой интерес для нас представляют опубликованные недавно результаты полногеномного секвенирования ДНК ряда штаммов азоспирилл и анализа их *эволюционной истории* [42,43]. На рис. 31 приведен фрагмент статьи [42] японских авторов, отражающий ее основной результат. Обращает на себя внимание наличие большого числа единичных репликонов у штамма *Azospirillum sp.* B510. В работе [44] такое строение генома азоспирилл трактуется как вероятная основа высокой пластичности их метаболизма и адаптационного потенциала.

Следующая публикация [43] является результатом работы авторского коллектива 26 специалистов из Франции, США, Австралии и Мексики. Заметим, что координатором этой большой работы является бывший студент Саратовского госуниверситета и затем сотрудник ИБФРМ РАН, ныне профессор университета штата Теннесси и сотрудник Окриджской национальной лаборатории США Игорь Борисович Жулин. К исследованному ранее штамму *A. sp.* B510 [42] добавлены результаты полногеномного секвенирования ДНК еще двух – *A. lipoferum* 4B и *A. brasiliense* Sp245. Бактерии рода *Azospirillum* ассоциированы с *корнями наземных растений*. Однако, по результатам филогенетического анализа с использованием рибосомальной 16S РНК (рис. 32), в работе [43] показано, что в действительности все их близкие родственники являются *водными организмами*.



Проф. И.Б. Жулин

Университет штата Теннесси,
Окриджская национальная
лаборатория, США

В основных выводах статьи [43] утверждается, что в соответствии с полученными данными азоспириллы перешли из водной в наземную среду обитания значительно позже (около 400 миллионов лет тому назад), чем при предполагаемом основном разделении водных и наземных бактерий (около 3 миллиардов лет). Это событие практически совпадает по времени с выходом на сушу сосудистых растений.

Большинство конститутивных генов *Azospirillum* имеют ортологов у их близких водных родственников. Однако, почти *половина* генома азоспирилл была приобретена путем *горизонтального переноса* от отдаленно родственных *наземных бактерий*. Наибольшая часть горизонтально перенесенных генов кодирует функции, которые являются решающими для *адаптации* в ризосфере и *взаимодействия* с растениями-хозяевами.

