



© И. А. Захаров

100 ЛЕТ ТЕОРИИ СИМБИОГЕНЕЗА

Институт общей генетики
им. Н. И. Вавилова РАН,
Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова,
кафедра генетики, Москва

✿ В 2009 г. исполнилось
100 лет теории симбиогенеза,
выдвинутой русским
биологом К. С. Мережковским.
В статье изложена биография
ученого, кратко охарактеризованы
его труды. Рассмотрено
современное состояние теории
симбиогенеза, в частности,
гипотезы о симбиогенном
происхождении клеточного ядра.

✿ **Ключевые слова:** симбиогенез;
эукариотическая клетка; клеточное
ядро; К. С. Мережковский.

Отмечая 150-летие теории естественного отбора Ч. Дарвина, мы не должны забыть о другом юбилее — в 2009 году исполнилось 100 лет теории симбиогенеза К. С. Мережковского. Теория эта не была принята биологами на протяжении более полувека; ее автор в 1914 г. бежал из России, опасаясь начатого уголовного расследования; были известны его правые и антисоветские взгляды. Все это привело к тому, что имя К. С. Мережковского не нашло должного места в истории нашей науки. Через почти 90 лет после смерти ученого его политическая и сексуальная ориентации, важные для отношения к нему современников, уже не должны влиять на объективную оценку его вклада в биологическую науку.

1. ЖИЗНЕННЫЙ ПУТЬ КОНСТАНТИНА СЕРГЕЕВИЧА МЕРЕЖКОВСКОГО

Константин Сергеевич Мережковский родился 23.07 (04.08) 1855 г. в Варшаве. Его отец — Сергей Иванович Мережковский (1823–1908), украинского происхождения, дворянин, служил в разных государственных учреждениях, с 1845 г. — в Придворной конторе, занимаясь описью дворцового имущества и устраивая царскую резиденцию в Крыму, в Ливадии. В отставку вышел в чине тайного советника. От брака с Варварой Васильевной Чесноковой имел 6 сыновей и 2 дочерей, Старший сын, Константин, стал биологом, самый младший — Дмитрий (род. 1865 г.) — знаменитый писатель; Сергей (род. 1862 г.) — выдающийся российский микробиолог, организатор отечественной школы сельскохозяйственной микробиологии.

Константин гимназическое образование получил в Училище правоведения и поступил в Санкт-Петербургский университет. Студентом естественного отделения физико-математического факультета К. С. Мережковский начал вести научную работу в области зоологии под руководством проф. Н. П. Вагнера.

Первая научная статья в Трудах Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей студента Мережковского была опубликована в 1877 г., в том же году вышла и первая зарубежная публикация (библиография первых публикаций приведена на с. 30–32 книги М. Н. Золотоносова (2003). Объектами исследований были морские беспозвоночные, — инфузории, губки, турбеллярии, кишечнорастворимые, а также диатомовые водоросли.

Университет К. С. Мережковский окончил в 1880 г., став после окончания ассистентом проф. Н. П. Вагнера.

Неясные обстоятельства побудили К. С. Мережковского в 1885 г. отказаться от приват-доцентуры в университете и в следующем году уехать из Петербурга. С 1888 г. он живет в Крыму, где занимается ампелографией и изучением черноморских водорослей.

В 1898 г. К. С. Мережковский уехал в США. В Америке он провел 4 года. В Калифорнии К. С. Мережковский изучал морские водоросли, и в это же время им была написана сказка-утопия «Рай земной», изданная в Берлине в 1903 г. Это произведение целиком переиздано в книге М. Н. Золотоносова

Поступила в редакцию 09.01.2010
Принята к публикации 23.03.2010

(2003, с. 629—856). Осенью 1902 г. К. С. Мережковский возвращается в Россию и поселяется в Казани. Здесь он сперва занял место хранителя музея при Казанском университете, а после защиты в 1903 г. магистерской диссертации «К морфологии диатомовых водорослей» становится приват-доцентом по кафедре ботаники. В 1906 г. К. С. Мережковский защитил диссертацию «Законы эндохрома» и был утвержден в степени доктора ботаники. Еще до защиты он стал исполняющим обязанности экстраординарного профессора, а в 1910 г. приказом министра назначен ординарным профессором.

