

the chromosomal theory of heredity and maintained the straight “inheritance of acquired traits”. Modern plant genetics assert that from coded in the individual genome genetic information to its implementation into the trait there are realizing the complex of innerorganism and genotype-environment interactions, during which the trait “genetic formula” is reconstructing. Genotype of realized character may be identified (and inherited) for certain environment only, under other conditions (with different stress factors) genotype of complex traits is found to be changed (and these changes are inherited, however in such environment only!). Does this thesis differ from the “inheritance of acquired traits”?! **Conclusions.** Irreconcilable contradictions of classical geneticists and supporters of “Michurin’s biology (=lysenkoists)” views are almost entirely removed with modern “Theory of the ecology-genetic organization of quantitative traits”.

Key words: “lysenkoism”, modern plant genetics, quantitative traits, likeness of views.

УДК 57(091)
ФОМИНА И.Р.

*Институт фундаментальных проблем биологии РАН,
Россия, 142290, Московская обл., г. Пуцино, ул. Институтская, 2, e-mail: irafomi@rambler.ru
Biosphere Systems International Foundation,
USA, 85755, Arizona*

РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ВОЗНИКНОВЕНИИ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

В разное время относительно возникновения жизни на Земле выдвигались разные научные теории, которые можно разделить на 4 группы: самозарождения; стационарного состояния жизни; панспермии; биохимической эволюции. Две первых интересны только с исторической точки зрения: Луи Пастер окончательно опроверг теорию спонтанного зарождения жизни в современных условиях, а идея о вечном существовании Земли (в отличие от концепции креационизма эта теория отвечала критерию Поппера, т.е. была фальсифицируемой), населенной живыми существами, опровергнута данными о конечном времени существования звёзд. Современное состояние дискуссии о занесении бактериальных спор на Землю (панспермия) обсуждается в литературе, например [1].

В представленном кратком обзоре рассмотрено развитие теории биохимической эволюции, в основном той ее части, которая касается гипотез о пребиотическом этапе формирования циклических процессов взаимопревращения неорганического и органического углерода.

«... вселенная не только чуднее, чем мы себе представляем, но и чуднее, чем можем представить». (John Haldane, – ... the universe is not only queerer than we suppose, but queerer than we can suppose)

Согласно теории Опарина [2], возникновение жизни на Земле протекало в условиях высокой концентрации органических веществ абиогенного происхождения. По современным представлениям, абиогенный синтез низкомолекулярной органики мог начаться в период, когда атмосфера Планеты состояла из горячих паров воды, водорода, аммиака и метана [3]. Моделирование разных вариантов этих условий, включая имитацию вулканических парогазовых выбросов доказало возможность образования целого спектра амино- и органических кислот, пуринов, пиримидинов и сахаров [4, 5]. А моделирование условий верхней мантии Земли на глубинах 100–150 км позволило синтезировать из смеси воды и карбоната кальция в присутствии окиси двухвалентного железа углеводороды с длиной молекулы до 7 атомов углерода [6]. Однако абиогенный синтез более сложных молекул, по мнению Опарина – полипептидных, и, главное, их объединение в обособленные от окружающей среды коацерватные капли, могло произойти только после постепенного остывания Земли и образования Мирового Океана.

Экологической нишей для синтеза, конденсации и эволюции пребиотической органики, весьма вероятно, служили морские гидротермальные источники [7–9]. Их горячий, восстановительный, щелочной гидротермальный раствор, несущий сероводород, выходил из Земной коры в более холодную и окислительную, вдобавок обогащенную

двухвалентными ионами железа, никеля и других металлов, воду Океана. Коллоидный осадок моносульфида железа, конденсируясь на стенках этого «химического реактора», формировал поверхность раздела фаз с температурным, окислительно-восстановительным и рН градиентами. В микроскопических порах такого коллоида [9] абиогенный синтез органических молекул был обеспечен энергией, катализаторами и обособленностью от окружающей среды.

