

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Первичная атмосфера Земли состояла преимущественно из водорода и его соединений.
- Земля находится на оптимальном расстоянии от Солнца и получает достаточное количество энергии для поддержания воды в жидком состоянии.
- В водных растворах за счёт различных источников энергии возникают небиологическим путём простейшие органические соединения.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Перечислите космические и планетарные факторы возникновения жизни абиогенным путём на нашей планете.
- 2 Какое значение для возникновения органических молекул из неорганических веществ на Земле имел восстановительный характер первичной атмосферы?
- 3 Опишите аппарат и методику проведения опытов С. Миллера и Г. Юри.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Какие, по вашему мнению, источники энергии преобладали на древней Земле? Как можно объяснить неспецифическое влияние различных источников энергии на процессы образования органических молекул?
- 2 Как Г. Юри и С. Миллеру удалось рассчитать параметры своего эксперимента? Как бы вы подошли к этому вопросу? Из каких предпосылок исходили бы?

2.3. Теории происхождения протобиополимеров

Различные оценки характера среды на первобытной Земле привели к созданию разных условий экспериментов, имевших принципиально единые, но не всегда одинаковые в частностях результаты. Рассмотрим некоторые из важнейших теорий возникновения полимерных структур на нашей планете, лежащих у истоков образования биополимеров — основы жизни.

Термическая теория. Реакции конденсации, которые привели бы к образованию полимеров из низкомолекулярных предшественников, могут осуществляться путём нагревания. По сравнению с другими компонентами живой материи наиболее хорошо изучен синтез полипептидов.

Инициатором синтеза полипептидов термическим путём является американский учёный С. Фокс, который длительное время изучал возможности образования пептидов в условиях, существовавших на первобытной Земле. Если смесь аминокислот нагреть до 180—200 °С при нормальном атмосферном давлении или в инертной среде, то образуются продукты — небольшие олигомеры, в которых мономеры соединены пептидными связями, а также малые количества полипептидов. В случаях, когда исходные смеси аминокислот экспериментаторы обогащали аминокислотами кислотного или основного типа, например аспарагиновой и глутаминовой кислотами, доля полипептидов значительно возросла. Молекулярная масса полимеров, полученных таким путём, может достигать нескольких тысяч дальтон. (Дальтон — единица измерения массы, численно равная массе одного атома углерода: $1,67 \times 10^{-24}$ г, обозначается D.)

Полимеры, полученные термическим путём из аминокислот, — протеиноиды — проявляют многие специфические свойства биополимеров белкового типа. Однако в случае конденсации термическим путём известных в настоящее время нуклеиновых кислот и полисахаридов представляется маловероятным.

Теория адсорбции. Основным контраргументом в спорах об абиогенном возникновении полимерных структур является концентрационный барьер и недостаток энергии для конденсации мономеров в разбавленных растворах. И действительно, по некоторым оценкам, концентрация органических молекул в «первичном бульоне» составляла около 1%. Такая концентрация в силу редкости и случайности контактов различных молекул, необходимых для конденсации веществ, не могла обеспечить столь «быстрого» образования разнообразных протобиополимеров, как это имело место на Земле, по оценкам многих учёных. Одно из решений этого вопроса, связанное с преодолением концентрационного барьера, было предложено английским физиком Д. Берналом, считавшим, что концентрирование сильно разбавленных растворов различных органических молекул происходит путём «адсорбции в пресноводных или морских отложениях очень тонких глин».

В результате взаимодействия веществ в процессе адсорбции некоторые связи ослабевают, что приводит к разрушению одних и образованию других химических соединений.

Низкотемпературная теория. Авторы данной теории, румынские учёные К. Симонеску и Ф. Денеш, исходили из нескольких иных представлений об условиях абиогенного возникновения простейших органических соединений и их конденсации в полимерные структуры. Ведущее значение в качестве источника энергии авторы придают энергии холодной плазмы. Такое мнение небезосновательно.

Холодная плазма широко распространена в природе. Учёные полагают, что 99% Вселенной находится в состоянии плазмы. Встречается это состояние материи и на современной Земле в виде шаровых молний, полярных сияний, а также наиболее важного типа плазмы — ионосферы.

Вне зависимости от характера энергии на абиотической Земле любой её вид преобразует химические соединения, в особенности органические молекулы, в активные частицы, такие как моно- и полифункциональные свободные радикалы. Однако дальнейшая их эволюция в значительной степени зависит от плотности энергетического потока, который в случае использования холодной плазмы наиболее ярко выражен.

В результате проведения кропотливых и сложных экспериментов с холодной плазмой в качестве источника энергии для абиогенного синтеза протобиополимеров исследователям удалось получить как отдельные мономеры, так и полимерные структуры пептидного типа и липиды.

Коацерватная теория. Автором этой теории является известный отечественный биохимик академик А. И. Опарин (1924). Несколько позже, независимо от него, к аналогичным выводам пришёл английский учёный Дж. Холдейн (1929).

Опарин считал, что переход от химической эволюции к биологической требовал обязательного возникновения индивидуальных фазово-обособленных систем, способных взаимодействовать с окружающей внешней средой, используя её вещества и энергию, и на этой основе способных расти, множиться и подвергаться естественному отбору.

Абиотическое выделение многомолекулярных систем из однородного раствора органических веществ, по-видимому, должно было осуществляться многократно. Оно и сейчас очень широко распространено в природе. Но в условиях современной биосферы можно непосредственно наблюдать только начальные стадии образования таких систем. Их эволюция обычно очень кратковременна в присутствии уничтожающих всё микробов. Поэтому для понимания этой стадии возникновения жизни необходимо искусственно получать фазово-обособленные органические системы в строго контролируемых лабораторных условиях и на сформированных таким образом моделях устанавливать как пути их возможной эволюции в прошлом, так и закономерности этого процесса. При работе с высокомолекулярными органическими соединениями в лабораторных условиях учёные постоянно встречаются с образованием такого рода фазово-обособленных систем. Поэтому можно представить себе пути их возникновения и экспериментально получить в лабораторных условиях разнообразные системы, многие из которых могли бы послужить нам моделями возникавших когда-то на земной поверхности образований. Для примера можно назвать некоторые из них: «пузырьки» Гольдейкра, «микросферы» Фокса, «джейвану» Бахадура, «пробионты» Эгами и многие другие.

Часто при работе с такими искусственными самоизолирующимися из раствора системами особое внимание обращается на их внешнее морфологическое сходство с живыми объектами. Но не в этой плоскости лежит решение вопроса, а в том, чтобы система могла взаимодействовать с внешней средой, используя её вещества и энергию по типу открытых систем, и на этой основе расти и множиться, что характерно для всех живых существ.

Наиболее перспективными в этом отношении моделями могут служить коацерватные капли.

