

РОЖДЕНИЕ ПЕРВОЙ КЛЕТКИ

С. М. ЯБЛОКОВ-ХИЗОРЯН

Институт зоологии АН Армянской ССР, Ереван

Аннотация—Среда («эоцелли»), в которой могла зародиться жизнь, должна была находиться в пористых породах под водоемами, откуда радиоактивные воды могли просачиваться через каскад ячеек, где нужные вещества могли адсорбироваться и храниться. Здесь мог создаться первый аппарат синтеза белков и нуклеиновых кислот, а позднее и клеточные оболочки. Исходный синтез белков привел к созданию пептидогликанов, исходными биополимерами и катализаторами были, вероятно, в основном полисахариды. Обсуждается ряд других теорий биопоэза.

Անոտացիա — Միջավայրը («եօքելլ»), որտեղ կարող էր առաջանալ կյանքը, պետք է գտնվեր ջրամբարների տակ, ծակոտ կենցաղային ձևերի մեջ, որտեղից ռադիոակտիվ ջրերը կարող էին թափանցել խորշերի կասկադի միջով և որտեղ նարկավոր նյութերը կարող էին ադսորբվել և պահպանվել:

Այստեղ կարող էր առաջանալ սպիտակուցների և նուկլեինաթթուների սինթեզի առաջին ապարատը, իսկ հետագայում և բջջային թաղանթները: Սպիտակուցների նախնական սինթեզը բերեց պեպտիդոգլիկանների առաջացմանը, սկզբնական բիոպոլիմերները և կատալիզատորները հավանական է հիմնականում եղել են պոլիսախարիդները: Քննարկվում են բիոպոեզի մի շարք այլ տեսություններ:

Abstract — The environment, "eocell", in which life could arise and evolve is examined. This eocell should have been subterranean in porous volcanic rocks under reservoirs from which radioactive waters could filtrate through different grounds in cascades, which could adsorb and store useful matters. Here the first apparatus of the synthesis of early proteins and nucleic acids and, later, the cell membrane could arise as well. It is suggested that the synthesis of these proteins was linked with that of the peptidoglycans which could be also used in the first cell membranes. The early biopolymers and catalysators could be polysaccharides. Alternative theories are discussed.

Ключевые слова: биопоэза

Согласно современным представлениям, Земля как твердое тело образовалась приблизительно 4,5 млрд лет тому назад, по Майру [54], первые клетки появились 3,5 млрд, анаэробные бактерии—3, анаэробные фотосинтезирующие сине-зеленые бактерии—2,5, фотосинтезирующие цианобактерии—2, одноклеточные—зеленые водоросли эукариот—1 млрд лет, а атмосфера современного типа создавалась 1,5 млрд лет тому назад. Ол-

нако для некоторых организмов допускают сейчас и большую давность. Так, в строматолитах Австралии найдены следы деятельности бактерий, возраст которых исчисляется 3,8 млрд лет, сине-зеленым бактериям предположительно 3,2 млрд лет [34], как и бактериям *Eobacterium isolatum* [23]. Самым древним ископаемым растениям не более 1200 млн лет, а животным, включая и примитивных членистоногих, — 670 млн лет [26]. Все эти организмы были водными, ни один из них не обладал раковиной.

Эти скромные сведения недостаточно для выяснения хода эволюции примитивных организмов, как это, в частности, подчеркнуто в тщательном обзоре Руттена [18], но мы располагаем некоторыми данными, которые позволяют, по крайней мере приближенно, восполнить этот пробел.

Как это было предсказано акад. А. И. Опариным и доказано экспериментально [12, 14], на первобытной Земле могли образоваться почти все вещества, обнаруженные сейчас в живых клетках, в том числе аминокислоты, полипептиды, полинуклеотиды, углеводороды, липиды, а также аденозинтрифосфат и родственные соединения, некоторые в воздухе, другие в водах, но все они могли разрушаться теми же агентами, которые их порождали. Поэтому они были способны накапливаться лишь в некоторых «субвитальных» убежищах, как их называл Холдейн (*Haldane*). Для этих убежищ, которые стали колыбелью жизни, в статье предлагается термин «зоклетки».

Первые организмы должны были быть гетеротрофными, о чем, в частности, свидетельствует цикл Кребса, в котором четко прослеживается исходный анаэробный цикл метаболизма углеводов [9], а затем гораздо более сложный аэробный цикл. Известно также, что дробление зиготы способно протекать в анаэробной среде, но до известного порога.

Но в какой среде могла зародиться жизнь?

Согласно предлагаемой ниже модели зоклетки должны были образоваться в следующих условиях среды.

