

ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ

§ 17.1. Происхождение жизни

Мы обращаемся теперь к наиболее общим проблемам биологии и биофизики — к проблемам развития. Как уже говорилось, основные особенности живых организмов определяются их историчностью — каждый организм развивается онтогенетически и несет память о филогенетическом, эволюционном развитии. И онтогенез, и филогенез идут в направлении возрастающей сложности и представляют собой процессы возникновения и запоминания новой информации, а также, как мы увидим, возрастания ценности информации (§ 17.9). Добиологическая эволюция, приведшая к образованию биологических молекул, и биологическая эволюция должны рассматриваться как часть эволюции Вселенной.

Первый, исходный вопрос, с которым мы встречаемся в связи с проблемами развития, — это вопрос о происхождении жизни. Более ста лет назад Дарвин писал Гукеру (1863): «Пройдет еще немало времени, прежде чем мы сможем сами увидеть, как слизь или протоплазма или что-либо в этом роде породят живое существо. Я, однако, всегда сожалел, что пошел на поводу у общества и воспользовался заимствованным из Пяти книжия термином «состворение», в результате которого путем каких-то нам совершенно неизвестных процессов «все и появилось». Рассуждать в настоящее время о возникновении жизни просто нелепо. С таким же успехом можно говорить о возникновении материи».

Позднее Дарвин уже не считал нелепым говорить о происхождении жизни и дал четкий ответ на вопрос о возможности возникновения жизни в наше время:

«Часто говорят, что условия для возникновения живых организмов существуют и теперь так же, как и всегда. Но даже если (о, какое оно большое это «если»!) мы смогли бы себе представить, что в некоем маленьком пруду со всяческими аммонийными и фосфорными солями, с достатком света, тепла, электричества и т. п. возникло белковое соединение, готовое к дальнейшим более сложным химическим превращениям, то сегодня это вещество было бы немедленно съедено или адсорбировано, чего не случилось бы, если бы живых существ еще не было» (1871).

Современные представления о происхождении жизни тесно связаны с результатами изучения геологической эволюции. Опа-

рни (1924) впервые развил теорию абиогенного происхождения жизни. Он предположил, что возникновению жизни предшествовала химическая эволюция. Позднее сходные взгляды высказал Холдейн (1928). Сейчас они общеприняты.

Примитивная атмосфера Земли была восстановительной. Водород является главным компонентом Солнца. Состав Солнца: Н — 87, Не — 12,9, О — 0,025, N — 0,02, C — 0,01 %. Приведем для сравнения состав атмосферы Юпитера: Н — 60, Не — 36, $\text{CH}_4 \sim 1$, $\text{NH}_3 \sim 0,05\%$. Древнейшие метеориты содержат металлы в восстановленной форме. По оценке Миллера и Юри парциальное давление H_2 в архаической атмосфере Земли составляло $1,5 \cdot 10^{-3}$ атм, давление метана CH_4 , возникающего при восстановлении углерода, составляло $4 \cdot 10^{-3}$ атм. Другими компонентами атмосферы были аммиак и вода. Эти вещества, а также формальдегид H_2CO обнаружены в космическом пространстве.

Современная атмосфера Земли содержит большое количество кислорода. Этого нет ни на какой другой планете Солнечной системы. Кислород мог возникнуть в результате фотодиссоциации воды под действием коротковолнового ультрафиолетового излучения Солнца и в результате фотосинтеза. Бютнер (1961) показала, что фотодиссоциация должна была дать ощущимые количества кислорода. Однако первичный атмосферный кислород расходовался на окисление металлов. Принято считать, что атмосферный кислород имеет в основном биогенное, фотосинтетическое происхождение. Точный баланс, однако, пока не подсчитан.

Таким образом, фотосинтезирующие организмы, *автотрофы*, должны были возникнуть на Земле в тот период, когда ее атмосфера была восстановительной. Более того, если бы клетки не достигли высоко организованного и защищенного состояния, кислород атмосферы не дал бы возможности развиваться жизни, окисляя химические соединения, из которых должны были образоваться биологически функциональные молекулы. Существование в наше время анаэробных бактерий, анаэробного гликолиза свидетельствует о возникновении жизни в восстановительной атмосфере. Таким образом, само существование жизни указывает на биогенное происхождение современной окисленной атмосферы Земли. Геология и биология тесно связаны.