Каждая молекула имеет определённую структурную организацию, т. е. атомы, входящие в её состав, закономерно расположены в пространстве. Вследствие этого в молекуле образуются полюсы с различными зарядами. Например, молекула воды H_2O представляет собой диполь, в котором одна часть молекулы несёт слабый положительный заряд, а другая — отрицательный. Кроме этого, некоторые молекулы (например, соли) в водной среде диссоциируют на ионы. В силу таких особенностей химической организации молекул вокруг них в воде образуются водные «рубашки» из ориентированных определённым образом молекул воды. На примере молекулы $NaCl$ можно заметить, что диполи воды, окружающие ион Na^+ , обращены к нему отрицательными полюсами, а к иону Cl^- — положительными (рис. 2.8).

Органические молекулы имеют большую молекулярную массу и сложную пространственную конфигурацию, поэтому они тоже окружены водной оболочкой, толщина которой зависит от величины заряда молекулы, концентрации солей в растворе, температуры и др.

При определённых условиях водная оболочка приобретает чёткие границы и отделяет молекулу от окружающего раствора. Молекулы, окружённые водной оболочкой, могут объединяться, образуя многомолекулярные комплексы — коацерваты (рис. 2.9).

Коацерватные капли возникают также при простом смешивании разнообразных полимеров, как природных, так и искусственно полученных. При этом происходит самосборка (объединение) полимерных молекул в многомолекулярные фазово-обособленные образования — видимые под микроскопом капли. В них сосредоточивается большинство полимерных молекул, тогда как окружающая среда оказывается почти полностью их лишена.

Капли отделены от окружающей среды резкой границей раздела, но они способны поглощать извне вещества по типу открытых систем.

Путём включения в коацерватные капли различных катализаторов (в том числе и ферментов) можно вызывать ряд реакций, в частности полимеризацию поступающих из внешней среды мономеров. За счёт этого капли могут увеличиваться в объёме и массе, а затем дробиться на дочерние образования.

Например, процессы, протекающие в коацерватной капле, изображены в квадратных скобках, а вне их помещены вещества, находящиеся во внешней среде:

глюкозо-1-фосфат →
[глюкозо-1-фосфат → крахмал → мальтоза] →
мальтоза.

Коацерватную каплю, образованную из белка и гуммиарабика, погружают в раствор глюкозо-1-фосфата. Глюкозо-1-фосфат начинает входить в каплю и полимеризуется в ней в крахмал при действии катализатора — фосфорилазы. За счёт образовавшегося крахмала капля растёт, что легко может быть установлено как химическим анализом, так и непосредственными микроскопическими измерениями. Если в каплю включить другой катализа-

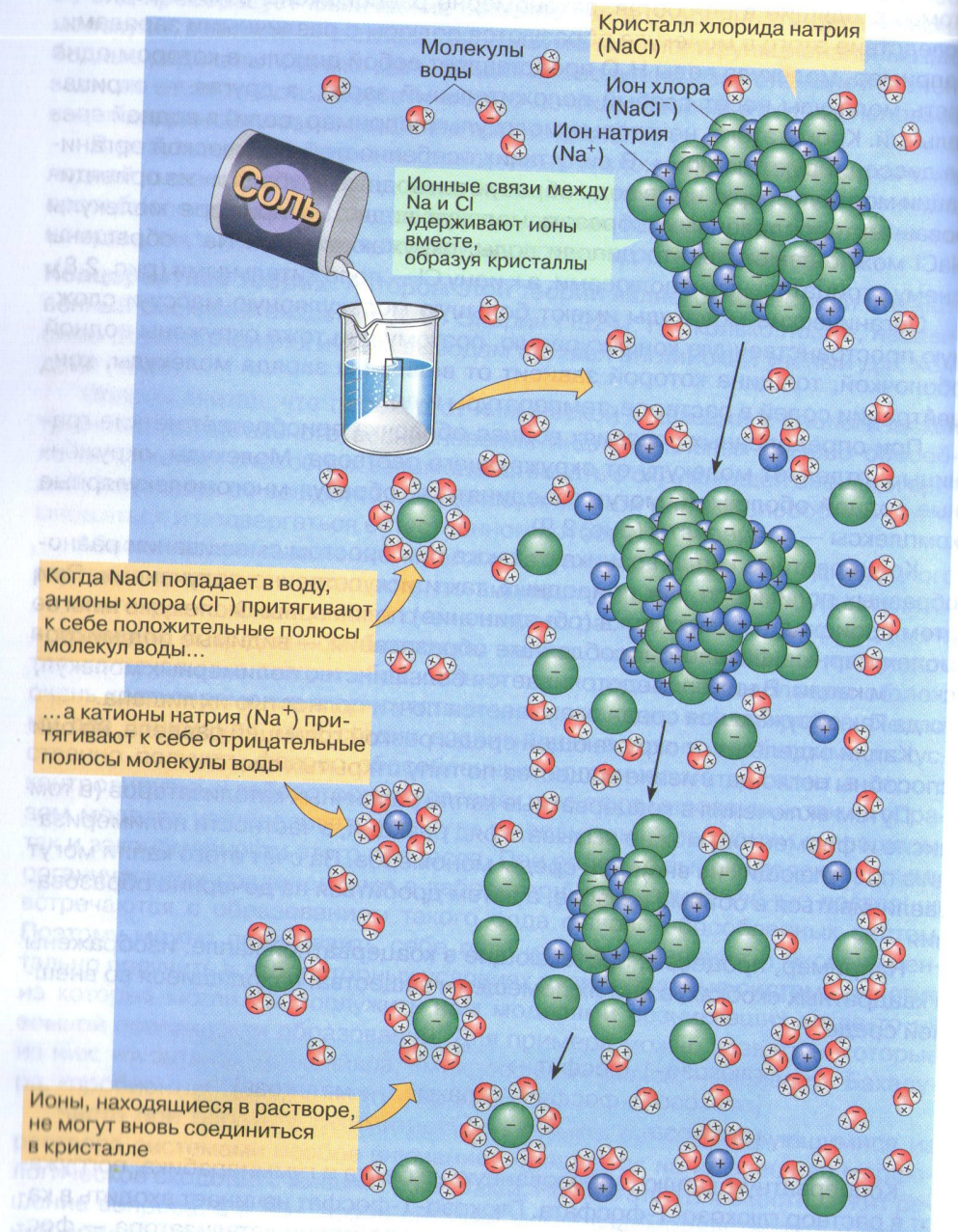


Рис. 2.8. Растворение в воде хлорида натрия и образование гидратированных ионов Na^+ и Cl^-

тип — *D*-амилазу, крахмал распадается до мальтозы, которая выделяется во внешнюю среду.

Таким образом, возникает простейшая форма метаболизма. Вещество входит в каплю, полимеризуется, обуславливая рост системы, а при распаде полимера продукты этого процесса выходят во внешнюю среду, где их ранее не было.

Другая схема иллюстрирует опыт, где полимером является полинуклеотид. Капля, состоящая из белкагистона и гуммиарабика, окружена раствором АДФ. Поступая в каплю, АДФ полимеризуется под влиянием полимеразы в полиадениловую кислоту, за счёт которой капля растёт, а неорганический фосфат поступает во внешнюю среду:



При этом капля в течение короткого срока увеличивается в объёме более чем в два раза.