1) Они должны были создаваться в водной среде, достаточно защищенной от ультрафиолетовых и других излучений, ударных волн, колебаний температуры и т. д.

2) Они должны были служить убежищем для органических соединений, приносимых в них извне и выносимых слабым протоком просачивающихся вод с определенной, но слабой интенсивностью радиации.

3) Они должны были образоваться под водоемами в пористых вулканических породах, ячейки которых содержали вещества, обладающие каталитической активностью, как некоторые глины, в том числе монтмориллониты [46. Пехт-Горовиц в 17] и другие смектиты, каолиниты, бентониты, способные адсорбировать разные органические соединения, как на этом настаивал Бернал [4], и минеральные фосфаты аммония, а также разные ионы, образовавшие здесь как бы переливающиеся микробассейны и создавшие подобие конвейера, в котором ценные реакции могли чередоваться в ячейках, превратившихся в микролаборатории, содержимое которых постоянно перемешивалось. В частности, если следовать Кальвину [7], то в некоторых из них могла происходить дегид-

рационная конденсация полимеров под воздействием цианида, цианамидов, цианацетилена или родственных соединений, а также синтез пирофосфатов.

4) Они должны были быть защищены природными фильтрами от разных загрязнений и многих веществ, сейчас в клетках отсутствующих.

Этими условиями можно охарактеризовать зоклетки, но отнюдь не ту среду, в которой возникали органические соединения и которая могла быть очень разнородной.

Хотя о тайне биопоэза высказывалось много соображений, по существу, она в свете гениального определения Энгельса [1] сводится к тайне синтеза первых белков. Правда, в дальнейшем многие биологи, в том числе и отечественные, предлагали новые формулировки, но все они далеки от совершенства определения Энгельса. Однако следует учесть, что, хотя во времена Энгельса сведения о белках были крайне скудными, под белком он заведомо подразумевал не любые полипептиды, но белки живой клетки, наделенные соответствующей структурной информацией, чем определялись и их функции, хотя Энгельс, разумеется, не мог знать, в чем состояла эта информация и ее источник. В этой статье термин белок принимается именно в понимании Энгельса.

Из сказанного следует, что жизнь возникла с момента появления аппарата белкового синтеза (АБС). Сейчас этот аппарат состоит из информационной РНК (иРНК), рибосом, транспортной РНК (тРНК), набора катализаторов и специализированных белков, он нуждается в наличии определенных аминокислот, ионов и в источнике энергии, предоставляемой АТФ и родственными соединениями в соответствующей среде. Все современные катализаторы являются белками, но исходно они могли быть заменены полипептидами, полисахаридами [24, 25], гематопорфиринами, органическими соединениями железа и серы и некоторыми более простыми веществами. До сих пор абиотическим путем удалось получить лишь некоторые полипептиды, однако и они, даже сейчас, могут служить катализаторами, проявляя иногда очень большую каталитическую активность, как циклоспорин, состоящий лишь из 11 аминокислот [47], а также гормонами. Но исходный АБС мог резко отличаться от современного.

Вопрос абиотического синтеза молекул РНК в природе окончательно не решен, но в лаборатории недавно получены интересные результаты [51]. С помощью ионов цинка как единственного катализатора удалось синтезировать полимеры, содержащие до 35 нуклеотидов. Замечательно, что именно цинк содержится во всех полимеразых ДНК и РНК. Но авторы этих исследований справедливо полагают, что в природе абиотический синтез нуклеиновых кислот нуждался также в ионах других металлов. Можно отметить, что и эти соображения свидетельствуют о синтезе примитивной РНК в зоклетках вышесказанного типа, так как в водах ионы цинка, как и других металлов, очень редки.

Но, раз образовавшись, РНК могла воспроизводиться автокаталитически при наличии нужных катализаторов, как это сейчас достигается в лаборатории [49], а также мутировать, что со временем могло привести к обособлению всех трех типов РНК, АБС и многих других. За-

замечательно, что сейчас в природе ни один из этих типов не воспроизводится (может быть, за исключением РНК вирионов). Весьма интересны данные Эйгена [35], которому удалось синтезировать в лаборатории РНК из смеси четырех нуклеотидов и репликазы вируса Q β с помощью метода, разработанного Шингельманом [48 и др.]. Исходно строение этой РНК было разнообразным, но ее многократный синтез в разных условиях опыта в разных пробирках привел к образованию в каждой из них РНК лишь одного типа с рядом мутаций (*quasispecies* Эйгена, [36]). Этими опытами доказана возможность протекания процесса отбора РНК уже на химическом уровне. Таким образом, нуклеиновые кислоты служат и хранением информации и мишенью естественного отбора.