Педагогическая и научная деятельность К. С. Мережковского оказалась прерванной весной 1914 г., когда его обвинили в безнравственном поведении — сожительстве с малолетней (а по посвященному этому делу газетным публикациям — многочисленным актам педофилии). К. С. Мережковский поспешно уехал в Петербург, оформил командировку за границу и навсегда покинул Россию.

Вскоре началась война. Первые годы эмиграции К. С. Мережковский провел во Франции. В феврале 1918 г. он получил вид на жительство в Швейцарии и поселился в Женеве. В эмиграции К. С. Мережковский оформлял свои труды в области биологии (многие из них ему удалось издать), написал несколько работ общенаучного или философского содержания, и, в конце концов, истратил все имевшиеся у него средства к существованию. В женевском архиве сохранились его тексты, которые он в конце жизни писал на обороте счетов, очевидно, не имея возможности приобрести бумагу.

9 января 1921 г. К. С. Мережковский покончил с собой.

2. К. С. МЕРЕЖКОВСКИЙ — БИОЛОГ

Поражает плодовитость молодого биолога: еще студентом в 1877—1880 гг. он опубликовал 11 статей в Трудах общества естествоиспытателей, из них 5 вышли и в зарубежных изданиях на немецком, французском и английском языках. Кроме того, за рубежом было опубликовано еще 7 оригинальных статей.

Помимо исследований в области морской биологии, К. С. Мережковский увлекся археологией и два сезона работал в Крыму, исследуя крымские пещеры. В 1879 и 1880 гг. он обследовал 34 пещеры, обнаружив в 9 следы палеолита. К. С. Мережковскому принадлежит заслуга открытия первой на территории Российской Империи палеолитической стоянки Волчий Грот, относящейся к эпохе мустье (100—40 тыс. лет назад).

Позднее наш современник, известный археолог А. Д. Формозов, написал о К. С. Мережковском: «Его исследования в Крыму продолжались два полевых сезона... но за короткий срок сделано им столько, сколько иные археологи не смогли совершить за всю жизнь. Им открыты палеолит Крыма и Северного Причерноморья вообще, первые раннепалеолитические и первые пещерные стоянки в стране...»

Наряду с зоологическими исследованиями в 1880—1886 гг. К. С. Мережковский собирал коллекцию человеческих черепов (она была подарена им Академии Наук) и опубликовал антропологическую работу, посвященную изучению физического развития детей.

Особенно велик вклад К. С. Мережковского в изучение диатомовых водорослей. Этой группой организмов он заинтересовался еще в студенческие годы, опубликовав первую посвященную им статью в 1878 г. Н. И. Стрельникова (2005) в обзоре работ К. С. Мережковского приводит список 36 его публикаций, посвященных диатомовым водорослям. В них рассматривается строение клеток, главным образом строение и поведение хлоропластов, классификация диатомовых, описание новых таксонов и флористика — описание диатомовых России, Калифорнии, а также Тибета и Полинезии.

Магистерская и докторская диссертации К. С. Мережковского были посвящены именно диатомовым водорослям — их морфологии (первая) и их хлоропластам, которые автор называл эндохромом (вторая).

В Казанский период своей жизни К. С. Мережковский обратился к изучению лишайников, которые, естественно, должны были привлечь его интерес, как организмы, возникшие в результате симбиогенеза. Он изучал флору лишайников, собранные материалы были им обработаны и подготовлены к печати уже в эмиграции. Несколько статей о лишайниках были изданы при жизни и после смерти автора в Германии, Швейцарии, Франции, США. Две были посланы автором И. П. Бородину, который по его просьбе издал статьи в 1920 г. в Трудях Ботанического музея Российской академии наук. Это работы «К познанию лишайников окрестностей Казани» и «Список лишайников Крыма».

