



Александр Марков

# РОЖДЕНИЕ СЛОЖНОСТИ

Эволюционная биология  
сегодня:  
неожиданные открытия  
и новые вопросы



Династия

**Александр Владимирович Марков**  
**Рождение сложности.**  
**Эволюционная биология**  
**сегодня: неожиданные**  
**открытия и новые вопросы**  
Серия «Династия (Corpus)»

*[http://www.litres.ru/pages/biblio\\_book/?art=6696292](http://www.litres.ru/pages/biblio_book/?art=6696292)*

*Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня. Неожиданные  
открытия и новые вопросы / Александр Марков.: Астрель, Corpus;  
Москва; 2015*

*ISBN 978-5-17-084031-1*

### **Аннотация**

Как зародилась и по каким законам развивалась жизнь на нашей планете? Что привело к формированию многоклеточных организмов? Как возникают и чем обусловлены мутации, приводящие к изменениям форм жизни? Социологические исследования показывают, что в поисках ответов на эти краеугольные вопросы люди сегодня все реже обращаются к данным науки, предпочитая довольствоваться поверхностными и зачастую неверными объяснениями, которые предлагают телевидение и желтая пресса. Книга доктора биологических наук,

известного палеонтолога и популяризатора науки Александра Маркова – попытка преодолеть барьер взаимного непонимания между серьезными исследователями и широким читателем. “Рождение сложности” – это одновременно захватывающий рассказ о том, что происходит сегодня на переднем крае биологической науки, и в то же время – серьезная попытка обобщить и систематизировать знания, накопленные человечеством в этой области. Увлекательная и популярная книга Александра Маркова в то же время содержит сведения, которые могут заинтересовать не только широкого читателя, но и специалистов.

# Содержание

Предисловие	6
Бесконечный лабиринт	6
Немного политики, или Популяризация науки как средство выживания человечества	17
Биология, эволюция и креационизм	30
Как возникла эта книга	36
Слова благодарности	41
Глава 1. Происхождение жизни	43
Маленькая колба с бульоном порождает большие проблемы	45
Рождение Вселенной: первые подступы к жизни	52
Преджизнь	57
Главная молекула жизни	60
Оболочка	80
РНК обзаводится помощниками	84
Наследие РНК-мира	96
В начале было сообщество?	101
Что почитать на эту тему в Интернете	104
Глава 2. Планета микробов	105
Древнейшие следы жизни	105
Непрошенные помощники[21]	111
От самодостаточных эгоистов к единой	121

биосфере	
Реликтовые микробные сообщества	134
Первые альтруисты	143
Сине-зеленые революционеры	148
Что почитать на эту тему в Интернете	156
Глава 3. Великий симбиоз	158
Эволюция "с человеческим лицом"	158
Сообщество превращается в организм	164
Из кусочков	175
Конец ознакомительного фрагмента.	181

**Александр Марков**  
**Рождение сложности.**  
**Эволюционная биология**  
**сегодня: неожиданные**  
**открытия и новые вопросы**

**Предисловие**

**Бесконечный лабиринт**

Эта книга рассказывает о неожиданных и удивительных открытиях, сделанных в последние годы биологами. Наверное, не будет преувеличением сказать, что на протяжении последних пятидесяти лет биология развивается заметно быстрее всех остальных наук. Революция в биологии началась в 50-х – начале 60-х годов XX века, когда после долгих трудов и усилий ученые наконец сумели понять материальную природу наследственности. Расшифровка структуры ДНК и генетического кода поначалу была воспринята как разгадка Главной Тайны Жизни, разгадка полная и оконча-

тельная. В каком-то смысле так оно и было. Но история показала, что великие открытия середины прошлого века вовсе не дали окончательных ответов на все вопросы, стоявшие перед биологией. Они стали скорее волшебным "золотым ключиком", открывшим таинственную дверь, за которой обнаружались новые лабиринты неведомого. Окрыленные успехом, биологи ринулись в эти лабиринты, надеясь быстро пройти их, но за каждым поворотом их ждали все новые коридоры и развилки, и каждая разгаданная тайна порождала сотни новых вопросов. Так продолжается и поныне, и, хотя каждый пройденный шаг приносит нам новые знания, никаких признаков скорого постижения Жизни пока не заметно.

Поток новых открытий не иссякает. Наши представления об устройстве и развитии живой материи по-прежнему несовершенны и неполны. Теоретики не успевают осмыслить новые факты просто потому, что те слишком быстро накапливаются. Многие открытия, несмотря на необычайную скорость освоения информации в современном мире, оказываются неожиданными для самих ученых. Нам редко удается на основе уже имеющихся данных предсказать, что ждет нас за очередным поворотом, а это значит, что целостного понимания Жизни у нас пока нет, единая теория отсутствует.

И все же нельзя сказать, что мы совсем заблудились и потерялись в лабиринте знаний. Напротив, с каждым годом его карта становится все подробнее, а многие участки уже вполне прояснились. Только вот для теоретиков сейчас не

лучшие времена: никто ведь не собирается ждать, пока они осмыслят полученные знания и разработают оптимальную стратегию дальнейшего поиска. Экспериментаторы мчатся вперед, не оглядываясь, а теоретики ковыляют в хвосте, спотыкаясь о груды добытых фактов и проклиная свою нелегкую долю. Кстати, это неизбежно ведет к некоторому снижению авторитета биологов-теоретиков по сравнению с героями сегодняшнего дня – биологами-экспериментаторами. Разумеется, это не более чем естественная "болезнь роста". Научное сообщество осознает, что сейчас время великих Экспериментов, накопления фактов, а время великих Теорий придет чуть позже, когда поток новых данных хоть немного начнет иссякать.

Новых знаний так много, что почти все теоретические конструкции – рабочие гипотезы, обобщения, правила, законы – то и дело приходится пересматривать и совершенствовать. Правда, классические концепции редко отбрасываются полностью. Обычно речь идет о расширениях и уточнениях пределов применения. Примерно так же в физике теория относительности вовсе не отменила ньютоновскую картину мира, а уточнила, дополнила и расширила ее. Как показывает опыт, лишь очень малая часть биологических теорий совсем не содержит в себе здравого зерна – конечно, если говорить о теориях, разработанных профессионалами, а не профанами.

У стороннего наблюдателя происходящее сейчас в биоло-

гии "бурление идей" может создать впечатление хаоса, полной ненадежности всех теорий. Но это впечатление обманчиво. Под кажущимся хаосом скрывается закономерный процесс развития науки, который, как и сама биологическая эволюция, часто идет методом проб и ошибок. Одна из задач этой книги – попытаться показать, как из хаоса фактов и идей постепенно выстраивается прочное и строгое здание теоретической биологии. Ну, может быть, не все целиком, но хотя бы ощутимыми блоками, которые в будущем непременно соединятся в нечто целостное.

Наверное, читатель уже догадался, что мы в этой книге не будем "опровергать дедушку Дарвина", равно как и других уважаемых и заслуженных "дедушек". В последнее время это стало слишком модно (правда, не столько в научном мире, сколько за его пределами). Что само по себе должно служить предостережением. мода – не лучший ориентир для ученого. К тому же сами опровергающие порой весьма смутно себе представляют, какую именно из идей основоположника дарвинизма они опровергают и высказывал ли он вообще такую идею. Доходит до смешного: под броским заголовком "Дарвин был не прав" или "Теория Дарвина опровергнута" можно прочесть о том, что не все мутации случайны, или что приобретенные признаки, возможно, иногда наследуются, или что человек умелый (*Homo habilis*) мог и не быть прямым предком современного человека. Между тем Дарвин знать не знал ни о человеке умелом (его тогда еще не нашли),

ни о мутациях в нынешнем понимании этого слова (генетики еще не было), а наследование приобретенных признаков Дарвин полагал вполне вероятным и даже очевидным. Подобные "опровержения" не свидетельствуют ни о чем, кроме дурного вкуса авторов подобных броских заголовков.

Все люди, и ученые в том числе, сильно различаются по степени толерантности, терпимости к чужим взглядам, мыслям и достижениям. Вот характерный пример. На одну статью российского палеонтолога, отправленную в западный журнал, пришло две рецензии. Первый рецензент утверждал, что статья плохая и публиковать ее можно только после кардинальной переработки. Далее шел список конкретных замечаний. Во второй рецензии говорилось, что статья превосходная, отлично написана и практически не требует никаких переделок, за исключением двух-трех мелочей. Затем, как и в первой рецензии, следовал список замечаний. Так вот: оба списка при ближайшем рассмотрении оказались абсолютно одинаковыми.

Смысл и результат, как видите, один и тот же (замечания были учтены и статья опубликована), но лично мне гораздо симпатичнее реакция второго рецензента. Если результат один, а разница только в эмоциях, то пусть лучше эмоции будут добрыми.

Как я уже говорил, теоретическая биология захлебывается в потоке новых фактов, в том числе совершенно неожиданных. Осмысление, обобщение, объяснение этой лавины

открытый придет в свой черед, но случится это не в нынешнем году и не в следующем. Стоит ли тратить силы и время на выпячивание и эмоциональное переживание неизбежно возникающих противоречий между разными идеями и интерпретациями?

Теоретик-эволюционист Ю. В. Чайковский (известный, кстати, своими нетрадиционными взглядами на развитие органического мира) в своей последней книге<sup>1</sup> выделяет четыре основных направления эволюционной мысли:

1. ламаркизм (наследование приобретенных признаков, возможность передачи информации от фенотипа к генотипу);

2. жоффруизм<sup>2</sup> (изменение под прямым воздействием среды, в особенности изменение ранних зародышевых стадий);

3. дарвинизм (естественный отбор случайных отклонений);

4. номогенез (развитие на основе закономерностей, а не случайностей).

---

<sup>1</sup> Ю. В. Чайковский, Наука о развитии жизни, 2006. <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/chaik2006.djvu> Должен оговориться, что с некоторыми идеями этой книги я категорически не согласен, что, в прочем, не лишает их права на существование

<sup>2</sup> От имени французского натуралиста Этьена Жоффруа Сент-Илера (*Etienne Geoffroy Saint-Hilaire*, 1772–1844).

Яростные споры между ортодоксальными сторонниками этих направлений и по сей день время от времени сотрясают научную атмосферу, но ускоряют ли они развитие науки? Выдающийся палеонтолог С. В. Мейен, работавший над объединением учений № 3 и 4, говорил, что в спорах рождается только склока, а истина рождается в работе. Точнее не скажешь!

И Жан-Батист Ламарк, и Этьен Жоффруа Сент-Илер, и Чарльз Дарвин, и Лев Семенович Берг (автор теории номогенеза), и большинство их последователей были, право же, не глупее нас с вами. В чем-то каждый из них ошибался, но в главном они все были правы. Потому что опирались в первую очередь на научные факты, во вторую – на логику, а идеология и "партийная принадлежность" получающихся выводов интересовала их значительно меньше. В наши дни фактов стало больше, и на них тем более следует полагаться, так что мне совершенно непонятен ход мысли тех ученых, которые, услышав рассказ о результатах какого-нибудь эксперимента, заявляют: "Да вы хоть понимаете, что это чистейший ламаркизм?!" (дарвинизм, кладизм, полифилизм... нужно подчеркнуть).

Эволюция – факт. В этом отношении биологи вполне единодушны. То, что эволюция идет самопроизвольно, без контроля со стороны разумных сил, по естественным (а не сверхъестественным) причинам, – это общепринятая, отлично работающая гипотеза, отказ от которой крайне нежела-

телен (пока не обнаружены факты, требующие этого), потому что он сделал бы живую природу в основном непознаваемой. Детали, механизмы, движущие силы, закономерности, пути эволюции – вот главный предмет исследований биологов-теоретиков в наши дни.

Пытаться запихнуть весь гигантский массив биологических фактов и обобщений, накопленных к сегодняшнему дню, в какой-то отдельно взятый "-изм" (один из вышеперечисленных или любой другой) – исключительно неблагоприятное занятие.

Последняя серьезная и даже весьма успешная попытка такого рода была предпринята в начале – середине XX века, когда в результате объединения классического дарвинизма с классической генетикой сформировалась так называемая "синтетическая теория эволюции" (СТЭ), иначе называемая неodarвинизмом. Но вскоре она затрещала по швам, распираемая изнутри новыми данными молекулярной биологии и других бурно развивающихся биологических дисциплин.

Величайшие открытия середины прошлого века – расшифровка структуры ДНК и генетического кода – произвели такое сильное впечатление на научное сообщество, что многим стало казаться, будто главный секрет жизни уже разгадан и пришла пора формулировать основополагающие законы биологии. Но новые факты продолжали сыпаться как из рога изобилия (о многих из них мы поговорим в этой книге), и вскоре стало ясно, что и эти законы совсем не так всеобъ-

емлющи и абсолютны, как поначалу казалось.

Что представляет из себя сегодня совокупность принятых научным сообществом представлений об эволюции, какому "-изму" она соответствует, как ее вообще называть – все это весьма непростые вопросы. Часто ее по инерции называют "дарвинизмом", но на исходное учение Дарвина уже наложилось столько уточнений, дополнений и переосмыслений, что такое наименование только сбивает с толку. Иногда эту совокупность пытаются приравнять к СТЭ, что тоже кажется мне не очень хорошей идеей. Сегодня и классический дарвинизм, и классическая СТЭ образца середины прошлого века похожи скорее на музейные экспонаты, чем на живые рабочие теории. Нет, их не опровергли, и не было никакого "краха дарвинизма", о котором так любят толковать далекие от биологии журналисты и писатели, но многочисленные последующие модификации существенно изменили наши представления об эволюции. Это нормальный процесс развития науки, так и должно быть, и ничего тут не поделаешь. Любителям постоянства, абсолютных истин и нерушимых догм лучше держаться подальше от биологии, да и вообще от естественных наук. Парадокс состоит в том, что, чем лучше и полнее биологи понимают устройство живой природы и законы ее развития, тем противоречивее выглядят их идеи для внешнего наблюдателя. Особенно если этому наблюдателю неохота разбираться.

В научной среде постоянно идут разговоры о необходи-

мости "нового эволюционного синтеза". Многие считают, что развитие биологии сдерживается отсутствием адекватной теоретической базы, всеобъемлющей новой теории, которая смогла бы сделать поиск новых знаний более осмысленным и конструктивным. В каком-то смысле это верно, но, думается, всерьез пытаться сформулировать такую теорию пока еще рановато. Лучше повременить с этим хотя бы до того момента, когда перестанут совершаться ежегодно абсолютно неожиданные, никем не предсказанные открытия. Ведь это говорит о том, что мы многого еще просто не понимаем!

Книга, которую вы держите в руках, отличается от большинства других толстых книг по эволюции, довольно часто издаваемых в последние годы, прежде всего тем, что в ней не делается попытка "нового эволюционного синтеза" и не предлагается очередная всеобъемлющая теория. Читатели, склонные всюду искать различия и противоречия, сочтут одни разделы книги махрово-дарвинистскими, другие – ламаркистскими (глава 8), третьи – номогенетическими (глава 6), в четвертых заметят некий жоффруистский уклон (главы 4–5), и так далее. Те же из читателей, которые умеют видеть общее в частностях и единство в многообразии, надеюсь, получат полезную пищу для размышлений.

Современная биология – это даже не лоскутное одеяло, скорее, это стремительно растущий ворох лоскутков, в котором будущее "одеяло" только начинает угадываться – да и то

никогда не знаешь наперед, что угадалось правильно, а что потом придется перешивать.

Задача этой книги – ввести читателя в мир современной биологии, показав эту необычайно быстро развивающуюся науку, что называется, без прикрас – не как статичный свод установленных истин, а как головокружительную погоню за новыми знаниями, в которой не всегда находится время даже для того, чтобы остановиться и подумать.

# Немного политики, или Популяризация науки как средство выживания человечества

Не секрет, что многие ученые считают популяризаторскую деятельность ниже своего достоинства. Мы, дескать, серьезную науку делаем ("паря в пространствах, мыслим о судьбе светил", как говаривал, лежа в гамаке, аристофановский Сократ<sup>3</sup>), а просвещение профанов есть метание бисера перед свиньями. Многие ученые отказываются от участия в популярных теле- и радиопередачах, опасаясь, что их выступления будут искажены при монтаже или поданы в неадекватном контексте и это повредит их репутации в глазах других ученых. Опасения эти полностью оправданы, но, спасая свою репутацию, такие ученые жертвуют чем-то большим.

К счастью, так рассуждают не все. Многих тревожит растущий отрыв фундаментальной науки от массового сознания. В биологии, самой быстроразвивающейся науке, этот отрыв особенно хорошо заметен. Это один из парадоксов современного общества. С одной стороны, за последние полвека биология достигла неслыханных успехов. С другой – чем глубже проникают биологи в тайны жизни, тем сильнее иска-

---

<sup>3</sup> Аристофан. *Облака*. Перевод А. Пиотровского.

жаются их открытия в СМИ и, как следствие, в общественном сознании. Это опасная тенденция, которая может в итоге привести к тому, что общество окончательно перестанет понимать, чем занимаются ученые и зачем они нужны.

Академик С. В. Шестаков, заведующий кафедрой генетики биологического факультета МГУ, недавно рассказывал на одном из семинаров, как его студенты провели мини-опрос общественного мнения по поводу генно-модифицированных продуктов. По словам академика, один из самых распространенных ответов был таким: "Генно-модифицированные продукты очень опасны и должны быть запрещены. Ведь в них есть гены!"

Конечно, можно отделаться снисходительной усмешкой: мы-то с вами, дорогие читатели, прекрасно знаем, что генов полным-полно почти во всех пищевых продуктах, кроме разве что соли, сахара, соды и тому подобных очищенных химических веществ. Но, однако, отсутствие у многих людей элементарной биологической грамотности вовсе не так безобидно. Ведь в современном демократическом обществе право голоса имеет каждый, вне зависимости от уровня образования.

Разумеется, у людей есть потребность в понимании происходящего вокруг них, и от ученых ждут ответов на ключевые вопросы об устройстве мироздания – но ответов простых, понятных и окончательных, не требующих чрезмерных интеллектуальных усилий. И к тому же соответствующим

щих общественным ожиданиям. Беда в том, что мир (как выясняется именно благодаря достижениям науки) устроен гораздо сложнее, чем нам хотелось бы. Поэтому для того, чтобы современная научная картина мира проникла в массовое сознание, нужны целенаправленные усилия. Информационный вакуум неизбежно заполняется псевдонаучными измышлениями, мифами и верованиями. Проблема усугубляется полным отсутствием материальной заинтересованности многих СМИ в достоверности сообщаемых ими сведений. В ситуации, когда статьи или телепередачи служат лишь броскими "прокладками" между блоками рекламы, любые шарлатанские бредни оказываются гораздо более ходовым и выгодным товаром, чем серьезная наука.

Похоже, наука сама своими достижениями роет себе могилу: ведь чем успешнее деятельность ученых, тем сложнее научная картина мира и тем ниже конкурентоспособность науки на "свободном рынке информационных услуг". В конце концов ученые могут просто вымереть, как динозавры, – и хорошо еще, если своей смертью, а не на кострах инквизиции. Что будет дальше, какая судьба ждет вооруженное ядерным оружием человечество, впавшее в мистицизм и Средневековье, – об этом читатель может сам пофантазировать на досуге.

Поэтому популяризаторская деятельность для ученых в современном мире (и в России особенно) – это никакая не благотворительность, а общественный долг и необходимое

средство самосохранения.

Ученые обычно настолько увлечены своей наукой, что не замечают многого из происходящего вокруг и только когда за ними уже пришли, начинают что-то взволнованно бормотать, подобно Архимеду с его сакраментальным "не испорти мои чертежи".

**Неприятие научного знания уходит корнями в детскую психологию.** Надо сказать, что проблема растущего отрыва науки от общества актуальна отнюдь не только для России. В других странах положение ничуть не лучше, а порой и хуже. Об этом свидетельствуют, в частности, результаты исследований американских психологов, опубликованные в 2007 году в журнале Science. Надо сказать, что данная проблема – соотношение научных знаний и их восприятия общественным сознанием, – как и многие другие подобные проблемы, вполне поддается естественно-научному исследованию с применением различных тестов, статистического анализа и других научных методик.