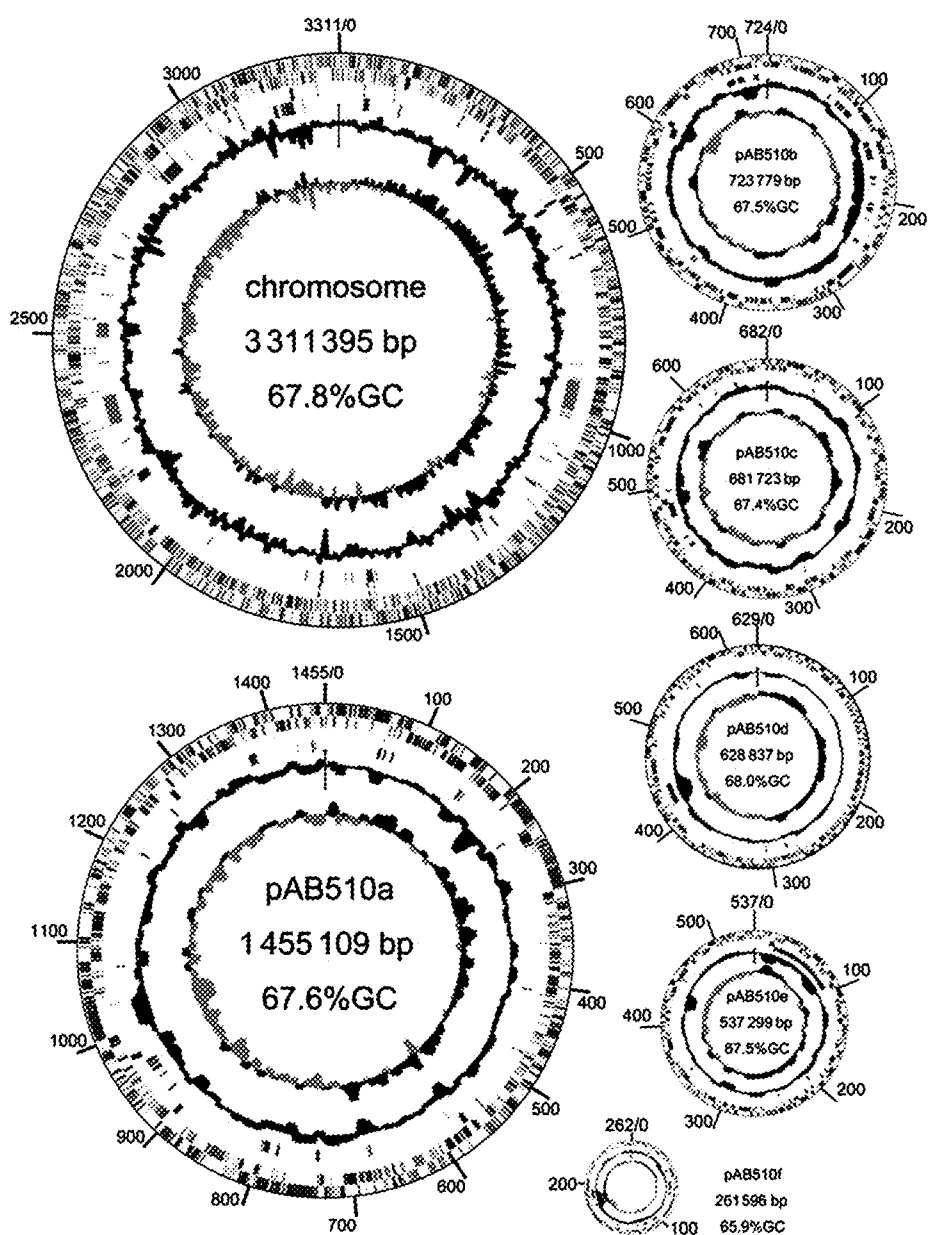


Рис. 31

Схематическое представление репликонов в геноме
дiazотрофного эндофита, выделенного из стебля
культурного риса *Orya sativa* cv. *Nipponbare* [42]

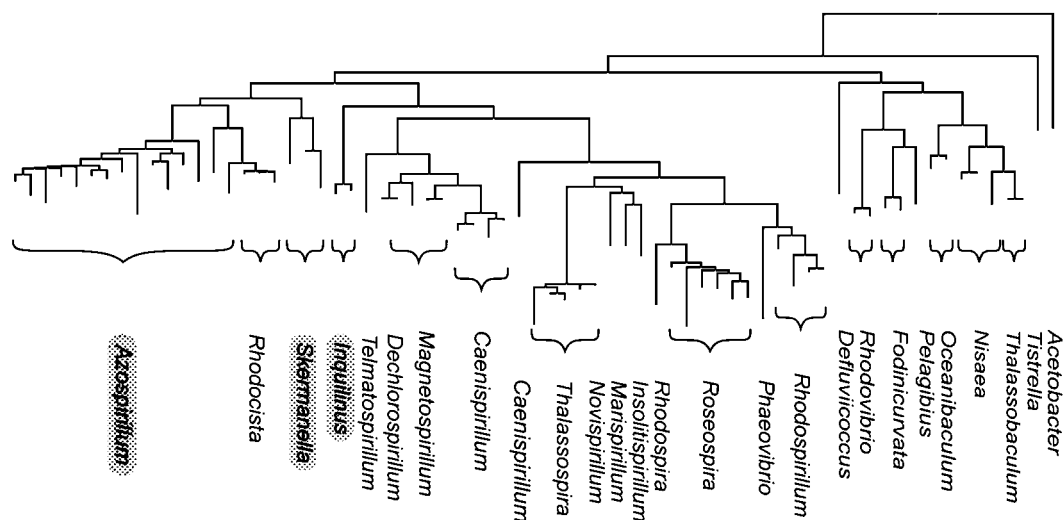
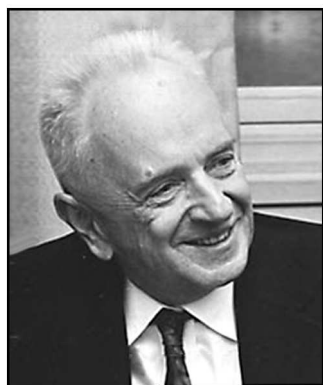


Рис. 32

Среда обитания рода *Azospirillum*
и его ближайшие аквабактериальные родственники [43]



Проф. Ф.Г. Добжанский
Калифорнийский университет
в Дэвисе, США

Несколько слов о современных изданиях по обсуждаемой теме. В дополнение к цитированной выше книге А.В. Маркова [18] (ставшего лауреатом премии в области научно-популярной литературы «Промисветитель» 2011 г.) отметим выход в свет еще двух его книг [45,46]. В течение многих лет Александр Владимирович ведет также в Интернете специальный сайт, посвященный проблемам эволюционной биологии (<http://evolbiol.ru>).