Как в случае синтеза крахмала, так и при образовании полиадениловой кислоты в качестве исходных веществ в окружающий раствор вносили богатые энергией (макроэргические) соединения. За счёт энергии этих соединений, поступающих из внешней среды, и происходил синтез полимеров и рост коацерватных капель. В другой серии опытов академика А. И. Опарина и сотрудников было продемонстрировано, что и в самих коацерватных каплях могут протекать реакции, связанные с рассеиванием энергии.

Важно то, что в зависимости от совершенства внутренней организации капель одни из них могут расти быстро, тогда как другие, находясь в той же внешней среде, растут медленно или подвергаются распаду. Таким образом, на модели коацерватных капель А. И. Опарину и его сотрудникам удалось экспериментально наблюдать зачатки естественного отбора — той закономерности, которая в дальнейшем легла в основу всей последующей эволюции такого рода открытых, фазово-обособленных систем на пути к возникновению жизни.

Белково-коацерватная теория Опарина — одна из первых научных теорий происхождения жизни абиогенным путём. Теория базируется на представлении о том, что всё начиналось с белков, а также на возможности в определённых условиях спонтанного химического синтеза мономеров белков — аминокислот — и белковоподобных полимеров — полипептидов — абиогенным путём. Публикация теории стимулировала многочисленные эксперименты в ряде лабораторий мира, показавшие реальность такого синтеза в искусственных условиях. Теория быстро стала общепринятой и очень популярной.

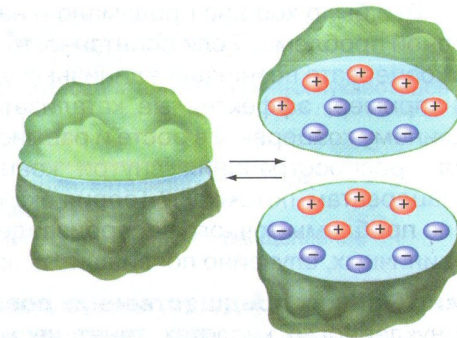


Рис. 2.9. Схема строения коацерватной капли

Всё было хорошо продумано и научно обосновано в этой теории, кроме одной проблемы. Если спонтанно, путём случайных безматричных синтезов в коацервате возникали единичные удачные конструкции белковых молекул (например, эффективные катализаторы, обеспечивающие преимущество данному коацервату в росте и размножении), то как они могли копироваться для распространения внутри коацервата, а тем более для передачи коацерватам-потомкам? Теория оказалась неспособной предложить решение проблемы точного воспроизведения внутри коацервата и в поколениях единичных, случайно появившихся эффективных белковых структур.

Мир РНК как предшественник современной жизни. Накопление знаний о нуклеиновых кислотах, генетическом коде и биосинтезе белков привело к утверждению принципиально новой идеи о том, что жизнь началась вовсе не с белков, а с РНК. Нуклеиновые кислоты являются единственным типом биологических полимеров, макромолекулярная структура которых благодаря принципу комплементарности при синтезе новых цепей обеспечивает возможность копирования собственной линейной последовательности мономерных звеньев, другими словами, возможность воспроизведения (репликации) полимера, его микроструктуры. Поэтому только нуклеиновые кислоты, но не белки могут быть генетическим материалом, т. е. воспроизводимыми молекулами, повторяющими свою специфическую микроструктуру из поколения в поколение в относительно неизменном виде.

По-видимому, именно РНК, а не ДНК могла представлять собой первичный генетический материал. Во-первых, в химических реакциях синтеза и в биохимических реакциях рибонуклеотиды предшествуют дезоксирибонуклеотидам: содержащие дезоксирибозу нуклеотиды являются продуктами модификации рибонуклеотидов. Во-вторых, в самых древних и универсальных процессах метаболизма, протекающих в клетках современных организмов, широко представлены именно рибонуклеотиды, а не дезоксирибонуклеотиды, включая основные энергетические носители типа АТФ и др. В-третьих, репликация РНК может происходить без какого бы то ни было участия ДНК, механизм же редупликации ДНК даже в современном живом мире требует обязательного участия РНК-затравки в инициации синтеза полинуклеотидной цепи ДНК. В-четвёртых, РНК, обладая всеми матричными и генетическими функциями, что и ДНК, способна, кроме этого, к выполнению ряда функций, присущих белкам, включая катализ химических реакций.

Таким образом, имеются все основания рассматривать ДНК как более позднее эволюционное приобретение, возникшее как модификация РНК, специализированная для выполнения функции воспроизведения и хранения уникальных копий генов в составе клеточного генома без его непосредственного участия в биосинтезе белков и других молекул.

После того как были открыты каталитически активные РНК, идея первичности РНК в происхождении жизни получила сильнейший стимул к развитию. Американским учёным В. Гилбертом в 1986 г. была сформулирована концепция самодостаточного мира РНК, предшествовавшего современной жизни. Возможная схема возникновения мира РНК представлена на рисунке 2.10.