По мнению американских исследователей, одной из важных причин массового неприятия научных знаний и распространения суеверий в обществе является несоответствие многих выводов современной науки врожденным свойствам и наклонностям человеческой психики и устоявшимся стереотипам общественного сознания. В результате развивается феномен, получивший название "сопротивление науке".

Согласно недавно проведенным опросам, 42 % взрослых американцев убеждены, что люди и животные существуют в своем нынешнем виде с начала времен. Среди меньшинства, признающего эволюцию и естественный отбор, лишь очень малая часть в состоянии внятно объяснить, что это такое. Как правило, наивные эволюционисты полагают, что эволюция – это некий загадочный закон природы, в силу которого дети лучше приспособлены к среде обитания, чем их родители. "Сопrotивление науке" затрагивает не только эволюцию: огромное число людей верит в научно не подтвержденные "медицинские" практики, в привидения, в астрологию и т. д.

Казалось бы, пусть себе верят! В конце концов, благодаря научному прогрессу большая часть народонаселения в развитых странах имеет полную возможность комфортно жить, вообще ничего не зная и не понимая в науке. Но ведь есть еще и политическая сторона вопроса. В современном демократическом обществе именно от этих невежественных налогоплательщиков зависит в конечном счете государственная политика в таких наукоемких областях, как изменения климата, генетически модифицированные организмы, стволовые клетки, клонирование, вакцинация и т. д.

Исследования последних лет показали, что определенные аспекты "сопротивления науке", по-видимому, являются общими для всех народов и культур и проистекают из двух базовых особенностей

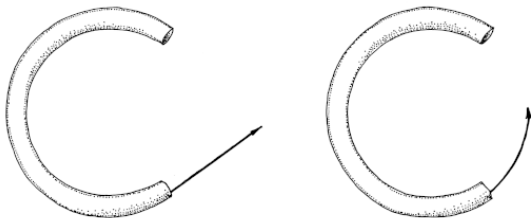
детской психики. Первая связана с тем, что дети знают "изначально", вторая – с тем, каким образом они усваивают новые знания.

Даже годовалый младенец – отнюдь не "чистый лист", он обладает по-своему весьма глубоким пониманием физического мира и человеческих отношений. Малышам прекрасно известно, что материальные объекты обладают плотностью, устойчивостью во времени (продолжают существовать, даже если их не видно), что без поддержки они падают. Они понимают также, что поступки окружающих людей осмысленны и целенаправленны, что их эмоции отражают отношение к разным ситуациям. Эти исходные представления служат необходимой основой для дальнейшего обучения, но они же порой и затрудняют восприятие научных идей.

Например, детская убежденность в том, что без поддержки предметы падают, мешает поверить в шарообразность Земли (ведь тогда все люди, которые "с той стороны", попадали бы вниз). Эта научная концепция полностью принимается американскими детьми обычно лишь в возрасте 8–9 лет, а до этого в нее вносятся систематические искажения. Например, ребенок может верить, что Земля шарообразная, но при этом считать, что люди живут только на "верхнем" полушарии, а снизу не живут, сваливаются.

Некоторые детские предрассудки оказываются настолько неистребимыми, что даже школьное образование не может их преодолеть. Например,

многие студенты американских колледжей полагают, что шарик, выкатившийся из кривой трубки, будет продолжать двигаться по искривленной траектории.



*Большая часть респондентов полагает, что шарик, выкатившийся из кривой трубки, будет продолжать "по инерции" двигаться по кривой траектории.*

Что же касается массового неприятия теории эволюции (и других достижений биологии), то причины этого кроются в другой особенности детской психики – а именно в присущей маленьким детям склонности видеть во всем, что их окружает, результат чьей-то целенаправленной деятельности. Это называют "неупорядоченной телеологией"<sup>4</sup>.

Удивляться не приходится, ведь человеческий мозг изначально развивался именно как приспособление для решения практических задач, то есть для "вычленения" целей и нахождения путей их достижения. Самые

---

<sup>4</sup> *Телеология* – представление о том, что природные объекты существуют или созданы с определенной "целью".

насуточные задачи для высших приматов, и людей в том числе, всегда были связаны с общественными отношениями – например, с борьбой за положение в общественной иерархии. Для решения этих задач необходима способность понимать мотивы поступков своих соплеменников, способность, которая изначально строилась на рефлексии, на суждении о других "по себе". Что же удивительного в том, что такое понимание распространяется на весь окружающий мир, что ребенок или дикарь, услышав гром, неизбежно будут думать, что этот звук произведен кем-то с некоей вполне определенной целью.

Например, специальное исследование показало твердую убежденность четырехлетних детей в том, что все на свете существует "для чего-то" (львы – чтобы смотреть на них в зоопарке, тучи – чтобы шел дождик). Специальные исследования также подтвердили склонность детей к креационистскому<sup>5</sup> объяснению происхождения объектов окружающего мира (все вокруг кем-то сделано с какой-то целью).

Привлекательность подобных идей не слабеет с возрастом. Детям вторят поэты: "Если звезды зажигают – значит, это кому-нибудь нужно".

Эти интуитивные представления мешают людям принять идею эволюции точно так же, как изначальные наивные представления о физических законах мешают усвоить идею о шарообразности Земли.

---

<sup>5</sup> Креационизм – учение о возникновении живой природы путем творения, а не в результате естественного развития.

Другое интуитивное представление, свойственное детям, – это дуализм, или идея о принципиальном различии между материальным и духовным (телом и душой, мозгом и сознанием). Американские дошкольники знают, что мозг нужен для осуществления некоторых ментальных функций, таких как решение математических задач. Но эти же дошкольники отказываются верить, что мозг нужен и для таких вещей, как игра в прятки или любовь к брату. Когда их спрашивали, что будет, если мозг мальчика пересадить поросенку, дошкольники отвечали, что получится очень умный поросенок, но все желания и знания у него останутся пороссячьими.

Склонность к дуалистическому миропониманию препятствует восприятию достижений современной нейробиологии, которые убедительно показывают, что все "духовное" в человеке целиком определяется вполне материальными процессами, происходящими в мозге. Противоречие между изначальным дуализмом человеческого мировосприятия и современными научными взглядами порождает причудливые социальные проблемы. Например, дебаты вокруг допустимости экспериментов с животными, человеческими эмбрионами и стволовыми клетками часто сводятся к проблеме наличия у этих объектов "души". Более того, применение магнитно-резонансной томографии для изучения мозга преступников привело к появлению новых, весьма оригинальных веяний в адвокатском деле. Появились утверждения, что

если антисоциальные поступки человека определяются работой его мозга, то, следовательно, человек ни в чем не виноват, просто "его мозг заставил его так поступить". Таким образом, не только дети, но и вполне взрослые люди, адвокаты, наотрез отказываются воспринимать научные данные о природе мозга и психики.

Многое в "сопротивлении науке" определяется врожденными свойствами человеческой психики, но кое-что зависит и от культурной среды. Об этом свидетельствуют, в частности, национальные различия в степени сопротивления тем или иным научным идеям. Скажем, неприятие эволюции у американцев выражено намного сильнее, чем в большинстве других развитых стран.

В разных странах считаются "общеизвестными" и не требующими доказательств разные наборы "истин". Такие идеи обычно усваиваются детьми без всякого критического анализа. Типичные примеры – "вера" в микробов и электричество. В развитых странах существование микробов никем не подвергается сомнению – и дети, нисколько не задумываясь, проникаются искренней верой в существование этих невидимых тварей. Микробы, правда, не противоречат никаким "врожденным интуициям", а наоборот, помогают вполне телеологическим образом объяснить болезни и протухание продуктов.

Однако большая часть знаний все-таки не принимается без доказательств ни детьми, ни

взрослыми. Причем когда дело касается знаний научных, то даже взрослые люди – о детях и говорить нечего – почти ничего не могут проверить сами по причине некомпетентности. В этом случае (то есть почти всегда) мы заменяем непосредственную оценку достоверности знаний оценкой их источника. Если источник кажется заслуживающим доверия и если в нем самом чувствуется уверенность, мы принимаем новое знание на веру, даже если не поняли толком, о чем речь. Типичный пример – вышеупомянутые американцы, которые верят в естественный отбор, но не могут объяснить, что это такое.

Это касается не только науки. В другом американском исследовании людям предложили оценить различные политические программы, о которых испытуемым сообщили, что они исходят от той или иной политической партии (республиканцев или демократов). Испытуемые дали программам с виду вполне осмысленные, аргументированные оценки. Однако статистический анализ показал, что в действительности оценки определялись не содержанием программы и не личным отношением человека к каким-то конкретным законам или действиям правительства, а исключительно "партийной принадлежностью". Например, сторонники демократов поддерживали и совершенно "недемократические" проекты, если им говорили, что проект исходит от их любимой партии.

Дети, в точности как и взрослые (и даже в еще

большой степени), склонны оценивать достоверность информации по "весомости" и "солидности" ее источника. Уже четырех-пятiletние отлично знают, что взрослым известно больше, чем сверстникам. Если взрослый и ребенок говорят противоположное, дети верят взрослому. Они уже знают, что среди взрослых есть специалисты разного профиля и что в болезнях лучше разбирается доктор, а в сломанных велосипедах – механик. Кроме того, дети гораздо охотнее верят тому "источнику знаний", который демонстрирует полную уверенность в себе и своих словах. Мямли-ученые с их вечными сомнениями и фразами типа "разумеется, пока это лишь предположение..." никакого доверия у детей не вызывают.

В связи с этим нельзя не отдать должное дальновидности российских наукоборцев, которые мечтают в учебниках биологии после каждой главы добавить сносочку о том, что "есть, однако, и другая точка зрения..." и вдобавок ввести в школах изучение религиозной картины мира. Конечно, учитель биологии, опутанный "сносочками", не сможет так же уверенно изложить тему, как преподаватель "альтернативного предмета". Кому из них поверят дети, сомневаться не приходится.

Исследователи делают вывод, что "сопротивление науке" зарождается из противоречий между интуитивными представлениями маленьких детей и тем, чему их учат; "сопротивление" переходит из детства во взрослую жизнь, когда соответствующие

научные идеи не имеют всеобщей поддержки в обществе. В таком обществе оно становится особенно сильным, если существует ненаучная альтернатива этим идеям, не противоречащая "элементарному здравому смыслу" и опирающаяся на солидные, уважаемые и очень уверенные в себе "источники". В США именно так обстоит дело с эволюционной биологией и нейробиологией: выводы этих наук противоречат и детской интуиции, и высказываниям многих солидных политиков и религиозных деятелей.

Что уж говорить о ситуации в России. Утешает лишь, что креационисты, фоменковцы и прочие астрологи, конечно, ни в чем не виноваты. Просто "мозг заставляет их так думать".

*(Источник: Paul Bloom, Deena Skolnick Weisberg. Childhood Origins of Adult Resistance to Science // Science. 2007. V. 316. P. 996–997.)*

# Биология, эволюция и креационизм

Читатель, наверное, уже заметил, что я почти не делаю различий между понятиями "биология", "эволюционная биология" и "учение об эволюции". Это неспроста. Отделить современную биологию от эволюционных представлений невозможно. Как сказал один из крупнейших биологов-теоретиков XX века Феодосий Григорьевич Добржанский (1900–1975), "ничто в биологии не имеет смысла иначе как в свете эволюции". "Nothing in biology makes sense except in the light of evolution" – так было озаглавлено его эссе, опубликованное в 1973 г<sup>6</sup>.

Отвлечься от эволюции биолог может только уткнувшись носом в очень узкую, маленькую задачу – например, изучая строение ротового аппарата какого-нибудь жука. Но стоит хоть немного шире взглянуть на проблему – например, начать сравнивать этого жука с другими, чтобы определить его место в жучиной классификации, – и тотчас оказывается, что

---

<sup>6</sup> *American Biology Teacher*. 1973. V. 35. P. 125–129. [http://en.wikipedia.org/wiki/Nothing\\_in\\_Biology\\_Makes\\_Sense\\_Except\\_in\\_the\\_Light\\_of\\_Evolution](http://en.wikipedia.org/wiki/Nothing_in_Biology_Makes_Sense_Except_in_the_Light_of_Evolution) Между прочим, Добржанский, в 1927 году эмигрировавший в США, был верующим человеком (православным), регулярно ходил в церковь, причащался, постился и прочее. Что опровергает утверждение о том, что эволюционное учение якобы несовместимо с религией. Просто нужно держать науку и религию на разных "полочках" в голове: наука – тут, а религия – там. Это не очень легко, но у многих получается. Пример Добржанского далеко не единичен.

без эволюционных представлений уже не обойтись. Нужно понять, как, почему и зачем у данного жука сформировался именно такой ротовой аппарат; чем объясняется его сходство с другими жуками – родством (происхождением от общего предка) или параллелизмом, то есть формированием сходных приспособлений под действием отбора в сходных условиях существования, и так далее.

Мировое научное сообщество считает, что имеющиеся на сегодняшний день доказательства эволюции являются настолько неопровержимыми и всеобъемлющими, что эволюция – это уже давно не "гипотеза" и не "теория", а твердо установленный научный факт. Отрицать его, оставаясь в рамках науки, сегодня невозможно. Перечислять отдельные доказательства эволюции нет смысла: многие из них общеизвестны и очевидны, другие мы рассмотрим ниже по мере необходимости. В действительности вся совокупность фактов и открытий, о которых рассказано в этой книге, является хорошим подтверждением реальности эволюции. К каждому отдельному примеру всегда можно при желании придаться (этим и занимаются креационисты – люди, отрицающие реальность эволюции), но сила эволюционного учения в том, что с ним согласуются миллионы фактов. Главное же как раз очень удачно и выразил Добржанский в вышеприведенном афоризме: эволюция придает смысл, логику и стройность всему гигантскому массиву накопленных биологией знаний. Попробуйте выкинуть из биологии эволюционное учение – и

биология превратится в бессмысленную и бесполезную кучу разрозненных, необъясненных фактов.

К сожалению, креационистская пропаганда продолжает находить отклик в сердцах многих далеких от биологии людей. Помимо психологических причин, о которых говорилось выше, этому способствует и такая в общем-то хорошая вещь, как демократизация общественного сознания. Как это часто бывает, люди начинают применять законы и правила, справедливые и уместные в рамках определенного круга явлений, далеко за пределами области их применимости. Что хорошо для политики и социальных отношений, не обязательно хорошо для науки. В науке нельзя ни решать вопросы голосованием, ни беспристрастно рассматривать любые точки зрения как изначально равноправные.

Очень хорошо об этом сказал недавно выдающийся филолог А. А. Зализняк на церемонии вручения ему литературной премии имени Солженицына. Он обратил внимание на то, что в наши дни, к сожалению, вышли из моды две старые, банальные идеи: 1. истина существует, и целью науки является ее поиск; 2. в любом обсуждаемом вопросе профессионал в нормальном случае более прав, чем дилетант. Им сегодня противостоят новые, гораздо более модные положения: 1. истины нет, есть множество мнений; 2. ничье мнение не весит больше, чем мнение кого-то иного. "Девочка-пятиклассница имеет мнение, что Дарвин не прав, и хороший тон состоит в том, чтобы подавать этот факт как серьезный вы-

зов биологической науке"<sup>7</sup>.

Дальнейшее утверждение этих "новых идей" грозит науке полным крахом. Особенно не повезло в этом отношении биологии, сегодня целиком основанной на фактах и идеях, которые не являются психологически выгодными и противоречат врожденным склонностям нашей психики. Кроме того, из всех наук именно биология вступает в самое сильное противоречие с религией. С гелиоцентрической системой и спутниками Юпитера в свое время тоже были проблемы, но тут церковь отступила. Смириться с эволюцией – и особенно с происхождением человека от обезьян – большинству конфессий намного труднее.

Конечно, любому приятнее думать, что он не от обезьяны, а от Бога. Поэтому какой эффект могут дать, к примеру, "равноправные" и "демократичные" публичные дискуссии ученых с креационистами? Только один (и это многократно подтверждено на практике): зритель или читатель приходит к выводу, что эволюция – это не строго установленный научный факт, а лишь теория, по которой есть мнения как "за", так и "против". Это неизбежно подталкивает зрителя в сторону креационизма. Таким образом, подобные дебаты под маской "объективности и беспристрастности" в действительности служат интересам только одной из сторон.

Сам факт серьезного обсуждения, серьезных споров, осо-

---

<sup>7</sup> Полный текст выступления А. А. Зализняка см. по адресу: <http://elementy.ru/lib/430463/430464>.

бенно с участием настоящих ученых, выгоден креационистам, и только им, потому что это дает им право сказать: "Мы дискутируем с учеными-эволюционистами, значит, наша креационистская теория имеет такое же право на существование, как и теория эволюции, ничем не хуже". А им только этого и надо – ведь общенародное мнение, глубинная психология любого *Homo sapiens*, уже и так на их стороне. Это вам не гелиоцентрическая система: эволюция хватается за живое, "покушается на самое святое" и "вызывает естественное чувство отторжения".

Креационизм на сегодняшний день не является научной теорией (хотя вполне мог рассматриваться в качестве таковой еще 100–150 лет назад). Ни в одном приличном научном журнале ни в одной стране мира, где такие журналы издаются, сегодня нельзя найти не только креационистских статей, но и никаких дискуссий о реальности факта эволюции. Почему? Да по той же причине, по которой физические журналы не принимают к рассмотрению статьи с описаниями вечных двигателей, а географические или геологические издания не рассматривают рукописи, основанные на идее о плоской Земле, покоящейся на трех слонах.

Именно поэтому в этой книге не будет прямой дискуссии с креационистами. Однако сам по себе беспристрастный рассказ о новейших научных открытиях в разных областях биологии – практически о любых открытиях – уже служит превосходным доказательством правоты эволюционистов и

ошибочности взглядов креационистов. Читателям, желающим подробнее ознакомиться с доводами креационистов и с ответами ученых на эти доводы, я могу порекомендовать следующие ссылки:

<http://evolbiol.ru/paperlist.htm#creatio> – большая подборка материалов по дискуссии креационистов с эволюционистами;

<http://evolbiol.ru/religion.htm> – обзор "Эволюция и религия" с сайта "Проблемы эволюции";

Николай Борисов. Неполитические дебаты: у науки нрав неробкий? <http://www.humanism.al.ru/ru/articles.phtmlPnum=000482> – рассказ о первом в России телевизионном диспуте креационистов с эволюционистами.

# Как возникла эта книга

Понимание важности научной популяризации открылось мне в тот момент, когда я случайно обнаружил в Интернете огромное количество креационистской пропаганды. До этого момента я наивно полагал, что в наши дни, когда мы так много знаем об устройстве и историческом развитии органического мира, быть креационистом может только идиот. Я испытал шок, когда осознал, что быть идиотом для этого не обязательно – достаточно просто не знать биологии.

Существует довольно много способов добиться по-настоящему полного и глубокого незнания биологии. Самим биологам в этом иногда хорошо помогает узкая специализация. Людям, далеким от биологии, рекомендованы внимательный и вдумчивый просмотр низкосортных телепередач и чтение газетных статей, написанных малограмотными журналистами.

К счастью, в последние годы ситуация в России начала немного меняться к лучшему. Появился целый ряд довольно качественных источников научно-популярной биологической информации: журналы, радиoproграммы, сайты в Интернете. Главное, стал расти интерес людей к достоверной научной информации. Гороскопами и чудо-целителями общество уже пресытилось.

Эта книга отчасти является итогом моего пятилетне-

го участия в трех научно-популярных проектах. Это (в хронологическом порядке) мой собственный сайт "Проблемы эволюции" <http://evolbiol.ru>, отдел науки и образования на радио "Свобода" <http://www.svobodanews.ru/section/science/583.html> и сайт "Элементы большой науки" <http://elementy.ru/>. Участие в популяризаторской работе познакомило меня с многими выдающимися биологами, беседы с которыми легли в основу нескольких сотен радиопередач. Работа на "Элементах" требует регулярного чтения бесчисленных новых статей по самым разным направлениям биологии. Все это не могло не сказаться и на тематике моей научной работы в Палеонтологическом институте РАН, где я постепенно перешел от частных проблем, таких как систематика ископаемых морских ежей, к более общим, таким как механизмы видообразования и законы эволюции биоразнообразия.

