

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ  
БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ**

**«ВЯТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

Биологический факультет

Кафедра микробиологии

Е. А. БЕССОЛИЦЫНА

**СПЕЦГЛАВЫ БИОХИМИИ**

**Конспект лекций**

**Модуль 4**

**Биохимические механизмы эволюции**

Учебно-методическое пособие

Киров

2011

УДК

К

Допущено к изданию методическим советом биологического факультета ФГБОУ ВПО «ВятГУ» в качестве учебно-методического пособия для студентов направления 020400.62 «Биология» всех профилей подготовки, всех форм обучения

Рецензент

доцент кафедры биотехнологии ФГБОУ ВПО «ВятГУ»,

кандидат биологических наук

О. Н. Шуплецова

**Бессолицына Е. А.**

К

Спецглавы биохимии конспект лекций модуль 4 «Биохимические механизмы эволюции»: учебно-методическое пособие / Е. А. Бессолицына – Киров: ФГБОУ ВПО «ВятГУ», 2011. – 29 с.

УДК

Учебно-методическое пособие предназначено для студентов направления 020400.62 «Биология» всех профилей подготовки, всех форм обучения для изучения дисциплины «Спецглавы биохимии».

Тех. редактор Е. В. Кайгородцева

© ФГБОУ ВПО «ВятГУ», 2011

## **Происхождение жизни на Земле**

Каждый биолог мечтает внести свою лепту в теорию эволюции. Биохимики далеко не исключение, но если зоологи могут увидеть хотя бы кости рога, и копыта а ботаники отпечатки листьев, споры. Но найти материальные свидетельства древнего гликолиза причем сравнивая современные организмы между собой биохимики понимают что есть процессы сходные и у археобактерий и у человека и других организмов значит ли это что природа создала эти процессы разово и они передавались входе эволюции неизменно ответа, нет. Кроме того ученые замахнулись на **АКТ ТВОРЕНИЯ** то есть происхождение Жизни. Ведь именно тогда произошло возникновение базовых биохимических процессов то есть синтез макромолекул и их полное копирование, но прежде чем создать биомолекулы необходимо выяснить из чего и как они могли возникнуть.

Существует три основных группы теорий происхождения жизни:

- креационизм;
- панспермия;
- материалистические.

### **Креационизм и панспермия**

Креационизм — это группа теорий, предполагающих, что все живое было создано высшими божественными силами. Это теологические теории, скорее философские, чем биологические. Не смотря на всю свою стройность и логичность научных и экспериментальных доказательств не имеют.

Панспермия — это группа теорий, предполагающих, что жизнь на нашу планету была занесена из космоса. Имеется масса вариантов этих теорий, а также множество сторонников, также не имеет ни каких экспериментальных и научных доказательств.

## **Материалистические теории**

Материалистические теории предполагают, что жизнь зародилась на Земле в результате постепенной эволюции. Сначала химической когда из простейших неорганических молекул абиогенно синтезировались простые биологические мономеры, затем из них абиогенно синтезировались первые биологические полимеры, которые эволюционировали, образуя комплексы, из которых потом образовались первые клетки.

Теории не всегда логичны, имеют множество белых пятен и нестыковок, но имеется достаточно большое количество экспериментальных доказательств и эти теории базируются на физических и химических законах природы. И именно эти теории будут рассмотрены подробно.

Но прежде чем их рассматривать необходимо представить условия в которых все происходило. Конечно это только догадки, но они базируются на физических и геологических исследованиях.

### **Как выглядела первобытная Земля?**

Перенесемся на 4 млрд лет назад. Атмосфера не содержит свободного кислорода, он находится только в составе окислов. Почти никаких звуков, кроме свиста ветра, шипения извергающейся с лавой воды и ударов метеоритов о поверхность Земли. Ни растений, ни животных, ни бактерий. Может быть, так выглядела Земля, когда на ней появилась жизнь? После того как Земля достигла более или менее современных размеров и структуры, а большая часть первичной атмосферы была утрачена, в результате дегазации (вулканизм, гидротермальные и родственные им процессы) образовалась новая, вторичная атмосфера. Обычно полагают, что процесс дегазации был постепенным, но, по теории Зингера, резкое нагревание привело к быстрому высвобождению газа. Сила гравитации была уже значительной, и Земля смогла в основном удержать вторичную атмосферу. Но вторичная атмосфера возникла не только в результате дегазации, а также в результате улетучивания с Земли легких газов, а позднее в результате активности живых организмов. Некоторые считают, что вначале вторичная атмосфера помимо паров воды содержала частично и другие

летучие гидриды (метан, аммиак) и сам водород. Эта атмосфера была восстановительной. Возможно, в ней были также двуокись углерода и азот. По мнению некоторых других авторов, вторичная атмосфера с самого начала была почти лишена  $\text{CH}_4$  и  $\text{NH}_3$ . Эти авторы считают, что атмосфера помимо  $\text{H}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  в основном состояла из  $\text{CO}_2$ ,  $\text{CO}$  и  $\text{N}_2$ . Экзергоническая реакция и другие подобные реакции не могли идти быстро. Конечно, даже атмосфера с преобладанием  $\text{CO}_2$  была восстановительной, пока в ней присутствовали  $\text{CO}$  и  $\text{H}_2$ . Атмосферу, которая состояла только из  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{N}_2$ , но не содержала  $\text{O}_2$  и которая появилась, вероятно, только позже, можно назвать нейтральной. Компромиссное решение, во многом поддерживаемое количественными данными, предложил Холленд. Он считает, что, пока в верхней части мантии, близко к коре, присутствовало элементарное железо, в атмосфере преобладали метан,  $\text{H}_2$  и в меньшей степени  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{H}_2\text{S}$  и  $\text{NH}_3$ . Запасы металлического  $\text{Fe}$  все время восстанавливали газы, вырывающиеся на поверхность. Только после того, как завершилось образование железного ядра, возможно через 0,5 млрд. лет после образования Земли, место  $\text{CH}_4$ ,  $\text{H}_2$  и  $\text{NH}_3$  постепенно заняли  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  и  $\text{N}_2$ . Вполне вероятно, что вулканы еще долгое время продолжали выделять восстанавливающие газы, поэтому в атмосфере содержалось небольшое, но постоянное количество гидридов.

Давление  $\text{CO}_2$ , по-видимому, никогда не было особенно большим, иначе кислые моря гораздо сильнее корродировали бы горные породы, чем это произошло на самом деле. Юри предположил, что реакция  $\text{CO}_2$  с силикатами в присутствии воды предотвращала накопление  $\text{CO}_2$  («равновесие Юри»). Здесь под  $\text{CaSiO}_3$  надо понимать разнообразные силикаты. Равновесия всегда были сильно сдвинуты вправо. В океанах, которые в то время, вероятно, содержали довольно много кремния, постепенно мог выпадать осадок  $\text{CaCO}_3$ .