В отношении образования АБС существует множество высказываний [21, 29—32, 36, 37, 40, 41, 53, 54, 58, 59, 63, 64], как и специально — об эволюции РНК [33, 35, 39, 44], однако все они нуждаются в экспериментальной проверке. Но все чаще выдвигаются модели происхождения разных типов РНК от одного исходного и создания АБС с помощью двух типов РНК, допуская более позднее появление рРНК, а давно уже наблюдался синтез в лаборатории полипептидов, образовавшихся непосредственно на одноцепочной молекуле ДНК, как матрице, без участия РНК [52]. Интересно также допущение Спирина [61] об образовании исходных рибосом лишь на рРНК, без белков, а также указание [33] о возможности синтеза белков лишь путем включения олигомеров или полимеров в пористые породы или в углеводные капсулы, из которых они могли высвобождаться лишь с трудом.

Однако образование АБС можно приписать совсем иному пути. В этом отношении очень интересны последние данные по синтезу пептидогликанов [60], основного компонента оболочки большинства бактерий, присутствующего также в клетках многих эукариот, в частности грибов, позвоночных и т. д., где он выполняет разные функции, и являющегося предшественником хитина и клетчатки.

Пептидогликаны бактерий содержат пептидную цепь и две цепи полисахаридов, состоящие из глюкозы. В их оболочках (стенках) они образуют цепи с косыми пептидными связями между их молекулами и составляют костяк оболочек, определяя их форму. Синтез этого биополимера изучен тщательно, он очень сложен и протекает ступенчато с использованием многих ферментов и других катализаторов. Особенно интересно здесь образование коротких пептидных цепей, часто достигаемое транспептидацией, а при образовании косых мостиков ряд аминокислот включается с помощью тРНК. Так, у *Staphylococcus aureus* 5 остатков глицина подключаются поочередно к остатку лизина, а к ним присоединяется аминный конец полипептидной цепи. «Этот механизм находится в полном контрасте с синтезом белка, который протекает путем прикрепления к карбоксильному концу» [60, стр. 256]. Замечательно, что для этого процесса необходимо наличие по крайней мере трех разных типов молекул тРНК, из которых лишь два могут принимать участие в обычном синтезе белка.

Эти данные позволяют предположить, что исходно АБС сводился к транспептидации, а затем стал использовать тРНК, при отсутствии про-

чих типов РНК. Конечно, такой процесс мог создать лишь короткие пептидные цепи, но и они могли служить примитивными катализаторами. Возможно также, что исходными биополимерами были полисахариды, абиотический синтез которых гораздо проще, чем у полипептидов, в частности, вещества, сходные с циклодекстринами, «искусственными ферментами» [24], сейчас применяемыми в химической промышленности. Затем появились гликопротеиды с короткими пептидными цепями, полипептиды и пептидогликаны, а много позднее АБС современного типа, но лишь после создания богатого набора катализаторов, в основном полисахаридов и полипептидов.

Пример синтеза гликопротеидов можно также рассматривать как указание на существование иного пути программирования полипептидов, чем современный АБС, который направляет также синтез многих других биополимеров и некоторых комплексов Ю. А. Овчинникова [13], но этот путь остается изучить, так как процесс самосборки молекул [19], хотя и играет большую роль в этом синтезе, но не способен разрешить все вопросы этого процесса уже в силу существования громадного количества биополимеров сходного, но не тождественного строения.

Заманчиво предположить, что исходные оболочки клеток состояли из пептидогликанов или их предшественников, для синтеза которых были использованы пирофосфаты, так как эти последние могли быть в эоноклетках. Однако пептидогликанов нет у «голых» бактерий, оболочка которых состоит лишь из цитоплазматической мембраны такого же типа, как у всех прочих организмов [60].

Голые бактерии можно получить в лаборатории, удаляя их пептидогликаны, но лишь в искусственных условиях эти формы можно снова превратить в исходные. Иногда допускают, что голые бактерии могут существовать и в природе, но лишь как паразиты. Но они известны и в естественной среде, где образуют две группы: архебактерии и микоплазмы.

Архебактерии [45] замечательны многими свойствами, в том числе своеобразием их рРНК (16S-рРНК), что побудило выделить их в особое царство древнейших прокариот; сейчас их иногда разделяют даже на 2 царства с выделением особо эоцитов [43]. К ним относят несколько довольно различных групп, оболочка которых имеет неодинаковое строение, но содержит вещества, не обнаруженные у других организмов, в том числе особые липиды, изопреноидные гидрокарбонаты, алкилглицерольные эфиры [27], сернистые полисахариды, а в одном роде бактериородонсии, благодаря которому этот род приобретает примитивную фотосинтезирующую активность, наконец, в другом роде обнаружены нитроны [43].