Изначальный замысел книги состоял в том, чтобы дать как можно более близкий к реальности портрет или мгновенный снимок стремительно развивающейся биологической науки – без попыток преждевременных глобальных обобщений, но с максимальным числом конкретных примеров, рассказов о реальных исследованиях и открытиях последних лет. Поэтому в книге активно используются материалы моих статей, опубликованных на сайте "Элементы" в разделе "Новости науки". Многие из этих статей сразу готовились как кусочки будущей книги.

Поскольку главное содержание современного этапа развития биологии – это безудержная гонка за новыми фактами, гонка во многом стихийная и хаотическая, направляемая не столько теоретическими рассуждениями, сколько разработкой новых приборов и методов исследования, структура книги при всем желании не могла получиться совершенно логичной и стройной. Может быть, оно и к лучшему. Придавать изложению видимость логической завершенности и стройности, пытаться распутать в одну ниточку то, что в действительности является запутанным клубком, значило бы сильно погрешить против объективности. Ведь современная биология меньше всего похожа на логически стройный и завершенный свод знаний. Эволюционное учение – вот, пожалуй, главное, что придает хоть какое-то единство и логику ее разрозненным, стремительно разворачивающимся петлям. Не случайно биологи сравнивают эволюцию с ариадниной нитью<sup>8</sup>.

Мы сосредоточимся прежде всего на тех направлениях биологических исследований, которые: 1. особенно быстро развиваются в наши дни; 2. дают много неожиданных результатов, заставляющих пересматривать взгляды на устройство и развитие живой материи; 3. имеют наибольшее теоретическое или мировоззренческое значение. Разумеется, выбирая темы, невозможно было полностью избежать субъективно-

---

<sup>8</sup> А. М. Гиляров. *Ариаднина нить эволюционизма*. 2007. [http://evolbiol.ru/ariadna\\_vestnik.doc](http://evolbiol.ru/ariadna_vestnik.doc).

сти и влияния личных пристрастий, но тут уж ничего не поделаешь.

Очень многие интересные темы просто не поместились в книгу. Изначально я хотел посвятить часть глав достижениям нейробиологии, этологии, экспериментальной психологии и физической антропологии, то есть тех направлений биологических исследований, которые проливают свет на происхождение и природу человека. Вскоре, однако, стало ясно: материалов по этим темам так много и они настолько интересны и важны, что о них лучше или вообще ничего не рассказывать, или посвятить им отдельную книгу – продолжение той, которую вы держите в руках.

Вот почему вы не найдете в этой книге ничего "человеческого".

Книга в значительной мере состоит из рассказов о конкретных научных исследованиях. Почти всегда речь идет о недавних работах. В этом отношении я старался строго следовать принятой в современной биологии "периодизации" истории науки. Рассказывают, как один профессор-биолог, услышав сетования коллег о том, что современные молодые ученые-де ничего не знают об истории науки, сказал: "Отчего же, у них есть очень четкое представление о периодизации. Все статьи они делят на две части: публикации последних двух-трех лет и старые работы". В нашей книге речь пойдет в основном о публикациях последних трех лет. Правда, к тому моменту, когда книгу напечатают, часть матери-

алов рискует перейти в разряд "старых работ". Но тут уж, как говорится, наука бессильна. И я надеюсь, что изложенные здесь идеи не будут выглядеть сильно устаревшими еще хотя бы лет пять-семь.

Ну и последнее. Разные части книги сильно различаются по степени популярности и понятности для неспециалистов. Есть совсем простые куски, а есть и довольно сложные, требующие от читателя определенных интеллектуальных усилий. "Выровнять" текст было невозможно: некоторые факты просто не могут быть упрощены без потери сути, а нарочно усложнять простые вещи было бы и вовсе странно. Все, что покажется вам в этой книге слишком сложным, можно смело пропускать. Дочитав до конца, попробуйте вернуться к пропущенным кускам, и не исключено, что они уже не покажутся такими сложными.

# Слова благодарности

Идея написать большую популярную книгу по эволюционной биологии зародилась у меня несколько лет назад, и я чрезвычайно признателен фонду "Династия", без чьей поддержки я бы мог еще долго откладывать осуществление этого замысла. Многие части книги были обдуманы и созданы в ходе работы над постоянной колонкой "Новости науки" на сайте "Элементы большой науки". Сотрудники этого сайта Елена Мартынова, Валентин Кориневский, Михаил Волович всемерно поддерживали меня и своим высоким профессионализмом способствовали созданию текстов, вошедших в книгу. Пользуясь случаем, с благодарностью и уважением отдаю должное их исключительному профессионализму и доброму отношению к моей работе. Также не могу не выразить благодарность сотрудникам отдела науки и образования радиостанции "Свобода", которые, образно говоря, ввели меня в мир профессиональной научной популяризации: Александру Костинскому, Александру Сергееву, Ольге Орловой, Владимиру Губайловскому. Хочу также выразить глубокую благодарность своей верной соратнице, коллеге, соучастнице всех начинаний, спутнице жизни – Елене Наймарк, которая не только взяла на себя труд по редактированию этой книги, но и написала для нее несколько разделов. Я искренне благодарен своим коллегам – биологам, палеонтологам и

представителям других специальностей, общение с которыми в разные периоды не только расширяло мой кругозор, но и часто оказывалось ключевым фактором для формирования многих идей, изложенных в этой книге. Всех их не перечислить, но нескольких своих учителей и коллег я назову. А. А. Бондарев, Н. М. Борисов, Б. Ф. Ванюшин, В. Ю. Веденина, А. М. Гиляров, Л. Е. Гринин, К. Ю. Еськов, В. В. Жерихин, А. Ю. Журавлев, И. А. Захаров-Гезехус, Н. Н. Каландадзе, А. В. Кортаев, В. А. Красилов, А. М. Куликов, Е. Н. Курочкин, В. В. Малахов, Н. С. Мюге, А. М. Оловников, А. С. Раутиан, А. Ю. Розанов, А. Н. Соловьев, М. А. Федонкин, В. В. Черных.

# Глава 1. Происхождение жизни

Вопрос о происхождении жизни волнует всех, и очень жаль, что он пока еще далек от разрешения. Основная сложность тут в том, что путь от неорганических молекул к первой живой клетке был долгим и трудным. За один шаг такие превращения не происходят (если, конечно, не привлекать сверхъестественные силы). На этом долгом пути было множество развилочек, остановок, временных отступлений, всевозможных промежуточных этапов и "переходных звеньев". Досаднее всего, что эти многочисленные, разнообразные и сложные события не оставили, по-видимому, никаких следов в палеонтологической летописи. Земная кора просто не сохранила столь древних осадочных пород. К тому же есть основания полагать, что какие-то ранние этапы пути могли быть пройдены и вовсе не на Земле, а в протопланетном облаке или на других небесных телах. Что касается "переходных звеньев", то все они благополучно вымерли, не оставив после себя прямых потомков, за исключением одного-единственного – так называемого "последнего универсального общего предка" всех современных живых существ. Специалисты называют его Лукой (Last Universal Common Ancestor, LUCA). Лука был уже довольно сложным организмом, напоминающим бактерию.

Поэтому ученые пока вынуждены довольствоваться раз-

работкой правдоподобных гипотез, описывающих и объясняющих отдельные этапы долгого пути от мертвой материи к живой клетке. Эти гипотезы поддаются экспериментальной проверке, но таким способом можно доказать только принципиальную возможность того или иного хода событий. Гораздо труднее доказать, что все на самом деле именно так и происходило.

Тем не менее даже в этой крайне трудной области исследователи в последние годы добились заметных успехов. Начать, однако, лучше с истории.

# Маленькая колба с бульоном порождает большие проблемы

Наши далекие предки и не подозревали, что вопрос о происхождении живого из неживого может стать серьезной проблемой для их потомков. Для них все вокруг было живым, одухотворенным: солнце и воздух, горы и реки, облака и море. Мудрецы Античности и Средневековья тоже не видели непреодолимой грани между живым и неживым. Вслед за Аристотелем вплоть до xvii века все ученые считали зарождение жизни самым обычным, повседневным явлением. В гниющих отходах зарождаются черви и мухи, в старом тряпье – мыши, на подводных камнях и днищах кораблей – моллюски. Могучая "животворная сила" пронизывает мироздание; она-то и заставляет косную материю порождать жизнь. Это учение – витализм – не противоречило и библейской версии космогенеза.

"И сказал Бог: да произрастит земля зелень..."

"И сказал Бог: да произведет вода пресмыкающихся..."

Бог дал стихиям творческие силы. И с тех пор – чему же удивляться? – вода производила, а земля произращивала.

Первым усомнился итальянец Франческо Реди (1626–1698), заявивший, что всякий живой организм происходит только от другого живого организма. Реди доказал, что личинки мух не заведутся в тухлом мясе, если мясо накрыть

тряпочкой, сделав его недоступным для взрослых мух. Публика согласилась с Реди, что такие сложные животные, как мухи и мыши, могут рождаться только от соответствующих родителей. Но вот простые одноклеточные организмы – они-то, несомненно, порождаются грязной водой, гниющими отходами и тому подобным. Эта концепция просуществовала в общественном сознании около ста лет, а затем ученый монах Ладзаро Спалланцани, воодушевленный открытиями Левенгука, обнаружил, что микробы тоже размножаются – делятся пополам, давая начало таким же микроорганизмам. Мало того, когда он кипятил бульон и плотно закрывал его крышкой, никаких микробов там не появлялось.

Конечно, это был чисто научный спор о зарождении живых существ, так сказать, исследование начала начал, но и кое-какая практическая польза из этого вышла. Об опытах Спалланцани прознал французский повар по имени Николя Аппер. В микробах, происхождении жизни, витализме и прочих энтелехиях он ничего не понимал, зато отлично разбирался в мясных подливках и бульонах, которые Спалланцани использовал в качестве питательной среды. А как раз в это время Наполеон ввиду грядущих военных кампаний был обеспокоен вопросами снабжения армии. Ведь армейская кухня вынуждена была вести за собой в обозе целые стада и грабить население – а это для дальновидного военачальника ненадежные и неудобные способы снабжения. Поэтому Наполеон в 1804 г. подал в Сенат прошение об учре-

ждении премии тому, кто изобретет способ долгого хранения продуктов. Сенат, естественно, так и сделал (Наполеон к этому времени уже был пожизненным Первым консулом), учредив внушительную по тем временам премию в 12 тыс. франков. И Аппер решил во что бы то ни стало ее получить. Повар подумал, что ученый монах подкинул неплохую идею: сделать жаркое, прокипятить его, положить в чистую банку и хорошенько закупорить. Так были изобретены консервы, и изобретателем их по сей день считается Аппер. А нам с вами нужно хорошо понимать, что люди с практической сметкой даже из самого отвлеченного теоретического знания могут извлечь пользу – если, конечно, эти теории покоятся на реальных законах природы.

Но вернемся от прикладных применений к теоретическим вопросам происхождения жизни, какими они представлялись после открытий Спалланцани. Стало ясно, что микробы, как и обычные живые существа, размножаются, дают потомство, а вовсе не самозарождаются. Однако многие ученые считали, что для зарождения жизни необходима "жизненная сила". Она не может проникнуть в закрытую банку, именно потому там и не появляются микробы. Как это проверить? Жизненную силу приборами не измерить и руками не ухватить. Луи Пастер в 1865 году хитроумным экспериментом сумел доказать, что никакой жизненной силы нет. Этот опыт, показанный в парижской Академии наук во время знаменитого диспута с Пуше, вошел в школьные учебники.

ки всех стран. Пастер предложил не запаивать наглухо прокипяченный бульон, а оставить в стеклянной колбе тонкий, дважды изогнутый открытый носик. Если жизненная сила есть, то даже узкий извилистый проход не мешает ей проникнуть в колбу и породить микробов. Если же такой силы нет, то микробы из воздуха будут оседать на изгибах стеклянного носика, и бульон останется стерильным. Оппонент Пастера Феликс Пуше утверждал, что в колбе с тонким изогнутым носиком в питательном бульоне микробы все равно появятся. И это означало бы присутствие жизненной силы.

Пуше на тот эпохальный диспут не явился. И академики, разумеется, признали поражение Пуше и победу Пастера. Ведь если один из спорщиков не пришел на суд научной общественности, значит, он сам признал свою неправоту. Таким образом, ученый мир удостоверился, что живое порождается только живым.

Результат диспута удовлетворил всех, кроме... самого Пастера. Дело в том, что в хитроумных пастеровских колбах, как ни кипят питательную среду, какими узкими ни делай изогнутые носики, микробы все-таки появлялись. Не должны были появляться, неоткуда им было взяться, но появлялись, и сам Пастер об этом знал. Хотя появление микроорганизмов в кипяченом бульоне противоречило его обширному опыту и здравому смыслу. Во время диспута Пастер не признался в своих сомнениях, но в течение следующих го лет пытался эту загадку разрешить. И разрешил. Оказалось, что

дело тут в специфике того микроба, с которым работал Пуще. Это была сенная палочка, споры которой погибают только при температуре 120 °С. Кипячением эти споры не уничтожаются, и для того, чтобы все же доказать самому себе победу в том давнем диспуте, Пастеру пришлось изобрести автоклав, аппарат для стерилизации при больших давлениях и температурах. Так что, можно сказать, результатом того исторического спора оказалось не только доказательство отсутствия жизненной силы, но и изобретение автоклава. О пользе первого можно спорить, а вот автоклавом люди пользуются до сих пор.

Неотъемлемое свойство науки – самой себе создавать проблемы. С витализмом было покончено, но все дивиденды достались не науке, а... церкви. Живое не может самозародиться? Превосходно! Но откуда тогда вообще появилась жизнь? Одно из двух: либо она существовала изначально (эту точку зрения позже отстаивал В.И. Вернадский), либо сотворена Богом (так полагал и сам Луи Пастер). Второе, конечно, вероятнее: представить себе "изначальность" жизни (как и вечность Вселенной) довольно трудно. А вот теория божьего творения проста и понятна каждому.

Нелегкая задача встала перед теми учеными, которые не соглашались с Луи Пастером и не хотели привлекать сверхъестественные силы для объяснения природных явлений. После того как была доказана невозможность самозарождения, они должны были теперь долго и мучительно доказывать его

возможность. Пусть не здесь и сейчас, а очень давно, и не за час-другой, а за миллионы лет.

Поначалу дело казалось безнадежным, ведь химики еще не умели получать органические вещества из неорганических. Грань между живой и неживой материей казалась непреодолимой. Правда, еще в 1828 г. Фридрих Велер синтезировал мочевины, но это никого не убедило: подумаешь, мочевина! Не органика, а так, "отход жизнедеятельности". Однако в 1854 г. Пьер Эжен Марселей Бертло сумел искусственно получить липиды, а в 1864 г. А. М. Бутлеров открыл реакцию синтеза углеводов из формальдегида. Вскоре химики научились получать и многие другие органические вещества из неорганических.

Стало ясно, что между живой и неживой материей на химическом уровне нет непреодолимой грани. Это был первый крупный успех теории абиогенеза (происхождения живого из неживого естественным путем). Ученые поняли, что, хотя прямое самозарождение живых существ невозможно, жизнь могла появиться постепенно в результате долгой химической эволюции. С тех пор (и до сего дня) усилия ученых направлены на поиски доказательств и развитие этой гипотезы. Что касается идеи об изначальности жизни, то она сейчас практически не имеет сторонников, поскольку наших знаний о Вселенной уже достаточно, чтобы понимать – на первых этапах ее развития синтез даже самых простых органических соединений был невозможен. Третий вариант – божествен-

ное сотворение – не имеет проверяемых следствий (поскольку Бог мог придать сотворенной им жизни абсолютно любые свойства, о которых мы ничего не можем знать заранее) и не предлагает никакой исследовательской программы. Поэтому он не является научным и просто-напросто не интересен ученым. Тем не менее ученым пришлось бы отнестись к нему более серьезно, если бы были получены строгие доказательства несостоятельности теории абиогенеза. Эта теория, в отличие от креационизма, является научной, то есть допускающей принципиальную возможность опровержения. Например, если бы оказалось, что органические вещества действительно невозможно получить из неорганических, как думали многие вплоть до опытов Берглю и Бутлерова, то абиогенез пришлось бы признать несостоятельной теорией. Однако этого не происходит. Наоборот, по мере развития науки один за другим проясняются все новые этапы долгого пути от неживой природы к первой клетке.

# Рождение Вселенной: первые подступы к жизни

В последние годы развитие Вселенной часто описывают как единый направленный процесс, в ходе которого самопроизвольно и неизбежно возникали все более сложные структуры<sup>9</sup>. Возникло особое междисциплинарное направление исследований – Универсальная История, или Big History. Один из его основоположников – профессор Дэвид Кристиан из университета Сан-Диего, между прочим, специалист по истории России. При взгляде на историю мироздания "с высоты птичьего полета" создается впечатление, что каждый новый шаг в эволюции Вселенной логически вытекал из предыдущего и в свою очередь предопределял следующий. Возникновение жизни предстает уже не случайностью, а закономерным итогом развития. Вселенная словно была изначально спроектирована так, чтобы в ней появилась жизнь, и проект был чрезвычайно точен. Даже небольшое изменение базовых физических констант сделало бы жизнь невозможной (по крайней мере такую жизнь, как наша). Впрочем, в такой Вселенной некому было бы и рассуждать о мудрости ее устройства. Кто знает, может быть, су-

---

<sup>9</sup> Впрочем, эта мода отнюдь не нова: за ней стоит давняя философская традиция.

ществует много разных Вселенных, и только в нашей все так удачно сложилось? Физики относятся к такой возможности вполне серьезно. И потом, развитие жизни идет по пути приспособления, адаптации, так что вполне естественно, что жизнь в нашей Вселенной соответствует ее законам. В другом мироздании и жизнь была бы другой. С этой точки зрения соответствие земной жизни земным условиям не более удивительно, чем соответствие формы воды, налитой в сосуд, форме сосуда.

Физики утверждают, что Вселенная появилась в результате Большого взрыва из очень малого и очень плотного объекта примерно 14 миллиардов лет назад (цифра пока не окончательная, она продолжает уточняться). В первые мгновения не было даже атомов и молекул. Вселенная стремительно расширялась и остывала. В определенный момент появились элементарные частицы, из них образовались атомы водорода; скопления атомов превратились в звезды первого поколения. В них происходила реакция ядерного синтеза, в ходе которой водород превращался в гелий, а затем и в более тяжелые элементы. Все необходимые для жизни элементы, кроме водорода (углерод, кислород, азот, фосфор, сера и другие), образовались в недрах звезд. Звезды первого поколения стали фабрикой по производству атомов, необходимых для будущей жизни.

Самые крупные звезды после истощения запасов ядерного топлива взрывались (это называют "взрывом сверхно-

вой"). В результате таких взрывов атомы тяжелых элементов рассеивались в пространстве. Из новых скоплений атомов образовались звезды второго поколения, в том числе и наше Солнце. Облака рассеянных частиц, не вошедших в состав центральной звезды, вращались вокруг нее и постепенно разделялись на отдельные сгустки – будущие планеты. Именно на этом этапе и мог начаться синтез первых органических молекул.

Возможность органического синтеза в протопланетном облаке предполагалась давно, но подтверждена была лишь недавно, во многом благодаря работам академика В. Н. Пармона и его коллег из Новосибирского института катализа. При помощи сложных расчетов и компьютерного моделирования было показано, что в газовой-пылевой протопланетной облаке имеются необходимые условия для синтеза разнообразной органики из водорода, азота, угарного газа, цианистого водорода и других простых молекул, вполне обычных в космосе. Непременным условием является присутствие твердых частиц-катализаторов, содержащих железо, никель и кремний<sup>10</sup>.

Молодая Земля могла иметь в своем составе большое количество органики с самого начала своего существования. Абиогенный синтез органики продолжался уже на Земле. Экспериментально показана возможность синтеза ами-

---

<sup>10</sup> В. Снытников, В. Пармон. *Жизнь создает планеты?* // Наука из первых рук. № 0. 2004. С. 20–31. [http://evolbiol.ru/npr\\_snytnikov.pdf](http://evolbiol.ru/npr_snytnikov.pdf).