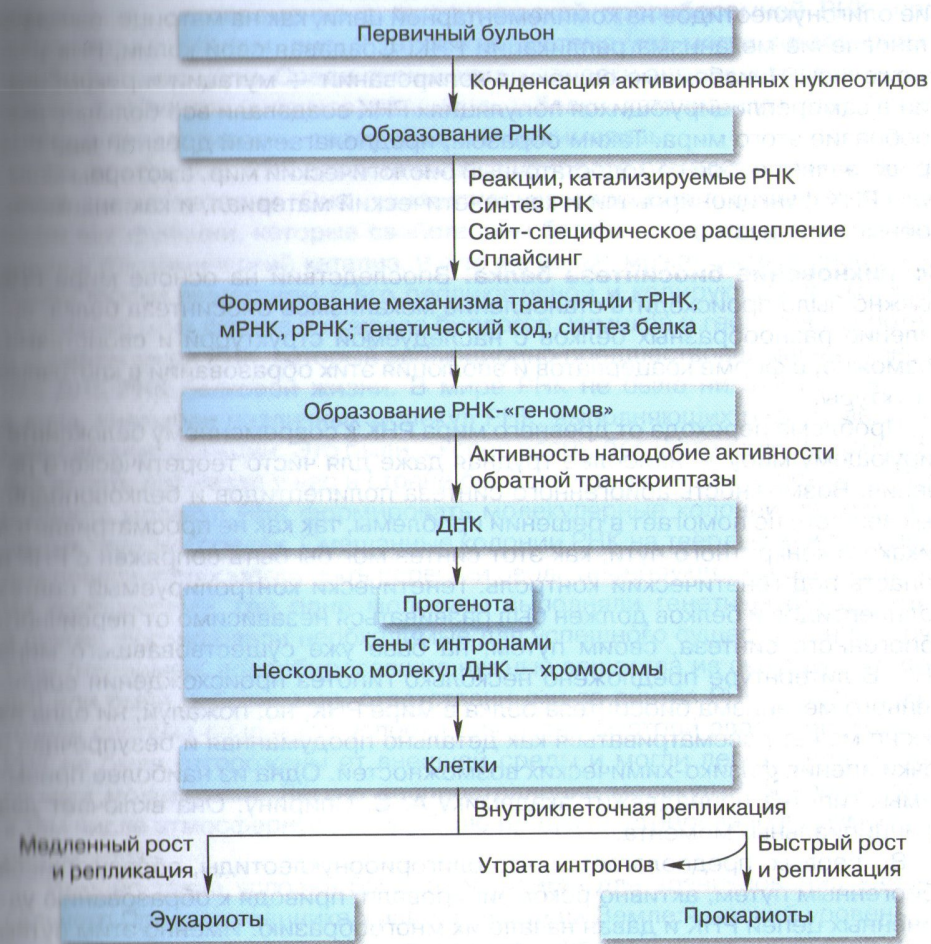


Рис. 2.10. Возможный механизм доклеточной эволюции

Абиогенный синтез рибонуклеотидов и их ковалентное объединение в полимеры РНК могли происходить приблизительно в тех же условиях и в той же химической обстановке, что постулировались для образования аминокислот и полипептидов. Позднее было экспериментально показано, что по крайней мере некоторые молекулы РНК в обычной водной среде способны к спонтанной рекомбинации, т. е. обмену отрезками полинуклеотидной цепи. Обмен коротких отрезков цепи на длинные должен приводить к удлинению полирибонуклеотидов (РНК), а сама подобная рекомбинация способствовать структурному многообразию этих молекул. Среди них могли возникнуть и каталитически активные молекулы РНК — *рибозимы*.

Даже крайне редкое появление единичных молекул РНК, которые были способны катализировать полимеризацию рибонуклеотидов или соедине-

ние олигонуклеотидов на комплементарной цепи, как на матрице, означало становление механизма репликации РНК. Создавая свои копии, РНК размножались. Неизбежные ошибки в копировании — мутации и рекомбинации в самореплицирующихся популяциях РНК создавали всё большее разнообразие этого мира. Таким образом, предполагаемый древний мир РНК представляет собой самодостаточный биологический мир, в котором молекулы РНК функционировали и как генетический материал, и как энзимоподобные катализаторы.

Возникновение биосинтеза белка. Впоследствии на основе мира РНК должно было происходить становление механизмов биосинтеза белка, появление разнообразных белков с наследуемой структурой и свойствами, возможно, в форме коацерватов и эволюция этих образований в клеточные структуры.

Проблема перехода от древнего мира РНК к современному белоксинтезирующему миру — наиболее трудная даже для чисто теоретического решения. Возможность абиогенного синтеза полипептидов и белковоподобных веществ не помогает в решении проблемы, так как не просматривается никакого конкретного пути, как этот синтез мог бы быть сопряжён с РНК и попасть под генетический контроль. Генетически контролируемый синтез полипептидов и белков должен был развиваться независимо от первичного абиогенного синтеза, своим путём, на базе уже существовавшего мира РНК. В литературе предложено несколько гипотез происхождения современного механизма биосинтеза белка в мире РНК, но, пожалуй, ни одна из них не может рассматриваться как детально продуманная и безупречная с точки зрения физико-химических возможностей. Одна из наиболее приемлемых гипотез принадлежит академику А. С. Спирину. Она включает два принципиальных момента.

Во-первых, предполагается, что олигорибонуклеотиды, образующиеся абиогенным путём, активно рекомбинировали, приводя к образованию удлинённых цепей РНК и давая начало их многообразию. Именно этим путём среди полинуклеотидов и могли появиться как каталитически активные виды РНК — рибозимы, так и другие виды РНК со специализированными функциями (см. рис. 2.10). Более того, неферментная рекомбинация олигонуклеотидов, комплементарно связывающихся с полинуклеотидной матрицей, могла обеспечить сшивание фрагментов, комплементарных этой матрице, в единую цепь. Именно таким способом, а не катализируемой полимеризацией мононуклеотидов, могло осуществляться первичное копирование (размножение) РНК. Разумеется, если появлялись рибозимы, обладавшие полимеразной активностью, то эффективность (точность, скорость и продуктивность) копирования на комплементарной матрице значительно возрастала.

Второй принципиальный момент состоит в том, что первичный аппарат биосинтеза белка возник на базе нескольких видов специализированных РНК. Этот первичный аппарат включал каталитически активную прорибосомную РНК; набор про-тРНК, специфически связывающих аминокислоты или короткие пептиды; другую прорибосомную РНК, способную взаимо-

действовать одновременно с каталитической прорибосомной РНК, про-тРНК и про-тРНК (см. рис. 2.10). Такая система уже могла синтезировать полипептидные цепи. Среди прочих каталитически активных белков — первичных ферментов (энзимов) появились и белки, катализирующие полимеризацию нуклеотидов — репликазы, или полимеразы.

Таким образом, РНК представляется наиболее самодостаточным веществом живой материи. Она принципиально способна выполнять все или почти все функции, которые свойственны белкам, включая формообразование и биохимический катализ, и в то же время может быть полноценным генетическим веществом с его репликативной и кодирующей функциями. Осознание этих фактов и привело биологов, химиков и геологов к гипотезе о древнем мире РНК, который эволюционно предшествовал нашей нынешней ДНК-РНК-белковой жизни. В мире РНК не было ни белков, ни ДНК, а лишь ансамбли различных молекул РНК, выполняющих разные вышеперечисленные функции. Это были, скорее всего, *бесклеточные системы*. Более десяти лет назад у нас в стране была экспериментально показана способность молекул РНК формировать молекулярные колонии на гелях или других твёрдых средах. Смешанные колонии РНК на твёрдых или полутвёрдых поверхностях могли быть первыми эволюционирующими бесклеточными комплексами, где одни молекулы выполняли генетические функции, а другие формировали необходимые для успешного существования структуры (например, адсорбировавшие нужные вещества из окружающей среды) или были рибозимами, ответственными за синтез РНК. Такая бесклеточная система создавала условия для очень быстрой эволюции: колонии РНК не были отгорожены от внешней среды и могли легко обмениваться своими молекулами. Лёгкое распространение молекул РНК через среду, в том числе атмосферную, также было продемонстрировано в прямых экспериментах.

Именно такие условия были необходимы для возникновения Универсального Предшественника живых существ на Земле: высокий уровень мутаций (ошибок репликации) из-за примитивности и несовершенства механизмов репликации генетического материала, свободный обмен генетическим материалом между предшественниками клеток — протоклетками — и «общественный» характер существования этих предшественников, когда любые продукты одних становились достоянием всех.