У микоплазм оболочка образована обычной цитоплазматической мембраной, но, в противоположность всем прочим бактериям, она содержит холестерин, который клетки не синтезируют, но извлекают из клеток эукариот, чем понижается прочность их мембран. У микоплазм имеются также липиды, РНК и ДНК, часто также полисахариды, в том числе жирные кислоты и полипрен (предшественник стероидов, обычный у бактерий). Всего известно два рода, большинство видов — эндопара-

зиты клеток, но некоторые из них держатся на наружной стороне клеток хозяина [66].

Хотя архебактерии и микоплазмы считаются древнейшими бактериями, строение их исходной оболочки остается спорным. В частности, потребность микоплазм в холестерине свидетельствует о преобразовании их исходной оболочки.

Но каким бы путем ни образовался АБС, современный процесс должен был быть отобран из немногих вариантов, чем объясняется специфика аминокислот, пентоз (всего двух типов), существование почти универсального генетического кода и т. д., а наличие даже тех немногих его отклонений, которые установлены на сегодняшний день, можно рассматривать как доказательство существования таких вариантов исходно. Однако все эти варианты должны были возникнуть в сходных зоклетках, чем объясняется их в общем большая однородность.

Давно уже установлено, что в организме все органы и ткани обновляются постоянно, но ДНК остается неизменной, причем примеры таких неделящихся клеток, как нейроны, доказывают возможность существования геномов таких клеток такое же длительное время, как и соответствующий организм. Убедительны в этом отношении также примеры вирусов. В зоклетках РНК могла также сохраняться очень долго, хотя она мутировала. Соответственно, здесь должны были накапливаться все новые полипептиды, которые со временем разносились течением вод, впрочем, как и молекулы РНК, что приводило к обогащению последних звеньев конвейера зоклеток в основном теми элементами, которые размножались наиболее интенсивно из-за совершенствования их АБС.

Образование в зоклетке исходной клетки можно себе представить как производное взаимодействия тех элементов, которые скопились в образовавшемся здесь своеобразном микрокенозе всецело абиотического происхождения и создали смесь вирионов, катализаторов, в том числе полипептидов и органических соединений. В этой среде должен был зародиться исходный АБС, а затем первые вирусы, которые можно назвать зовирусами, состоявшими из РНК и пептидных цепей. Создание и обогащение наборов белков привели к все большему совершенствованию метаболических циклов.

Образование ДНК можно приписать ее синтезу ревертазой, которая транскрибировала РНК вирусом, создав исходный геном микрокеноза. Замечательно, что тем не менее до сих пор сохранились и вирусы с РНК, и вирионы. Появление ДНК, в особенности двухцепочной, имевшей исходно кольцевое строение, способное разрываться, значительно упростило процесс ее репликации, который оказался и гораздо сложнее и гораздо ценнее для клетки, чем репликация ее РНК, а стремление ДНК объединяться в единую молекулу должно было привести к стягиванию вокруг нее АБС, чем облегчалась ее упаковка внутри мембраны первых клеток, хотя в эти клетки многие вещества смогли проникнуть и позднее из-за проницаемости ее мембраны.

От РНК ДНК отличается многими свойствами, приобретшими большое биологическое значение, в том числе большей оседлостью, го-

гда как молекулы РНК легко странствуют, покидают свою клетку, иногда вновь возвращаясь в нее [5]. ДНК может также связываться с белками и даже служить катализатором [50].

Таким образом, уже при зарождении клетки в эоклетке должен был создаться богатый набор эовирусов и вироидов, а также всех нужных компонентов. Но отбор создавшихся, вероятно, многочисленных, вариантов, мог начаться лишь после появления первых клеток, т. е. после включения всех нужных компонентов в оболочку. Однако не все эовирусы оказались в нее включенными, что привело со временем к появлению современных вирусов, так что клеткам и вирусам можно приписать сходную давность происхождения, как это отмечено в схеме Кальвина [7, рис. 2], хотя некоторые вирусы могли образоваться и позднее [22]. Но, раз образовавшись, вирусы приобрели способность странствовать, тогда как клетки долгое время оставались гораздо более оседлыми. Замечательно также, что в клетках РНК утратила способность к воспроизводству, хотя и сохранила ее потенциально, а у вироидов, может быть, и функционально. Что же касается плазмид, которые мало отличаются от вирусов, содержащих двухцепочную ДНК [57], то они, по-видимому, появились позднее, так как их оболочка должна была создаваться из лизосом, следовательно, на более позднем этапе эволюции клетки. Такое же происхождение можно приписать половому фактору бактерий, который способен мигрировать из клетки в клетку.