В 2011–2012 годах опубликованы переводы на русский язык двух книг известнейшего специалиста в области эволюционной биологии профессора Оксфордского университета Ричарда Докинза [16,47]. Профессор Докинз считается одним из самых последовательных и азартных сторонников учения Дарвина.

Что касается альтернативных дарвинизму подходов, то они достаточно обстоятельно изложены в упоминавшихся выше книгах Ю.В. Чайковского [24,25].

Завершая данный обзор, я хотел бы процитировать высказывание еще одного выдающегося ученого, нашего бывшего соотечественника профессора *Феодосия Григорьевича Добжанского* : «Ничто в биологии не имеет смысла кроме как в свете эволюции». В 2010 году вышел в свет перевод на русский язык 3-го издания его фундаментальной работы [48]. Эта книга считается одним из самых значительных трудов по синтетической теории эволюции. Ее первое издание было опубликовано Добжанским в Америке в 1937 г. И для тех, кто помнит печальную историю становления и развития генетики в нашей стране (а кто не помнит – пусть поинтересуется), год и место издания этой книги должны иметь глубоко символическое (и предостерегающее!) значение.

Библиографический список

1. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. 2-е изд., доп. СПб.: Наука, 2001.
2. Климонтович Ю.Л. Введение в физику открытых систем // Сорос. обр. журн. 1996, № 8. С. 109.
3. Woese C.R. Interpreting the universal phylogenetic tree // PNAS. 2000. Vol. 97, № 15. P. 8392.
4. URL: <http://www.zo.utexas.edu/faculty/antisense/downloadfilestol.html>.
5. Климонтович Ю.Л. Турбулентное движение и структура хаоса: Новый подход к статистической теории открытых систем. Изд. 3. Синергетика: от прошлого к будущему. М.: URSS. 2010.
6. Розанов А.Ю. Когда появилась жизнь на Земле? // Вестник РАН. 2010. Т. 80, № 5–6. С. 533.
7. Hoover R.B. Fossils of cyanobacteria in C11 carbonaceous meteorites: implications to life on comets, Europa and Enceladus // J. Cosmol. 2011. Vol. 13. P. 3811.
8. Sharov A.A. Genetic gradualism and the extraterrestrial origin of life // J. Cosmol. 2010. Vol. 5. P. 833.
9. Joseph R., Wickramasinghe N.C. Genetics indicates extra-terrestrial origins for life: the first gene. Did life begin following the big bang? // J. Cosmol. 2011. Vol. 16. 29. P. 6832.
10. Спиринов А.С. Когда, где и в каких условиях мог возникнуть и эволюционировать мир РНК? // Палеонтол. журн. 2007, № 5. С. 11–19.
11. Снытников В.Н. Абиогенный синтез пребиотического вещества для биосферы Земли как стадия самоорганизации на астрофизической и палеонтологической шкале времени // Палеонтол. журн. 2007, № 5. С. 3.
12. URL: <http://myxo.css.msu.edu/index.html>.
13. Lenski R.E., Travisano M. Dynamics of adaptation and diversification: a 10000-generation experiment with bacterial populations // PNAS. 1994. Vol. 91, № 15. P. 6808.
14. Blount Z.D., Borland C.Z., Lenski R.E. Historical contingency and the evolution of a key innovation in an experimental population of *Escherichia coli* // PNAS. 2008. Vol. 105, № 23. P. 7899.
15. Barrick J.E., Yu D.S., Yoon S.H., Jeong H., Oh T.K., Schneider D., Lenski R.E., Kim J.F. Genome evolution and adaptation in a long-term experiment with *Escherichia coli* // Nature. 2009. Vol. 461. P. 1243.
16. Докинз Р. Самое грандиозное шоу на Земле: доказательства эволюции. М.: Астрель: CORPUS. 2012.
17. Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. 1926. Т. 2. Вып. 1. С. 3; Вып. 4. С. 237.
18. Марков А. Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы. М.: Астрель: CORPUS, 2010.