По мнению А. С. Спирина, эта коммунальная форма существования мира РНК — своего рода Солярис — должна была очень быстро эволюционировать. Во всяком случае, весь путь эволюции до индивидуальных организмов с клеточной структурой, ДНК и современным аппаратом белкового синтеза был пройден, по-видимому, менее чем за 500 млн лет. Совершенство колоний РНК за счёт естественного отбора должно было происходить в направлении как улучшения каталитических механизмов, так и увеличения точности репликации и наследования. Колонии РНК, «научившиеся» делать белковые катализаторы, приобретали громадное преимущество перед другими в скорости и качестве катализируемых реакций и потому быстро вытесняли «неумелых» как за счёт конкуренции, так и за счёт пере-

дачи им этой способности. На базе РНК появлялся и совершенствовался аппарат белкового синтеза, а ввиду пандемического характера мира РНК вырабатывался универсальный генетический код.

Однако кодируемый синтез белков требовал повышенной точности репликации генетического материала и упорядочивания продукции разных белков. Это привело к необходимости дифференциации части РНК (генетической РНК) и её модификации в ДНК, обладающей способностью к более точному копированию, а также существенно большей химической стабильностью, чем РНК. Наконец, эффективность и устойчивость таких систем могла быть значительно повышена за счёт их обособления от окружающей среды, и они окружаются мембранами белково-липидной природы. Такой мир распадается на индивидуальные, но высокоэффективные ячейки — клетки, особи, организмы, и начинается их собственная эволюция. Из коммунального Универсального Предшественника выходят две основные ветви микроорганизмов — бактерии (эубактерии) и археи (архебактерии), формируются их клеточные сообщества на основе взаимодействия их метаболизма. Позже их симбиотические отношения приводят к появлению эукариотических организмов.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Органические вещества по отношению к воде подразделяются на две крупные группы: гидрофобные и гидрофильные молекулы.
- В водных растворах гидрофильные молекулы диссоциируют, образуя заряженные частицы.
- Крупные органические молекулы, обладающие зарядом, либо связываются с субстратом, либо взаимодействуют друг с другом, в результате чего формируются коацерваты.
- Рибонуклеиновые кислоты обладают способностью к специфическому катализу, самовоспроизведению и другим формам матричного синтеза.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Что такое коацервация, коацерват?
- 2 На каких модельных системах можно продемонстрировать образование коацерватных капель в растворе?
- 3 Какие возможности для преодоления низких концентраций органических веществ существовали в водах первичного океана?
- 4 Что собой представляет мир РНК и каково его значение для начальных этапов эволюции жизни на Земле?
- 5 В чём заключаются преимущества для взаимодействия органических молекул в зонах высоких концентраций веществ?

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Предположите, могут ли в современных земных условиях образовываться небиологическим путём органические молекулы; коацерваты. Обоснуйте свою точку зрения.
- 2 Как, по вашему мнению, происходило становление системы синтеза белков у протобионтов?
- 3 Каковы перспективы эволюции коацерватов, полученных экспериментальным путём, в окружающей среде?

2.4. Эволюция протобионтов

Анализируя описанные гипотезы, можно прийти к заключению, что развитие системы взаимодействия органических «автоматов» добиологической природы происходило различными способами и продолжалось длительное время. Однако главными направлениями эволюции, приведшей к возникновению биологических систем, следует считать ряд событий, среди которых были эволюция протобионтов, возникновение каталитической активности белков, появление генетического кода и способов преобразования энергии.

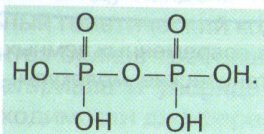
2.4.1. Возникновение энергетических систем

В условиях Земли основной механизм, с помощью которого малые органические молекулы можно сделать реакционно способными в водном растворе, заключается в соединении этих молекул с различными формами фосфата.

При переносе фосфатной группы энергия высвобождается или поглощается, поэтому в биологических системах благодаря таким переносам энергия запасается и затем используется в реакциях конденсации или в обмене веществ. В настоящее время высокоэнергетические — макроэргические связи, образуемые между фосфатами и органическими соединениями, обеспечивают протекание всех биологических реакций. Не исключено, что это справедливо и для протоклеток.

Очень многие малые органические биомолекулы способны легко вступать почти во все реакции в присутствии больших количеств воды только в том случае, когда они активированы фосфатом. Следовательно, синтез полимеров и в протоклетках обеспечивали активированные фосфатом промежуточные соединения. Реакции конденсации с отщеплением воды несвойственны современным биохимическим процессам, а реакции с переносом фосфата и сейчас, и ранее составляли единственный путь конденсации мономеров. Для проведения реакций переноса фосфата требуется источник

высокоэнергетического фосфата, простейшей формой которого является пирофосфат:



Эта молекула неустойчива в водном растворе, поэтому протоклетке был доступен лишь растворённый неорганический фосфат. В ходе эволюции отбирались более длинные полипептидные цепочки, обладающие способностью ускорять течение определённой химической реакции, т. е. взаимодействующие с конкретным субстратом. Откуда же мог взяться необходимый для реакции пирофосфат? Вероятно, фотосинтетическое образование пирофосфата было одним из важных свойств первичного метаболизма протоклеток. Современные фотосинтезирующие клетки образуют в качестве аккумулятора энергии аденозинтрифосфат из аденозиндифосфата. Этот процесс гораздо более эффективен, чем механизм образования пирофосфата, предложенный для протоклеток, но схема его по существу та же. Замена реакций конденсации с отщеплением воды на реакции с переносом фосфата, составляющие основу биохимических процессов у всех ныне существующих организмов, началась с первой протоклеткой.

2.4.2. Образование полимеров

Создание правдоподобной модели протоклеток, возникавших в ранний период в неустойчивых мелких водоёмах, представляется возможным. Но эти протоклетки весьма далеки от того, что мы назвали бы клеткой, поскольку они не имеют ни генетического аппарата, ни аппарата, синтезирующего белки, и, следовательно, всех остальных, необходимых для жизнедеятельности, молекул. Любой нерегулярный полимер, синтезированный в протоклетке, в лучшем случае мог бы передаваться от одной клетки другой в какой-то одной линии потомства и в конце концов подвергся бы распаду. Ещё английский биохимик Фокс в середине XX в. показал, что произвольно организованные полипептидные молекулы обладают неспецифической каталитической активностью благодаря наличию на их поверхности многочисленных и разнообразных зарядов. В силу этого протобионты, обладающие разнообразными молекулами РНК и пептидами, оказывались в более благоприятном положении, так как имели больше возможностей по преобразованию молекул, поступающих из окружающей среды. При этом чем более активной оказывалась молекула белка как катализатор, тем больше пользы она приносила её обладателю. По-видимому, в это же время происходило становление генетического кода, т. е. такой организации РНК, а затем и ДНК, при которой последовательность нуклеотидов в них стала нести информацию о наиболее удачных, в смысле каталитической активности, молекулах белка. Реализация этой информации дала существенные преимущества таким протоклеткам в борьбе за существование.

2.4.3. Эволюция метаболизма

С появлением примитивного генетического аппарата обладавшие им протоклетки смогли передавать всем своим потомкам способность синтезировать специфические полипептиды. Образующиеся из них линии потомков давали семейства родственных протоклеток с наследуемыми свойствами, которые подвергались естественному отбору.