Органические соединения должны были возникать в восстановительных условиях при наличии источников энергии. Такими источниками были ультрафиолетовое излучение Солнца, радиоактивное излучение Земли (прежде всего, β -распад ^{40}K), а также электрические разряды в атмосфере и тепло вулканов. Оценки количества энергии, сообщаемого Земле всеми этими источниками, приведены в табл. 17.1.

Возможность синтеза мономерных органических соединений в условиях, моделирующих условия на Земле, обладающей восстановительной атмосферой, доказана разнообразными опытами. Миллер (1955) пропускал тихие электрические разряды через

смеси метана, аммиака, водорода и паров воды. При этом обра- зовывалась смесь ряда рацемических аминокислот и карбоксильных кислот, альдегидов и цианистого водорода HCN. Теренин (1958) получал органические вещества при облучении смеси CH₄, NH₃, H₂, H₂O коротковолновым ультрафиолетовым светом. Аминокислоты образуются и в термическом синтезе — при про-

Таблица 17.1. Возможные источники энергии для первичной химической эволюции (в кДж в год на м²)

Полная солнечная радиация	10 900 000
Ультрафиолетовое излучение 300—250 нм	119 000
То же 250—200 нм	22 000
То же 200—150 нм	1 650
Ультрафиолетовое излучение <150 нм	71
Электрические разряды	
Коронные	126
Молнии	42
Естественная радиоактивность до глубины в 1 км 4·10 ⁹ лет назад	117
Ударные волны и волны давления в атмосфере	46
Солнечный ветер	8
Вулканическое тепло	6
Космические лучи	0,06

пускании такой смеси через горячую трубку при температуре порядка 1000 °С. Аминокислоты образуются при бомбардировке смеси CH₄, NH₃ и H₂O в твердом состоянии электронами с энергией 5 МэВ. В этих условиях возникает и аденин. Аденин и гуанин образуются из HCN при ультрафиолетовом облучении. Из формальдегида образуются сахара, в том числе рибоза и дезоксирибоза. Нуклеозидтрифосфаты синтезируются при ультрафиолетовом облучении разбавленного раствора аденина, рибозы и фосфорной кислоты. В целом доказано, что мономеры информационных макромолекул белков и нуклеиновых кислот могли синтезироваться в первичной восстановительной атмосфере Земли. Источником пуринов и пуримидинов, а также порфиринов является HCN (см. с. 38). Аминокислоты и другие органические вещества обнаружены в древнейших скальных и осадочных породах и даже в метеоритах. На Луне таких веществ нет.

Мухин предположил, что источник энергии, необходимой для синтеза мономерных органических соединений, — подводные вулканы. Согласно табл. 17.1, вулканизм дает лишь малую долю энергии, используемой для синтеза первичной органики, если рассчитывать ее на всю поверхность Земли. Однако, если предположить, что синтез органики определяется локальными событиями, то роль вулканизма может оказаться весьма значительной. Следует иметь в виду, что число подводных вулканов много больше числа наземных. Мухин установил наличие HCN и орга-

ники в извергаемых вулканами веществах и продемонстрировал образование этих соединений в модельных опытах (1974).

Мы имеем все основания считать, что первой стадией дробиологической эволюции был синтез мономерных органических соединений в условиях, далеких от равновесия. Следующая стадия должна была состоять в полимеризации и поликонденсации мономеров, в образовании полипептидных и полинуклеотидных цепей. Здесь возникает ряд проблем.

Во-первых, химическая система, способная к эволюции, т. е. к упорядоченному развитию, должна быть автокаталитической, обладать способностью к самовоспроизведению. Во-вторых, не любые макромолекулы могут быть предшественниками живых систем, по лишь те из них, которые обладают необходимыми информационными свойствами. Уже на этом этапе дробиологического развития должны существовать селекционные механизмы. Как мы увидим, дарвиновская эволюция должна реализоваться уже на дробиологической стадии развития. Общая проблема состоит в возникновении информации, в создании порядка из беспорядка.