Из верхних слоев атмосферы, горячей экзосферы, был утрачен свободный водород. К сожалению, скорость его утечки не известна даже приблизительно. Предполагают, что из-за высокой теплопроводности и высокой излучающей способности в инфракрасных лучах гравитационная

потеря водорода из ранней метаново-водородной атмосферы шла гораздо медленнее, чем из современной атмосферы, в которой преобладают  $N_2$  и  $O_2$ . Но независимо от скорости утечки водорода наверняка вместе с первичным водородом терялся и тот, который возникал заново при разложении гидридов (включая  $CH_4$ ,  $NH_3$  и  $H_2O$ ) ультрафиолетовым светом. Какова бы ни была история атмосферы в очень ранние времена, отношение кислород: водород в атмосфере постепенно повышалось. Все же атмосфера еще долгое время оставалась восстановительной. Этот факт имел решающее значение для химической эволюции и определил путь ранней биологической эволюции. После возникновения жизни содержание  $H_2$  должно было увеличиваться благодаря брожению. Такое увеличение наблюдается и сейчас в ограниченных частях биосферы. Весь кислород, освобождавшийся под действием света, тут же соединялся с восстановленными компонентами коры, включая гидриды, сульфиды и двухвалентное железо. Атмосфера оставалась бескислородной. Живые организмы оказали решающее влияние на состав земной атмосферы в отношении кислорода, азота и двуокиси углерода. Жизнь оказалась мощным фактором, поддерживающим гомеостаз. В небольшом количестве во вторичной атмосфере все время содержался гелий-4, постоянно образующийся при распаде. Но большая часть этого радиогенного гелия, как и свободный водород, была утрачена. Об  $40Ar$ , который сохранился в атмосфере, мы уже говорили. Возможно, здесь пора извиниться перед читателем за то, что в этой книге не обсуждаются изотопные эффекты. Благодаря им палеобиология получила важные и нередко странные результаты, но автору кажется, что время для включения этих данных в книгу такого рода еще не пришло. *Ab initio* значение этих данных и источники ошибок должен был бы обсудить кто-нибудь из ведущих экспериментаторов в этой области. Напомним, что измеряемые изотопные эффекты определяются не только природой соответствующей химической реакции и температурой, но и тем, в какой степени эта реакция в данных условиях могла завершиться. Кроме того, есть трудно оценимые тривиальные источники ошибок. И все же мы с сожалением оставляем этот

важный источник информации за рамками книги. Хотя эта проблема издавна волнует многих исследователей, их мнения на этот счет сильно различаются. Об условиях на Земле того времени могли бы свидетельствовать горные породы, но они давно разрушились в результате геологических процессов и перемещений земной коры.

### **В каких условиях зарождалась жизнь?**

Как считает известный специалист в области проблемы возникновения жизни Стэнли Миллер, о возникновении жизни и начале ее эволюции можно говорить с того момента, как органические молекулы самоорганизовывались в структуры, которые смогли воспроизводить самих себя. Но это порождает другие вопросы: как возникли эти молекулы; почему они могли самовоспроизводиться и собираться в те структуры, которые дали начало живым организмам; какие нужны для этого условия? Согласно одной из гипотез жизнь началась в кусочке льда. Хотя многие ученые полагают, что присутствующий в атмосфере углекислый газ обеспечивал поддержание тепличных условий, другие считают, что на Земле господствовала зима. При низкой температуре все химические соединения более стабильны и поэтому могут накапливаться в больших количествах, чем при высокой температуре. Занесенные из космоса осколки метеоритов, выбросы из гидротермальных источников и химические реакции, происходящие при электрических разрядах в атмосфере, были источниками аммиака и таких органических соединений, как формальдегид и цианид. Попадая в воду Мирового океана, они замерзали вместе с ней. В ледяной толще молекулы органических веществ тесно сближались и вступали во взаимодействия, которые приводили к образованию глицина и других аминокислот. Океан был покрыт льдом, который защищал вновь образовавшиеся соединения от разрушения под действием ультрафиолетового излучения. Этот ледяной мир мог растаять, например, при падении на планету огромного метеорита. Чарлз Дарвин и его современники полагали, что жизнь могла возникнуть в водоеме. Этой точки зрения многие ученые придерживаются и в настоящее время. В замкнутом и сравнительно

небольшом водоеме органические вещества, приносимые впадающими в него водами, могли накапливаться в необходимых количествах. Затем эти соединения еще больше концентрировались на внутренних поверхностях слоистых минералов, которые могли быть катализаторами реакций. Например, две молекулы фосфатальдегида, встретившиеся на поверхности минерала, реагировали между собой с образованием фосфорилированной углеводной молекулы – возможного предшественника рибонуклеиновой кислоты. А может быть, жизнь возникла в районах вулканической деятельности? Непосредственно после образования Земля представляла собой огнедышащий шар магмы. При извержениях вулканов и с газами, высвобождавшимися из расплавленной магмы, на земную поверхность выносились разнообразные химические вещества, необходимые для синтеза органических молекул. Так, молекулы угарного газа, оказавшись на поверхности минерала пирита, обладающего каталитическими свойствами, могли реагировать с соединениями, имевшими метильные группы, и образовывать уксусную кислоту, из которой затем синтезировались другие органические соединения. Впервые получить органические молекулы – аминокислоты – в лабораторных условиях, моделирующих те, что были на первобытной Земле, удалось американскому ученому Стэнли Миллеру в 1952 г. Тогда эти эксперименты стали сенсацией, и их автор получил всемирную известность. В настоящее время он продолжает заниматься исследованиями в области предбиотической (до возникновения жизни) химии в Калифорнийском университете. Установка, на которой был осуществлен первый эксперимент, представляла собой систему колб, в одной из которых можно было получить мощный электрический разряд при напряжении 100 000 В. Миллер заполнил эту колбу природными газами – метаном, водородом и аммиаком, которые присутствовали в атмосфере первобытной Земли. В колбе, расположенной ниже, было небольшое количество воды, имитирующей океан. Электрический разряд по своей силе приближался к молнии, и Миллер ожидал, что под его действием образуются химические соединения, которые, попав затем в воду, прореагируют друг с