К концу жизни К. С. Мережковского относится написание и опубликование на французском языке работы «Происхождение стыдливости» с подзаголовком «Антропо-биологическое исследование» (перевод издан в книге М. Н. Золотоносова, 2003, с. 903—922). В ней автор, используя материалы главным образом из «Жизни животных» Брэма, утверждает всеобщность для животных сформулированного им закона «самка убегает от самца». К. С. Мережковский считает стыдливость проявлением этого же закона, а убегание самок от самцов рассматривает как действие, направленное на избегание инбридинга (родственного скрещивания), имеющего вредные генетические последствия. Предположение это, безусловно, заслуживает внимания.

Как мы видим, естественно-научные интересы К. С. Мережковского были очень широки — на короткое время его привлекали антропология, археология, зоология беспозвоночных; через всю жизнь, от первых студенческих работ до смерти проходит интерес к низшим растениям, диатомовым водорослям и лишайникам. Главное же, что и обесмертило его имя — это теория симбиогенеза, сформулированная и развитая в публикациях 1905—1909—1920 годов.

3. ТЕОРИЯ СИМБИОГЕНЕЗА К. С. МЕРЕЖКОВСКОГО

Классическая эволюционная теория Ч. Дарвина представляет происхождение таксонов разного ранга в виде древа, берущего начало от единого корня и увенчанного кроной дихотомически расходящихся ветвей и веточек. Представление о такой дивергентной эволюции (кладогенезе), о монофилетическом происхождении всех форм жизни было существенно дополнено идеей симбиогенеза, утверждением К. С. Мережковского о том, что две главные эволюционные ветви многоклеточных — животные и растения, имеют не монофилетическое происхождение, а возникли в результате симбиоза двух или трех совершенно разных организмов.

Наблюдения над поведением хлоропластов в клетке привели К. С. Мережковского к предположению о симбиотическом происхождении хлоропластов, предками которых он считал цианофици (цианобактерии). Впервые это предположение было высказано и обосновано в 1905 году в статье «Uber Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzen reiche» (О природе и происхождении хроматофоров в царстве растений). Через 4 года предположение было развито, а происхождение растительной клетки в результате соединения двух, ранее самостоятельных организмов получило название симбиогенеза. Речь идет о работе «Теория двух плазм, как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов» (Мережковский, 1909), которая на следующий год вышла на немецком языке в журнале *Biologisches Centralblatt*.

На основании собственных наблюдений и данных литературы К. С. Мережковский утверждал, что хроматофоры (хлоропласты) нельзя рассматривать как органеллы клетки, возникающие при дифференциации цитоплазмы; хроматофоры — не органы, а симбионты, имеющие независимое происхождение от клетки, в которой они находятся. Хлоропласты не возникают де ново, они воспроизводятся делением, причем их деление (у диатомовых — по наблюдениям автора) не синхронизированы с делением клетки. К. С. Мережковский обратил внимание на сходство хлоропластов с цианобактериями и признал последних предками хлоропластов водорослей и высших растений (было отмечено сходство в размерах, внутренней структуре, способе репродукции). Кстати, другой русский ученый, А. С. Фаминцын, считающийся, как и К. С. Мережковский основоположником теории симбиогенеза, не признавал цианобактерии возможными предками хлоропластов.

В последней своей работе (1920 г.) К. С. Мережковский так определил постулируемый им новый механизм эволюции: « Я назвал этот процесс симбиогенезом, что означает происхождение организмов в результате соединения и объединения двух или более существ, вступивших в отношения симбиоза» (цит. по Хахаина, 1979, с. 41).

В 1909 году К. С. Мережковский сформулировал теорию двух плазм — теорию двойной природы органического мира. Эта теория достаточно хорошо соответствует

современным представлениям о разделении живого на два надцарства — на прокариоты и эукариоты.

Первая плазма, названная микоплазмой, по предположению К. С. Мережковского, дала начало бактериям, сине-зеленым водорослям (цианобактериям), органеллам клетки — хлоропластам и ядрам; сюда же включались грибы (что не соответствует современным взглядам). От второй, амебоплазмы, произошли современные растения и животные, клетки которых приобрели ядра и хлоропласты в результате двух актов симбиогенеза.

К. С. Мережковский писал, что для микоплазмы характерно то, что относящиеся к этой группе существа:

- 1) могут жить без кислорода;
- 2) выносят температуру до 90° и выше;
- 3) способны вырабатывать белок из неорганических веществ.