Таким образом, согласно предложенной в этой статье модели, жизнь возникла в эоклетках благодаря взаимодействию нужных веществ в благоприятных для этого условиях. Однако этим тайна биопоэза не разрешается. На самом деле, до тех пор, пока не будут поняты основные функции организма на молекулярном уровне (почему клетки делятся, гаметы сливаются, как регулируется онтогенез и многое другое), заведомо невозможно предложить стройную теорию биопоэза, а лишь грубое и однобокое приближение к истине. Но какой бы эта истина ни была, в прошлом могли протекать лишь те процессы, которые доступны исследованию и сейчас, хотя возможно понимание лишь тех из них, которые уже достаточно изучены.

После последней мировой войны интерес к биопоэзу резко возрос, и в значительной мере под влиянием работ А. И. Опарина, создавшего ему мировую славу.

Вопрос о том, в какой среде возникли эоклетки, до сих пор спорный. Опарин и многие другие искали ее в примитивном океане, который якобы был меньше современного и в котором скопления органических веществ привели к образованию «первичного бульона» Холдейна. Как и Юри [68], Опарин здесь допускает концентрацию органических веществ до 10%, но крайней мере в субвитальных территориях. Однако сейчас, в особенности после признания подвижности материковых плит, первичному океану приписывают гораздо большую площадь, сходную с современной. Что же касается концентрации в нем органических веществ, то она вряд ли могла быть значительной из-за их непрочности в этих условиях [17, 20], как и фосфорных соединений

(М. Холман [17]). Также сомнительна возможность образования этих соединений в первобытной атмосфере, которая никогда не была полностью лишена кислорода из-за наличия воды на поверхности первобытной Земли.

Руттен [18], принимая не без оговорок критику Силлери «мифа о предбиологическом бульоне» и считая, что «в условиях равновесия первичный бульон не мог образоваться в обычных океанических водах» (с. 305), ищет место образования эоклеток в мелководных водоемах, что достаточно сомнительно. По его мнению, образовавшийся здесь «крепкий» бульон мог проникнуть в грунтовые воды пористых пород суши во время морских регрессий, в которых высокая концентрация органических соединений абиотического происхождения могла создаваться путем их адсорбции на глинах по схеме Бернала; неизбежное разбавление этих соединений в громадной массе наносов не учитывается. Последующие морские трансгрессии должны были приносить сюда новые соединения, периодически обогащая набор компонентов. Что же касается путей биопоэза, то они не рассматриваются, хотя указывается, что ранняя жизнь была возможной лишь на дне водоемов, на глубине от 10 до 50 м, а с повышением концентрации атмосферного кислорода дышавшие организмы заселили сначала пресноводные озера, а лишь затем соленые воды.

Эта модель напоминает модель Бернала [4], искавшего место образования АБС в скоплениях разных глин эстуарий, на которых органические вещества адсорбировались и концентрировались под слоем наносов, защищавших их от ультрафиолетовых лучей. Обе эти модели мало отличаются друг от друга и не так уж сильно от модели, предложенной нами, но лишены ряда существенных особенностей последней.

Мухин [12] считает, что высокая концентрация и длительное сохранение органических соединений могли создаваться лишь в зоне подводного вулканизма в озерах и внутренних морях, на эфемерных островах и выходах гидротерм, в особенности на ранних стадиях эволюции атмосферы, что также в некоторой мере созвучно нашей модели. На возможность подземного зарождения жизни давно уже указывал Берг [3], но лишь вскользь. Впрочем, и поиски жизни на Луне [16] и на Марсе, правда, тщетные, были направлены на изучение грунта, хотя в ней воды не обнаружено.

Иногда для оправдания предположения о биопоэзе в океане, ссылаются на мнимое сходство в концентрациях солей в нем и в клетке, но в обоих случаях эта концентрация достаточно изменчива [65].