другом и образуют более сложные молекулы. Результат превзошел все ожидания. Выключив вечером установку и вернувшись на следующее утро, Миллер обнаружил, что вода в колбе приобрела желтоватую окраску. То, что образовалось, оказалось бульоном из аминокислот – строительных блоков белков. Таким образом этот эксперимент показал, как легко могли образоваться первичные ингредиенты живого. Всего-то и нужны были – смесь газов, маленький океан и небольшая молния. Другие ученые склонны считать, что древняя атмосфера Земли отличалась от той, которую моделировал Миллер, и состояла, скорее всего, из углекислого газа и азота. Используя эту газовую смесь и экспериментальную установку Миллера, химики попытались получить органические соединения. Однако их концентрация в воде была такой ничтожной, как если бы растворили каплю пищевой краски в плавательном бассейне. Естественно, трудно себе представить, как могла возникнуть жизнь в таком разбавленном растворе. Если действительно вклад земных процессов в создание запасов первичного органического вещества был столь незначителен, то откуда оно вообще взялось? Может быть, из космоса? Астероиды, кометы, метеориты и даже частицы межпланетной пыли могли нести на себе органические соединения, включая аминокислоты. Эти внеземные объекты могли обеспечить попадание в первичный океан или небольшой водоем достаточного для зарождения жизни количества органических соединений. Последовательность и временной интервал событий, начиная от образования первичного органического вещества и кончая появлением жизни как таковой, остается и, наверное, навсегда останется загадкой, волнующей многих исследователей, равно как и вопрос, что собственно, считать жизнью. В настоящее время существует несколько научных определений жизни, но все они не точны. Одни из них настолько широки, что под них попадают такие неживые объекты, как огонь или кристаллы минералов. Другие – слишком узки, и в соответствии с ними мулы, не дающие потомства, не признаются живыми. В течение многих лет ученые полагали, что жизнь вряд ли могла возникнуть и развиваться в тот период, когда Земля постоянно подвергалась

столкновениям с большими кометами и метеоритами, а завершился этот период примерно 3,8 млрд лет тому назад. Однако недавно в самых древних на Земле осадочных породах, найденных в юго-западной части Гренландии, были обнаружены следы сложных клеточных структур, возраст которых составляет по крайней мере 3,86 млрд лет. Значит, первые формы жизни могли возникнуть за миллионы лет до того, как прекратилась бомбардировка нашей планеты крупными космическими телами. Но тогда возможен и совсем другой сценарий.

Самой распространенной теорией возникновения Жизни на Земле в СССР была теория Опарина. В Западных странах к креационизму относятся если не с почтением, то и не отвергают как полную чушь (свобода вероисповедания в чистом виде.)

### **Белково-коацерватная теория Опарина**

Пожалуй, первая научная, хорошо продуманная теория происхождения жизни абиогенным путем была предложена биохимиком А.И. Опариним еще в 20-х годах прошлого века. Теория базировалась на представлении, что все начиналось с белков, и на возможности в определенных условиях спонтанного химического синтеза мономеров белков - аминокислот - и белковоподобных полимеров (полипептидов) абиогенным путем. Публикация теории стимулировала многочисленные эксперименты в ряде лабораторий мира, показавшие реальность такого синтеза в искусственных условиях. Теория быстро стала общепринятой и необыкновенно популярной. Основным ее постулатом было то, что спонтанно возникавшие в первичном "бульоне" белковоподобные соединения объединялись в коацерватные капли - обособленные коллоидные системы (золи), плавающие в более разбавленном водном растворе. Это давало главную предпосылку возникновения организмов - обособление некой биохимической системы от окружающей среды, ее компартментализацию. Так как некоторые белковоподобные соединения коацерватных капель могли обладать каталитической активностью, то появлялась возможность прохождения биохимических реакций синтеза внутри



**Рисунок 1: Схематическое представление пути происхождения жизни согласно белково-коацерватной теории А.И. Опарина**

капель - возникало подобие ассимиляции, а значит, роста коацервата с последующим его распадом на части - размножением. Ассимилирующий, растущий и размножающийся делением коацерват рассматривался как прообраз живой клетки.

Все было хорошо продумано и научно обосновано в теории, кроме одной проблемы, на которую долго закрывали глаза почти все специалисты в области происхождения жизни. Если спонтанно, путем 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.

Еще одним важным недостатком белково-коацерватной теории является отсутствие возникновения в коацерватах нуклеиновых кислот. Но на момент

создания теории об их функциях было не известно. Но в настоящее время это известно, но пересмотреть теорию с учетом новых знаний не удалось.

Поэтому была создана другая теория — теория РНК мира.

### **Теория РНК мира**

Мультифункциональность РНК. Суммирование и обзор знаний о функциях РНК позволяют говорить о необыкновенной многофункциональности этого полимера в живой природе. Можно дать следующий список основных известных функций РНК.

- Генетическая репликативная функция: структурная возможность копирования (репликации) линейных последовательностей нуклеотидов через комплементарные последовательности. Функция реализуется при вирусных инфекциях и аналогична главной функции ДНК в жизнедеятельности клеточных организмов - редупликации генетического материала.

- Кодировочная функция: программирование белкового синтеза линейными последовательностями нуклеотидов. Это та же функция, что и у ДНК. И в ДНК, и в РНК одни и те же триплеты нуклеотидов кодируют 20 аминокислот белков, и последовательность триплетов в цепи нуклеиновой кислоты есть программа для последовательной расстановки 20 видов аминокислот в полипептидной цепи белка.

- Структурообразующая функция: формирование уникальных трехмерных структур. Компактно свернутые молекулы малых РНК принципиально подобны трехмерным структурам глобулярных белков, а более длинные молекулы РНК могут образовывать и более крупные биологические частицы или их ядра.

- Функция узнавания: высокоспецифические пространственные взаимодействия с другими макромолекулами (в том числе белками и другими РНК) и с малыми лигандами. Эта функция, пожалуй, главная у белков. Она основана на способности полимера сворачиваться уникальным образом и формировать специфические трехмерные структуры. Функция узнавания является базой специфического катализа.

- Каталитическая функция: специфический катализ химических реакций рибозимами. Данная функция аналогична энзиматической функции белков-ферментов.

В целом РНК предстает перед нами столь удивительным полимером, что, казалось бы, ни времени эволюции Вселенной, ни интеллекта Творца не должно было бы хватить на ее изобретение. Как можно было видеть, РНК способна выполнять функции обоих принципиально важных для жизни полимеров - ДНК и белков. Неудивительно, что перед наукой и встал вопрос: а не могло ли возникновение и самодостаточное существование мира РНК предшествовать появлению жизни в ее современной ДНК-белковой форме?

Мир РНК как предшественник современной жизни. Накопление знаний о генетическом коде, нуклеиновых кислотах и биосинтезе белков привело к утверждению принципиально новой идеи о ТОМ, что все начиналось 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, то есть воспроизводимыми молекулами, повторяющими свою специфическую микроструктуру в поколениях.