Напротив, амебоплазма обладает свойствами, во всем противоположными:

- 1) не может жить без кислорода;
- 2) не выносит температуру выше 45–50 °С;
- 3) не способна вырабатывать белок из неорганических веществ, требует органической пищи.

Микоплазма появилась в эпоху, когда поверхность Земли была покрыта кипящей горячей водой с температурой от 50 °С до 100 °С. Амебоплазма могла появиться только после того, как вода охладилась ниже 50 °С и на Земле появилась в изобилии органическая пища в виде бактериальной биомассы (Мережковский, 1909).

Хотя идея о симбиотическом происхождении органелл клетки высказывалась еще в XIX в., заслугой К. С. Мережковского является то, что он собрал доступные в то время доказательства симбиотического происхождения хлоропластов (1905), предложил термин «симбиогенез» (1909) и представил в развернутом виде теорию происхождения растений и животных в результате объединения в одну клетку двух или трех самостоятельных организмов (1909, 1920).

«Царство микоидов [совр. прокариотов — И. А. З.], единственное царство, которое не является результатом симбиоза, а представляет из себя непосредственное развитие первоначально появившихся организмов в лице первичных бактерий. Остальные два царства, растительное и животное, являются результатом симбиоза; животное — результатом простого симбиоза, а растительное — двойного симбиоза» (Мережковский, 1909, с. 93). С этим утверждением К. С. Мережковского сейчас согласится большинство биологов, имея в виду симбиотическое происхождение митохондрий и пластид.

Теория К. С. Мережковского, однако, не была должным образом воспринята современниками. Более того, она вызывала насмешки. Известный цитолог Э. Вильсон писал в 1925 г.: «Мережковский (1910) в занимательной работе, носящей фантастический характер, разработал гипотезу, по которой дуализм в клетке в отношении ядерного и цитоплазматического вещества представляет собой

результат симбиоза между двумя типами первичных организмов... Дальнейший полет воображения Мережковского приводит его к допущению, что... зеленые растения возникли от симбиоза бесцветных ядросодержащих клеток и мельчайших синезеленых водорослей, из которых последние дали начало хлоропластам... Без сомнения, многим такие спекуляции могут показаться слишком фантастичными, чтобы о них можно было упоминать теперь в приличном обществе биологов...» (Вильсон, 1940, с. 656).

Пропагандистом идеи симбиотического происхождения эукариотической клетки в конце 1960-х — 1970-е годы выступила Л. Маргелис (Саган). Хотя основные труды К. С. Мережковского были опубликованы на европейских языках, они почему-то остались неизвестны Маргелис, которая, опубликовав свою гипотезу происхождения эукариотической клетки в 1967 г., не сослалась на своего русского предшественника. Замечу, что и в своей последней книге (Margulis, Sagan, 2002) Маргелис, многократно употребляя термин симбиогенез, не дает ссылок на публикации К. С. Мережковского.

4. ТЕОРИЯ СИМБИОГЕНЕЗА — СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ

К началу 1970-х годов были получены убедительные данные, свидетельствующие о симбиотическом происхождении хлоропластов (как и митохондрий) (Маргелис, 1983). Сейчас их родство с цианобактериями считается твердо установленным (Archibald, Reeling, 2005).

Более дискуссионным является положение второй гипотезы К. С. Мережковского — гипотезы о симбиотическом происхождении ядра.

В современной литературе (Pennisi, 2004; Martin, 2005) обсуждаются три гипотезы происхождения ядра эукариотических клеток: (1) формирование подобной ядру, окруженной двойной мембраной структуры в бактериальной клетке, еще до появления эукариотов; (2) происхождение ядра от внедрившегося в клетку, но не убившего ее вируса; (3) эндокариотическая гипотеза — гипотеза симбиотического происхождения ядра. В новое время она впервые была выдвинута в 1982 г. (Lake et al., 1982) и получила первое подтверждение результатами молекулярных исследований в 1994 г. (Gupta et al., 1994; Lake, Rivera, 1994).