ноокислот и других органических соединений в тех условиях, которые предположительно могли существовать на планете в дни ее молодости<sup>11</sup>.

### **Гидротермальные источники – колыбель жизни на Земле?**

Недавно немецким химикам удалось доказать возможность абиогенного синтеза органических веществ в условиях, которые и по сей день существуют на дне океанов. Оказалось, что в подводных горячих вулканических источниках могут происходить химические реакции, в результате которых из неорганических соединений, таких как угарный газ (CO) и цианистый водород (HCN), образуются разнообразные органические молекулы. Катализатором этих реакций служат присутствующие в гидротермальных водах твердые частицы, содержащие железо и никель. Реакции особенно хорошо идут при температуре 80-120 градусов. Условия, в которых проводились эксперименты, были максимально приближены к реальности. По мнению исследователей, такие условия (включая все компоненты реакционной смеси) вполне могли существовать в подводных вулканических источниках на ранних этапах развития Земли.

Основным продуктом реакций были гидроксикислоты и аминокислоты. В небольших количествах были получены и другие органические

---

<sup>11</sup> См. “Эксперимент Миллера – Юри”, <http://elementy.ru/trefil/21169>.

вещества, в том числе и такие, из которых в несколько иных условиях могут синтезироваться сахара и липиды. В отличие от других известных опытов по абиогенному синтезу органики, где не было железо-никелевых катализаторов и применялись "ударные" воздействия вроде электрических разрядов, в искусственно воссозданных условиях гидротермальных источников реакции протекали без образования "отходов" – инертных углеводородных смесей вроде дегтя или смол, которые в дальнейшем очень трудно превратить в вещества, необходимые для самозарождения жизни.

Открытие немецких химиков – весомый аргумент в пользу гипотезы, согласно которой жизнь на Земле могла зародиться в подводных вулканических источниках.

*(Источник: Claudia Huber, Gunter Wächtershäuser.  $\alpha$ -Hydroxy and  $\alpha$ -Amino Acids Under Possible Hadean, Volcanic Origin-of-Life Conditions // Science. 2006. V. 314. P. 630–632.)*

# Преджизнь

Вместе с Землей возник и так называемый "геохимический круговорот". Одни вещества поступали из сдавленных, разогревшихся недр Земли, формируя первичную атмосферу и океаны. Другие приходили из космоса в виде падающих с неба остатков протопланетного облака, метеоритов и комет. В атмосфере, на поверхности суши и в водоемах все эти вещества смешивались, вступая друг с другом в химические реакции, и превращались в новые соединения, которые в свою очередь тоже вступали в реакции друг с другом.

Между химическими реакциями возникала своеобразная конкуренция – борьба за одни и те же субстраты (исходные вещества, необходимые для их проведения). В такой борьбе всегда побеждает та реакция, которая идет быстрее. Так что среди химических процессов начинается настоящий естественный отбор. Медленные реакции постепенно затухают и прекращаются, вытесняемые более быстрыми.

Важнейшую роль в этом соревновании играли катализаторы – вещества, ускоряющие те или иные химические превращения. Огромное преимущество должны были получать реакции, катализируемые своими собственными продуктами. Такие реакции называют автокаталитическими или цепными. Типичный пример автокаталитической реакции – так называемая реакция Бутлерова, в ходе которой из формаль-

дегида образуются сахара, которые сами и являются катализаторами этой реакции. Это значит, что после появления в реакционной смеси первых молекул сахаров процесс превращения формальдегида в сахара начинает самопроизвольно ускоряться и становится лавинообразным<sup>12</sup>.

Следующий этап – формирование автокаталитических циклов, в ходе которых происходит не только синтез катализаторов, но и частичное возобновление расходуемых субстратов. От сложного и эффективного автокаталитического цикла уже недалеко и до настоящей жизни, ведь жизнь в основе своей – это самоподдерживающийся, автокаталитический процесс.

Проблема возникает с "затравкой": та же реакция Бутлерова не начнется, если в среде изначально не будет хотя бы небольшого количества углевода-катализатора. Несколько упрощает проблему гипотеза, предложенная А. Д. Пановым из Института ядерной физики. Известно, что небесные тела могут обмениваться веществом: при столкновении планеты с крупным астероидом из ее поверхности выбиваются фрагменты породы, которые могут улететь в космос и попасть на другие планеты. По расчетам Панова, благодаря такому "метеоритному обмену" возникшее в ходе химической эволюции на одной из планет полезное новшество (например, эффективный катализатор) может в течение обозримо-

---

<sup>12</sup> В. Пармон. *Естественный отбор среди молекул* // Наука из первых рук. № 0. 2004. С. 33–40. [http://evolbiol.ru/npr\\_parmon.pdf](http://evolbiol.ru/npr_parmon.pdf).

го времени попасть в другие звездные системы, а за несколько сотен миллионов лет ареал распространения новшества может охватить всю галактику – разумеется, при условии, что запас данного вещества будет возобновляться в цепочке спровоцированных им химических превращений. Гипотеза Панова расширяет масштаб химической "кухни", в которой подготавливались ингредиенты будущей жизни, от планетарного до галактического<sup>13</sup>.

---

<sup>13</sup> А. Д. Панов. *Эволюция и проблема SETI*. 2006. <http://evolbiol.ru/panov.pdf>.

# Главная молекула жизни

Общепринятого определения жизни не существует (в биологии вообще с определениями трудно – обычно чем строже определение, тем хуже оно работает). Одни ученые полагают, что жизнь – скорее процесс, чем структура, и определяют ее, например, как "процесс сохранения неравновесного состояния органической системы извлечением энергии из среды". Такому определению могут соответствовать и системы, не имеющие четких пространственных границ, – автокаталитические циклы, "живые растворы". Другие подчеркивают обязательную дискретность живых объектов и считают, что понятие "жизнь" неотделимо от понятия "организм". Третьи подчеркивают информационную природу жизни и определяют ее как способность некоего фрагмента информации ("репликатора") к самокопированию с использованием ресурсов внешней среды. Под это определение подходят не только биологические вирусы, но и компьютерные и даже распространяющиеся в обществе слухи, верования и т. п.<sup>14</sup>. Но это, пожалуй, чересчур широкий взгляд на жизнь.

Нам известна только одна жизнь – земная, и мы не знаем, какие из ее свойств являются обязательными для любой жизни вообще. Рискнем, однако, два таких свойства все-таки назвать. Это, во-первых, наличие наследственной инфор-

<sup>14</sup> Ричард Докинз. *Вирусы мозга*, <http://elementy.ru/lib/164594>

мации, во-вторых – активное осуществление функций, направленных на самоподдержание и размножение, а также на получение энергии, необходимой для выполнения всей этой работы.

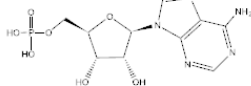
Все живое на Земле справляется с перечисленными задачами при помощи трех классов сложных органических соединений: ДНК, РНК и белков<sup>15</sup>. ДНК взяла на себя первую задачу – хранение наследственной информации. Белки отвечают за вторую: они выполняют все виды активных "работ". Разделение труда у них очень строгое. Белки не хранят наследственную информацию, ДНК не совершает активной работы (в биологии почти не бывает правил без исключений, в данном случае исключения тоже есть, но очень редкие и не делающие погоду).

Молекулы третьего класса веществ – РНК – служат посредниками между ДНК и белками, обеспечивая считывание наследственной информации. При помощи РНК осуществляется синтез белков в соответствии с записанными в молекуле ДНК "инструкциями". Некоторые из функций, выполняемых РНК, очень похожи на функции белков (активная

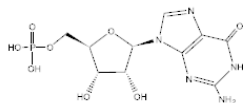
---

<sup>15</sup> Те из читателей, кто совсем позабыл школьный курс биологии и напрочь не помнит, что такое транскрипция, трансляция, рибосомы, каково химическое строение белков и к какому классу биополимеров относится словосочетание "двойная спираль", могут подсмотреть необходимую информацию, например, вот здесь: <http://www.fizhim.ru/student/files/biology/biolections/lection05.html> или здесь: <http://vadim-blin.narod.ru/axiomatica/main.htm>. Я старался напоминать азы по ходу изложения, но для тех, кто начинает совсем "с нуля", этого может оказаться недостаточно.

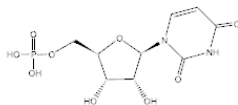
работа по прочтению генетического кода и синтезу белка), другие напоминают функции ДНК (хранение и передача информации). И все это РНК делает не в одиночку, а при активном содействии со стороны белков. На первый взгляд РНК кажется "третьей лишней". В принципе нетрудно представить себе организм, в котором РНК вовсе нет, а все ее функции поделили между собой ДНК и белки. Правда, таких организмов в природе не существует.



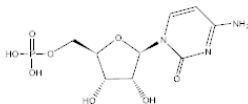
Аденозин-монофосфат



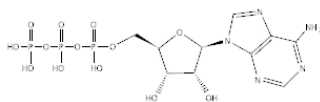
Гуанозин-монофосфат



Уридин-монофосфат



Цитозин-монофосфат

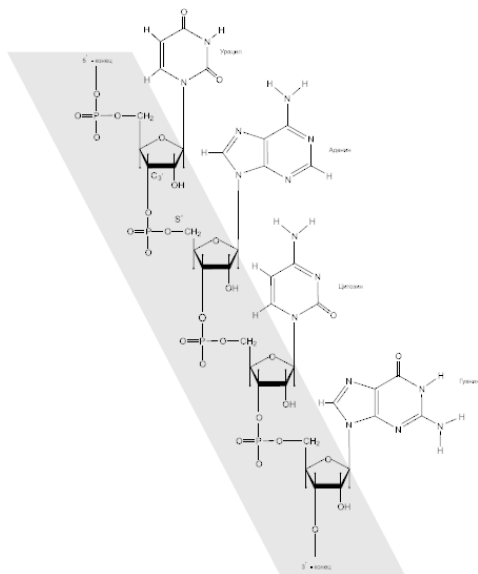


АТФ (Аденозинтрифосфат)

**РНК** – полимер, состоящий из множества похожих "кирпичиков" – рибонуклеотидов, каждый из которых, в свою очередь, собран из трех частей. Первая из них – фосфорная кислота (фосфат), неорганическое вещество, которого довольно много в земной коре и океанах. Вторая – азотистое основание. В состав РНК

входят четыре азотистых основания: А (аденин), У (урацил), Г (гуанин) и Ц (цитозин); соответственно, существует четыре вида рибонуклеотидов. Азотистые основания могли синтезироваться из неорганических молекул (таких как CO, HCN и NH<sub>3</sub> еще в протопланетном облаке. Их находят и в метеоритах. Третья – сахар рибоза – образуется в ходе автокаталитической реакции Бутлерова.

Четыре составных блока молекулы РНК – нуклеотиды аденозин (аденин + рибоза), гуанозин (гуанин + рибоза), уридин (урацил + рибоза) и цитидин (цитозин + рибоза), к каждому из которых присоединено по одному остатку фосфорной кислоты. АТФ (главная энергетическая молекула живой клетки) представляет собой аденозин с тремя фосфатами.



Какая из трех молекул появилась первой? Одни ученые говорили: конечно, белки, ведь они выполняют всю работу в живой клетке, без них жизнь невозможна. Им возражали: белки не могут хранить наследственную информацию, а без этого жизнь и подавно невозможна! Значит, первой была ДНК!

Ситуация казалась неразрешимой: ДНК ни на что не годна без белков, белки – без ДНК. Получалось, что они должны были появиться вместе, одновременно, а это трудно себе представить. Про "лишнюю" РНК в этих спорах почти забы-

ли. Ведь она, как тогда думали, не может без посторонней помощи ни хранить информацию, ни выполнять работу.

Потом, правда, выяснилось, что у многих вирусов наследственная информация хранится в виде молекул РНК, а не ДНК. Но это посчитали курьезом, исключением. Переворот произошел в 80-х годах XX века, когда были открыты рибозимы – молекулы РНК с каталитическими свойствами. Рибозимы – это РНК, выполняющие активную работу, то есть то, что должны делать белки. Среди рибозимов были найдены и катализаторы репликации (копирования, размножения) молекул РНК – своих собственных или чужих.

В итоге РНК из "почти лишней" стала "почти главной". Оказалось, что она, и только она, может выполнять сразу обе главные жизненные задачи – и хранение информации, и активную работу. Стало ясно, что возможен полноценный живой организм, не имеющий ни белков, ни ДНК, в котором все функции выполняются только молекулами РНК. Конечно, ДНК лучше справляется с задачей хранения информации, а белки – с "работой", но это уже детали. РНК-организмы могли приобрести белки и ДНК позже, а поначалу обходиться без них.

Так появилась **теория РНК-мира**, согласно которой первые живые существа были РНК-организмами без белков и ДНК. А первым прообразом будущего РНК-организма мог стать автокаталитический цикл, образованный самовоспроизводящимися молекулами РНК – теми самыми рибозима-

ми, которые способны катализировать синтез собственных копий.

Лично я считаю теорию РНК-мира одним из самых выдающихся достижений теоретической мысли в биологии за последние 30 лет, которое можно сравнить разве что с симбио-генетической теорией происхождения эукариот<sup>16</sup> (о которой пойдет речь в главе "Великий симбиоз"). По правде сказать, могли бы до этого додуматься и раньше. Ведь два вида рибозимов были известны еще с 60-х годов XX века, хотя их не называли тогда рибозимами. Это рибосомные РНК (рРНК), из которых сделаны молекулярные "машинки" для трансляции (синтеза белка) – рибосомы, и транспортные РНК (тРНК), которые подносят нужные аминокислоты к рибосомам в ходе трансляции. Оба вида РНК выполняют активную биохимическую работу, это самые настоящие рибозимы, но, пока их было известно только два, теория РНК-мира не была сформулирована.

**Трансляция** – синтез белка. Осуществляется особыми молекулярными "машинками" – рибосомами, которые состоят из нескольких больших молекул рибосомной РНК и большого числа менее крупных молекул рибосомных белков. Рибосомы синтезируют белок в соответствии с "инструкциями", записанными в молекуле матричной РНК (мРНК). Каждые три нуклеотида мРНК кодируют одну аминокислоту.

---

<sup>16</sup> Дорогие читатели! Если в тексте вам встречается незнакомый термин, поищите его в "Словаре терминов" в конце книги. Там все подробно объясняется.

Аминокислоты присоединяются к синтезируемой молекуле белка по одной. Доставка аминокислот к рибосомам осуществляется транспортными РНК (тРНК).

Теория РНК-мира, вначале чисто умозрительная, очень быстро "обрастает" экспериментальными данными. Химики научились получать рибозимы чуть ли не с любыми желаемыми характеристиками. Делается это так. Например, мы хотим создать молекулу РНК, которая способна безошибочно узнавать вещество X и связываться с ним. Для этого синтезируют большое количество разных цепочек РНК, соединяя рибонуклеотиды друг с другом в случайном порядке. Раствор, содержащий полученную смесь молекул РНК, наливают на поверхность, покрытую веществом X. После этого остается лишь отобрать и исследовать те молекулы РНК, которые прилипли к поверхности. Технология незамысловатая, но она действительно работает. Примерно таким способом получены рибозимы, катализирующие синтез нуклеотидов, присоединяющие аминокислоты к РНК и выполняющие множество других биохимических функций. Стирая грань между живым и неживым, уже растут на искусственных средах в лабораториях возмутительнейшие объекты – колонии размножающихся молекул РНК, способные к тому же синтезировать белки (правда, без этих самых белков – ферментов – заставить их расти пока не удастся). Весомый вклад в эти исследования вносят ученые из Института химической био-

логии и фундаментальной медицины (г. Новосибирск) и Института белка (г. Пущино) под руководством академиков В. В. Власова и А. С. Спирина. Любопытно, что многие рибозимы работают лучше всего при низких температурах, иногда даже ниже точки замерзания воды – в крошечных полостях льда, где достигаются высокие концентрации реагентов. Некоторые считают это свидетельством того, что жизнь зарождалась при низких температурах.

Конечно, нельзя сказать, что в теории РНК-мира совсем нет проблем и трудностей. Их очень много. Основная, пожалуй, состоит в том, что большинство рибозимов очень малоэффективны по сравнению со своими белковыми аналогами. Во многих случаях это не принципиально, потому что на ранних этапах становления жизни белков еще не было, рибозимам не с кем было конкурировать, они на тот момент были "последним словом науки и техники". Их эффективности вполне хватало для того, чтобы предоставить химическим циклам, в которых они участвовали как катализаторы, решающее преимущество в скорости. Но некоторые ограничения могли оказаться принципиальными. В первую очередь это относится к вышеупомянутой способности рибозимов катализировать синтез собственных копий. В действительности тут все не так просто и гладко. В ныне живущих организмах таких рибозимов не обнаружено. Методом "искусственной эволюции" (то есть путем синтеза множества случайных последовательностей рибонуклеотидов, последу-

ющего отбора удачных вариантов, внесения в них небольших случайных изменений, нового отбора и т. д.) удалось получить рибозимы, которые худо-бедно могут "сшить" друг с другом два рибонуклеотида, но не всякие и не всегда. Осуществить полноценное копирование длинной молекулы РНК (то есть служить настоящими РНК-зависимыми РНК-полимеразами) они не могут. Чтобы изготовить из молекул РНК рибозим, который можно с полным правом назвать РНК-зависимой РНК-полимеразой, ученым пришлось воспользоваться наряду с "искусственной эволюцией" еще и сознательным, разумным планированием. В конце концов это удалось сделать – искомый рибозим был составлен из нескольких разных молекул РНК. Но даже и этот с таким трудом разработанный и изготовленный комплексный рибозим работает из рук вон плохо. В чем же дело?

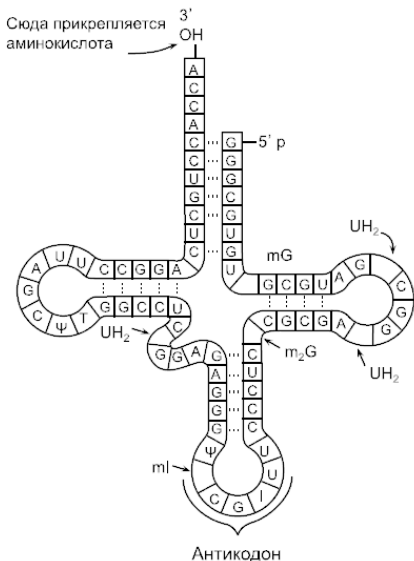


Схема транспортной РНК. А, G, C, U – стандартные нуклеотиды аденозин, гуанозин, цитидин и уридин, другими буквами отмечены нестандартные (модифицированные) нуклеотиды, в том числе I – инозин. Как и многие другие молекулы РНК, тРНК образует петли за счет того, что рибонуклеотиды попарно "склеиваются друг с другом по принципу комплементарности. Как можно видеть на рисунке, С (цитозин) обычно склеивается с G (гуанином), а А (аденин) – с U (урацилом). Но в биологии, как мы уже знаем, нет правил без исключений: в двух местах этой молекулы, вопреки принципу комплементарности, G соединяется с U.

Не исключено, что дело тут в необходимых кофакторах – ионах металлов, в том числе редких. Известно, что очень многие белковые ферменты используют ионы металлов в качестве своих необходимых составных частей. Такие белки называют металлопротеинами. Похоже, это было справедливо и для рибозимов РНК-мира. До самого недавнего времени эту возможность упускали из виду. Однако недавно было обнаружено, что те самые искусственно полученные рибозимы, которые способны кое-как синтезировать РНК на РНКовой матрице, являются металлорибозимами: в их активном центре присутствует ион магния. Точно так же и проблему взаимодействия РНК с липидными мембранами удалось решить только благодаря объединению РНКовых комплексов с ионами металла, на этот раз – кальция.

Известно, что в древнем океане было гораздо больше, чем теперь, ионов различных тяжелых металлов, в том числе довольно экзотических, таких как вольфрам, молибден или ванадий<sup>17</sup>. Эти ионы до сих пор используются в качестве кофакторов многими белками, особенно у архаичных микроорганизмов. Может быть, дело у исследователей РНК-мира пойдет лучше, если они дадут рибозимам возможность "пользоваться услугами" ионов редких металлов?