По ряду соображений именно РНК, а не ДНК, могла представлять собой первичный генетический материал.

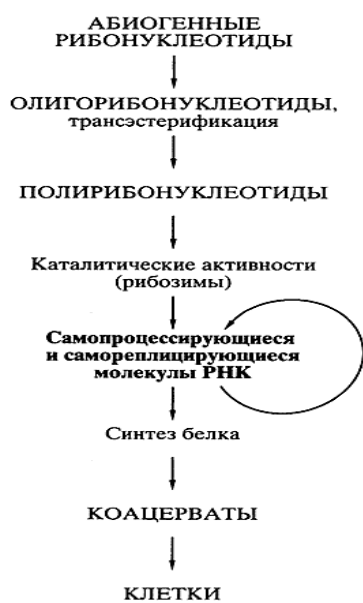
Во-первых, и в химическом синтезе, и в биохимических реакциях рибонуклеотиды предшествуют дезоксирибонуклеотидам; дезоксирибонуклеотиды - продукты модификации рибонуклеотидов.

Во-вторых, в самых древних, универсальных процессах жизненного метаболизма широко представлены именно рибонуклеотиды, а не

дезоксирибонуклеотиды, включая основные энергетические носители типа рибонуклеозид-полифосфатов (АТФ и т.п.).

В-третьих, репликация РНК может происходить без какого бы то ни было участия ДНК, а механизм редупликации ДНК даже в современном живом мире требует обязательного участия РНК-затравки в инициации синтеза цепи ДНК.

В-четвертых, обладая всеми теми же матричными и генетическими функциями, что и ДНК, РНК способна также к выполнению ряда функций, присущих белкам, включая катализ химических реакций. Таким образом, имеются все основания рассматривать ДНК как более позднее эволюционное приобретение - как модификацию РНК, специализированную для выполнения функции воспроизведения и хранения уникальных копий генов в составе клеточного генома без непосредственного участия в биосинтезе белков.



**Рисунок 2:**  
**Возможная схема**  
**возникновения мира**  
**РНК.**

После того как были открыты каталитически активные РНК, идея первичности РНК в происхождении жизни получила сильнейший толчок к развитию, и была сформулирована концепция самодостаточного мира РНК, предшествовавшего современной жизни.

Абиогенный синтез рибонуклеотидов и их ковалентное объединение в олигомеры и полимеры типа РНК могли происходить приблизительно в тех же условиях и в той же химической обстановке, что постулировались для образования аминокислот и полипептидов. Недавно А.Б. Четверин с сотрудниками (Институт белка РАН)

экспериментально показали, что по крайней мере некоторые полирибонуклеотиды (РНК) в обычной водной среде способны к спонтанной рекомбинации, то есть обмену отрезками цепи, путем транс-эстерификации. Обмен коротких отрезков цепи на длинные, должен приводить к удлинению полирибонуклеотидов (РНК), а сама подобная рекомбинация способствовать

структурному многообразию этих молекул. Среди них могли возникать и каталитически активные молекулы РНК.

Даже крайне редкое появление единичных молекул РНК, которые были способны катализировать полимеризацию рибонуклеотидов или соединение (сплайсинг) олигонуклеотидов на комплементарной цепи как на матрице, означало становление механизма репликации РНК. Репликация самих РНК-катализаторов (рибозимов) должна была повлечь за собой возникновение самореплицирующихся популяций РНК. Продуцируя свои копии, РНК размножались. Неизбежные ошибки в копировании (мутации) и рекомбинации в самореплицирующихся популяциях РНК создавали все большее разнообразие этого мира. Таким образом, предполагаемый древний мир РНК - это "самодостаточный биологический мир, в котором молекулы РНК функционировали и как генетический материал, и как энзимоподобные катализаторы".

Возникновение биосинтеза белка. Далее на основе мира РНК должно было происходить становление механизмов биосинтеза белка, появление разнообразных белков с наследуемой структурой и свойствами, компартиментализация систем биосинтеза белка и белковых наборов, возможно, в форме коацерватов и эволюция последних в клеточные структуры - живые клетки. Проблема перехода от древнего мира РНК к современному белок-синтезирующему миру - наиболее трудная даже для чисто теоретического решения. Возможность абиогенного синтеза по-липептидов и белковоподобных веществ не помогает в решении проблемы, так как не просматривается никакого конкретного пути, как этот синтез мог бы быть сопряжен с РНК и подпасть под генетический контроль. Генетически контролируемый синтез полипептидов и белков должен был развиваться независимо от первичного абиогенного синтеза, своим путем, 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. Представляю свою версию процесса эволюции и специализации РНК, ведущего к возникновению аппарата биосинтеза белка, но и она не претендует на законченность. Предлагаемая гипотетическая схема содержит два существенных момента, кажущихся принципиальными.

Во-первых, постулируется, что абиогенно синтезируемые олигорибонуклеотиды активно рекомбинировали посредством механизма спонтанной неэнзиматической трансэстерификации, приводя к образованию удлиненных цепей РНК и давая начало их многообразию. Именно этим путем в популяции олигонуклеотидов и полинуклеотидов и могли появиться как каталитически активные виды РНК (рибозимы), так и другие виды РНК со специализированными функциями. Более того, неэнзиматическая рекомбинация олигонуклеотидов, комплементарно связывающихся с полинуклеотидной матрицей, могла обеспечить сшивание (сплайсинг) фрагментов, комплементарных этой матрице, в единую цепь. Именно таким способом, а не катализируемой полимеризацией моонуклеотидов, могло осуществляться первичное копирование (размножение) РНК. Разумеется, если появлялись рибозимы, обладавшие полимеразной активностью, то эффективность (точность, скорость и продуктивность) копирования на комплементарной матрице должна была значительно возрасти. Второй принципиальный момент в моей версии состоит в том, что первичный аппарат биосинтеза белка возник на базе нескольких видов специализированных РНК до появления аппарата энзиматической (полимеразной) репликации генетического материала - РНК и ДНК. Этот первичный аппарат включал каталитически активную прорибосомную РНК, обладавшую пептидил-трансферазной активностью; набор про-тРНК, специфически связывающих аминокислоты или короткие пептиды; другую прорибосомную РНК, способную взаимодействовать одновременно с каталитической прорибосомной РНК, про-мРНК и про-тРНК. Такая система уже могла синтезировать полипептидные цепи за счет катализируемой ею реакции транспептидации.



Среди прочих каталитически активных белков - первичных ферментов (энзимов) - появились и белки, катализирующие полимеризацию нуклеотидов - репликазы, или НК-полимеразы.