Обладающие наследственным материалом протоклетки могли довольно быстро развить способность к синтезу крупных белков, имеющих множество различных функций.

После того как в состав примитивной клетки стали входить большие молекулы, обладающие разнообразными функциональными возможностями, стало возможным говорить о её биологической природе.

Как предполагают учёные, в это время внешняя среда представляла собой постоянный источник всех необходимых малых молекул, а в результате фотосинтетического преобразования энергии солнечного излучения в химическую энергию стало возможным её использование для получения пирофосфата. После заселения первобытной среды первичными клетками она изменялась. Некоторые низкомолекулярные питательные вещества использовались быстрее, чем внешняя среда могла их поставлять. Начинало сильно сказываться давление отбора, благодаря которому преимущества приобретали те клетки, которые оказались способны модифицировать гомологичные соединения, родственные недостающим, превращая их в необходимые клетке молекулы.

В целом этап превращения веществ в ходе метаболизма представляет собой ряд стадий, осуществляемых посредством ферментов, на каждой из которых молекула слегка видоизменяется до тех пор, пока не образуется необходимое соединение.

Все биологические системы используют одинаковые пути биохимических превращений — одинаковые пути метаболизма сахаров, синтеза аминокислот, синтеза и распада жиров и т. д. Существующую универсальность метаболических путей можно объяснить двояко. Во-первых, все современные живые существа могут являться потомками исходной предковой популяции первичных клеток. Во-вторых, каждый метаболический путь в современных биохимических процессах может представлять собой результат эволюции клетки в направлении максимального использования единственного пригодных для этого молекул.

По мере развития в процессе эволюции метаболических путей со всё возрастающей скоростью возникают новые экологические ниши.

В водоёмах на глубине уже нескольких метров значительная часть ультрафиолета поглощается водой, тогда как видимый свет проникает на большую глубину. Можно представить себе интенсивный отбор организмов, проходивший в тот ранний период в отношении использования видимого солнечного света. Для такого отбора существенным было наличие в организме хлорофилла и ферментной транспортной системы электронов.

В более выгодном положении оказались организмы, приобретшие способность использовать энергию света для синтеза органических веществ из

неорганических. Таким образом возник фотосинтез. Это привело к появлению принципиально нового источника питания. Так, современные анаэробные серные пурпурные бактерии на свету окисляют сероводород до сульфатов. Высвобождающийся в результате реакции водород используется для восстановления диоксида углерода до углеводов с образованием воды. Источником (донором) водорода могут быть и органические соединения. Так появился автотрофный способ питания и автотрофные организмы.

Кислород в процессе фотосинтеза такого типа не выделяется. Фотосинтез развился у анаэробных бактерий на очень раннем этапе истории жизни. Фотосинтезирующие бактерии долгое время существовали в бескислородной среде.

Следующим шагом эволюции было приобретение фотосинтезирующими организмами способности использовать воду в качестве источника водорода. Автотрофное усвоение CO_2 такими организмами сопровождалось выделением O_2 . Первыми фотосинтезирующими организмами, выделяющими в атмосферу O_2 , были цианобактерии (цианеи).

Как только появились фотосинтезирующие организмы, использующие видимый свет и воду, в качестве побочного продукта фотосинтеза в атмосферу стал высвобождаться молекулярный кислород. Со временем биологическая продукция кислорода определила его расходование в геологических циклах. Около 2250 млн лет назад в верхних слоях Земли появился озоновый экран, не пропускающий коротковолновое ультрафиолетовое излучение.

В присутствии свободного кислорода возникает возможность энергетически более выгодного кислородного типа обмена веществ. Это способствует появлению аэробных бактерий.

Таким образом, два фактора, обусловленные образованием на Земле свободного кислорода, вызвали к жизни многочисленные новые формы организмов и более широкое использование ими окружающей среды.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Протобионты формировались в тёплых мелких водоёмах, где в полосе прибоя происходило активное перемешивание раствора, содержащего органические молекулы.
- Первыми аккумуляторами энергии могли стать молекулы пирогликолата.
- Белки со случайной последовательностью аминокислот обладают слабой неспецифической каталитической активностью.
- Небольшие цепочки РНК так же, как и белки, способны катализировать биохимические превращения.
- Разнообразные молекулы РНК способны обмениваться отдельными участками молекул (рекомбинация).

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Каким образом в водах первичного океана могли распределяться органические молекулы, имеющие гидрофильные и гидрофобные свойства?
- 2 Назовите механизм разделения раствора на фазы с высокой и низкой концентрацией молекул.
- 3 Что такое коацерватные капли?
- 4 Как происходил отбор коацерватов в «первичном бульоне»?
- 5 Каково значение РНК для метаболизма протоклеток и первых клеточных форм?

2.5. Начальные этапы биологической эволюции

Первыми и наиболее важными событиями биологической эволюции после возникновения фотосинтеза и аэробного типа обмена следует считать появление эукариот и многоклеточности.

В результате взаимополезного сожительства — симбиогенеза — различных прокариотических клеток возникли ядерные, или эукариотические, организмы. Сущность *гипотезы симбиогенеза* заключается в следующем. Основной «базой» для симбиоза была, по-видимому, гетеротрофная амёбоподобная клетка. Пищей ей служили более мелкие клетки. Одним из объектов питания такой клетки могли стать дышащие кислородом аэробные бактерии, способные функционировать и внутри клетки-хозяина, производя энергию. Те крупные амёбовидные клетки, в теле которых аэробные бактерии оставались невредимыми, оказались в более выгодном положении, чем клетки, продолжавшие получать энергию анаэробным путём — брожением. В дальнейшем бактерии-симбионты превратились в митохондрии. Когда к поверхности клетки-хозяина прикрепилась вторая группа симбионтов — жгутикоподобных бактерий, сходных с современными спирохетами, возникли жгутики и реснички. В результате подвижность и способность к нахождению пищи такого организма резко возросли. Так возникли примитивные животные клетки — предшественники ныне живущих жгутиковых простейших.

Образовавшиеся подвижные эукариоты путём симбиоза с фотосинтезирующими организмами (возможно, цианобактериями) дали водоросль, или растение. Очень важно то обстоятельство, что строение пигментного комплекса у фотосинтезирующих анаэробных бактерий поразительно сходно с пигментами зелёных растений. Такое сходство не случайно и указывает на возможность эволюционного преобразования фотосинтезирующего аппарата анаэробных бактерий в аналогичный аппарат пластид зелёных растений. Изложенная гипотеза о возникновении эукариотических клеток через ряд последовательных симбиозов хорошо обоснована, и её приняли

...первых, одноклеточные водоросли и сейчас легко вступают в союз с животными-эукариотами. Например, в теле инфузории туфельки может обитать водоросль хлорелла. Во-вторых, некоторые органы клетки, такие как митохондрии и пластиды, по строению своей ДНК удивительно похожи на прокариотические клетки — бактерии и цианобактерии. Кроме этого, обнаружено сходство в организации наследственного аппарата прокариотических клеток и кольцевых молекул ДНК, входящих в состав митохондрий и пластид.