19. *Behe M.J.* Darwin's black box. The biochemical challenge to Evolution. N.Y.: Simon & Shuster, 1998.
20. *Behe M.J.* Experimental evolution, loss-of-function mutations and the «first rule of adaptive evolution» // *Quart. Rev. Biol.* 2010. Vol. 85. № 4. P. 419.
21. *Заварзин Г.А.* Недарвиновская область эволюции // *Вестник РАН.* 2000. Т. 70, № 5. С. 403.
22. *Заварзин Г.А.* Составляет ли эволюция смысл биологии? // *Вестник РАН.* 2006. Т. 76, № 6. С. 522.
23. *Галимов Э.М.* Феномен жизни: между равновесием и нелинейностью. Происхождение и принципы эволюции. М.: Едиториал УРСС, 2006.
24. *Чайковский Ю.В.* Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006.
25. *Чайковский Ю.В.* Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008.
26. *Мейен С.В.* Проблема направленности эволюции. Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Том 7. М.: ВИНТИ, 1975. С. 66.
27. *Тахтаджян А.Л.* Грани эволюции. Статьи по теории эволюции, 1943–2006 гг. СПб.: Наука, 2007.
28. *Тахтаджян А.Л.* Дарвин и современная теория эволюции. Чарлз Дарвин. Происхождение видов путем естественного отбора. 2-е изд., доп. СПб.: Наука, 2001. С. 517.
29. *Ochiai K., Yamanaka T., Kimura K., Sawada O.* Inheritance of drug resistance (and its transfer) between *Shigella* strains and between *Shigella* and *E. coli* strains (in Japanese) // *Nihon Iji Shimpō.* 1959. Vol. 1861. P. 34.
30. *Syvanen M.* Cross-species gene transfer; implications for a new theory of evolution // *J. Theor. Biol.* 1985. Vol. 112. P. 333.
31. *Шестаков С.В.* О ранних этапах биологической эволюции с позиций геномики // *Палеонтол. журн.* 2003, № 6. С. 50-57.
32. *Chilton M.-D., Drummond M.H., Merlo D.J., Sciaky D., Montoya A.L., Gordon M.P., Nester E.W.* Stable incorporation of plasmid DNA into higher plant cells: the molecular basis of crown gall tumorigenesis // *Cell.* 1977. Vol. 11. P. 263.
33. *Чумаков М.И., Мусеева Е.М.* Технологии агробактериальной трансформации растений *in planta* // *Биотехнология.* 2012, № 1. С. 8.
34. *Dubey G., Ben-Yehuda S.* Intercellular nanotubes mediate bacterial communication // *Cell.* 2011. Vol. 144, № 4. P. 590.
35. *Doolittle W.F.* Uprooting the tree of life // *Scientific American.* 2000, № 2. P. 90.
36. *Марков А.В., Куликов А.М.* Происхождение эвкариот: выводы из анализа белковых гомологий в трех надцарствах живой природы // *Палеонтол. журн.* 2005, № 4. С. 3.
37. *Doolittle W.F.* Phylogenetic classification and the universal tree // *Science.* 1999. Vol. 284, № 5423. P. 2124.
38. *Dagan T., Artzy-Randrup Y., Martin W.* Modular networks and cumulative impact of lateral transfer in prokaryote genome evolution // *PNAS.* 2008. Vol. 105, № 29. P. 10039.

39. Браун Т.А. Геномы. / Пер. с англ. М.- Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2011.
40. Treangen T.J., Rocha E.P.C. Horizontal transfer, not duplication, drives the expansion of protein families in prokaryotes // PLoS Genetics. 2011. Vol. 7, № 1. e1001284. P. 1.
41. Тихонович И.А., Проворов Н.А. Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего. СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета, 2009.
42. Kaneko T., Minamisawa K., Isawa T., Nakatsukasa H., Mitsui H., Kawaharada Y., Nakamura Y., Watanabe A., Kawashima K., Ono A., Shimizu Y., Takahashi C., Minami C., Fujishiro T., Kohara M., Katoh M., Nakazaki N., Nakayama S., Yamada M., Tabata S., Sato S. Complete genomic structure of the cultivated rice endophyte *Azospirillum* sp. B510 // DNA Res. 2010. Vol. 17, № 1 P. 37.
43. Wisniewski-Dye F., Borziak K., Khalsa-Moyers G., Alexandre G., Sukharnikov L.O., Wuichet K., Hurst G.B., McDonald W.H., Robertson J.S., Barbe V., Calteau A., Rouy Z., Mangenot S., Prigent-Combaret C., Normand P., Boyer M., Siguier P., Dessaux Y., Elmerich C., Condemine G., Krishnen G., Kennedy I., Paterson A.H., Gonzalez V., Mavingui P., Zhulin I.B. *Azospirillum* genomes reveal transition of bacteria from aquatic to terrestrial environments // PLoS Genetics. 2011. Vol. 7, № 12. e1002430. P. 1.
44. Katsy E.I. Plasmid plasticity in plant-associated bacteria of the genus *Azospirillum* // In: Bacteria in agrobiolology: plant growth responses / Ed. D.K. Maheshwari. Berlin: Springer, 2011. P. 139.
45. Марков А. Эволюция человека. В 2 кн. Кн. I. Обезьяны, кости и гены. М.: Астрель: CORPUS, 2012.
46. Марков А. Эволюция человека. В 2 кн. Кн. II. Обезьяны, нейроны и душа. М.: Астрель: CORPUS, 2012.
47. Докинз Р. Расширенный фенотип: длинная рука гена. М.: Астрель: CORPUS, 2011.
48. Добжанский Ф. Генетика и происхождение видов. Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2010.