Впрочем, возможно, что гипотеза о древнем мире РНК как предшественнике современного живого мира так и не сможет получить достаточного обоснования для преодоления основной трудности - научно правдоподобного описания механизма перехода от РНК и ее репликации к биосинтезу белка. Имеется привлекательная и детально продуманная альтернативная гипотеза А.Д. Альтштейна (Институт биологии гена РАН), в которой постулируется, что репликация генетического материала и его трансляция - синтез белка - возникали и эволюционировали одновременно и сопряженно, начиная с взаимодействия абиогенно синтезирующихся олигонуклеотидов и аминоксил-нуклеотидилатов - смешанных ангидридов аминокислот и нуклеотидов.

Еще один важный процесс – это эволюция энергетики клетки. И по мнению некоторых авторов нуклеиновые кислоты сыграли важную роль в возникновении энергетических процессов.

### **Ультрафиолетовый фотосинтез**

Синтез АТФ из АДФ под действием ультрафиолетового света. Путь от смеси органических и неорганических молекул к первой живой клетке был, повидимому, столь долог, что требовался некий постоянный источник энергии, доступный в течение всего периода возникновения жизни. Среди возможных кандидатов на роль такого источника, пожалуй, предпочтительнее всего ультрафиолетовый свет. Он поглощается любыми химическими веществами, резко повышая их реакционную способность благодаря большому запасу энергии ультрафиолетового кванта. Есть основания считать, что на заре биологической эволюции ультрафиолетовые кванты свободно достигали поверхности Земли, лишенной в те времена современной кислородсодержащей атмосферы с ее поглощающим ультрафиолетовый свет озоновым слоем. Моделируя атмосферу древнейшей Земли, К. Саган пришел к выводу о

существовании в ней “окна” в области 240–290 нм, прозрачного для ультрафиолетового света, поскольку основные простые компоненты этой атмосферы ( $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{CH}_4$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{CO}$  и  $\text{HCN}$ ) поглощают свет короче 240 нм, а формальдегид, также входивший, как полагают, в ее состав, имеет максимум поглощения длиннее 290 нм. Именно в этом “окне” располагаются спектральные максимумы пуринов и пиримидинов. Еще в 60-е годы С. Понамперума и сотрудники экспериментально показали, что облучение ультрафиолетовым светом синильной кислоты ведет к химическому синтезу аденина и гуанина. Обнаружено также, что облучение смеси метана, аммиака, водорода и воды вызывает образование как пуринов, так и пиримидинов, причем с наибольшим выходом для аденина. Ультрафиолетовый свет можно использовать также для синтеза аденозина из аденина и рибозы и далее аденозинмоно- и дифосфатов из аденозина и этилметафосфата. Но, пожалуй, наиболее важный опыт был поставлен теми же авторами с АДФ. Оказалось, что облучение смеси АДФ и этилметафосфата ультрафиолетовым светом дает АТФ с достаточно хорошим выходом, причем этот процесс демонстрируется в строго стерильных условиях и в отсутствие каких-либо белков. К. Саган и С. Понамперума приводят следующие доводы в пользу заключения о том, что в качестве антенны для ультрафиолетового света аденин имеет преимущества по сравнению с другими пуринами и пиримидинами: 1) наибольшее поглощение света в спектральном “окне”, о котором шла речь выше; 2) наибольшая стабильность к разрушительному действию ультрафиолетового света и 3) большее время жизни возбужденного состояния, возникающего в ответ на поглощение ультрафиолетового кванта. Расчеты Л.А. Блюменфельда и М.И. Темкина привлекли наше внимание к тому факту, что величины изменения свободной энергии при нарушении ароматической структуры аденина близки к энергии реакции синтеза АТФ из АДФ и неорганического фосфата. Приняв во внимание все названные выше обстоятельства, мы предположили следующий механизм фосфорилирования за счет ультрафиолетового света в первичных живых клетках: 1) адениновая часть АДФ поглощает ультрафиолетовый квант,

что переводит ее в возбужденное состояние с нарушенной системой двойных связей. При этом аминогруппа аденина, соответствующая в обычном состоянии ароматической, приобретает свойства алифатической, что облегчает ее электрофильную атаку атомом фосфора неорганического фосфата; 2) возбужденный аденин АДФ фосфорилируется, давая изомер АТФ, третий фосфорил которого находится при аминогруппе аденина; 3) фосфорил переносится с аденина на конечный (второй) фосфат АДФ. Такой перенос должен облегчаться тем обстоятельством, что расстояние между аминогруппой аденина и вторым фосфатом в АДФ в точности равно размеру еще одного (третьего) фосфатного остатка. Перенос фосфорила с адениновой “головы” нуклеотида на фосфатный “хвост” должен сопровождаться его стабилизацией, поскольку весьма лабильный фосфоамид заменяется на менее лабильный фосфоангидрид (рис. 1). Стадии 2 и 3 гипотетичны и призваны объяснить механизм синтеза АТФ под действием ультрафиолетового света в опытах С. Понамперумы и сотрудников.

Аденинсодержащие коферменты Аденин и реже другие пурины или пиримидины входят в состав ключевых коферментов и простетических групп ферментов, таких, как никотинамидадениндинуклеотид (НАД), никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ), флавинадениндинуклеотид (ФАД), кофермент А (КоА), тиаминпирофосфат (производное витамина В12), витамин В1. Все эти соединения, как правило, построены по одному и тому же принципу. Они содержат: 1) ту или иную функциональную группу, непосредственно участвующую в катализе, 2) пурин или реже пиримидин и 3) гибкую связку, позволяющую сблизить две другие части молекулы. Особенно наглядно устройство динуклеотидов: в них плоские остатки никотинамида (в НАД и НАДФ) или изоаллоксазина (в ФАД) лежат на также плоском остатке аденина. Продемонстрирован перенос энергии от остатка аденина к остатку никотинамида или изоаллоксазина в ответ на поглощение аденином ультрафиолетового кванта. Поэтому можно предположить, что аденин, возбуждаясь ультрафиолетовым светом, передавал энергию на

функциональную группу кофермента, который использовал эту энергию для проведения энергоемких химических реакций (например, восстановления простых веществ среды до более сложных соединений первичной клетки).