---

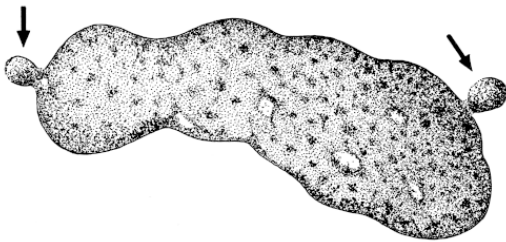
<sup>17</sup> М.А. Федонкин *Сужение геохимического базиса жизни и эвкарриотизация биосферы: причинная связь.* // Палеонтологические журнал 2003, № 6 с. 33–40  
<http://evolbiol.ru/fedonkin2003.htm>

**У микроба ферроплазмы почти все белки содержат железо.**

О важной и еще не до конца понятой роли металлов в жизни примитивных клеток свидетельствуют результаты изучения необычного микроба, обнаруженного в 2000 году в биореакторе металлургического завода в Туле.

Этот микроб, относящийся к надцарству архей (Archaea), получил название *Ferroplasma acidiphilum*. В отличие от большинства других архей и бактерий ферроплазма лишена жесткой клеточной стенки и размножается почкованием.

Ферроплазма живет в очень кислых водах, насыщенных растворенным железом и другими металлами. В природе такие условия встречаются в окрестностях месторождений сульфидных руд (например пирита). Ферроплазма сама производит органику из углекислого газа (подобно растениям), а питаться готовыми органическими веществами не может. В отличие от растений источником энергии для синтеза органики из  $\text{CO}_2$  ферроплазме служит не солнечный свет, а химическая реакция окисления двухвалентного железа ( $\text{Fe}^{2+} \Rightarrow \text{Fe}^{3+}$ ).



*Ферроплазма в процессе почкования (почки показаны стрелками). По фотографии из статьи с первоописанием микроба (O. V. Golyshina et.al., 2000).*

В ходе дальнейших исследований у ферроплазмы обнаружилось еще несколько необычных особенностей. В частности, оказалось, что один из ее ферментов (альфа-глюкозидаза) является железосодержащим металлопротеином, в то время как у всех остальных организмов ферменты этого класса никакого железа не содержат. Это побудило команду микробиологов – первооткрывателей ферроплазмы проверить и остальные белки странного микроорганизма на предмет содержания в них железа и других металлов.

Результат оказался более чем удивительным. Из 189 белков, которые ученым удалось выделить из ферроплазмы, лишь 26 не содержали железа. Остальные 163 (86 %) оказались железосодержащими металлопротеинами. Самое удивительное, что аналоги большинства из этих белков, встречающиеся у других

организмов, не содержат железа.

Железо в белках ферроплазмы не является какой-то необязательной или второстепенной примесью. Исследователи показали, что аккуратное удаление железа из этих белков приводит к сильному изменению их структуры (денатурации) и потере функциональной активности. Похоже на то, что почти все белки ферроплазмы, по образному выражению авторов статьи, держатся на "железных заклепках".

Естественно, сразу возник вопрос о причинах такого обилия железосодержащих металлопротеинов у ферроплазмы. Возможно, это общее свойство всей группы микроорганизмов, к которой относится ферроплазма? Или, может быть, оно характерно именно для микробов, обитающих в кислых, насыщенных растворенным железом водах? Для ответа на этот вопрос исследователи выделили теми же методами металлосодежащие белки из ближайшего родственника ферроплазмы – архей *Picrophilus torridus*, а также из неродственного, но обитающего в таких же условиях микроорганизма – бактерии *Acidithiobacillus ferrooxidans*. Из этих микробов удалось выделить лишь 29 и 28 металлопротеинов соответственно, из которых только половина содержала железо. Самое главное, что все железосодержащие металлопротеины этих двух микробов оказались обычными, широко распространенными металлопротеинами, которые и у многих других организмов тоже содержат железо.

Тогда исследователи высказали дерзкую гипотезу.

Они предположили, что ситуация, наблюдаемая у ферроплазмы, является случайно сохранившимся отголоском древнейших этапов развития жизни. Жизнь могла зародиться в микрополостях кристаллов пирита, в условиях, очень близких к тем, в которых ныне обитает ферроплазма. Главными отличиями этих микрополостей являются кислая среда и изобилие растворенного железа, которое в других, менее экзотических местообитаниях обычно в большом дефиците.

Древнейшие формы жизни поначалу активно использовали для осуществления необходимых химических реакций простые неорганические катализаторы, в первую очередь соединения железа и серы. Постепенно эти катализаторы замещались более эффективными органическими – то есть белками, и вполне естественно предположить, что первые белки включали в себя атомы железа как неотъемлемые структурные и функциональные компоненты. В дальнейшем, когда живые организмы стали осваивать другие местообитания, они сразу же столкнулись с резким дефицитом доступного железа, и отбор стал способствовать замене старых железосодержащих белков другими, не нуждающимися в железе для выполнения своих функций. В конце концов железо сохранилось только в тех белках, которые без него совсем уж никак обойтись не могут.

По мнению исследователей, обилие железосодержащих металлопротеинов у ферроплазмы

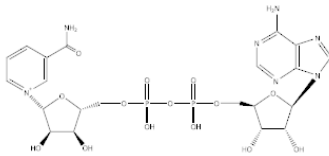
объясняется тем, что предки этого микроба никогда не покидали кислых, богатых железом вод, и вся их эволюция протекала в условиях железного изобилия. Другие микроорганизмы, обитающие сегодня в похожих условиях, вероятно, попали туда вторично и на каких-то этапах своей эволюции сталкивались с дефицитом железа. Те немногочисленные белки ферроплазмы, в которых железа все-таки нет, возможно, достались ей от этих новых соседей в результате горизонтального (межвидового) обмена генами, что у микробов – обычное дело (см. главу "Наследуются ли приобретенные признаки").

Впрочем, есть одно обстоятельство, заставляющее усомниться в столь глубокой древности ферроплазмы и ее металлопротеинов. Дело в том, что этот микроорганизм является аэробным, для окисления железа ему необходим кислород, тогда как древнейшие этапы эволюции жизни протекали в бескислородных условиях (см. главу "Планета микробов").

*(Источник: Manuel Ferrer, Olga V. Golyshina, Ana Beloqui, Peter N. Golyshin, Kenneth N. Timmis. The cellular machinery of Ferroplasma acidiphilum is iron-protein-dominated // Nature. 2007. V. 445. P. 91–94.)*

**Как РНК решала энергетический вопрос.** Чтобы два рибонуклеотида соединились вместе, образовав маленькую молекулу РНК, к одному из них должен быть присоединен дополнительный фосфат (или сразу два). Получившаяся молекула

– рибонуклеотид с лишним фосфатом – обладает большим количеством энергии, которая при наличии подходящих катализаторов может быть использована для выполнения разных полезных "работ". В том числе для соединения двух рибонуклеотидов в одну молекулу – маленькую РНК. Рибонуклеотиды с дополнительными фосфатами первоначально использовались, скорее всего, только как "строительные кирпичики" при синтезе РНК. Кирпичики, надо сказать, очень удобные – ведь они включают в себя не только строительный материал, но еще и энергию, необходимую для выполнения строительных работ! Впоследствии они стали использоваться для тысяч других важных дел – везде, где для выполнения какой-то работы требуется энергия. Все живое и по сей день пользуется фосфорилированными рибонуклеотидами как универсальными поставщиками энергии при выполнении энергоемких задач. Самая известная из этих "энергетических" молекул – АТФ (аденозинтрифосфат). Это обычный рибонуклеотид, к которому присоединены два дополнительных фосфата. АТФ одновременно и источник энергии для множества энергоемких реакций, и один из кирпичиков для синтеза РНК. Так земная жизнь нашла универсальное решение сразу двух задач: запасания энергии в удобной форме и синтеза РНК – главных молекул жизни.



*НАД (никотинамид-аденин-динуклеотид) – важнейший участник энергетического метаболизма клетки, используемый как универсальный переносчик протонов и электронов. Представляет собой два соединенных рибонуклеотида: обычный (аденозин) и "нестандартный" (никотинамид). Структура этого вещества – еще одно "напоминание\* об эпохе РНК-мира.*

# Оболочка

Все организмы дискретны в пространстве и имеют наружную оболочку. Трудно представить себе живое существо в виде туманного облачка или раствора (разве что в фантастическом романе). Однако поначалу преджизнь существовала именно в виде растворов. Чтобы не раствориться окончательно, не рассеяться в водах древних водоемов, "живые растворы" должны были ютиться в крошечных полостях, которые часто встречаются в минералах. Это тем более удобно, что некоторые минералы (например, пирит) являются неплохими катализаторами для многих биохимических реакций. Кроме того, поверхность минералов могла служить своеобразной матрицей, основой, к которой прикреплялись молекулы РНК. Упорядоченная структура кристаллов помогала упорядочить и структуру этих молекул, придать им нужную пространственную конфигурацию.

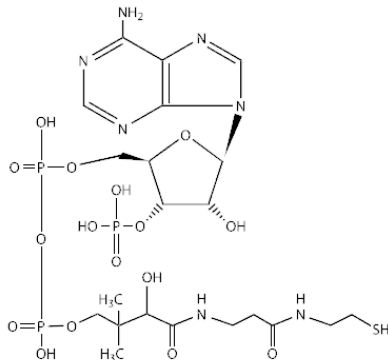
Но рано или поздно преджизнь должна была обзавестись собственными оболочками – перейти от доорганизменного уровня к организменному. Идеальным материалом для таких оболочек являются липиды (жиры), молекулы которых способны образовывать на поверхности воды тончайшие пленки. Если взболтать такую воду, в ее толще образуется множество мелких пузырьков – водяных капелек, покрытых двухслойной липидной оболочкой (мембраной). Эти ка-

пельки проявляют интересные свойства, которые делают их похожими на живые клетки. Например, они способны осуществлять обмен веществ. Липидные мембраны обладают избирательной проницаемостью: одни молекулы сквозь них проходят, другие – нет. Благодаря этому одни вещества втягиваются в каплю, другие выводятся, третьи – накапливаются внутри. Правда, для того, чтобы это происходило постоянно, одних мембран недостаточно. Нужно еще, чтобы внутри капли одни вещества превращались в другие, а для этого там должны находиться катализаторы – белки или РНК.

Изучением свойств водно-липидных капель (**коацерватов**) занимался академик А. И. Опарин. Он считал, что коацерваты были одним из этапов на пути возникновения жизни. Опарин обнаружил, что при определенных условиях коацерваты могут расти и даже "размножаться" делением<sup>18</sup>.

---

<sup>18</sup> А.И. Опарин *Жизнь, ее природа, происхождение, развитие* 1968 <http://evolbiol.ru/oparin.htm>



*Кофермент А – одна из важнейших биоактивных молекул живой клетки – представляет собой модифицированный рибонуклеотид аденозин. К одному из остатков фосфорной кислоты присоединен "хвост", отдаленно напоминающий очень короткую белковую молекулу. Хвост заканчивается группой –SH, которая является активным центром молекулы. К этой сере может присоединяться ацетильная группа (-CO-CH<sub>3</sub>)у которая затем будет использована, например, для синтеза жирных кислот (ключевой этап синтеза липидов). Строение молекулы кофермента А заставляет задуматься о древнейших этапах эволюции жизни, когда рибонуклеотиды и простейшие белки (пептиды) еще только учились «жить и работать вместе»*

Первые коацерваты могли образоваться самопроизвольно из липидов, синтезированных абиогенным путем. Впослед-

ствии они могли вступить в симбиоз (взаимовыгодное сожительство) с "живыми растворами" – колониями самовоспроизводящихся молекул РНК, среди которых были и рибозимы, катализирующие синтез липидов. Подобное сообщество уже можно назвать организмом. У всех живых существ до сих пор в синтезе липидов важнейшую роль играет кофермент А, представляющий собой не что иное, как модифицированный рибонуклеотид. Это еще одно напоминание об РНК-мире.

Камнем преткновения для теории РНК-мира в течение некоторого времени была неспособность молекул РНК эффективно взаимодействовать с липидными мембранами. Недавно, однако, было показано, что комплексы из нескольких разных молекул РНК и ионов кальция способны не только прикрепляться к мембранам, но и регулировать их проницаемость.

# РНК обзаводится помощниками

В дальнейшем РНК-организмы приобрели несколько важных усовершенствований. Самое главное из них состояло в том, что они научились синтезировать аминокислотные полимеры – сначала короткие пептиды, а затем и длинные белки. Эти вещества стали для РНК-организмов универсальными помощниками, справляющимися с большинством биологических "работ" гораздо лучше, чем рибозимы.

Откуда же взялась у РНК-организмов способность синтезировать белки? Чтобы ответить на этот вопрос, мы должны поближе познакомиться с рибосомами – сложными молекулярными "машинками", при помощи которых синтезируют белки все современные живые клетки.

Рибосомы у всех живых существ – от бактерий до человека – устроены очень похоже. По-видимому, это означает, что рибосомы в их "современном" виде имелись уже у общего предка всех нынешних форм жизни – у Луки, о котором говорилось в начале главы. Рибосома состоит из двух частей, или субъединиц, – большой (главной) и малой (вспомогательной). Основу обеих субъединиц составляют молекулы рибосомной РНК (рРНК). Снаружи к молекулам рРНК прилегают молекулы рибосомных белков. Поскольку рибосомы играют главную роль в синтезе белка (трансляции), вопрос о происхождении синтеза белка фактически сводится к во-

просу о происхождении рибосом.

До самого недавнего времени многим экспертам казалось, что загадка происхождения рибосом вряд ли когда-нибудь будет разгадана. Ведь в природе не осталось никаких "переходных звеньев", то есть более простых молекулярных комплексов, которые могли бы претендовать на роль "предков" рибосом. Однако в начале 2009 года канадские биохимики, похоже, нашли ключик к этой тайне в самой структуре рибосом современных организмов<sup>19</sup>.

Они сосредоточились на самой главной части рибосомы – на молекуле РНК, которая называется 23S-рРНК и является основой большой субъединицы рибосомы. Эта молекула весьма велика: она состоит почти из 3000 нуклеотидов. В клетке она сворачивается в сложный трехмерный "клубок". Разные петли, выступы и другие элементы структуры этого "клубка" обеспечивают выполнение разных функций: связь с рибосомными белками, присоединение малой субъединицы, присоединение и удерживание в нужных позициях молекул транспортных РНК (тРНК), которые несут на своих "хвостиках" аминокислоты, необходимые для синтеза белка.

Проведенные ранее эксперименты показали, что рибосомные белки играют в рибосоме вспомогательную роль: они делают ее более стабильной и повышают эффективность ее работы, однако все главные действия, необходимые для

---

<sup>19</sup> Konstantin Bokov, Sergey V. Steinberg *A hierarchical model for evolution of 23S ribosomal RNA* // Nature. 2009. V. 457 p. 977–980

синтеза белка, осуществляются не белками, а рибосомными РНК. Это значит, что изначально рибосомы могли состоять только из рРНК, а белки добавились позже. Самый главный этап трансляции – присоединение аминокислот к синтезируемой белковой молекуле – осуществляется молекулой 23S-рРНК. Поэтому логично предположить, что все началось именно с этой молекулы.

Однако молекула 23S-рРНК слишком велика и сложна, чтобы появиться в готовом виде в результате случайного комбинирования нуклеотидов. Таким образом, ключевой вопрос состоит в том, могла ли 23S-рРНК произойти от более простой молекулы-предшественницы в результате постепенной эволюции, то есть путем последовательного добавления новых фрагментов. Ученым удалось показать, что структура 23S-рРНК свидетельствует именно о таком ее происхождении.

Целостность трехмерной структуры молекулы 23S-рРНК поддерживается разнообразными связями между ее участками. Некоторые части молекулы сворачиваются в двойные спирали. К двойным спиральям "приклеиваются" другие участки молекулы, состоящие из нескольких идущих подряд аденозинов. Связи, возникающие между двойными спиральями и "стопками" аденозинов, необходимы для поддержания стабильной трехмерной структуры той части молекулы, к которой принадлежит аденозиновая "стопка", но они не влияют на стабильность той ее части, к которой при-

надлежит двойная спираль. Иными словами, если мы разорвем какую-нибудь из этих связей, это нарушит структуру той части молекулы, где находится аденозиновая "стопка", но не причинит вреда той части, где расположена двойная спираль. Таким образом, если 23S-рРНК развивалась постепенно из простой молекулы-предшественницы, то сначала должны были появляться двойные спирали, и только потом к ним могли "пристраиваться" аденозиновые стопки.

Изучая структуру 23S-рРНК, исследователи обратили внимание, что в одной части молекулы имеется скопление двойных спиралей и почти нет аденозиновых стопок. Это наблюдение навело ученых на мысль, что эволюция молекулы 23S-рРНК могла начаться именно с этого фрагмента молекулы.

Но если этот фрагмент был той "затравкой", с которой началась эволюция 23S-рРНК, то следует ожидать, что именно в нем находится какой-то важный функциональный центр молекулы. Так ли это? Оказывается, это действительно так: именно этот участок молекулы 23S-рРНК играет ключевую роль в присоединении аминокислот к синтезируемому белку. Он удерживает в правильных позициях "хвосты" двух молекул тРНК (той, что принесла предыдущую аминокислоту, уже присоединенную к белку, и той, что принесла следующую аминокислоту). Именно этот участок молекулы обеспечивает сближение новой аминокислоты с предыдущей, уже присоединенной к белку, и катализирует соединение amino-

кислоты с белком.

Обнаружив эти факты, исследователи перешли к более тонкому анализу структуры 23S-рРНК. Они подразделили молекулу на более тонкому анализу. Они подразделили молекулу на 60 относительно самостоятельных структурных блоков и детально проанализировали характер связей между ними. Фактически они рассматривали молекулу как сложный трехмерный "пазл" и пытались выяснить, поддается ли он сборке и разборке без поломки деталей. Оказалось, что молекулу действительно можно постепенно "разобрать", ни разу не нарушив структуру остающихся блоков. Сначала можно отделить 19 блоков, причем структура оставшихся блоков остается неповрежденной. После этого отделяются еще 11 блоков, затем еще 9, 5, 3, 3, 2, 2, 2; наконец, еще три блока можно отделить последовательно по одному. После этого остается "неразобраным" лишь маленький фрагмент молекулы, составляющий 7 % от ее общей массы. Этот неразобраный фрагмент представляет собой тот самый каталитический центр, ответственный за удерживание двух молекул тРНК и присоединение аминокислот к белку.

Возможность последовательной разборки молекулы без повреждения остающихся частей – факт весьма нетривиальный. Все блоки молекулы связаны друг с другом, причем связи эти имеют направленный характер: при их разрыве один блок повреждается, а другой – нет. Можно представить систему блоков и связей между ними как множество точек, со-

единенных стрелками, причем стрелка будет указывать на тот блок, который повреждается при разрыве связи. Если бы эти стрелки образовали хотя бы одну кольцевую структуру (иными словами, если бы мы, двигаясь из какой-то точки по стрелкам, могли вернуться в ту же точку), то разобрать молекулу без повреждения остающихся частей было бы невозможно. Однако ни одной такой кольцевой структуры в молекуле 23S-рРНК не обнаружилось. Если бы направление связей было случайным, вероятность отсутствия кольцевых структур составляла бы менее одной миллиардной. Значит, это вряд ли результат случайности. По-видимому, структура связей между блоками молекулы отражает последовательность добавления этих блоков в ходе постепенной эволюции молекулы.

Получается, что исходной функциональной молекулой – "проторибосомой", с которой началась эволюция рибосомы, – был каталитический центр молекулы 23S-рРНК, ответственный за соединение аминокислот.

Могла ли такая "проторибосома", способная удерживать две молекулы тРНК и сближать в пространстве прикрепленные к ним аминокислоты, выполнять какую-то полезную функцию в РНК-организме? Эксперименты позволяют ответить на этот вопрос утвердительно. Методом искусственной эволюции были получены функциональные РНК (рибозимы), способные катализировать соединение аминокислот, прикрепленных к тРНК, в короткие белковые молекулы.

Структура этих искусственно выведенных рибозимов очень близка к структуре той проторибосомы, которую "вычислили" канадские биохимики на основе изучения структуры 23S-рРНК.