Возможности эукариот по использованию среды ещё больше. Связано это с тем, что организмы, обладающие ядром, имеют диплоидный набор всех наследственных задатков — генов, т. е. каждый из них представлен в двух вариантах. Появление двойного набора генов сделало возможным обмен копиями генов между разными организмами, принадлежащими к одному виду, — появился половой процесс. На рубеже архейской и протерозойской эр половой процесс привёл к значительному увеличению разнообразия живых организмов благодаря созданию новых многочисленных комбинаций генов. Одноклеточные организмы быстро распространились на планете.

Однако их возможности в освоении среды обитания ограничены. Одноклеточные организмы не могут расти беспредельно. Объясняется это тем, что дыхание простейших организмов осуществляется через поверхность тела. При увеличении размеров клетки одноклеточного организма площадь его поверхности возрастает пропорционально квадрату радиуса, а объём — кубу радиуса. Таким образом, чем больше клетка, тем меньше приходится площади наружной цитоплазматической мембраны на единицу её объёма. Биологическая мембрана, окружающая клетку, оказывается неспособной обеспечить потребности в кислороде и пище слишком большого организма. Кроме того, она не обладает достаточной прочностью, чтобы удерживать большой объём цитоплазмы. Иной эволюционный путь возник позже, около 2,6 млрд лет назад, когда появились организмы с более широкими эволюционными возможностями — многоклеточные организмы.

Первая попытка разрешения вопроса о происхождении многоклеточных организмов принадлежит немецкому биологу Э. Геккелю (1874). В построении своей гипотезы он исходил из исследований эмбрионального развития ланцетника, проведённых к тому времени А. О. Ковалевским и другими зоологами. Основываясь на биогенетическом законе, Э. Геккель полагал, что каждая стадия онтогенеза повторяет какую-то стадию, пройденную предками данного вида во время филогенетического развития. По его представлениям, стадия зиготы соответствует одноклеточным предкам, а стадия бластулы — шарообразной колонии жгутиковых. В дальнейшем в соответствии с этой гипотезой произошло впячивание (инвагинация) одной из сторон шарообразной колонии, как при гаструляции у ланцетника, и образовался гипотетический двухслойный организм, названный Геккелем гастреей, поскольку он похож на гастролу.

Представления Э. Геккеля получили название *теории гастреи*. Несмотря на механистичность рассуждений Геккеля, отождествлявшего стадии онто-

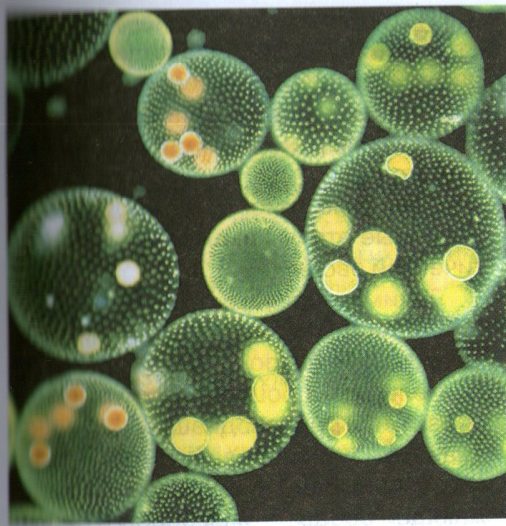


Рис. 2.11. Вольвокс — колониальный организм, для которого характерна временная специализация клеток

генеза со стадиями эволюции органического мира, теория гастреи сыграла важную роль в истории науки, так как способствовала утверждению монофилетических (развитие из одного корня) представлений о происхождении многоклеточных.

Основу современных представлений о возникновении многоклеточных организмов составляет *гипотеза фагоцителлы*, выдвинутая И. И. Мечниковым (1886). По предположению учёного, многоклеточные произошли от колониальных простейших — жгутиковых. Пример такой организации — ныне существующие колониальные жгутиковые типа вольвокса (рис. 2.11).

Среди клеток колонии выделяются локомоторные, снабжённые жгутиками; питающие, фагоцитирующие добычу и уносящие её внутрь колонии; половые, функцией которых является размножение. Первичным способом питания таких примитивных колоний был фагоцитоз. Клетки, захватившие добычу, перемещались внутрь колонии. Затем из них образовалась ткань — энтодерма, выполняющая пищеварительную функцию. Клетки, оставшиеся снаружи, выполняли функцию защиты, движения и восприятия внешних раздражений. Из подобных клеток развивалась покровная ткань — эктодерма. Часть клеток специализировалась на выполнении функции размножения, они стали половыми клетками. Так колония превратилась в примитивный, но целостный многоклеточный организм. По современным представлениям, предками многоклеточных организмов были колониальные вортициковые жгутиковые (рис. 2.12).

Подтверждением гипотезы фагоцителлы служит строение примитивного многоклеточного организма — трихоплакса. Русский учёный А. В. Иванов установил, что трихоплакс по своему строению соответствует гипотетическому существу — фагоцителле и должен быть выделен в особый тип животных — фагоцителлоподобных, занимающих промежуточное положение между многоклеточными и одноклеточными организмами.

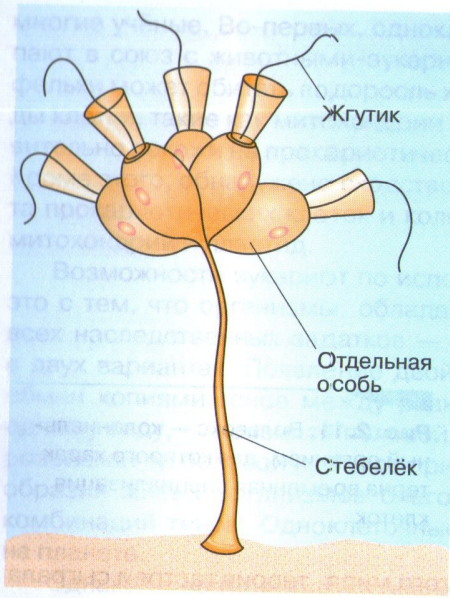


Рис. 2.12. Колониальные воротниковые жгутиковые

Потребность в увеличении скорости передвижения, необходимого для захвата пищи, благоприятствовала дальнейшей дифференцировке и привела к увеличению многообразия форм живого.

На схеме (рис. 2.13) изображены основные этапы химической и биологической эволюции.

Таким образом, возникновение жизни на Земле носит закономерный характер, и её появление связано с длительным процессом химической эволюции, происходившей на нашей планете. Формирование структуры, отграничивающей организм от окружающей среды, — мембраны с присущими ей свойствами — способствовало появлению живых организмов и ознаменовало начало биологической эволюции. Как простейшие живые организмы, возникшие более 3 млрд лет назад, так и более сложно устроенные в основе своей структурной организации имеют клетку.