В работах Фокса (1966—1968) экспериментально исследовалась самоорганизация в полипептидных цепях, образуемых при термической поликонденсации эквимолярных смесей 18 канонических аминокислот (кроме Асп и Глу) в присутствии солей фосфорной кислоты, игравших роль водоотнимающих средств. При этом образуются цепи неравномерного состава, синтетические полипептиды, названные Фоксом *протеиноидами*. Эти соединения обладают каталитической активностью, сходной с ферментативной; с их помощью удалось проводить реакции гидролиза, декарбоксилирования, аминирования и дезаминирования. Однако полимеразная активность у протеиноидов не обнаружена.

Протеиноиды способны образовывать *микросфера* при надлежащем подборе среды. Возникает *компартментация* протеиноидной системы, отделенной от раствора мембраноподобной оболочкой. Фокс считает такие микросферы дробиологическими моделями клетки. Ранее Опарин предполагал, что компартментация первичных полимеров состояла в образовании *коацерватов*. Возникновение коацерватных капель — явление, известное в коллоидной химии, его сущность состоит в расслоении раствора и растворенного вещества. В этом смысле микросфера Фокса сходны с коацерватами Опарина. Так или иначе, на одной из ранних стадий дробиологической эволюции должна была возникать компартментация.

После стадий образования мономеров и полимеров, после компартментации или одновременно с ней, как можно думать, возникало каталитическое взаимодействие полинуклеотидных и полипептидных систем. Переход к биологической эволюции связан, очевидно, с возникновением генетического кода.

Мы не располагаем пока возможностью экспериментального абиогенного создания живой системы. Мечта алхимиков — созда-

ние гомункулуса, искусственного человечка в колбе — далека от реализации. Но сегодня наука в состоянии построить содержательные физические модели дебиологической и биологической эволюции.

§ 17.2. Моделирование добиологической эволюции

Изложим модельную теорию самоорганизации макромолекул, предложенную Эйгеном (1971).

Самоорганизация и селекция возможны, если абиогенная молекулярная система характеризуется метаболизмом, самовоспроизведением и мутабильностью. Это три необходимых условия. Метаболизм означает, что система является открытой, в ней происходит полимеризация и распад полимеров. Так как система далека от равновесия, эти два процесса не связаны условием микроскопической обратимости. Для поддержания метаболизма необходим приток вещества, обладающего избытком свободной энергии — в случае нуклеиновых кислот это нуклеозидтрифосфаты. Самовоспроизведение — матричное копирование полимера — означает автокатализический процесс. Как было показано в главах 15 и 16, автокаталит может обеспечить самоорганизацию. Наконец, мутагенез необходим для создания новой информации.

Такая система может быть названа дарвиновской, если на нее наложены определенные ограничивающие условия, скажем, условие постоянной организации, т. е. постоянной суммарной концентрации энергизованных мономеров и суммарной концентрации полимеров всех сортов. Для такого постоянства должны быть подобраны надлежащие потоки мономеров и полимеров.

Против теории эволюции Дарвина выдвигалось возражение, казавшееся веским: естественный отбор означает выживание наиболее приспособленных. Но критерием приспособленности, адаптации, является выживание. Следовательно, теория Дарвина — порочный круг, тавтология — она говорит якобы о выживании выживающих.

В действительности критерии адаптации, которым отвечает наибольшее выживание потомства, вполне объективны, они определяются условиями среды. Так, например, обтекаемая форма тела акулы, дельфина или тюленя определяется адаптацией к водной среде. Этим, в свою очередь, создаются условия, обеспечивающие выживание и размножение. Роль внешних условий играют ограничения в модели Эйгена — условие постоянной организации или, в другом варианте, условие постоянных потоков.

Математическая модель Эйгена записывается следующим образом. Имеем n различных сортов полимеров, их концентрации $x_i (i = 1, 2, \dots, n)$. Каждый сорт обладает метаболизмом, способен к авторепродукции и мутагенезу. Кинетические уравнения имеют вид

$$\dot{x}_i = (A_i Q_i - D_i) x_i + \sum_{j \neq i} \varphi_{ij} x_j + \frac{\Phi_0 x_i}{\sum_{j=1}^n x_j}. \quad (17.1)$$