Все организмы нуждаются в постоянном поступлении энергии извне. Возможность получения нужной энергии от радиоактивных вод выдвигалась издавна, в частности Берналом, но в дальнейшем он от нее отказался [4], считая, что лишь солнце могло служить достаточным источником энергии для биопоэза, как допускается иногда и сейчас. Но обычно таким источником считают АТФ, хотя трудно допустить постоянство его поступления в эоклетку исходно, а также наличие связанного с ним метаболического цикла в эоклетках. Радиоактивные воды, наоборот, отвечают, этим требованиям, тем более что они обладают

спектром разных радиаций высокой химической активности. Правда, белки и нуклеиновые кислоты чувствительны к этой радиации, что как раз и побудило Бернала считать непригодным в данном случае этот источник энергии, но более вероятно, что именно эта чувствительность содействовала повышенной мутабельности, конечно, там, где интенсивность радиации была достаточно низкой. Что же касается потребности клетки в энергии, то для синтеза РНК она необходима в незначительных количествах, а для синтеза белков нужную энергию могли поставлять уже некоторые фосфорные соединения, по крайней мере с тех пор, как в эоцелтках появились нуклеотиды. Но вопрос об исходном источнике энергии окончательно не решен.

Спор о биопоэзе давно уже вылился в два направления. Одно из них ищет решение вопроса в обособленных структурах — «пробионтах» Опарина [14], «микросферах» Фокса [20], «микрoгранулах и мариомах» Янагава [17], «реголитах» Меклера [11], пузырьках Голдейкера, «плазмогенах» и «джейвану» [8], — но, как правильно указывал Ленинджер [9], не объясняет возникновения АБС и вызывает много возражений, приведенных выше. Теория Опарина была выдвинута еще когда об этом аппарате ничего известно не было, позднее она оспаривалась, в частности, Берналом [4], но Опарин не пробовал ни отбечать на критику, ни предлагать сколько-нибудь новый вариант. Ленинджеру Фокс ответил утверждением, что перенос информации осуществляется не только от нуклеиновой кислоты, но и в обратном направлении и что белки способны воспроизводиться, хотя до сих пор эти предположения вызывают много возражений. Сейчас лишь доказано, что некоторые участки пептидных цепей способны воспроизводиться аутокаталитически, но возможность воспроизводства целостных молекул белка очень сомнительна [21], хотя и сохраняет сторонников [8, 11].

В 1967 г. Меклером [55] была предложена модель синтеза антигена на матрице антигена с образованием соответствующей иРНК. Сначала эта модель нашла сторонников [28], но сейчас, в свете новых данных о строении антигенов, синтез которых приписывают деятельности подвижных блоков нуклеотидов, она вряд ли приемлема.

Другое направление, часто называемое геной гипотезой, исходит из представлений Т. Г. Моргана, который уже в 1927 г. видел в гене прообраз живого. В дальнейшем это направление разрабатывалось Мёллером [56] и Холдейном [42 и ряд более поздних работ], которые, однако, таким прообразом считали вирус. Сейчас оно продолжает развиваться Криком [20] и др., обсуждалось и в СССР. Исходно слабым местом служило допущение о возможности образования такого прообраза лишь как чрезвычайно редкой случайности, которую Опарин не без основания считал невероятной. В дальнейшем были выдвинуты разные гипотезы, в том числе вариант, согласно которому жизнь появилась без участия белков, в другом варианте рибосомы, состоящие лишь из РНК, синтезировали белки без посредства тРНК. Недавно [12] была предложена модель сопряженного синтеза молекул РНК и белков катализирующих белков, однако сейчас выяснилось, что РНК мо-

жет воспроизводиться аутокаталитически [39], остается уточнить, насколько эта модель приемлема для вирусов.

Согласно предложенной в этой статье модели, сначала образовался АБС, а затем лишь клеточная мембрана, как это допускают Бернал [4] и ряд других ученых. Но другие, Опарин и Фокс, считают обязательной обратную последовательность, что, впрочем, неизбежно вытекает из их представлений о зарождении жизни в «первичном бульоне» Холдейна. Однако трудно себе представить возможность накопления в замкнутой системе или, по терминологии Опарина, в «фазовообособленном пробииоте» необходимого набора разнообразнейших органических соединений, их сохранения здесь длительное время и образования в них АБС, а также возможность постоянного и достаточного притока в него энергии любого типа, кроме солнечной. Еще труднее понять, откуда этот пробииот мог получить нужное количество фосфорных соединений, так как в воде фосфор обычно присутствует в ничтожном количестве, а пробииоты вряд ли могли существовать очень долго. Поэтому гораздо правдоподобнее приписать эоклеткам такое строение, которое позволяло бы поступление в них веществ и энергии длительное время вплоть до образования АБС без наличия клеточной мембраны. Можно также напомнить, что все организмы представляют открытые системы, через которые постоянно проходит поток веществ, что побуждает предложить соответствующую модель и для эоклетки. В биопоззе менее ясна возможная роль образования мембран, так как во всех клетках строение оболочки неизмеримо сложнее, чем в коанерватах, как, впрочем, в любых мембранах абиотического происхождения. Наконец, многие биологи предполагают, что не клетки возникли из вирусов, а наоборот, вирусы возникли из клеток, как и вирионы, тогда как мы придерживаемся здесь симбиотических взглядов, которые сегодня выглядят достаточно убедительными.