В недавней работе [10] более вероятной эконишей для зарождения жизни показаны наземные, бескислородные, геотермальные системы, где высокое отношение K^+/Na^+ и относительно высокое содержание соединений цинка, марганца и фосфора в местах конденсации пара (лужицах, озерах) соответствует ионному составу цитоплазмы современных клеток.

Поскольку полипептиды не способны к репликации, вопрос о том, как пребиотические органические колонии стали «ассимилирующими, метаболизирующими, структурообразующими и реплицирующимися» [11] решается в рамках двух основных концепций: 1) репликация генетического материала и его трансляция возникли и эволюционировали сопряженно; 2) живые органические системы развились из ансамблей молекул, способных быть матрицей и катализатором одновременно. Открытие таких веществ, названных рибозимами, позволило выдвинуть и развить идею РНК-мира [12]. Ключевые этапы эволюции и специализации молекул РНК в процессе перехода от древнего РНК-мира к миру генетически детерминированного биосинтеза белков плодотворно разрабатываются [11, 13, 14]. Особый интерес представляет проблема возникновения генетического кода. Каким образом самореплицирующиеся рибозимы, способные осуществлять катализ ряда реакций, в том числе образования пептидной связи между аминокислотами, смогли стать «книгой» – информацией о структуре этих пептидов? Механизм самопроизвольного упорядочения органического мира [15, 16], возможно, играл ключевую роль в этом процессе.

Концепция о качественном переходе от ансамблей органических молекул к клетке как целостному организму предполагает также длительную пребиотическую эволюцию экзо- и эндорганических циклических взаимопревращений соединений углерода в обособленных от

окружающей среды локусах [9]. Признание наиболее вероятным местом самозарождения пребиотических, а затем и биотических органических систем наземные и/или морские геотермальные «реакторы» древней Планеты позволяет предположить первичность формирования хемоавтотрофного обмена энергией и веществом с окружающей средой [9, 17, 18]. Альтернативная гипотеза о гетеротрофных протоклетках, питающихся абиогенно синтезированной органикой, отстаивается в ряде работ, например [10].

Химической энергии гидротермального «реактора» было достаточно для субстратного фосфорилирования, без затраты органики, в реакциях окисления неорганических соединений, например сульфитов. В пользу этого предположения свидетельствует реакция образования аденозинфосфосульфата как интермедиата субстратного фосфорилирования, сохранившаяся у *Thiobacillus thioparus* [19]. С данной точки зрения развитие цитохром-содержащих ЭТЦ является более поздним этапом эволюции, обусловленным развитием мембран и клеточных оболочек, повышающих степень свободы, а именно «свободного существования» [9] уже живой системы от поры неживого хозяина.

Поскольку автотрофия есть не только использование неорганического источника энергии и донора электронов для биосинтетических реакций, но и наличие цикла этих реакций, способного осуществлять фиксацию и восстановление CO_2 , такой архаический бицикл мог зародиться и даже самоорганизоваться/самооптимизироваться, согласно биомиметической модели [20], в виде «сопряженных между собой циклов (восстановительного цитратного, ВЦ, и 3-гидроксипропионатного) в парагенезисе с углеводородами как источниками углерода для интермедиатов цикла в гидротермальном геохимическом окружении древней Земли». Эта модель согласуется с более ранними представлениями [7, 18] о ключевой роли ВЦ цикла в архаическом метаболизме. Альтернативную точку зрения высказывают авторы [9], полагающие архаическим путем фиксации и восстановления CO_2 ацетил-КоА путь Вуда-Люнгдала.

Специальный фотохимический эксперимент [21], показавший абиотическое протекание трех восстановительных реакций ВЦ цикла на поверхности освещенного коллоида моносульфида цинка, при нейтральной рН и

температуре 15 °С, свидетельствует, что на стадии пребиотической эволюции в порах моносльфидов металлов, обладающих свойствами полупроводникового фотокатализатора, была возможна самоорганизация не только хемоавтотрофного, но и фотоавтотрофного метаболизма. Моделирование абиогенных фотокаталитических систем, способных к синтезу макроэргических соединений [22] и абиогенный фотосинтез/фотоселекция природных нуклеотидов [23] свидетельствуют о ключевой роли света в процессах предбиологической эволюции. Это подтверждает идею [10] о зарождении жизни в наземных геотермальных системах, хотя авторы данной статьи фотокаталитический синтез органических соединений выводят за пределы саморазвивающихся и самовоспроизводящихся гетеротрофных протоклеток.