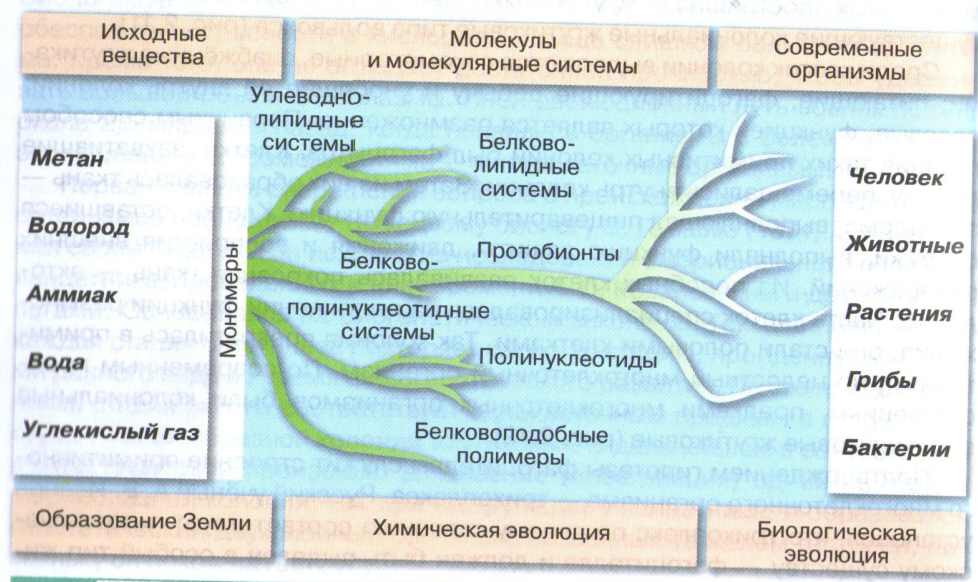


Рис. 2.13. Схема перехода химической эволюции в биологическую

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Первыми живыми организмами на нашей планете были гетеротрофные прокариотические организмы.
- Истощение органических запасов первичного океана вызвало появление автотрофного типа питания, в частности фотосинтеза.
- Появление эукариотических организмов сопровождалось возникновением диплоидности и появлением ограниченного оболочкой ядра.
- Симбиотическое происхождение эукариот подтверждается сходством генетического аппарата прокариот и кольцевых молекул ДНК митохондрий и пластид эукариотических клеток.
- На рубеже архейской и протерозойской эры произошли первые многоклеточные. В основе их происхождения лежат представления о специализации клеток колониальных одноклеточных организмов.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 В чём заключается сущность гипотезы возникновения эукариот путём симбиогенеза?
- 2 Какими способами первые эукариотические клетки получали энергию, необходимую для процессов жизнедеятельности?
- 3 У каких организмов впервые в процессе эволюции появился половой процесс?
- 4 Опишите сущность гипотезы И. И. Мечникова о возникновении многоклеточных организмов.
- 5 Каковы пути эволюции фагоцителлоподобных многоклеточных с позиции А. В. Иванова?

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Какие ограничения накладывает одноклеточность на эволюцию живых организмов?
- 2 В чём вы видите недостатки гипотезы Э. Геккеля о возникновении многоклеточных организмов? Расскажите о научном значении представлений этого учёного.
- 3 Как вы думаете, каким образом происходило формирование специфической каталитической активности белков у протобионтов?

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Биологическая эволюция представляет собой закономерный этап в развитии материи в целом.

Космическими и планетарными предпосылками возникновения жизни являются размеры планеты, расстояние от Солнца, позволяющие получать достаточное количество энергии от звезды для поддержания воды в жидком состоянии, круговая орбита планеты, обеспечившая равномерный и постоянный прогрев всей поверхности и постоянство излучения звезды.

Восстановительный характер атмосферы на первобытной Земле расценивают как химическую предпосылку возникновения жизни на нашей планете.

Абиогенным путём из компонентов первичной атмосферы и литосферы Земли под действием энергии грозových разрядов, мощного жёсткого ультрафиолетового излучения Солнца, термической энергии повсеместных извержений вулканов и т. д. могли возникать разнообразные простейшие органические молекулы, а также мономеры биологических полимеров нуклеиновых кислот и белков.

В водных растворах в более мягких условиях в результате взаимодействия малых органических молекул образовывались более сложные соединения — небольшие цепочки РНК и белков. На основе простых и более сложных органических молекул формировались циклы взаимодействия веществ (гиперциклы). РНК дали начало самокопирующимся системам — генераторам.

Коацерваты представляют собой фазовообособленные многомолекулярные комплексы, окружённые общей водной оболочкой.

Коацерватные капли обладают способностью к избирательному поглощению веществ из окружающей среды и простейшим реакциям обмена веществ.

В процессе формирования внутренней среды коацерватов протекающие в них процессы синтеза обусловили усложнение реакций преобразования веществ и появление молекул, ставших впоследствии компонентами мембран. В выделенной среде коацервата, по-видимому, происходил переход от неспецифических катализаторов к специфическим катализаторам белковой природы.

Важнейшим событием добиологической эволюции является возникновение генетического кода в виде последовательности кодонов РНК, а затем и ДНК, которая оказалась способной сохранять информацию о наиболее удачных комбинациях аминокислот в белковых молекулах.

Появление клеточных форм ознаменовало начало биологической эволюции, первые этапы которой характеризовались появлением эукариотических организмов, полового размножения и возникновением первых многоклеточных организмов.

ВАША БУДУЩАЯ ПРОФЕССИЯ

В настоящее время работа биологов приобретает огромное практическое значение для медицины, сельского хозяйства, промышленности, разумного использования природных ресурсов и охраны природы. Деятельность биологов включает: рассмотрение проблем совершенствования агротехники и зоотехники; изучение физических и физико-химических явлений в живых организмах, влияния различных физических факторов на живые системы (биофизики); проведение биохимических исследований, позволяющих полнее использовать получаемые вещества растительного и животного происхождения, а также их лабораторного и промышленного синтеза (биохимики): подготовку и постановку биологических исследований.

ПРОБЛЕМНЫЕ ОБЛАСТИ

1. Каким образом могла быть преодолена низкая концентрация органических молекул в водах первичного океана?
2. В чём заключаются принципы естественного отбора коацерватов в условиях ранней Земли?
3. Как, по вашему мнению, произошло объединение способности нуклеиновых кислот к самовоспроизведению и возможности белков к осуществлению каталитической активности?
4. Какие крупные эволюционные преобразования сопровождали первые шаги биологической эволюции?
5. В чём, по вашему мнению, заключаются преимущества многоклеточных организмов?

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ

1. Как, по вашему мнению, можно использовать реакции ядерного синтеза в народном хозяйстве?
2. Опишите аппарат, при помощи которого С. Миллеру и Г. Юри удалось доказать справедливость представлений А. И. Опарина об абиогенном синтезе органических соединений в условиях древней Земли.