Согласно эндокариотической гипотезе, ядро, окруженное двойной мембраной как и цитоплазматические органеллы, берет начало от внутриклеточного симбионта, взявшего «генетический контроль» над хозяйской клеткой (Lake et al., 1982). Гупта (Gupta, 1994, 2005), изучивший семейство белков теплового шока Hsp70, отметил, что ген белка, присутствующего в митохондриях, имеет зубактериальное происхождение (от альфа-протеобактерий), в то время как гены белков цитозола и эндоплазматического ретикула (ядерной мембраны) не имеют общего происхождения с первым. Гупта предположил, что эукариотическая клетка возникла в результате симбиоза

грамм-отрицательной бактерии, родственной протеобактериям, и археи, оказавшейся внутри первой. Этот симбиоз установился в богатой кислородом среде, насыщенной выделяемыми другими микроорганизмами антибиотиками. Партнеры, вступившие в симбиоз, обеспечили: архея — устойчивость к антибиотикам, зубактерия — толерантность к кислороду. Внутриклеточный симбионт архейного происхождения был впоследствии окружен построенной бактериальной клеткой мембраной, защитившей его от действия кислорода и давшей начало эндоплазматическому ретикулуму и ядерной мембране (Gupta, 2005). Все это произошло до приобретения клеткой митохондрий в результате второго акта симбиоза.

Испанские исследователи (Lopez-Garcia, Moreira, 2001, 2006), выдвинувшие другую гипотезу, обратили внимание на существование симбиотических отношений, подчас облигатных, между метаногенными археями и сульфат-редуцирующими дельта-протеобактериями в анаэробных условиях при недостатке сульфатов. Согласно развиваемой авторами синтрофической гипотезе симбиоз между какой-то из сульфат-редуцирующих миксобактерий (дельта-протеобактерий) и термофильной или мезофильной метаногенной археей закрепился и дал начало первичной эукариотической клетке. Симбионт, архея, от которого произошло клеточное ядро, в дальнейшем собственную мембрану утратил. Впоследствии имел место массовый горизонтальный перенос генов зубактериального партнера в архейный геном.

Таким образом, при некоторых различиях в выше упомянутых гипотезах, они трактуют происхождение эукариотической клетки как результат внедрения в бактериальную клетку археи и ее объединения с зубактериальным хозяином. Биоинформационный анализ эукариотических кодирующих последовательностей (ORF) подтверждает эти гипотезы (Shinozawa et al., 2001).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Не сразу принятая научным миром, теория симбиогенеза К. С. Мережковского к концу XX века получила неопровержимые доказательства. В октябре 2005 г. в Гамбурге прошла конференция «Сто лет эндосимбиотической теории», посвященная юбилею первой публикации К. С. Мережковского. Симбиогенез — одна из главных тем изданной в 2005 г. коллективной монографии «Филогения и эволюция микробов» (Microbial phylogeny..., 2005). Предисловие к ней написано Джошуа Ледербергом, который на первой же странице рассказал, как он в свое время был очарован концепцией симбиогенеза.

Эволюция жизни на Земле насчитывает около 4 млрд. лет. Более 2 млрд. лет Землю населяли только одноклеточные бактерии. Затем, в результате одного или двух актов симбиогенеза появились эукариоты — клетки с оформленным ядром и с митохондриями; последние произошли от симбиотических бактерий, близких к современным риккетсиям.

Следующий акт симбиогенеза породил растительную клетку — к митохондриям добавились хлоропласты, также потомки бактерий (способных к фотосинтезу цианобактерий). Возникновение эукариотов открыло путь к дальнейшему усложнению жизни — к появлению многоклеточных животных и растений. В основе решающего шага в биологическом прогрессе, приведшем к современному разнообразию жизни и в конечном итоге к появлению человека, лежит обоснованный К. С. Мережковским механизм симбиогенеза, в корне отличающийся от механизмов эволюции по Ч. Дарвину (наследственной изменчивости, на материале которой действует естественный отбор). Современная теория происхождения живых существ строится как на теории Ч. Дарвина, так и на теории К. С. Мережковского.

Настоящая работа поддержана грантом Программы фундаментальных исследований Президиума РАН № 15 «ПРОИСХОЖДЕНИЕ БИОСФЕРЫ И ЭВОЛЮЦИЯ ГЕО-БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ» (Подпрограмма 2 «Эволюция гео-биологических систем») и грантом государственной поддержки ведущих научных школ НШ-4442.2010.4.