Хотя тайна биопозза вряд ли когда-нибудь будет разгадана полностью, уже сейчас представляется очевидной обязательность зарождения жизни лишь в такой среде, которая обладала исключительно богатым и разнообразным химизмом. Поскольку доказано, что все вещества, необходимые для биопозза, могли образоваться на примитивной Земле абиотическим путем, основным очередным вопросом является не их происхождение, а возможные пути их исключительно высокой концентрации в определенных точках, названных нами эоклетками.

Все предложенные до сих пор модели биопозза сводятся к описанию каких-то фазово-обособленных структур, хотя ни одна из них не объясняет возможности возникновения в этих структурах нужной концентрации громадного набора необходимых компонентов. В свете изложенных выше соображений такие условия могли возникнуть лишь в системе, постоянно обогащаемой путем притока извне нужных веществ и обладающей фильтрами, способными так или иначе подвергнуть эти вещества некоторому отбору. Так как такая система вряд ли мыслима в какой-либо из предложенных до сих пор моделей, в этой статье защищается предположение о подземном образовании эоклетки, через которую просачивались воды низкой радиоактивности. Что же

касается образования исходного АБС, то на современном уровне наших знаний возможны лишь некоторые догадки, а полноценное решение вопроса вряд ли будет возможным иначе, чем экспериментальным путем, когда будет лучше изучен синтез биополимеров, в особенности тех, которые содержат пептидные цепи, создаваемые сейчас в клетках без помощи матрицы.

Согласно предложенной в этой статье модели, в эоклетке жизнь возникла с момента появления в ней эовирусов, но они стали живыми лишь в ней и теряли жизнеспособность с момента выхода из нее, временно или окончательно. Таким образом, жизнь возникла как «мигающее» состояние материи и приобрела постоянство лишь после образования первой клетки. Замечательно, что и современные вирусы, происходящие от эовирусов, сохранили свой исходный тип существования. Но однородность строения ДНК как у вирусов, так и у всех организмов создала возможность ее слияния в эоклетках и образования исходного клеточного генома.

ЛИТЕРАТУРА

1. Энгельс Ф. Антидюринг 1941
2. Альштейн А. Д., Каверин Н. В. Ж. Всесоюз. хим. об-ва им. Д. И. Менделеева, 25, 4, 383—389, 1980.
3. Берг Л. С. Природа, 2, 43—47, 1949.
4. Бернал Дж. Возникновение жизни, М., 1969.
5. Вольс П. Биохимия клеточного цикла, М., 1979.
6. Жакоб Ф., Бреннер С., Кузин Ф. В кн. «Синтез и структура нуклеиновых кислот», М., 321—368, 1966.
7. Кальвин М. Химическая эволюция, М., 1971.
8. Кенyon Д., Стейнман Г. Биохимическое предопределение, М., 1972.
9. Лекинджер А. Биохимия, М., 1976.
10. Медди Э. Биохимические исследования мембран, М., 1979.
11. Меклер Л. Б. Ж. Всесоюз. хим. об-ва им. Д. И. Менделеева, 25, 4, 460—473, 1980.
12. Мухин Л. М. Ж. Всесоюз. хим. об-ва им. Д. И. Менделеева, 25, 4, 412—418, 1980.
13. Овчинников Ю. А., Иванов П. Т., Шкроб А. М. Мембранно-активные комплексы, М., 1974.
14. Опарин А. И. Возникновение жизни на Земле, М., 1957.
15. Опарин А. И. Ж. Всесоюз. хим. об-ва им. Д. И. Менделеева, 25, 3, 246—251, 1980.
16. Поннаперума С. Происхождение жизни, М., 1977.
17. Происхождение жизни и эволюционная биохимия, М., 1975.
18. Рутген М. Происхождение жизни, М., 1977.
19. Сборка предбиологических и биологических структур, М., 1982.
20. Фокс С., Доле К. Молекулярная эволюция и возникновение жизни, М., 1975.
21. Эгген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул, М., 1973.
22. Agol V. I. Origin of Life, 7, 1, 109, 1976.
23. Barghorn E. S. Sci. Americ., 224, 5, 30—42, 1971.
24. Braslow R. Science, 218, 4572, 532—537, 1982.
25. Burgues A. W. J. Thor. Biol., 96, 1, 21—38, 1982.
26. Cloud I., Glaesner M. F. Science, 217, 4562, 793—792, 1982.
27. Comita P. B., Gagosian R. B. Science, 222, 4630, 1329—1331, 1983.
28. Cook N. D. J. Theor. Biol., 64, 1, 113—136, 1977.
29. Craig M., Clothiers D. M., Doty P. J. Mol. Biol., 62, 383—401, 1971.
30. Crick F. H. C. J. Mol. Biol., 38, 367—376, 1968.
31. Crick F., Brenner S., Klug A., Piezzen K. G. Origin of Life, 7, 389—397, 1976.
32. Crothers D. M. J. Mol. Biol., 162, 2, 379—382, 1982.

