# Геология и эволюция

Михаил Гельфанд

Геология (точнее, палеонтология) всегда широко использовалась в исследованиях по молекулярной эволюции для калибровки эволюционных деревьев. Дело в том, что современные методы реконструкции истории видов в большинстве случаев могут достаточно надежно восстановить топологию эволюционного древа и даже длины его ветвей, было бы достаточно данных. Однако временнáя шкала на таком древе измеряется числом замен на позицию в белке, и для того, чтобы перевести ее в обычное астрономическое время, надо датировать промежуточные узлы — установить время, когда появились предки современных таксонов. А для этого используют данные о том, когда представители этих таксонов появляются в палеонтологической летописи. Однако в последние годы стали появляться работы, в которых геология и эволюционная биология взаимодействуют новым, неожиданным образом.

Уголь

Лигнин — сложный полимер, придающий жесткость и прочность древесине и защищающий клеточные стенки, состоящие из целлюлозы, от микробных атак. Кроме того, лигнин — один из основных предшественников каменного угля. Лигнин разлагают грибы, вызывающие белую гниль, — в отличие от грибов, вызывающих бурую гниль, которые модифицируют лигнин, но не могут разложить его окончательно. Для того, чтобы установить молекулярно-генетическую природу и эволюционную историю белой гнили, исследователи из Объединенного геномного института (Joint Genome Institute, Валнут Крик, Калифорния, США) определили геномные последовательности шести грибов, вызывающих белую гниль, и пяти — бурую, и проанализировали их, а также последовательности еще двадцати грибов надкласса Agaricomycotina.

Оказалось, что репертуар белков, участвующих в метаболизме полисахаридов, у грибов белой гнили в среднем в два раза обширнее, чем у грибов бурой гнили — как по количеству, так и по представленности различных семейств. В частности, два семейства гликозид-гидролаз, включающих белки, разлагающие целлюлозу, присутствовали во всех грибах белой гнили и ни в одном — бурой. То же самое было замечено для еще двух семейств белков, участвующих в разрушении молекул целлюлозы.

Но чтобы добраться до целлюлозы, грибу надо разрушить лигнин. Эти занимаются пероксидазы типа II. Такие белки делятся на четыре группы, из которых три содержат белки, которые могут разрушать лигнин, а четвертая — нет. Три «разрушителя» содержат специальные аминокислоты на строго определенных позициях, и поэтому по последовательности белка можно узнать, является ли он разрушителем.

Как и в случае с гидролазами целлюлозы, гены, кодирующие пероксидазы первых трех групп, были найдены только в геномах грибов белой гнили. Построение эволюционного древа пероксидаз показало, что предковый белок не мог разрушать лигнин — у него не было критических аминокислот. Такой набор аминокислот впервые возник у общего предка класса Agaricomycetes (включающего, например, общеизвестные пластинчатые грибы, такие как сыроежки и мухоморы, и трубчатые грибы, скажем, подберезовики), причем представители трех групп возникали в ходе эволюции несколько раз, независимо в разных порядках этого класса: это один из достаточно редких примеров конвергентной эволюции.

Далее авторы откалибровали эволюционные деревья, используя доступные палеонтологические данные о грибах, и датировали как время появления первых лигнин-разрушающих пероксидаз, так и время появления Agaricomycetes (для которых палеонтологические данные отсутствовали). Это время практически совпало — 290 млн лет назад. И вскоре после этого, по окончании карбона и перми, прекратилось образование больших объемов каменного угля: грибы начали есть лигнин.

Заметим, что это исследование не могло быть выполнено ни на основании только лишь палеонтологической летопии (потому что группы, определяемые по морфологическим признакам, могут включать и грибы белой гнили, и грибы бурой гнили), ни на основании только молекулярных построений (потому что они не привязаны ко времени).

Металлы

Похожий подход, но в гораздо более широких масштабах, был применен Лоренсом Дэвидом и Эриком Альмом из Массачусетского технологического института к анализу геномов прокариот (бактерий и архей). Для каждого семейства ферментов анализ таксономического древа показал, когда появилось это семейство, — для этого был разработан специальный метод, который анализирует распределение генов в современных геномах, причем учитывается возможность горизонтальных переносов.