Институт биохимии и физиологии
растений и микроорганизмов РАН

Поступила в редакцию 22.02.2013

CURRENT VIEWS OF EVOLUTION: ON THE ROLE OF HORIZONTAL GENE TRANSFER

S. Yu. Shchyogolev

This article is an extended summary of a lecture given to undergraduate and post-graduate students of Saratov State University's Faculty of Nonlinear Processes at the School-cum-Conference «Nonlinear Days for the Young in Saratov – 2012». The article presents a brief review of the literature reflecting the foundations of the modern theory of biological evolution. Among the vast diversity of papers reporting various approaches to the problem (including a number of seminal studies on the self-organization of open systems) and analyzing experimental (sometimes quite contradictory) data, preference is

given to studies by Russian and foreign authors that are believed by the lecturer to be of the most interest to microbiologists. Special emphasis is placed on the role of interspecies (horizontal) exchange of genetic information; the significance of such exchange for the evolution, emergence, and functioning of a wide range of endo- and ectosymbiotic plant-microbe systems; and genetic engineering.

Keywords: Biological evolution, horizontal gene transfer, open systems, panspermia, prokaryotes, self-organization, symbiogenesis, phylogeny.

Послесловие

В заключительном абзаце данной статьи имеются в виду драматические события в истории биологической науки, связанные с гонениями на выдающихся российских ученых-генетиков (Н.К. Кольцова, Н.И. Вавилова, Н.В. Тимофеева-Ресовского, А.А. Баева и др.). В те незапамятные времена вмешательство властей в научную деятельность ограничивалось запретами отдельных научных направлений: генетики, а впоследствии кибернетики и квантовой механики. Что самым пагубным образом сказывалось на развитии фундаментальной науки в России, чей уровень с большими трудами и жертвами восстанавливался усилиями поколений российских ученых.

В июле 2013 года власти решили пойти дальше и предприняли попытку законодательного «реформирования» РАН, насчитывающей почти 300-летнюю историю, означающего на деле ее разгром с переподчинением институтов РАН чиновничьим структурам и отчуждением собственности, находящейся в ее оперативном управлении, постоянном (бессрочном) пользовании и т.д. Учитывая исторический опыт, нетрудно представить себе последствия этого очередного «регулирования» деятельности ученых, осуществленного законодателями в беспрецедентно короткие сроки (3 дня на два чтения закона в Госдуме!) без какого-либо обсуждения среди самих ученых и в экспертном сообществе.

2.08.2013

Щеголев С. Ю.



Щеголев Сергей Юрьевич – родился в Саратове (1946), окончил Саратовский госуниверситет (СГУ, 1968). После окончания СГУ работал в НИИ Химии СГУ. С 1981 года работает в ИБФРМ РАН в должности заведующего лабораторией, с 2008 года – директором института. С 1990 года работает по совместительству профессором кафедры органической и биоорганической химии СГУ. Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук в ИВС РАН (Санкт-Петербург, 1983) и доктора химических наук в СГУ (2000) в области физической химии полимерных дисперсных систем. В настоящее время научные интересы сосредоточены на иммунохимических и физиолого-биохимических исследованиях широкого спектра биополимеров и клеток. Автор монографий «Характеристические функции светорассеяния дисперсных систем» (в соавторстве с В.И. Клениным и В.И. Лаврушиным), «Золотые наночастицы: синтез, свойства, биомедицинское применение» (в соавторстве с Л.А. Дыкманом, В.А. Богатыревым и Н.Г. Хлебцовым), «Gold nanoparticles as an antigen carrier and an adjuvant» (в соавторстве с Л.А. Дыкманом, С.А. Староверовым и В.А. Богатыревым). Опубликовал 147 научных статей по указанным выше направлениям. Член Научного совета РАН по микробиологии.

410049 Саратов, пр-т Энтузиастов, д. 13

Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН

E-mail: su@ibppm.sgu.ru