33. *Crothers D. M., Seno T., Soll D. G.* Proc. Natl Acad. Sci. U. S. A., 69, 3063-3067, 1972.
34. *Dickson R. E.* Sci. Amer., 239, 2, 62-78, 1978.
35. *Eigen M.* Naturwissenschaften, 58, 465-523, 1971.
36. *Eigen M., Gardiner W., Schuster P., Winkler-Oswalttsch R.* Sci. Americ., 241, 2, 88-118, 1981.
37. *Eigen M., Pörschke D.* J. Mol. Biol., 53, 123-141, 1970.
38. *Eigen M., Schuster P.* Naturwissenschaften, 65, 7-41, 311-369, 1978.
39. *Eigen M., Winkler-Oswalttsch R.* Naturwissenschaften, 68, 282-292, 1981.
40. *Grosjean H. J., de Henau S., Crothers D. M.* Proc. Natl Acad. Sci. U. S. A., 78, 4294-4298, 1978.
41. *Grosjean H. J., Soll D. G., Crothers D. M.* J. Mol. Biol., 103, 499-510, 1976.
42. *Haldane J. B. S.* Rationalists Annual, 148, 1929.
43. *Henderson E., Oakes M., Clark M. W. et al.* Science, 223, 510-512, 1984.
44. *Horfield J.* Proc. Natl Acad. Sci. U. S. A., 75, 4334-4338, 1978.
45. *Kandler edit.* Archaeobacteria, Fischer, N.-Y., 1982.
46. *Katschalsky A.* Naturwissenschaften, 60, 5, 215-220, 1973.
47. *Kolata Bart.* China Science, 221, 1605, 40-42, 1983.
48. *Lovinson R., Spiegelman S.* Proc. Natl Acad. Sci. U. S. A., 60, 866, 1968.
49. *Lewin R.* Science, 222, 4630, 1313-1315, 1983.
50. *Lewin R.* Science, 223, 4633, 266-267, 1984.
51. *Lohman L., Bridson P. K., Orgel L. E.* Science, 208, 4451, 1464-1465, 1980.
52. *MacCarthy B. J., Hollard J. J., Buck C. A.* Cold Spring Harbour Symp., 31, 683-691, 1966.
53. *Mandelkern M., Dattagupta N., Crothers D. M.* Proc. Natl Acad. Sci. U. S. A., 78, 4294-4298, 1981.
54. *Mayr E.* Sci. Americ., 239, 3, 39-47, 1978.
55. *Mekler L. B.* Nature, 215, 481, 1967.
56. *Mueller H. J.* Proc. Congr. Plant Physiol., 1, 897, 1929.
57. *Novick R. P.* Sci. Americ., 243, 6, 77-90, 1980.
58. *Orgel L. E.* J. Mol. Biol., 38, 381-393, 1968.
59. *Pörschke D.* In: Chemical Relaxation in Molec. Biol. Springer, Heidelberg, 191, 1977.
60. *Rogers H. J., Perkins H. R., Ward J. B.* Microbial Cell Walls and Membranes, Hall, Lond., N.-Y., 1980.
61. *Spirin A. S.* Origins of Life, 7, 1, 109-118, 1976.
62. *Urey H.* The Planets. Yale Univ. Press, New Haven (Conn.), 1952.
63. *Woese C. R.* Proc. Natl Acad. Sci. U. S. A., 51, 552, 1956.
64. *Woese C. R.* The genetic Code. Harpor Row, N.-Y., Evanston, Lond., 1967.
65. *Yancey P. H. et al.* Science, 217, 1566, 1214, 1217, 1982.
66. *Zimmer R. L., Woelcott R. M.* Science, 220, 4593, 208-210, 1983.

Поступило 25.XI 1986 г.