РНК ДНК белки мембраны. В дальнейшем не слишком специфичный и нерегулируемый катализ, осуществляемый низкомолекулярными коферментами, был дополнен (а затем и вытеснен) процессами с участием высокомолекулярных катализаторов-ферментов, отличающихся огромной избирательностью в отношении субстратов и возможностью регулировать катализ. По-видимому, первыми ферментами были рибонуклеиновые кислоты (РНК) – полимеры, составленные из мономеров-нуклеотидов. Можно полагать, что адениновый фотосинтез катализировался комплексами РНК с магниевыми солями АДФ и фосфата. При этом РНК могла бы выполнять также роль антенны, собирающей ультрафиолетовый свет и передающей возбуждение на АДФ. Надо сказать, что еще и сегодня в некоторых (весьма немногочисленных) случаях биохимические реакции могут катализироваться в искусственных условиях рибонуклеиновыми кислотами (так называемыми рибозимами). Однако несомненно, что каталитические функции современных организмов осуществляются белками, обладающими гораздо большим, чем РНК, разнообразием химических группировок и их сочетаний. Синтез белков, включая кодирование их структуры, первоначально осуществлялся рибонуклеиновыми кислотами. Затем функция кодирования была передана дезоксирибонуклеиновым кислотам (ДНК), а сам катализ стал обслуживаться комплексами РНК и специальных белков (рибосомами и факторами трансляции), информационными и транспортными РНК и соответствующими ферментами. Другим важнейшим изобретением биологической эволюции стали жиры и жироподобные вещества, прежде всего фосфолипиды. Замечательной особенностью фосфолипидов является их способность самопроизвольно, без какой-либо помощи извне, образовывать тончайшую пленку, непроницаемую для гидрофильных веществ, таких, как нуклеотиды-коферменты, РНК, ДНК, белки и углеводы. Эта пленка (мембрана) представляет собой бислой,

образованный двумя рядами молекул фосфолипидов, соприкасающихся гидрофобными (углеводородными) “хвостами”. При этом гидрофильные “головы” (фосфатные остатки) фосфолипидов оказываются на двух противоположных поверхностях мембраны. С образованием мембран стало возможно говорить о первичной живой клетке, содержимое которой было отделено от внешней среды достаточно надежным барьером. Появление клетки как обособленного мельчайшего пузырька могло бы сыграть роль в защите от неблагоприятных эффектов ультрафиолетового облучения.

### **Запасные энергетические ресурсы и гликолиз**

Ультрафиолетовый свет – обоюдоострое оружие. Он хорош тем, что способен развязать разнообразные химические реакции, среди которых могут быть полезные, как, например, фосфорилирование адениновой аминокислоты АДФ. Но в то же время (и по той же причине) ультрафиолетовый свет опасен: он может разрушить уже синтезированные молекулы живой клетки. Одним из способов уменьшить ультрафиолетовую опасность могли стать запасные вещества – энергетические ресурсы, образуемые на свету, чтобы затем использоваться в темноте. Ультрафиолетовый свет, достигающий поверхности океана, не может проникать на сколько-нибудь значительную глубину из-за мутности, наличия растворенных веществ, поглощающих ультрафиолетовые кванты и, быть может, флуктуаций плотности морской воды. Фактически только очень тонкий поверхностный слой подвергается бомбардировке этими квантами. Данное обстоятельство позволяет предположить следующий механизм энергообеспечения первичных живых клеток. Под действием движения слоев жидкости в океане клетки постоянно циркулировали между тонкой верхней пленкой воды, доступной для ультрафиолетового света, и более глубокими слоями, которых он не достигал. При этом вблизи поверхности происходил синтез АТФ, использовавшегося для образования резервных соединений, которые затем расщеплялись на глубине, поддерживая ресинтез АТФ. В результате короткие экспозиции на ультрафиолетовом свете чередовались с гораздо более длительными периодами, где ультрафиолетовой

опасности уже не было. Кроме того, резервные вещества помогали клеткам пережить ночь. Хорошими кандидатами на роль энергетического резерва первичных клеток могли быть неорганические пиро- и полифосфаты. Они и сегодня играют эту роль у некоторых видов живых существ. Например, в клетках грибов полифосфаты образуются из АТФ в условиях избытка энергетических ресурсов и расщепляются, давая АТФ, при дефиците источников энергии. Однако в подавляющем большинстве дошедших до нас организмов функцию легко мобилизуемого энергетического резерва выполняют не полифосфаты, а углеводы. Их синтез за счет энергии АТФ (гликогенез) представляет собой длинную последовательность реакций, намного более сложную, чем синтез полифосфатов из АТФ. Преимущество углеводов перед полифосфатами состоит в том, что в них запасены не только энергия, но и “строительный материал”. Расщепление углеводов (гликолиз) дает помимо АТФ карбоновые кислоты, такие, как пировиноградная кислота, которая может использоваться клеткой при биосинтезе самых разнообразных соединений. Описаны два основных типа гликолиза. В одном случае (спиртовое брожение) конечными продуктами расщепления углеводов оказываются этиловый спирт и углекислый газ – вещества, легко проникающие через мембрану клетки. Это обстоятельство имеет как преимущества (нет проблемы переполнения клетки конечными продуктами гликолиза), так и недостатки (трудно вернуться назад, к углеводу, если конечные продукты уже вышли из клетки и разбавились в океане внешней среды). Указанный недостаток отсутствует во втором, сегодня гораздо более распространенном типе гликолиза, когда конечным продуктом оказывается молочная или какая-либо другая карбоновая кислота. Молочная кислота не проникает через мембрану, не покидает пределы клетки и потому может быть использована клеткой для ресинтеза углеводов, когда возникает такая возможность. Неудачно лишь то, что молекулы молочной кислоты, образуясь, диссоциируют с образованием ионов лактата и водорода. Последние также не могут пройти через мембрану, остаются в клетке и закисляют ее содержимое. Закисление,

если его не предотвратить, должно привести к гибели клетки из-за кислотной денатурации белков. Решение этой проблемы описано в следующем разделе. У современных клеток проблема проникновения через клеточную мембрану веществ, которые сами по себе не могут сквозь нее пройти, решается с помощью встроенных в мембрану белков-переносчиков. В частности, известны белки – переносчики ионов  $H^+$ . Так называемый фактор  $F_0$  – белок, входящий в состав  $H^+$ -АТФ-синтазы, действует как переносчик  $H^+$  или протонный канал. Можно предположить, что у первичных гликолизирующих клеток фактор  $F_0$  функционировал при отсутствии фактора  $F_1$ , второго компонента  $H^+$ -АТФ-синтазы, разрешая ионам  $H^+$ , образующимся при гликолизе, покинуть пределы клетки. Тем самым предотвращалось закисление внутриклеточной среды, которая оказывалась в равновесии по ионам  $H^+$  с внеклеточной средой. Единственным ограничением гликолиза в такой ситуации должно было стать закисление внеклеточной среды, что автоматически вело к закислению содержимого клетки. Снять данное ограничение можно было построив белок – переносчик ионов  $H^+$  (фактор  $F_0$ ) другим белком, называемым фактором  $F_1$ , способным использовать энергию АТФ для активной откачки из клетки ионов  $H^+$  через фактор  $F_0$ . Известно, что  $H^+$ -АТФ-синтаза (комплекс факторов  $F_0$  и  $F_1$ ), действуя в обратном направлении, способна катализировать вместо синтеза АТФ гидролиз АТФ, сопряженный с откачкой ионов  $H^+$ . Этот процесс носит название  $H^+$ -АТФазной реакции. Можно полагать, что с образованием  $H^+$ -АТФазы завершилось формирование первичной клетки, использовавшей ультрафиолетовый свет в качестве источника энергии для жизнедеятельности.