Заключение

По современным представлениям, метаболические пути фиксации и восстановления неорганического углерода, взаимопревращения

и окисления органических соединений самоорганизовались на стадии пребиотической эволюции в виде автокаталитических процессов в микроскопических порах коллоидных осадков моносльфидов металлов. В этих порах данные процессы были обособлены от окружающей среды поверхностью раздела фаз, обладающей каталитической активностью. Передача каталитической функции рибозимам и пептидам и возникновение генетического кода обусловили качественный скачок между неживой и живой природой; а формирование мембран внутри и вокруг протоклеток и развитие клеточных оболочек определило образование клеток как целостных организмов, их разделение между тремя доменами: археями, бактериями и эукариотами [24]; альтернативную гипотезу о происхождении архей из бактерий [25], – и, главное, освободило от необходимости «ютиться» в порах осадочных пород [9]. Теперь «свободноживущим» живым системам принадлежала вся Планета!

Литература

1. Розанов А. Ю. Бактериально-палеонтологический подход к изучению метеоритов // Вестник РАН. – 2000. – 70, № 3. – С. 214–226.
2. Опарин А.И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. – М.: Изд. АН СССР, 1960. – 192 с.
3. Tian F., Toon O.B., Pavlov A.A., De Sterck H. A hydrogen-rich early Earth atmosphere // Science. – 2005. – 308, № 5724. – P. 1014–1017.
4. Miller S.L. Production of amino acids under possible primitive Earth conditions // Science. – 1953. – 117, № 3046. – P. 528–529.
5. Johnson A.P., Cleaves H.J., Dworkin J.P., Glavin D.P., Lazcano A., Bada J.L. The Miller volcanic spark discharge experiment // Science. – 2008. – 322, № 5900. – P. 404.
6. Кучеров В.Г., Колесников А.Ю., Дюжева Т.И., Куликова Л.Ф., Николаев Н.Н., Сазанова О.А., Бражкин В.В. Синтез сложных углеводородных систем при термобарических параметрах, соответствующих условиям верхней мантии // ДАН. – 2010. – 433, № 3. – С. 361–364.
7. Wächtershäuser G. Before enzymes and templates: theory of surface metabolism // Microbiol. Rev. – 1988. – 52. – P. 452–484.
8. Russell M.J., Hall A.J. The emergence of life from iron monosulphide bubbles at a submarine hydrothermal redox and pH front // J. Geol. Soc. (Lond.) – 1997. – 154. – P. 377–402.
9. Martin W., Russell M.J. On the origins of cells: a hypothesis for the evolutionary transitions from abiotic geochemistry to chemoautotrophic prokaryotes, and from prokaryotes to nucleated cells // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. – 2003. – 358. – P. 59–85.
10. Mulikjanian A.Y., Bychkov A.Yu., Dibrova D.V., Galperin M.Y., Koonin E.V. Origin of first cells at terrestrial, anoxic geothermal fields // PNAS. – 2012. – 109, № 14. – P. E821–E830.
11. Спирин А.С. Мир РНК и биосинтез белков [Электронный ресурс]. – Лекция № 1. – 2009. – Режим доступа: http://topreferat.znate.ru/pars_docs/refs/22/21232/21232.pdf
12. Gilbert W. Origin of life: The RNA world // Nature. – 1986. – 319. – P. 618.
13. Bokov K., Steinberg S.V. A hierarchical model for evolution of 23S ribosomal RNA // Nature. – 2009. – 457. – P. 977–980.
14. Szostak J.W. The eightfold path to non-enzymatic RNA replication [Электронный ресурс] // J. Sys. Chem. – 2012. – 3, № 2. – Режим доступа: <http://www.jsystchem.com/content/pdf/1759-2208-3-2.pdf>
15. Галимов Э.М. Феномен жизни: Между равновесием и нелинейностью. Происхождение и принципы эволюции. – М.: Эдиториал УРСС, 2001. – 356 с.
16. Дементьев В.А. Компьютерное моделирование процесса возникновения генетического кода // Проблемы зарождения и эволюции биосферы (ред. Э.М. Галимов). – М.: Кн. дом Либроком, 2008. – С. 79–94.