По-видимому, проторибосома была просто устроенным рибозимом, катализирующим синтез небольших белковых молекул в РНК-организме. Специфичность синтеза поначалу была очень низкой (аминокислоты выбирались более или менее случайно). В дальнейшем к проторибосоме добавлялись новые блоки, причем добавлялись они таким образом, чтобы не нарушить структуру активного центра молекулы, а также всех тех блоков, которые присоединились ранее. Если очередная мутация приводила к нарушению уже сложившихся структур, она отсеивалась отбором.

Ученые детально реконструировали предполагаемый процесс постепенной эволюции 23S-рРНК. Первые восемь дополнительных блоков присоединились к проторибосоме таким образом, что образовали нечто вроде массивного "основания", благодаря которому структура проторибосомы стала гораздо более стабильной. Следующие 12 блоков еще более укрепили и расширили это "основание". Новые блоки образовали поверхность контакта с малой субъединицей, что позволило включить ее в состав рибосомы. В числе последних добавились блоки, образующие особые выросты на поверхности большой субъединицы. Функция этих выростов состоит в том, что они помогают рибосоме выбирать "правиль-

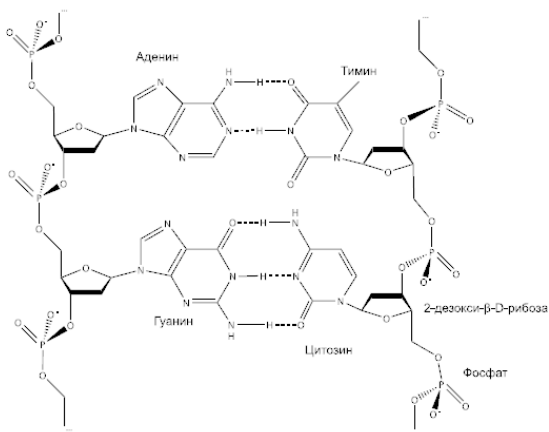
ную" тРНК, несущую нужную аминокислоту, а также выпустить из рибосомы "отработанные" тРНК. В итоге проторибосома оказалась окружена другими блоками со всех сторон за исключением канала, который был оставлен для выхода образующейся белковой молекулы.

Таким образом, 23S-рРНК, при всей ее кажущейся сложности, построена на основе довольно простого принципа. Ее блочная структура свидетельствует о том, что она могла довольно быстро развиться в ходе эволюции из проторибосомы под действием мутаций и отбора.

**ДНК и РНК – хранители наследственной информации.** ДНК, как и РНК, формируются из кирпичиков – нуклеотидов, только чуть-чуть других. Чтобы из РНК-кирпичика (рибонуклеотида) сделать ДНК-кирпичик (дезоксирибонуклеотид), достаточно одной простой реакции – отнять у рибозы один из атомов кислорода. Это придает молекуле стабильность, а заодно лишает ее способности совершать активные действия.

Молекулы ДНК (как и РНК) способны к самокопированию, правда, для этого нужны катализаторы – белки или рибозимы. Наследственная информация, хранящаяся в ДНК в виде последовательности нуклеотидов, может "переписываться" на РНК (так создаются матричные РНК, мРНК) и обратно. Точность копирования обеспечивается в значительной мере автоматически – благодаря особому свойству нуклеотидов, которое

называют свойством комплементарности: против каждого нуклеотида исходной молекулы (матрицы) в синтезируемой копии (реплике) может встать только один, строго определенный нуклеотид из четырех возможных. Напротив гуанина (Г всегда становится цитозин (Ц), напротив урацила (У) или замещающего его в молекуле ДНК тимина (Т) – только аденин (А). Когда на этой реплике синтезируется новая реплика, она окажется точной копией исходной молекулы.



*Фрагмент двойной цепи ДНК. По краям – "скелеты" одиночных цепей, составленные из остатков дезоксирибозы и фосфорной кислоты. В центре – две пары азотистых оснований, соединенных друг с другом по принципу комплементарности. Между аденином (А) и тимином (Т) образуются две водородные связи, между гуанином (Г) и цитозином (Ц) –*

*три. Поэтому аденин может склеиться только с тиминном, а гуанин – только с цитозином.*

"Взаимовыгодное сотрудничество" РНК и белков (пептидов), вероятно, складывалось постепенно. Можно предположить, что изначально химические циклы с участием РНК и пептидов формировались порознь, возможно, в несколько разных условиях. Об этом свидетельствует химический состав этих веществ. В РНК много фосфора: остатки фосфорной кислоты вместе с остатками рибозы составляют "скелет" молекулы. Сера в состав РНК не входит. В белках, наоборот, нет фосфора, зато имеется сера, которая играет весьма важную роль в поддержании пространственной структуры белковой молекулы.

Поначалу синтез белков, осуществлявшийся РНК-организмами, скорее всего, не был строго специфичным: последовательности аминокислот из раза в раз воспроизводились не точно, а лишь приблизительно. Поскольку точность в данном случае резко повышала жизнеспособность организмов, естественный отбор способствовал выработке все более точных методов синтеза белка. Дело кончилось возникновением универсальной системы очень точного синтеза любого требуемого пептида. Это и был генетический код вкупе с рибосомами "современного" типа.

**Генетический код** – универсальный для всех живых существ способ, посредством

которого первичная структура белковой молекулы (последовательность аминокислот) "кодируется" в молекуле ДНК (или РНК). Каждая аминокислота кодируется тремя нуклеотидами (кодоном, или триплетом). Нуклеотидов в ДНК всего 4, поэтому они могут образовывать 64 разных триплета. Аминокислот в белках всего 20, поэтому генетический код "избыточен": многие аминокислоты кодируются не одним, а несколькими взаимозаменяемыми кодонами. Считывание генетической информации происходит в два этапа. Сначала информация "переписывается" с ДНК на РНК (транскрипция). Эту операцию осуществляет специальный фермент – ДНК-зависимая РНК-полимераза. Полученная в результате транскрипции молекула РНК, содержащая "инструкцию" по синтезу белка, называется матричной РНК (мРНК). Выполнение этой "инструкции", то есть синтез белка (трансляция), осуществляется рибосомами.

Вторым крупным усовершенствованием РНК-организмов было приобретение ДНК. Молекулы ДНК более устойчивы, чем РНК, и потому являются более надежными хранителями наследственной информации. Платой за стабильность стала неспособность молекул ДНК сворачиваться в сложные трехмерные структуры и выполнять какие-либо активные действия. Изначально ДНК, скорее всего, была чем-то вроде покоящейся фазы в жизненном цикле самовоспроизводящихся колоний РНК, и лишь много позднее она стала основным

носителем наследственной информации.

**Формы существования наследственной информации.**

Наследственная (генетическая) информация может существовать в двух формах – в виде ДНК и РНК. Копированием и переписыванием этой информации занимаются особые ферменты – НК-полимеразы. Существует четыре типа НК-полимераз:

1. ДНК-зависимые ДНК-полимеразы – осуществляют репликацию ДНК, то есть синтезируют ДНК на матрице ДНК. Эти ферменты просто копируют молекулы ДНК, как на ксероксе.

2. ДНК-зависимые РНК-полимеразы – осуществляют транскрипцию, то есть синтезируют РНК на матрице ДНК.

3. РНК-зависимые РНК-полимеразы – осуществляют репликацию РНК, то есть синтезируют РНК на матрице РНК.

4. РНК-зависимые ДНК-полимеразы (обратные транскриптазы, ревертазы) – осуществляют обратную транскрипцию, то есть синтезируют ДНК на матрице РНК.

Есть веские основания полагать, что первыми появились ферменты третьего типа, а от них потом произошли все остальные типы НК-полимераз.

# Наследие РНК-мира

В последние годы одним из самых быстро развивающихся направлений в молекулярной биологии стало исследование разнообразных маленьких молекул РНК, которые, как выяснилось, играют огромную роль в жизни клетки. В результате этих исследований представления о молекулярных основах жизни сильно изменились. Еще лет 10–15 назад казалось, что РНК играет в клетке все-таки второстепенную роль. Сегодня стало ясно, что молекулы РНК являются активными участниками множества жизненно важных процессов. Постоянно открываются новые функциональные молекулы РНК и новые "роли", выполняемые этими молекулами в клетке. Эти открытия очень хорошо согласуются с теорией РНК-мира. Действительно, если древнейшие живые организмы умели обходиться вообще без белков и ДНК и все функции в них выполнялись молекулами РНК, то можно ожидать, что и в современных организмах эти многофункциональные молекулы не остались без работы (см. также главу "На подступах к неведомому").

Одним из явных отголосков эпохи РНК-мира являются недавно открытые удивительные структуры, получившие название РНК-переключателей.

РНК-переключатели впервые были обнаружены в 2002 году Рональдом Брейкером и его коллегами из Йельского уни-

верситета. С тех пор число публикаций, посвященных этому странному и очень древнему механизму генной регуляции, стремительно растет.

Работа гена начинается с транскрипции – создания молекулы мРНК на матрице ДНК. Транскрибируется не только та часть ДНК, которая кодирует белок, но и кое-что "лишнее", в том числе участок перед началом кодирующей области. Здесь-то и располагаются РНК-переключатели. Они представляют собой последовательности нуклеотидов, которые сразу после транскрипции сворачиваются в замысловатые трехмерные структуры. Сворачивание осуществляется на основе принципа комплементарности (так же, как это происходит, например, с транспортными и рибосомными РНК). Самое важное, что область, где находятся РНК-переключатели, транскрибируется первой. РНК-переключатели приходят в рабочее состояние – то есть принимают нужную конфигурацию – сразу, как только их транскрибировали, и задолго до того, как закончится транскрипция всего гена. Это позволяет им прервать транскрипцию и тем самым фактически выключить ген.

РНК-переключатель состоит из двух функциональных частей. Первая часть представляет собой весьма избирательный и чувствительный рецептор, который способен связываться с одной строго определенной молекулой (например, с аминокислотой глицином или с S-аденозилметионином). Вторая часть устройства – это собственно переключатель.

Когда рецептор связывается со "своей" молекулой, переключатель меняет свою пространственную конфигурацию, что и приводит к изменению активности гена. Например, переключатель может образовать "шпильку" – торчащий двухнитевой участок, который блокирует дальнейшую транскрипцию и на котором недоделанная информационная РНК просто-напросто обрывается.

Ключевой молекулой, которая приводит в действие РНК-переключатель, часто является вещество, производимое белком, ген которого этим переключателем регулируется. Например, если продуктом гена является белок, синтезирующий вещество А, то РНК-переключатель этого гена с большой вероятностью будет реагировать именно на вещество А. Таким образом формируется отрицательная обратная связь: когда какого-то продукта становится слишком много, производство белка, синтезирующего этот продукт, приостанавливается.

РНК-переключатели широко распространены во всех трех надцарствах живой природы – у бактерий, архей и эукариот. Наиболее разнообразны они у бактерий. Поскольку открыты они были всего несколько лет назад, неудивительно, что почти каждый месяц мы узнаем о них что-то новое. Сначала думали, что все РНК-переключатели снижают активность генов, но вскоре среди них были открыты и активаторы. Думали, что регуляторные контуры с участием РНК-переключателей всегда просты: один ген – один переключатель.

тель – одно сигнальное вещество. Однако в 2006 году в журнале Science появилась статья группы американских исследователей во главе с Брейкером, в которой описан новый тип регуляторного РНК-устройства, состоящего из двух разных РНК-переключателей<sup>20</sup>. Ученые установили, что комплекс из двух переключателей работает как логический элемент NOR (ИЛИ-НЕ). Иными словами, ген выключается, если оба или хотя бы один из двух переключателей свяжется со своей молекулой.

Открытие показало, что возможности безбелковой РНК-регуляции активности генов далеко не так ограничены, как думали раньше. На основе простых РНК-переключателей могут создаваться более сложные регуляторные устройства, способные учитывать сразу несколько параметров окружающей среды.

Уже первооткрывателям РНК-переключателей сразу стало ясно, что они столкнулись с чем-то чрезвычайно древним.

Человек, обладающий хорошим воображением, может представить себе эту картину в красках – "считываемый" ген вдруг начинает шевелиться, воспринимать сигналы из окружающей среды, реагировать на них и вмешиваться в работу считывающего устройства: не читай меня больше! Таким образом, становится понятно, как далеки от истины были ис-

---

<sup>20</sup> Narasimhan Sudarsan, Ming C. Hammond, Kirsten F. Block, Rudiger Welz, Jeffrey E. Barrick, Adam Roth, Ronald R. Breaker. *Tandem Riboswitch Architectures Exhibit Complex Gene Control Functions* // Science. 2006. V. 314. P. 300–304.

ходные представления об РНК как о безынициативном посреднике между ДНК и машиной синтеза белка.

## **В начале было сообщество?**

Многие биологи полагают, что все разнообразие жизни на нашей планете происходит от единственного исходного вида – "универсального предка" по имени Лука (об этом прародителе всего живого на Земле мы уже упомянули в начале главы). Другие, в том числе крупнейший микробиолог академик Г.А. Заварзин, с этим не согласны. Они исходят из того, что устойчивое существование биосферы возможно только при условии относительной замкнутости биогеохимических циклов – в противном случае живые существа очень быстро израсходуют все ресурсы или отравят себя продуктами собственной жизнедеятельности.

Замкнутость циклов может быть обеспечена только сообществом из нескольких разных видов микроорганизмов, разделивших между собой биогеохимические функции. Одни, используя ресурсы среды, наполняют ее продуктами своей жизнедеятельности, а другие, используя эти продукты, возвращают в качестве своих отходов первоначальный ресурс во внешнюю среду. Примером такого сообщества являются циано-бактериальные маты, о которых пойдет речь в главе 3. Г.А. Заварзин считает, что организм, способный в одиночку замкнуть круговорот, так же невозможен, как и вечный двигатель.

Для этапа химической преджизни это еще более оче-

видно. Никакая отдельно взятая органическая молекула не сможет устойчиво самовоспроизводиться и поддерживать гомеостаз в окружающей среде. На это способны только комплексы из довольно большого числа разных молекул, между которыми наладилось "взаимовыгодное сотрудничество" (симбиоз).

Если принять этот ход рассуждений, то окажется, что, скорее всего, Лука был не единым видом микроорганизмов, а полиморфным сообществом, в котором происходил активный обмен наследственным материалом между организмами. Разнообразие, симбиоз, разделение функций и информационный обмен – изначальные свойства земной жизни.

Впрочем, следует помнить, что в биологии не бывает правил без исключений и даже видимая безупречность логических рассуждений не всегда может служить критерием истины. Теоретически все-таки можно себе представить единичный вид микроорганизмов, существующий на планете в течение очень долгого времени. Например, если "пищей" ему служат какие-либо вещества, поступающие понемножку из земных недр, а отходы жизнедеятельности либо перерабатываются в геохимических круговоротах без участия живых организмов, либо, к примеру, просто захораниваются в земной коре. Таким образом, этот гипотетический микроорганизм попросту встраивается в уже существующий геохимический цикл, лишь ускоряя его.

Однако в целом на сегодняшний день утверждение "в на-

чале было сообщество" представляется, на мой взгляд, более вероятным, чем "в начале был один вид микробов".

В следующей главе мы подробнее поговорим о микробах, микробных сообществах и о самом долгом из всех этапов истории Земли, в течение которого микробы были господствующей формой жизни.

# Что почитать на эту тему в Интернете

В. В. ВЛАСОВ, А. В. ВЛАСОВ. *Жизнь начиналась с РНК* // Наука из первых рук. № 2(3). 2004. С. 6–19. <http://evolbiol.ru/vlasov.htm>

Г. А. ЗАВАРЗИН. *Становление системы биогеохимических циклов.* // Палеонтологический журнал. № 6. 2003. С. 16–24. <http://evolbiol.ru/zavarzin2003.htm>

А. В. МАРКОВ. *Обзор "Зарождение жизни. Прокариотная биосфера"* 2003–2007. <http://evolbiol.ru/paleobac.htm>

А. Ю. РОЗАНОВ. *Цианобактерии и, возможно, низшие грибы в метеоритах.* 1996. <http://www.pereplet.ru/obrazovanie/stsoros/203.html>

В. Н. СНЫТНИКОВ, В. Н. ПАРМОН. *Жизнь создает планеты?* // Наука из первых рук. № 0. 2004. С. 20–31. [http://evolbiol.ru/npr\\_snytnikov.pdf](http://evolbiol.ru/npr_snytnikov.pdf)

М. А. ФЕДОНКИН. *Сужение геохимического базиса жизни и эвкарриотизация биосферы: причинная связь* // Палеонтологический журнал. № 6. 2003. С. 33–40.

М. А. ФЕДОНКИН. *Геохимический голод и становление царств* // Химия и жизнь, <http://elementy.ru/lib/25583/25585>

# Глава 2. Планета микробов

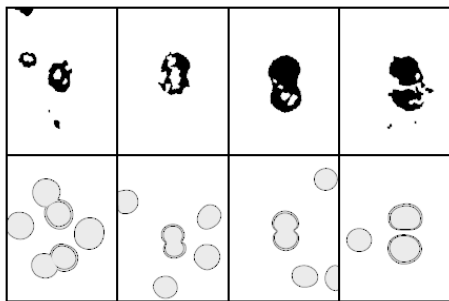
## Древнейшие следы жизни

Время появления жизни на Земле точно не известно. Ясно одно: если наша планета когда-то и была безжизненной, то не очень долго. Земля сформировалась 4,5–4,6 млрд лет назад, но от первых 700–800 млн лет ее существования в земной коре осталось слишком мало следов. Главное, не сохранилось осадочных пород, в которых в принципе могли бы быть обнаружены следы жизни.

Но имеются доказательства того, что гидросфера – водная оболочка нашей планеты – появилась очень рано. Об этом свидетельствуют, например, кристаллы циркона возрастом 4,4 млрд лет, обнаруженные в Западной Австралии. Структура и изотопный состав этих кристаллов позволяют предположить, что они сформировались в присутствии воды.

Самым ранним свидетельством жизни считается обогащенный изотопный состав углерода из графитовых включений в кристаллах апатита, найденных в Гренландии в отложениях возрастом 3,8 млрд лет. В этих включениях повышено процентное содержание легкого изотопа углерода  $^{12}\text{C}$ , что может быть результатом жизнедеятельности автотрофов

– организмов, способных синтезировать органику из  $\text{CO}_2$ . Однако в ходе некоторых геологических процессов фракционирование изотопов углерода может проходить и без участия живых организмов. А это означает, что те древние кусочки графита, о которых идет речь, в принципе могли приобрести свой состав и в отсутствие доисторических существ.



*Древнейшие ископаемые микроорганизмы возрастом около 3,5 млрд лет из Южной Африки внешне напоминают одноклеточных цианобактерий *Synechococcus*, хотя на внешнее сходство в данном случае едва ли стоит полагаться. Скорее всего, настоящие цианобактерии появились позже – 2,5–2,7 млрд. лет назад.*

Чуть более поздние отложения возрастом 3,7 млрд лет из той же Гренландии содержат в себе уже более достоверные следы жизни. Эти следы опять-таки представляют собой облегченный изотопный состав углерода, но в данном случае

вероятность его абиогенного происхождения незначительна.

Но какая это была жизнь – РНКовая или уже "современная", ДНК-РНК-белковая, доклеточная или клеточная, – определить невозможно.

Однако можно уверенно сказать, что 3,55 млрд лет назад на Земле уже жили разнообразные микроорганизмы, напоминающие бактерий. В отложениях этого возраста появляются первые строматолиты – особые слоистые осадочные образования, формирующиеся в результате жизнедеятельности микробных сообществ. Здесь же найдены и сами окаменевшие микроорганизмы, напоминающие формой клеток некоторых современных бактерий. Это, конечно, ДНК-РНК-белковые клетки. С этого момента, собственно, и начинается палеонтологическая летопись как таковая. Самые древние (и самые интересные!) этапы становления жизни, включая эпоху РНК-мира, появление генетического кода и переход к ДНК-РНК-белковой жизни, к сожалению, не оставили внятных следов в земной коре. Поэтому их можно пока реконструировать только теоретически.