Оказалось, что большинство семейств (из тех, которых не было у последнего общего предка всех существующих организмов) возникло в архейскую эру, примерно 3, 3 млрд лет назад. Далее авторы проанализировали кофакторы и субстраты этих ферментов и выяснили, что среди белков, кодируемых архейскими генами, особенно велика доля тех, которые связывают железо, железо-серные кластеры и молекулярный кислород, а также другие группы, участвующие в окислительно-восстановительных реакциях. Это может отражать расширение репертуара процессов дыхания и переноса электронов, причем гены, задействованные в кислородном дыхании, массово появляются лишь к концу архейского взрыва. Это согласуется с геологическими моделями повышения содержания кислорода в атмосфере.

Частое использование меди и молибдена в качестве кофакторов архейских генов также согласуется с геохимическими сведениями о появлении марганца в конкрециях и повышенной растворимости этих металлов при увеличении содержания кислорода в морской воде: только растворенные ионы металлов доступны для живых организмов. Ситуация с никелем также в общем согласуется с геохимическими данными. А вот ситуация с железом оказалась противоречива: количество ферментов, кофактором которых является железо, растет, при том, что растворимость железа падает с увеличением содержания кислорода в воде, а в бескислородных глубоких водах железо осаждается в результате реакций с сульфидом. Одним из объяснений этого может быть эволюционная инерция, из-за которой прокариотам оказалось проще развить системы добывания железа, такие как сидерофоры, вместо того, чтобы отказаться от железо-зависимых ферментов.

Температура

Еще один подход — реконструкция древних белков и изучение их свойств. Дело в том, что современные методы построения эволюционных деревьев не только восстанавливают историю, но и (с некоторой вероятностью) — предковые последовательности в каждом узле. Далее, методы генной инженерии позволяют воссоздать эту последовательность в виде молекулы ДНК, вставить ее в живую бактерию и наработать соответствующий белок. А затем можно изучать его свойства, например, температурный оптимум — температуру, при которой фермент наиболее активен.

Простые эволюционные соображения (подтвержденные многочисленными наблюдениями) показывают, что температурный оптимум совпадает с температурой, при которой (преимущественно) живет организм. Так что, реконструировав древние белки и измерив их температурный оптимум, мы можем установить, при какой температуре жили предки современных организмов. Именно этот подход был применен в работе, выполненной в лаборатории Эрика Гоше. Поскольку амбиции авторов простирались очень далеко, они исследовали весьма консервативный белок, фактор трансляции EF-Tu. Авторы реконструировали белки в нескольких внутренних узлах, измерили температурные оптимумы и сопоставили их с температурой мирового океана. Оказалось, что два графика почти полностью совпали — с точностью до несовершенства эволюционных датировок внутренних узлов и измерения температуры по косвенным геохимическим данным.

\*\*\*

Узким местом второй и третьей из обсуждаемых работ является датировка внутренних узлов. В первом случае — для грибов — всё понятно: датировка производится по палеонтологическим данным, которые, даже с учетом неполноты палеонтологической летописи, дают разумные оценки (при этом надо учитывать, что появление таксона в виде известных палеонтологических объектов может случиться заметно позднее, чем его возникновение в ходе эволюции). Но как калибровать эволюционное древо прокариот? Во-первых, здесь тоже существуют палеонтологические и геологические соображения, скажем, увеличение концентрации кислорода в атмосфере (которое можно наблюдать) естественно связывать с возникновением фотосинтеза — и, стало быть, соответствующих белков (на молекулярном уровне) и цианобактерий (на уровне таксономии). Второй способ — привязать эволюцию бактерий к эволюции других организмов (скажем, хозяев для патогенов или эндосимбионтов), для которых можно осуществить пересчет молекулярных часов в астрономическое время и таким образом откалибровать молекулярные часы прокариот.

Ясно, что пока подобные работы представляют собой скорее яркие курьезы. Однако ясно и то, что с увеличение объемов доступных геномных данных поток таких результатов будет нарастать, и, как всегда в науке, постепенно из них будет складываться красочная, но в целом непротиворечивая картина того, что (по всей видимости) происходило на самом деле. А мораль, вытекающая из этих первых попыток, состоит в том, что интересные наблюдения делаются при привлечении очень разнообразных соображений. И это мораль не нова.

Списоклитературы

D. Flouds et al., The Paleozoic origin of enzymatic lignin decomposition reconstructed from 31 fungal genomes. Science 336: 1715 (2012).

L. A. David, E. J. Alm. Rapid evolutionary innovation during an Archaean genetic expansion. Nature 469: 93 (2011).

E. A. Gaucher et al. Palaeotemperature trend for Precambrian life inferred from resurrected proteins. Nature 451: 704 (2008).