17. Заварзин Г.А. Становление системы биогеохимических циклов // Палеонтологический журнал. – 2003. – № 6. – С. 16–24.
18. Wächtershäuser G. From volcanic origins of chemoautotrophic life to Bacteria, Archaea and Eukarya // Philos. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci. – 2006. – 361. – P. 1787–1808.
19. Кондратьева Е.Н. Фототрофные бактерии. Хемоавтотрофные бактерии // Жизнь растений. Том 1. Введение, бактерии и актиномицеты (ред. Н.А. Красильников, А.А. Уранов). – М.: Просвещение, 1974. – С. 323–352.
20. Маракушев С.А., Белоногова О.В. Зарождение хемоавтотрофного метаболизма в гидротермах и происхождение предковых таксонов бактерий // ДАН. – 2011. – 439, № 2. – С. 263–269.
21. Zhang X.V., Martin S.T. Driving parts of Krebs cycle in reverse through mineral photochemistry // J. Am. Chem. Soc. – 2006. – 128, N 50. – P. 16032–16033.
22. Крицкий М.С., Телегина Т.А., Колесников М.П., Людникова Т.А., Вечтомова Ю.Л., Голуб О.А. Фотовозбужденные молекулы флавиновых и птериновых коферментов в эволюции // Биохимия. – 2010. – 75, № 10. – С. 1348–1366.
23. Powner M.W., Gerland B., Sutherland J.D. Synthesis of activated pyrimidine ribonucleotides in prebiotically plausible conditions // Nature. – 2009. – 459. – P. 239–242.
24. Woese C.R. Interpreting the universal phylogenetic tree // PNAS. – 2000. – 97. – P. 8392–8396.
25. Gupta R.S. What are archaeobacteria: life's third domain or monoderm prokaryotes related to Gram-positive bacteria? A new proposal for the classification of prokaryotic organisms // Mol. Microbiol. – 1998. – 29. – P. 695–708.

FOMINA I.R.

*Institute of Basic Biological Problems RAS,
Russia, 142290, Moscow Region, Pushchino, Institutskaya str., 2, e-mail: irafomi@rambler.ru
Biosphere Systems International Foundation,
USA, 85755, Arizona*

THE DEVELOPMENT OF IDEAS ABOUT THE ORIGIN OF LIFE ON EARTH

Aims. The purpose of present brief review is to cover the development of the theory of biological evolution, mainly that its part which concerns the hypothesis of prebiotic stage of the formation of cyclic processes interconversion of inorganic and organic carbon. **Results.** The review presents and summarizes the literature data, reflecting the development of the Oparin's theory since the middle of last century to the present time. **Conclusions.** According to modern concepts, the pathways of fixing and restoring of inorganic carbon, as well interconversion and oxidation of organic compounds have been formed at the stage of prebiotic evolution as autocatalytic processes in microscopic pores of colloidal precipitation of metal sulfides. In these pores the processes were detached from the environment by a phase interface surface with catalytic activity. Transferring of catalytic function to ribozymes and peptides, and the emergence of the genetic code was the qualitative leap between the inanimate and animate nature; and membrane formation in and around protocell and development of cell envelopes determined the formation of cells as a whole organisms, their separation between the three domains: the archaea, bacteria and eukaryotes, and, most importantly, freed from the need "to live" in the pores of sedimentary rocks. Now "free-living" living systems belonged to the whole Planet!
Key words: autocatalytic processes, origin of life, prebiotic evolution.