**Таблица 1.** *Международная геохронологическая шкала (no Gradstein et al. 2004)*

Эон	Эра	Период	Эпоха	Время начала, млн лет назад	
Фанерозойский	Кайнозойская	Неогеновый	Голоцен	0,0118	
			Плейстоцен	1,806	
			Плиоцен	5,332	
			Миоцен	23,03	
		Палеогеновый	Олигоцен	33,9 ± 0,1	
			Эоцен	55,8 ± 0,2	
			Палеоцен	65,5 ± 0,3	
		Мезозойская	Меловой	Поздняя	99,6 ± 0,9
				Ранняя	145,5 ± 4,0
	Юрский		Поздняя	161,2 ± 4,0	
			Средняя	175,6 ± 2,0	
			Ранняя	199,6 ± 0,6	
	Триасовый		Поздняя	228,0 ± 2,0	
			Средняя	245,0 ± 1,5	
			Ранняя	251,0 ± 0,4	
	Палеозойская		Пермский		299,0 ± 0,8
		Каменноугольный		359,2 ± 2,5	
		Девонский		416,0 ± 2,8	
		Силурийский		443,7 ± 1,5	
		Ордовикский		488,3 ± 1,7	
Кембрийский			542,0 ± 1,0		

Протерозойский	Неопротерозойская	Эдиакарский (Вендский)	630
		Криогеновый	850
		Тонский	1000
	Мезопротерозойская		1600
	Палеопротерозойская		2500
Архейский	Неоархейская		2800
	Мезоархейская		3200
	Палеоархейская		3600
	Эоархейская		не опред.

По форме клеток невозможно точно определить, к какой группе микробов относятся древнейшие ископаемые организмы, а кроме формы, от бактерий в палеонтологической летописи практически ничего не остается. Изредка, правда, удастся найти "молекулярные окаменелости", или биомаркеры, – остатки некоторых органических молекул (более простых, чем ДНК, РНК и белки). Но и этого недостаточно для идентификации. Поэтому главным способом реконструкции древнейших этапов развития земной жизни сегодня является сравнительно-генетический анализ. Сравнивая между собой геномы современных микробов, ученые строят эволюционные "деревья", восстанавливая тот порядок, в котором происходило разделение эволюционных линий (для этого существуют весьма совершенные и сложные математические методики). Затем, зная примерную скорость накопления ге-

нетических изменений в разных участках генома, пытаются провести "калибровку" полученного древа, то есть датировать его узлы (точки разветвления). Палеонтологические данные тоже используются для калибровки там, где это возможно.

# Непрошенные помощники<sup>21</sup>

В течение очень долгого времени единственными живыми организмами на планете были прокариоты – бактерии и археи. Они встраивались в геохимические циклы, получая необходимую для жизни энергию за счет различных окислительно-восстановительных реакций.

Последняя фраза, возможно, требует пояснений. Что значит "встраивались в геохимические циклы"? В поверхностных оболочках Земли – литосфере, атмосфере и гидросфере – как в древности, так и поныне происходит множество химических реакций и осуществляется круговорот веществ. Прокариоты с самого начала обладали уникальными высокоэффективными катализаторами – белками-ферментами, которые в принципе в состоянии катализировать (то есть многократно ускорять) чуть ли не любую мыслимую химическую реакцию. Если реакция идет с выделением энергии, эта энергия может быть "подхвачена" ферментами – АТФ-синтазами – и использована для синтеза АТФ. Имея запас АТФ, другие ферменты получают возможность осуществлять и такие химические реакции, которые идут не с выделением, а с поглощением энергии. В том числе синтез органики из углекислого газа. Вот, собственно, и весь секрет древней микробной жизни, ее химическая основа.

---

<sup>21</sup> Раздел написан в соавторстве с Еленой Наймарк.

Древнейшие прокариоты, скорее всего, были хемоавтотрофами (см. врезку). Они "пристраивались" к какой-нибудь химической реакции, которая шла и без их участия, сама по себе, только медленно. При помощи подходящего фермента они начинали катализировать эту реакцию, многократно ускоряя ее, а выделяющуюся энергию использовали для синтеза АТФ.

**Прокариоты и эукариоты, автотрофы и гетеротрофы.** Биологи делят все живое (исключая вирусы, которых обычно не считают живыми) на три неравные части, называемые надцарствами: археи, бактерии и эукариоты. Первые две группы объединяют под общим названием "прокариоты".

**Прокариоты** не имеют клеточного ядра, их геном находится прямо во внутренней среде клетки (цитоплазме) и обычно имеет вид единственной кольцевой молекулы ДНК (кольцевой хромосомы). У прокариот нет настоящего полового размножения, точнее говоря, в их жизненном цикле отсутствует фаза образования половых клеток и их попарного слияния в клетку с двойным набором хромосом – зиготу. У прокариот также нет внутриклеточных органелл, окруженных двойными мембранами, – митохондрий и пластид.

Археи отличаются от **бактерий** в основном на молекулярном уровне. Внешне, по образу жизни или по способу получения энергии различить их довольно трудно. Правда, есть некоторые типы обмена веществ,

характерные только для архей (например, метаногенез) или только для бактерий (например, кислородный фотосинтез). У архей по-другому устроены мембраны и клеточные стенки. У них, в отличие от бактерий, чаще встречаются интроны – некодирующие вставки в генах – и гистоны – специальные белки, участвующие в упаковке геномной ДНК. Архей чаще, чем бактерии, встречаются в различных экстремальных местах обитания. Например, есть архей, которые чувствуют себя комфортно в кипятке, а при 80 °С начинают страдать от холода. Только среди архей встречаются микробы, паразитирующие на других микробах. Главные различия архей и бактерий – в нуклеотидных последовательностях их генов. Судя по величине этих различий, эволюционные линии бактерий и архей разделились чрезвычайно давно, на самой заре клеточной жизни.

**Эукариоты** имеют клеточное ядро и окруженные двойной мембраной органеллы – митохондрии, служащие для кислородного дыхания, и пластиды, служащие для фотосинтеза (последние характерны только для растительных клеток). Доказано, что митохондрии и пластиды являются потомками симбиотических бактерий (см. главу "Великий симбиоз"). К эукариотам относятся разнообразные одноклеточные формы, обычно называемые "простейшими" (амебы, жгутиконосцы, инфузории, радиолярии и др.), а также многоклеточные – грибы, растения и животные. В жизненном

цикле эукариот есть чередование гаплоидной и диплоидной фаз: пара гаплоидных (с одинарным набором хромосом) половых клеток сливается, образуя диплоидную (с двойным набором хромосом) клетку – зиготу. Это слияние двух половых клеток называют оплодотворением. Затем в какой-то момент происходит редукционное деление, или мейоз, в результате которого из диплоидной клетки образуются четыре гаплоидные.

По способу получения органических веществ все организмы делятся на **автотрофов** и **гетеротрофов**. Организмы, умеющие превращать неорганический углерод в органические соединения, называются автотрофными, т. е. "самостоятельно питающимися". Организмы, не способные к этому, – их называют гетеротрофами – являются по сути дела нахлебниками автотрофов: они целиком и полностью зависят от производимых ими органических соединений.

Автотрофы синтезируют органику из  $\text{CO}_2$ , используя для этого энергию, полученную из какой-нибудь окислительно-восстановительной реакции (**хемоавтотрофы**) или путем фотосинтеза (**фотоавтотрофы**). Фотоавтотрофы, в свою очередь, делятся на **аноксигенных** (не выделяющих кислород) и **оксигенных**, или кислородных.

Большинство архей – хемоавтотрофы, среди бактерий широко распространены все известные типы метаболизма, эукариоты являются либо оксигенными фотоавтотрофами (растения,

одноклеточные водоросли), либо гетеротрофами (животные, грибы, многие простейшие).

Подобные примитивнейшие экосистемы существуют и по сей день. Одну из них я имею удовольствие наблюдать каждое лето в северной Карелии, на берегу Белого моря, где провожу отпуск с семьей. Возле нашей избушки есть ручей, вытекающий из болота и бегущий к морю по дну глубокого оврага. Из крутых склонов оврага бьют ключи с ледяной прозрачной водой. Там, где ключевая вода смешивается с болотной, возникают и быстро растут комки мягкой скользкой рыжей мути довольно неприятного вида. Если долго нет дождей и течение в ручье замедляется, эта рыжая муть может заполнить все русло. Но достаточно хорошего ливня, чтобы вся эта гадость была смыта в море и ручей очистился. Если муть высушить, она превращается в кирпично-красный порошок, который отлично притягивается магнитом. По правде говоря, это самая обыкновенная ржавчина ( $\text{Fe}_2\text{O}_3$ ), только склеенная чем-то слизистым и почти невесомым.

Перед нами простейшая прокариотная экосистема. Мы видим естественный геохимический процесс, к которому "пристроился" автотрофный микроорганизм. Геохимический процесс в данном случае состоит в том, что подземные ключи, богатые недоокисленным растворенным железом ( $\text{Fe}^{2+}$ ), выходят на поверхность и соприкасаются с кислородом атмосферы. Кислород начинает окислять железо, которое превращается в нерастворимую ржавчину и выпа-

дает в осадок. Этот процесс шел бы и без вмешательства микроорганизмов, только не очень быстро. Но за дело берутся непрощенные помощники – хемоавтотрофные железобактерии. Они многократно ускоряют процесс, а выделяемая ими "слизь" (она состоит в основном из углеводов) склеивает ржавчину в скользкие комки, которые нам и приходится долго разгонять, прежде чем набрать из ручья ведро воды. Впрочем, польза от этих бактерий тоже есть – именно они отвечают за образование так называемых "болотных руд", из которых можно даже выплавлять железо (если больше не из чего). В прошлом (особенно в протерозойскую эру) подобные бактерии играли ключевую роль в формировании крупнейших железорудных месторождений.

Процесс до крайности неэффективен – чтобы увеличить свою биомассу на 1 грамм, бактерии должны окислить полкило железа. И цикл в данном случае не замкнут: недоокисленное железо поступает из земных недр, где его пока еще много, а окислившись, выпадает в осадок и сохраняется в таком виде неопределенно долгое время, накапливаясь в земной коре (в том числе в виде железных руд). И тем не менее система работает. Несмотря на всю ее примитивность, она обладает известным преимуществом – железобактерии практически не зависят от других живых существ. Они вполне самостоятельны, если не считать того, что используемый ими для окисления железа кислород производится не геохимическими процессами, а другими живыми организмами

– оксигенными фотоавтотрофами (растениями, одноклеточными водорослями и цианобактериями).

Одно из самых удивительных открытий в геологии за последние десятилетия состоит в том, что, как выяснилось, практически во всех геологических процессах, которые сформировали осадочный чехол нашей планеты, активно участвовали (и продолжают участвовать) микроорганизмы. Доказано, что многие месторождения руд – не только железных, но и золотых, марганцевых и многих других – имеют биологическое происхождение. Эти месторождения были некогда сконцентрированы микробами, постепенно осаждавшими на своих клеточных стенках ионы различных металлов. И если рассмотреть строение рудного вещества под микроскопом, становятся видны тельца, точь-в-точь такие, какими некогда были клетки микроорганизмов. В ходе своей жизнедеятельности микробы активно преобразуют соединения железа, серы, фосфора, образуя пириты, фосфориты и другие минералы. Как это происходит, не всегда понятно. Так что оценить масштабы этой четырехмиллиардолетней деятельности пока никто не берется. Между тем, зная механизм преобразования минералов микробами, можно было бы по внешнему виду минерала (в микромасштабе) и его составу отличить, создан ли минерал микроорганизмами или косной материей. Этот вопрос остро стоит, например, для марсианских минералов. Если бы удалось найти надежные признаки биологической активности в осадочных породах,

то вопрос о жизни на Марсе был бы решен. Естественно, это касается и древней жизни на Земле.

Но область эта еще очень слабо изучена. И начинать приходится с частных случаев.

**Месторождения цинка возникли благодаря бактериям.** В осадочных породах иногда встречаются крошечные шарики сернистого цинка. Как выяснилось, в их образовании участвуют микроорганизмы.

При извержении вулканов земная поверхность, будь то суша или морское дно, покрывается вулканическим пеплом. Этот пепел содержит очень много цинка, меди и свинца, которые затем не столько разносятся повсюду с водными потоками и выветриванием, сколько концентрируются в местах извержения. С течением времени вулканические лавы и пеплы при участии микроорганизмов могут превратиться в другие минералы, например в глины.

Американские ученые из Калифорнийского университета и Национальной лаборатории имени Лоуренса в Беркли изучили материал из закрытой и заполненной водой шахты свинцово-цинкового месторождения Пикетт в юго-западном Висконсине. С 1999 года в тоннелях этой шахты вместе с микробиологами начали работу водолазы. Они увидели и засняли удивительную картину. В заброшенной шахте шла активная жизнь: стенки тоннеля были покрыты толстым слоем красно-оранжевой слизи и белыми сгустками. Это были различные анаэробные

бактерии, получающие энергию с помощью окисления железа и преобразования серы. Оранжевый слой – цвет ржавчины – обозначал места деятельности бактерий, окисляющих железо, а белые сгустки – сульфатредукторов, восстанавливающих сульфат ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) и использующих в своей жизнедеятельности ионы цинка. Наночастицы сернистого цинка – сфалерита – и окрасили эти пятна в белый цвет. Примерно такие бактерии работали на Земле в архейскую эру и продолжают работать сейчас в глубинах океанов, в глубоком почвенном слое, в рудных месторождениях.

Ученые обнаружили, что в бактериальной биопленке образуются не только наночастицы сфалерита, но и относительно крупные (размером около микрона) шарики этого минерала. Каждый такой шарик состоит из множества наночастиц. Сформировавшись, шарик в силу своих солидных для молекулярного мира размеров становится менее уязвим для растворения и выноса и в результате остается в бактериальной пленке. Наночастицы имеют размеры в тысячи раз меньшие, сравнимые с размерами кластеров молекул воды. Поодиночке они были бы рассеяны в окружающем пространстве.

Выяснилось, что цинковые шарики образуются при взаимодействии ионов цинка с белками и пептидами, богатыми аминокислотой цистеином (это одна из двух аминокислот, в состав которых входит сера). Ученые предполагают, опираясь на картину

расположения клеток, органического вещества и цинковых сфероидов, что эти шарики организуются не за счет инкрустации стенок живых или мертвых клеток, а на скоплениях органической материи от распавшихся клеток. Цинковые наночастицы связываются с цистеином – таким образом образуется "затравка", к которой затем прикрепляются и цистеинсодержащие пептиды, и дополнительные цинковые наночастицы. В отсутствие цистеина крупные цинковые шарики не образуются.

Все это ученые наблюдали под микроскопом, изучая и естественные руды, и материал, полученный в лабораторных опытах. Связывание цинка цистеином не было таким уж неожиданным для исследователей: ведь ферменты с высоким содержанием цистеина выполняют в клетке функцию поставщика необходимых ионов металлов – железа, марганца и др. Видно, в этот реестр входит и цинк.

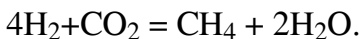
Теперь, обнаружив микрошарики сернистого цинка в осадочных породах, можно с полным основанием подозревать, что без участия бактерий тут не обошлось. Вот так в ходе, казалось бы, сугубо специальных исследований и познается прошлое и будущее жизни не только на Земле, но и на других планетах.

*(Источник: John W. Moreau, Peter K. Weber, Michael C. Martin, Benjamin Gilbert, Ian D. Hutcheon, Jillian F. Banfield. Extracellular Proteins Limit the Dispersal of Biogenic Nanoparticles // Science. 2007. V. 316. P. 1600–1603.)*

# От самодостаточных эгоистов к единой биосфере

Принято считать, что изначально в атмосфере Земли кислорода практически не было. Следовательно, железобактерии, с которыми мы познакомились в предыдущем разделе, не могли быть первыми, не с них началась на нашей планете "прокариотная эра".

Судя по результатам сравнительно-генетических исследований, да и по логике вещей, первыми или, по крайней мере, одними из первых могли быть другие хемоавтотрофы – **археи-метаногены**. В простейшем случае они получают энергию, восстанавливая углекислый газ до метана при помощи молекулярного водорода:



Некоторое количество водорода образуется в земной коре в результате реакции перегретых горных пород с парами воды. Углекислый газ постоянно поступает из недр в атмосферу (например, при извержениях вулканов). Вот она, полная самодостаточность! Археям-метаногенам достаточно для жизни водорода, углекислого газа и воды (ну, конечно, в небольших количествах нужны еще азот, фосфор и вся-

кие микроэлементы). Эти существа могли бы жить хоть на Марсе, хоть на полюсах Венеры, ведь они поразительно терmostойки. Судя по сравнительно-генетическим данным, археи-метаногены появились около 3,8–4,1 млрд лет назад.

Незамкнутость цикла в данном случае создает угрозу накопления метана в атмосфере, что может привести к сильному парниковому эффекту. Однако активность метаногенов на древней Земле, возможно, была ограничена. Лимитирующим фактором мог служить, например, недостаток молекулярного водорода.

**Самая главная химическая реакция.** Жизнь на Земле основана на способности автотрофных организмов производить органику из углекислого газа ( $\text{CO}_2$ ). Поэтому тот химический процесс, в ходе которого  $\text{CO}_2$  включается в состав органических соединений, "фиксация  $\text{CO}_2$ ", по праву считается одним из важнейших (если не самым важным) в живой природе.

Большинство организмов использует для фиксации  $\text{CO}_2$  циклическую последовательность химических реакций, известную под названием "цикл Кальвина". Ключевой фермент цикла Кальвина называется "рубиско" (это сокращенный вариант труднопроизносимого полного названия "рибулозобисфосфат карбоксилаза/ оксигеназа"). Рубиско – самый распространенный в мире фермент. Он присоединяет молекулу  $\text{CO}_2$  к органическому

веществу, которое называется рибулозобисфосфат (сокращенно – RuBP). Таким образом молекула углекислого газа оказывается включенной в состав органических соединений.

Недавно выяснилось, что у архей способ фиксации  $\text{CO}_2$  отличается от классического цикла Кальвина. Главное отличие состоит в том, что у архей в этом процессе непосредственное участие принимают рибонуклеотиды. Это хорошо согласуется с теорией РНК-мира. Фиксация  $\text{CO}_2$  – один из древнейших биохимических процессов, который должен был появиться еще в то время, когда все функции в живых организмах выполнялись молекулами РНК, рибонуклеотидами и их производными. Поэтому следовало ожидать, что и фиксация  $\text{CO}_2$  изначально должна была идти под контролем и при активном участии этих молекул.

В цикле Кальвина участвует специальный фермент, ответственный за синтез RuBP. Этот фермент есть у растений и автотрофных бактерий, однако у архей он отсутствует. Поэтому до самого последнего времени было неясно, откуда архей берут RuBP, вещество, абсолютно необходимое для фиксации  $\text{CO}_2$ .

Эту загадку удалось разгадать японским биохимикам в 2007 году. Оказалось, что RuBP образуется у архей не из других фосфорилированных сахаров, как в цикле Кальвина, а из молекулы, являющейся составным блоком РНК и выполняющей "по совместительству" множество других функций

в живой клетке, – аденозинмонофосфата (АМФ). АМФ – это рибонуклеотид, состоящий, как и все рибонуклеотиды, из азотистого основания (в данном случае аденина), сахара (рибозы) и одного остатка фосфорной кислоты.

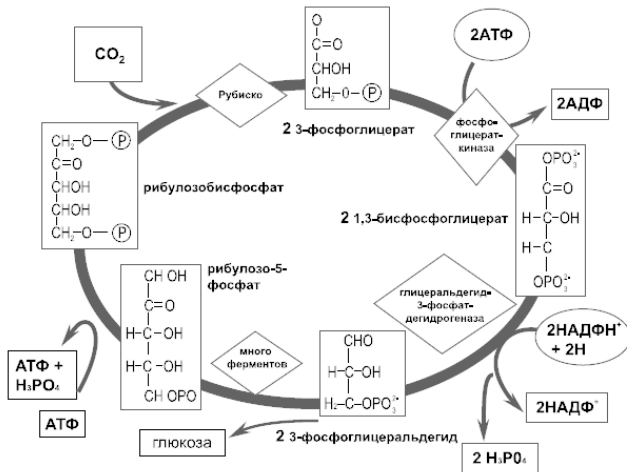
Есть все основания полагать, что этот способ фиксации  $\text{CO}_2$  эволюционно древнее, чем цикл Кальвина. Не случайно он обнаружен именно у архей – организмов, которых многие специалисты считают самыми архаичными формами жизни.