Литература

1. Вильсон Э., 1940. Клетка и ее роль в развитии и наследственности. Т. 2. М.-Л.: Изд. АН СССР. 656 с.
2. Золотоносов М. Н., 2003. Братья Мережковские. Книга первая. Отщепенis Серебряного века. М.: Ладомир. 1030 с.
3. Маргелис Л., 1983. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Изд. Мир. 352 с.
4. Мережковский К. С., 1909. Теория двух плазм, как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов. Казань.: Изд. Императорского Университета. 102 с.
5. Стрельникова Н. И., 2005. Мережковский К. С. и его работы по диатомовым водорослям (к 150-летия со дня рождения) // www.ksu.ru/conf/botan200/s183.rtf.
6. Хахина Л. Н. 1979. Проблема симбиогенеза. Л. Наука. 156 с.
7. Archibald J. M., Keeling P. J., 2005. On the origin and evolution of plastids // *Microbial phylogeny and evolution* / Ed. J. Sapp. Oxford Univ. Press. P. 238–260
8. Gupta R. S., 2005. Molecular sequences and the early history of life // *Microbial phylogeny and evolution* / Ed. J. Sapp. Oxford Univ. Press. P. 160–183.
9. Gupta R. S., Aitken K., Falah M., Singh B., 1994. Cloning of *Giardia lamblia* heat shock protein HSP70 homologs: Implications regarding origin of eukaryotic cells and of endoplasmic reticulum // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 91. P. 2895–2899.
10. Lake J. A., Henderson E., Clark M. W., Matheson A. T., 1982. Mapping evolution with ribosome structure: intralinear constancy and interlineage variation // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 79. P. 5948–5952.
11. Lake J. A., Rivera M. C., 1994. Was the nucleus the first endosymbiont? // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 91. P. 2880–2881.
12. Lopez-Garcia P., Moreira D., 2001. The syntrophy hypothesis for the origin of eukaryotes // *Symbiosis* / Ed. J. Seckbach. Kluwer Academic Press. P. 131–146
13. Lopez-Garcia P., Moreira D., 2006. Selective forces for the origin of the eukaryotic nucleus // *BioEssays*. Vol. 28. P. 525–533.
14. Margulis L., Sagan D., 2002. *Acquiring genomes. A theory of the origins of species*. NY.: Basic Books. 240 p.
15. Martin W., 2005. Archaeobacteria (Archaea) and the origin of the eukaryotic nucleus // *Current Opinion in Microbiology*. Vol. 8. P. 630–637.
16. *Microbial phylogeny and evolution, 2005* / Ed. J. Sapp. Oxford Univ. Press. N. Y. 326 p.
17. Pennisi E., 2004. The birth of the nucleus // *Science*. Vol. 305. P. 766–768.
18. Shinozawa T., Horiike T., Hamada K., 2001. Nucleus symbiosis hypothesis // *Symbiosis* / Ed. J. Seckbach. Kluwer Academic Press. P. 231–235

100 YEARS OF SYMBIOGENESIS THEORY

I. A. Zakharov

✳ Konstantin Mereschkowsky suggested that the plastids originate from symbiotic cyanobacteria, and the nucleus has also originated from an endosymbiont. The hypothesis of nuclear symbiogenesis was not discussed till 1980ies. Later (Gupta et al., 1994; Lopez-Garcia, Moreira, 2001) the data were obtained in favor of the hypothesis that the nucleus originated from an archaean captured to become an endosymbiont of a bacterial host. Short biography of Konstantin Mereschkowsky is included.

✳ KEY WORDS: symbiogenesis; cell nucleus, eukaryotic cell; K. S. Mereschkowsky

✳ Информация об авторах

Захаров Илья Артемьевич — советник РАН, Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, 119991, Москва ул. Губкина, д. 3.
E-mail: zakharov@vigg.ru, iaz34@mail.ru

Zakharov Ilya Artemevich
Vavilov institute of general genetics.
119991, Moscow, Gubkina str., 3.
E-mail: zakharov@vigg.ru, iaz34@mail.ru