### **Бактериородопсиновый фотосинтез**

Со временем все меньше ультрафиолетовых квантов достигало поверхности Земли. Причиной тому было образование озонового слоя атмосферы в условиях повышения в ней концентрации кислорода. Кислород образовывался, по-видимому, вследствие фотолиза паров воды под действием того же ультрафиолетового облучения. Чтобы выжить в новых условиях, древние клетки должны были переключиться с ультрафиолетового света на

какой-либо иной источник энергии, все еще доступный для них в новых условиях. Таким источником стал, вероятно, видимый свет. Другой сценарий эволюции мог бы состоять в том, что возникновение фотосинтеза, использующего видимый свет, произошло еще до помутнения атмосферы, а именно при проникновении жизни в более глубокие уровни океана, лишенные ультрафиолета. Замена опасного ультрафиолетового излучения на безопасный видимый свет могла бы быть тем признаком, который лег в основу естественного отбора на данном этапе эволюции. В рамках этой концепции создание озонового слоя имеет биогенную природу, явившись результатом фотолиза воды системой хлорофилльного фотосинтеза зеленых бактерий и цианобактерий. Новый фотосинтез должен был, как и прежде, образовывать АТФ, который к тому времени уже прочно занял место в центре метаболической карты, выполняя роль “конвертируемой энергетической валюты” клетки. Однако аденин уже не мог играть роль улавливающей свет антенны, так как его максимум поглощения находится в ультрафиолетовой, а не в видимой области спектра. До нас дошли два типа фотосинтетических устройств, использующих видимый свет. В качестве антенны в одном из них служит хлорофилл, а в другом – производное витамина А, ретиналь, соединение с особым белком, названным бактериородопсином. Хлорофилл обнаружен у зеленых растений и почти у всех фотосинтезирующих бактерий. Исключение составляет одна группа соле- и теплоустойчивых археобактерий, содержащих бактериородопсин. Тем не менее именно бактериородопсин выглядит как эволюционно первичный механизм запасаения клеткой энергии видимого света. Бактериородопсин – светозависимый протонный насос. Он способен активно откачивать ионы  $H^+$  из клетки за счет энергии видимого света, поглощенного ретиналевой частью его молекулы. В результате световая энергия превращается в трансмембранную разность электрохимических потенциалов ионов  $H^+$  (сокращенно протонный потенциал, или  $\Delta\mu^+$ ). Для бактерий  $\Delta\mu^+$  – это свободная энергия ионов  $H^+$ , откачанных из клетки во внешнюю среду. Ионы  $H^+$  как бы стремятся вернуться в клетку, где их стало



меньше и где возник недостаток положительных электрических зарядов из-за действия бактериородопсинового Н -насоса. Энергия света, запасенная таким образом в виде  $Dm^+$ , освободится, если позволить ионам Н войти обратно в клетку. У микробов, имеющих бактериородопсин, ионы Н входят через комплекс факторов  $F_0$  и  $F_1$  таким образом, что освобождающаяся энергия используется для синтеза АТФ. Нетрудно представить себе, как возник фотосинтез АТФ, катализируемый бактериородопсином и комплексом  $F_0 F_1$ . С появлением бактериородопсина клетка научилась создавать  $Dm^+$  за счет видимого света, а эта  $Dm^+$ , образовавшись, просто развернула вспять Н - АТФазную реакцию, существовавшую ранее в качестве механизма откачки из клетки гликолитических ионов Н. Так комплекс  $F_0 F_1$  мог превратиться из АТФазы в АТФ-синтетазу. Устройство бактериородопсина намного проще системы хлорофилльного фотосинтеза. Белковая часть бактериородопсина представляет собой одну полипептидную цепь средней длины, которая не содержит других коферментов и простетических групп, кроме ретиналя. Бактериородопсин чрезвычайно устойчив: без потери активности его можно кипятить в автоклаве при  $+130^{\circ}C$ , изменять содержание NaCl в омывающем мембрану растворе от нуля до насыщения, в широких пределах менять pH этого раствора. Более того, можно удалить выступающие из мембраны концевые участки полипептидной цепи и даже расщепить эту цепь в одном месте по середине без ущерба для активности насоса. В то же время эффективность бактериородопсина как преобразователя энергии сравнительно низка: всего 20% энергии светового кванта превращается в  $Dm^+$ . При этом на один поглощенный квант через мембрану переносится один ион Н. Хлорофилльный фотосинтез отличается от бактериородопсинового большей эффективностью использования светового кванта. Он устроен таким образом, что либо на каждый квант переносится через мембрану не один, а два иона Н, либо помимо транспорта Н происходит запасание энергии в форме углеводов, синтезируемых из  $CO_2$  и  $H_2O$ . Вот почему бактериородопсиновый фотосинтез был оттеснен эволюцией с авансены. Он сохранился только у бактерий,

живущих в экстремальных условиях, где более сложный и менее устойчивый хлорофилльный фотосинтез, по-видимому, просто не может существовать.

### **Фотосинтез с участием хлорофилла**

Хлорофилльный фотосинтез катализируется ферментной системой, включающей несколько белков. Квант света поглощается хлорофиллом, молекула которого, перейдя в возбужденное состояние, передает один из своих электронов в фотосинтетическую цепь переноса электронов. Эта цепь представляет собой последовательность окислительно-восстановительных ферментов и коферментов, находящихся во внутренней мембране бактерий или хлоропластов растений, где локализованы также белки, связанные с хлорофиллом. Компоненты цепи содержат, как правило, ионы металлов с переменной валентностью (железо, медь, реже марганец или никель). При этом железо может входить в состав гема (в таком случае белки называются цитохромами). Большую роль играют также негемовые железопротеиды, где ион железа связан с белком через серу цистеина или реже азот гистидина. Помимо ионов металлов роль переносчиков электронов играют производные хинонов, такие, как убихинон, пластохинон и витамины группы К. Перенос по цепи электрона, отнятого от возбужденного хлорофилла, завершается по-разному в зависимости от типа фотосинтеза. У зеленых бактерий, использующих комплекс хлорофилла и белка, называемый фотосистемой 1, продуктом оказывается НАДН, то есть восстановленная форма НАД. Восстанавливаясь, то есть присоединяя два электрона, НАД связывает также один Н. В дальнейшем образованный таким образом НАДН окисляется, передавая свой водород на различные субстраты биосинтезов. Что касается хлорофилла, окисленного цепью, то у зеленых серных бактерий он получит недостающий электрон от сероводорода ( $\text{H}_2\text{S}$ ). В результате образуются также элементарная сера и ион Н. Белок, окисляющий  $\text{H}_2\text{S}$ , расположен на внешней поверхности бактериальной мембраны, а белок, восстанавливающий НАД<sup>+</sup>, – на внутренней ее поверхности. Вот почему оказывается, что запускаемый светом перенос электронов от  $\text{H}_2\text{S}$  к НАД образует ионы Н<sup>+</sup> снаружи и

потребляет их внутри бактерии. При этом внутренний объем клетки заряжается отрицательно относительно внешнего. Тем самым создается  $\Delta m^+$ , которая потребляется  $H$ -АТФ-синтазой (комплексом факторов  $F_0$  и  $F_1$ ), образующей АТФ при переносе ионов  $H$  “под гору”, то есть снаружи внутрь. Другой тип бактериального фотосинтеза обнаружен у пурпурных бактерий. Здесь действует набор ферментов, отличающихся от ферментного комплекса зеленых бактерий. Это несущая хлорофилл фотосистема 2 и комплекс III. Как и в предыдущем случае, процесс начинается с поглощения кванта хлорофиллом. Первоначально перенос электронов происходит по фотосистеме 2. Затем вступает комплекс III, способный транспортировать электроны сопряженно с откачкой ионов  $H$  из бактерии. Процесс завершается возвращением электрона с комплекса III на хлорофилл. Что касается ионов  $H$ , то они возвращаются в клетку через  $H$ -АТФ-синтазу, образуя АТФ. Отличительная черта фотосинтеза у пурпурных бактерий состоит в том, что система не нуждается во внешнем доноре электронов. Откачка ионов  $H$  осуществляется путем циклического переноса электронов, поддерживаемого энергией света. Данное обстоятельство можно отнести, по-видимому, на счет эволюционного усовершенствования фотосинтеза пурпурными бактериями, которые по многим признакам являются эволюционно более продвинутой группой, чем зеленые серные бактерии. Следующим шагом в эволюции фотосинтеза стали, по-видимому, цианобактерии. Цепь переноса электронов в этом случае представляет собой комбинацию: а) фотосистемы 1 зеленых бактерий, б) фотосистемы 2 и комплекса III пурпурных бактерий и в) дополнительного комплекса, расщепляющего воду на  $O_2$  и  $H^+$ . Фактически донором электронов вместо сероводорода (встречающегося в достаточных количествах лишь в некоторых природных нишах) служит вездесущая вода, запасы которой практически неограничены. В результате конечный акцептор электронов – НАДФ восстанавливается, а вода окисляется. Образующийся НАДФН окисляется затем сложной системой восстановления углекислого газа до глюкозы. Таким образом, фотосинтез цианобактерий параллельно с образованием АТФ дает

углевод – одно из главных резервных веществ современных живых клеток. Нет сомнений, что цианобактерия является эволюционным предшественником хлоропластов – органелл зеленых растений, энергетика которых устроена в основном по той же схеме. Побочным продуктом фотосинтеза у цианобактерий и растений служит молекулярный кислород. Нарастание его концентрации в атмосфере привело к появлению ферментов, убирающих этот сильный окислитель, опасный для жизнедеятельности. Вероятно, первой функцией ферментов, восстанавливающих  $O_2$  до  $H_2O$ , было снижение внутриклеточной концентрации кислорода. Однако в дальнейшем аэробная клетка научилась извлекать пользу из этого процесса, создав дыхательную цепь электронного транспорта, сопряженного с откачкой ионов  $H^+$ . Дыхательная цепь некоторых современных бактерий включает уже знакомый нам комплекс III, служащий связующим звеном между двумя другими белковыми комплексами. Однако это уже не фотосистемы 1 и 2, а ферменты, выполняющие функции, противоположные таковым фотосистемам 1 и 2. Ферменты, о которых идет речь, были названы комплекс I и комплекс IV. Комплекс I не восстанавливает никотинамидный нуклеотид, а окисляет его. Комплекс IV не окисляет воду до  $O_2$ , а восстанавливает  $O_2$  до воды. В итоге мы имеем сложную цепь реакций, начинающихся с окисления НАДН и кончающихся восстановлением  $O$ . Все три комплекса дыхательной цепи способны откачивать из клетки ионы  $H^+$  сопряженно с переносом электронов. Подобно тому как хлоропласты произошли от цианобактерий, митохондрии животных, растений и грибов ведут свое происхождение от аэробных бактерий. Поэтому неудивительно, что митохондриальная дыхательная цепь описывается той же схемой.

Примерно таким образом можно представить временную шкалу

1,2 млрд лет назад произошел взрыв эволюции, обусловленный появлением полового размножения и ознаменовавшийся появлением высокоорганизованных форм жизни – растений и животных.

Образование новых вариаций в смешанном генотипе, возникающем при половом размножении, проявилось в виде биоразнообразия новых форм жизни.

2 млрд лет назад появились сложноорганизованные эукариотные клетки, когда одноклеточные организмы усложнили свое строение за счет поглощения других прокариотных клеток. Одни из них – аэробные бактерии – превратились в митохондрии – энергетические станции кислородного дыхания. Другие – фотосинтетические бактерии – начали осуществлять фотосинтез внутри клетки-хозяина и стали хлоропластами в клетках водорослей и растений. Эукариотные клетки, имеющие эти органеллы и четко обособленное ядро, включающее генетический материал, составляют все современные сложные формы жизни – от плесневых грибов до человека.

3,9 млрд лет назад появились одноклеточные организмы, которые, вероятно, выглядели, как современные бактерии, и археобактерии. Как древние, так и современные прокариотные клетки устроены относительно просто: они не имеют оформленного ядра и специализированных органелл, в их желеподобной цитоплазме располагаются макромолекулы ДНК – носители генетической информации, и рибосомы, на которых происходит синтез белка, а энергия производится на цитоплазматической мембране, окружающей клетку.

4 млрд лет назад загадочным образом возникла РНК. Возможно, что она образовалась из появившихся на первобытной земле более простых органических молекул. Полагают, что древние молекулы РНК имели функции носителей генетической информации и белков-катализаторов, они были способны к репликации (самоудвоению), мутировали и подвергались естественному отбору. В современных клетках РНК не имеют или не проявляют этих свойств, но играют очень важную роль посредника в передаче генетической информации с ДНК на рибосомы, в которых происходит синтез белков.