*(Источник: Takaaki Sato, Haruyuki Atomi, Tadayuki Imanaka. Archaeal Type III RuBisCOs Function in a Pathway for AMP Metabolism // Science. 2007. V. 315. P. 1003–1006.)*

В течение первого миллиарда лет существования прокариотной биосферы (примерно от 4,1 до 3,2 млрд лет назад) одни за другими появлялись новые формы микробов и новые способы получения энергии. В числе первых, по-видимому, появился **бескислородный (аноксигенный) фотосинтез** (? – 3,2–3,7 млрд лет назад). Его освоили бактерии – предки нынешних зеленых, пурпурных и цианобактерий.

Аноксигенные фотосинтезирующие бактерии научились использовать энергию солнечного света при помощи особых светочувствительных молекул – бактериохлорофиллов и связанных с ними белковых комплексов. Молекулярная "машина", необходимая для осуществления эффективного аноксигенного фотосинтеза, устроена довольно сложно (хотя и намного проще, чем та, что используется оксигенны-

ми фотосинтетиками, появившимися позже). По-видимому, эффективный фотосинтез возник не сразу. Начиналось все с того, что некоторые микробы научились немного "подкармливать" солнечным светом при недостатке других источников энергии. Для такой "подкормки" не нужны сложные молекулярные комплексы – достаточно одного-единственного светочувствительного белка. Недавно выяснилось, что подобные архаичные, простые и малоэффективные способы утилизации солнечного света до сих пор очень широко распространены в мире прокариот. Стало ясно, что способность к росту за счет энергии солнечного света (фототрофность) распространена в живой природе гораздо шире, чем считалось до сих пор.



*Цикл Кальвина – важнейший биохимический процесс в живой природе, в ходе которого неорганический углерод входит в состав органических молекул.*

**При недостатке растворенной органики морские бактерии подкармливаются солнечным светом.** Открытия последних лет показали, что кроме зеленых растений и цианобактерий, осуществляющих фотосинтез при помощи хлорофилла *a*, и известных ранее фототрофных бактерий, делающих то же самое при помощи бактериохлорофиллов, питаться солнечным светом могут и многие другие микробы, обладающие светочувствительными белками – протеородопсинами.

Протеородопсины представляют собой своеобразные "насосы", локализованные в клеточной мембране и использующие энергию солнечного света для перекачки протонов ( $H^+$ ) из клетки во внешнюю среду. Таким образом световая энергия переводится в разность электрохимических потенциалов, которая может затем использоваться клеткой для различных нужд, в том числе для синтеза АТФ. АТФ в свою очередь является универсальной энергетической "разменной монетой" клетки, используемой в самых разных энергоемких процессах.

Протеородопсины были обнаружены у морских бактерий в 2000 году. Открытие привлекло большое внимание, поскольку оно означало, что многие организмы, до сих пор считавшиеся строго хемотрфными (получающими энергию за счет химических реакций), в действительности могут оказаться фототрофными – по крайней мере отчасти. В таком случае все представления об энергетическом балансе биосферы нуждаются в пересмотре.

Фототрофность на основе протеородопсинов – это гораздо менее эффективный способ утилизации солнечной энергии по сравнению с настоящим фотосинтезом, но зато и гораздо более простой.

Вскоре выяснилось, что протеородопсины встречаются не только у бактерий, но и у многих архей, обитающих в морях и океанах. По-видимому, морские микроорганизмы активно обмениваются друг с другом генами протеородопсинов, которые

служат им важным подспорьем в конкурентной борьбе за энергетические ресурсы. Простота протеородопсиновой системы утилизации солнечного света облегчает ее горизонтальную передачу от одних микробов другим (о горизонтальном обмене генами подробно рассказано в главе "Наследуются ли приобретенные признаки?").

Однако до сих пор никому не удавалось экспериментально показать, что морские микробы, геном которых содержит гены протеородопсинов, действительно являются фототрофными организмами, то есть могут использовать энергию солнечного света для роста. Более того, первые попытки это подтвердить дали отрицательный результат: массовая и вездесущая морская бактерия *Pelagibacter ubique*, имеющая протеородопсины в клеточной мембране, в лабораторных условиях росла на свету не лучше, чем в темноте. Проблема осложнялась еще и тем, что большинство морских бактерий, содержащих протеородопсины, относятся к числу некультивируемых – в лабораторных условиях они просто не живут. Поэтому оставалось непровергнутым предположение, что протеородопсиновая система использования солнечного света, возможно, настолько неэффективна, что не может внести заметного вклада в энергетический баланс морских экосистем и используется микробами лишь для каких-то второстепенных нужд.

Лишь в 2007 году микробиологам из Швеции

и Испании удалось показать, что это не так. Они обнаружили протеородопсины у бактерии *Dokdonia*, обитающей в Средиземном море. Бактерию удалось культивировать в лабораторных условиях. Оказалось, что в натуральной морской воде бактерия на свету растет гораздо лучше, чем в темноте. В первом случае плотность популяции после 100 часов инкубации составляла  $3 \times 10^5$  клеток на миллилитр, во втором – в шесть раз меньше ( $0,5 \times 10^5$ ). Если культуру, выращенную в темноте, осветить, бактерии начинают быстро размножаться; если оставить в темноте – их численность постепенно снижается. Кроме того, бактерии, выросшие на свету, заметно крупнее тех, что росли в потемках.

Дополнительные эксперименты показали, что влияние света на рост бактерий зависит от концентрации растворенной органики. Конечно, протеородопсины в отличие от систем настоящего фотосинтеза не могут сделать бактерию полностью автотрофной, то есть не нуждающейся в готовых органических веществах. Такие бактерии лишь "подкармливаются" светом и без готовой органики существовать не могут. *Dokdonia* практически не растет в воде с содержанием органики ниже определенного порога, и свет несколько не помогает ей в этой ситуации. Однако при более высоких концентрациях растворенного органического вещества бактерия растет на свету в несколько раз быстрее, чем в темноте. Если же поместить докдонию в воду с избытком органики, то

свет снова перестает влиять на ее рост (в этих условиях она растет одинаково хорошо как на свету, так и в темноте).

Таким образом, протеородопсины повышают жизнеспособность морских бактерий лишь в условиях низких (но не слишком низких) концентраций растворенной органики. Возможно, отрицательные результаты, полученные ранее с *Pelagibacter*, объясняются именно нерациональным количеством органики в опытных средах.

Так или иначе, мы теперь знаем, что многочисленные и разнообразные морские микробы, имеющие в своем геноме гены протеородопсинов, действительно могут быть факультативными фототрофами, то есть способны разнообразить свою диету, состоящую в основном из растворенной органики, солнечным светом.

*(Источники: 1. Laura Gomez-Consarnau et al. Light stimulates growth of proteorhodopsincontaining marine Flavobacteria // Nature. 2007. V. 445. P. 210–213; 2. Gazalah Sabehi et al. New insights into Metabolic Properties of Marine Bacteria Encoding Proteorhodopsins // PLoS Biol. 2005.3(8): e273.)*

Изобретение аноксигенного фотосинтеза было большим шагом вперед. Живые существа, овладевшие секретом фотосинтеза, получили доступ к неисчерпаемому источнику энергии – солнечному свету. Правда, их зависимость от дефицитных химических веществ, поступающих понемногу из земных недр, при этом все-таки сохранилась. Дело в том, что

для фотосинтеза одного света мало – нужно еще какое-нибудь вещество, от которого можно оторвать электрон (это называется "фотооокисление"). В простейшем случае в роли донора электрона при фотосинтезе выступает сероводород. В результате деятельности аноксигенных фотосинтетиков сероводород превращается в серу (S) или сульфат ( $\text{SO}_4^{2-}$ ). Опять незамкнутый цикл и накопление отходов!

Но жизнь уже набирала силу, разнообразие микробов росло, и незамкнутые циклы постепенно начинали замыкаться. Планета захлебывается метаном и сульфатами? Что ж, эволюция нашла отличный выход из сложной ситуации: появились микроорганизмы, способные окислять метан при помощи сульфатов. Это были не просто микробы, а симбиотические микробные сообщества, состоящие из архей и бактерий. Архей окисляли метан, а бактерии восстанавливали сульфаты, причем оба процесса были каким-то не до конца еще понятным образом сопряжены между собой в неразрывное целое. Такие сообщества сохранились и по сей день в соответствующих местах обитания – там, где достаточно метана и сульфатов (например, в окрестностях подводных грязевых вулканов – см. ниже сюжет "В подводном грязевом вулкане обнаружены неизвестные микробы").

Результатом окисления метана был углекислый газ, необходимый всем автотрофам, а результатом восстановления сульфатов – сероводород, который с удовольствием использовали фотосинтетики. Циклы замыкались, биосфера при-

обретала устойчивость и способность к саморегуляции. Начинаясь эпоха Великого Содружества Микробов.

Примерно в тот же период (свыше 3,2 млрд лет назад), по-видимому, появились и первые гетеротрофы – так называемые бродильщики, которые получают энергию за счет бескислородной ферментации (сбраживания) готовой органики, произведенной автотрофами. В качестве отходов жизнедеятельности бродильщики имеют обыкновение выделять молекулярный водород, до которого в древней биосфере уже были охотники: во-первых, археи-метаногены, во-вторых, бактерии-сульфатредукторы (они охотно используют молекулярный водород в качестве восстановителя для восстановления сульфатов).

Ясно, что на этом этапе большинство микроорганизмов уже не могли обходиться друг без друга. Даже в наши дни многие бродильщики наотрез отказываются расти в отсутствие микробов, утилизирующих выделяемый ими водород (сульфатредукторов или метаногенов), а тем, в свою очередь, жизнь не мила без бродильщиков.

Уже 3,55 млрд лет назад на Земле, по-видимому, существовали сложные микробные сообщества – бактериальные маты. Именно они, скорее всего, ответственны за образование древнейших строматолитов. В наши дни нечто подобное можно наблюдать в некоторых экстремальных местообитаниях, таких как горячие источники. Древние бактериальные маты, вероятно, состояли из двух слоев. В верхнем оби-

тали аноксигенные фототрофы. Они синтезировали органику из углекислого газа, потребляли сероводород и выделяли сульфаты. В нижнем слое жили бродильщики (они потребляли органику, произведенную фототрофами, и выделяли водород), сульфатредукторы (потребляли сульфаты и водород, производили сероводород), а также, возможно, метаногены с метанотрофами. В ходе жизнедеятельности сообщества под ним постепенно, слой за слоем, накапливался уплотненный осадок – так формировались слоистые образования, известные под названием строматолитов. Карбонат кальция – основной строительный материал строматолита – отчасти осаждался из морской воды, отчасти продуцировался самими микробами (в первую очередь сульфатредукторами).

# Реликтовые микробные сообщества

В реконструкции древнейших этапов развития микробной жизни большую роль играют исследования современных реликтовых микробных сообществ. Некоторые из них, как недавно выяснилось, могут существовать в полном отрыве от всей остальной биосферы в течение миллионов лет, получая все необходимое исключительно из земных недр.

Одно из таких уникальных сообществ недавно было обнаружено глубоко под землей в Южной Африке. Все началось с того, что старатели на южноафриканском золотом прииске Мпоненг (Mponeng) стали бурить очередную скважину и на глубине 2,8 км наткнулись на водоносный слой. Глубинные воды, затерянные среди базальтов возрастом 2,7 млрд лет, находились под большим давлением, имели щелочную реакцию и оказались насыщены всевозможной химией: различными солями, среди которых преобладают сульфаты, растворенными газами, такими как водород, метан, углекислый газ и другие, и простыми органическими соединениями (углеводородами, формиатом, ацетатом). Большая часть органики, судя по изотопному составу, имеет абиогенное происхождение, то есть порождена не живыми организмами, а геологическими процессами. Температура подземной воды – чуть выше 60 градусов.

Находка привлекла внимание микробиологов, изучающих

биоту земных недр. На сегодняшний день хорошо известно, что толща земной коры заселена микроорганизмами вплоть до глубины в 6–7 км или даже более. Подземные микробы, по-видимому, играют большую роль во многих геохимических процессах, в том числе в образовании и деструкции нефти и газа. Неясным остается вопрос о том, в какой степени эта инфернальная микробиота является автономной, независимой от "внешней", большой биосферы, которая живет в основном за счет энергии солнечного света.

Многие подземные микробы окисляют углеводороды или, к примеру, сульфиды при помощи кислорода, произведенного кислородными фотосинтезирующими организмами (растениями и цианобактериями). Таких микробов, очевидно, нельзя назвать полностью автономными: исчезни жизнь на поверхности, и они тоже со временем погибнут. Другие – такие как археи-метаногены, восстанавливающие углекислый газ до метана при помощи водорода, – по-видимому, могли бы существовать в земных недрах неопределенно долго и после гибели всего живого на поверхности. Но до сих пор ни для одного подземного микробного сообщества не удалось точно доказать, что оно в течение долгого времени действительно не использовало никаких веществ, произведенных "большой биосферой", и получало все необходимое исключительно из недр Земли.

Микробиота, обнаруженная в воде из южноафриканской скважины, стала первым доказанным случаем долгого авто-

номного существования живых организмов в недрах Земли без всякой связи с "большой биосферой". Об этом сообщила в октябре 2006 года группа исследователей из США, Канады, Германии, Тайваня и Южной Африки<sup>22</sup>.

Ученые обнаружили в подземных водах довольно большое количество микроорганизмов (40 млн клеток на литр). По нуклеотидным последовательностям генов рРНК, выделенных из проб, было установлено, что подавляющее большинство (более 88 %) этих микробов относятся к одной разновидности сульфатредуцирующих бактерий. Эти бактерии получают энергию, восстанавливая сульфат ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) при помощи молекулярного водорода. Кроме сульфатредукторов в пробах обнаружены в небольших количествах и другие микробы – всего около 25 разновидностей, в том числе 4 разновидности архей-метаногенов. Расчеты показали, что в условиях, в которых живут эти микробы, сульфатредукция является наиболее выгодным из всех возможных типов энергетического метаболизма.

Но микробиологический анализ был вовсе не главной частью исследования. Основное внимание авторы уделили изучению самой подземной воды, на которую была обрушена вся мощь современных методов аналитической химии. Воду разобрали чуть не по молекулам, изучили каждую примесь, измерили изотопный состав всех элементов, и все это для

---

<sup>22</sup> Li-Hung Lin et al. *Long-Term sustainability of a high-energy, low-diversity crustal biome* // Science. 2006. v.314. p. 479–482.

того, чтобы как можно точнее определить ее возраст и происхождение.

Ученые пришли к выводу, что существует два возможных сценария образования этой воды. Согласно первому сценарию, вся она имеет поверхностное (атмосферное) происхождение и просочилась в недра в период между  $15,8 \pm 7,8$  и  $25 \pm 3,8$  млн лет назад. Вторая возможность заключается в том, что эта вода является смесью очень древней геотермальной воды возрастом 0,8–2,5 млрд лет и более "молодой" поверхностной воды, просочившейся на глубину 3–4 млн лет назад.

В любом случае получается, что подземное микробное сообщество существует в абсолютной изоляции, без всякого притока вещества и энергии с поверхности, как минимум три миллиона лет, а возможно, и все 25 миллионов. И, несомненно, может существовать так и дальше – даже если все живое на поверхности погибнет, а из атмосферы исчезнет весь кислород.

Изучение подобных реликтовых, изолированных от остальной биосферы микробных сообществ помогает понять, что представляла из себя жизнь на нашей планете миллиарды лет назад.

**Отважный странник.** Когда эта книга уже готовилась к печати, стали известны новые удивительные подробности о жизни подземных микробов из прииска Мпоненг. Продолжая изучение подземной биосферы, исследователи выделили ДНК из

2600 литров воды, добытой в том же прииске и на той же глубине, но из другой скважины. К немалому удивлению ученых, в пробе обнаружился генетический материал лишь одного-единственного вида микробов. Анализы были проведены весьма аккуратно, и результат был подтвержден несколькими независимыми методами. Пришлось констатировать неожиданный и удивительный факт: обнаружена подземная экосистема, все население которой представлено лишь одним видом микробов. Следовательно, этот микроб должен обеспечивать себя всем необходимым без всякой помощи со стороны других организмов. Такая независимость и самодостаточность среди живых существ встречается очень редко.

Что же это за микроб, живущий сам по себе в 60-градусной воде на глубине 2,8 км? Он оказался "старым знакомым", тем самым сульфатредуктором, который доминирует в пробах из прииска Мпоненг, изученных ранее. До сих пор, однако, об этом микробе было известно немного (ему даже не было присвоено имя), и только теперь появилась возможность изучить его более основательно. Дело в том, что выращивать таких микробов в лаборатории практически невозможно, и судить об их биохимии, строении и образе жизни можно только на основе анализа ДНК. Однако если в пробе присутствуют геномы многих микроорганизмов, то понять, кому из них принадлежит тот или иной обрывок ДНК, технически очень сложно.

Поэтому исследователи обычно ограничиваются

анализом нескольких наиболее "показательных" генов, прежде всего – генов 16S-rРНК. По этим генам можно довольно точно определить, сколько и какие микробы присутствуют в пробе. Если попадается микроб, науке не известный, то по его гену 16S-rРНК можно определить, какой из известных микробов является его ближайшим родственником, а уже из этого делаются выводы о его биохимии и образе жизни.

Другое дело, если в пробе присутствует только один микроб, – в этом случае современные технологии позволяют сравнительно быстро и недорого собрать из кусочков весь его геном. Именно это и проделали исследователи с уникальной бактерией. Имея в руках полную нуклеотидную последовательность генома, о микробе можно сказать очень многое.

Для начала подземная бактерия получила имя – ее назвали *Desulforudis audaxviator*. "Audax viator" – слова из таинственной латинской фразы, указавшей герою повести Жюль Верна путь к центру Земли. В переводе они означают "отважный странник". Что ж, название вполне подходящее. По мнению исследователей, микроб совершил свое отважное путешествие в недра Земли и приспособился к жизни в полном одиночестве не менее 20 млн лет назад.

Поскольку "отважный странник" в одиночку выполняет все функции, которые должны выполнять живые существа в экосистеме, авторы ожидали, что его геном должен содержать полный набор средств жизнеобеспечения в экстремальных условиях, включая

биохимические механизмы для получения энергии, фиксации азота и углерода и синтеза всех необходимых веществ. Так и оказалось. В геноме *D. audaxviator* обнаружилось следующие "рабочие инструменты":

\* полный набор генов для сульфатредукции, причем некоторые из этих генов бактерия явно позаимствовала когда-то у архей – микробов, по праву считающихся лучшими экспертами по выживанию в экстремальных условиях;

\* набор гидрогеназ – ферментов, позволяющих утилизировать молекулярный водород (который используется многими анаэробными микробами в качестве донора электрона в окислительно-восстановительных реакциях);

\* набор белков-транспортеров для перекачки готовых органических соединений – сахаров и аминокислот – из внешней среды в клетку. Это значит, что бактерия может вести себя не только как автотроф, то есть синтезировать органику из неорганических соединений, но и как гетеротроф, то есть питаться готовой органикой, если таковая вдруг появляется в окружающей среде. Очевидно, что там, где живет "отважный странник", единственным источником готовой органики могут быть мертвые распадающиеся клетки тех же самых бактерий. Не такова жизнь у "отважного странника", чтобы разбрасываться столь ценными ресурсами. Кстати, по имеющимся оценкам, бактерии, обитающие в подобных условиях, из-за острого дефицита ресурсов должны

расти и размножаться невероятно медленно. Ученые не исключают, что между двумя клеточными делениями у таких микробов могут проходить сотни и даже тысячи лет;

- \* белки для автотрофного метаболизма, позволяющие использовать в качестве источника углерода углекислый газ ( $\text{CO}_2$ ), угарный газ (CO) и формиат ( $\text{HCOO}^-$ );

- \* полный набор ферментов для синтеза всех 20 аминокислот;

- \* гены, необходимые для формирования спор с плотной оболочкой (это, очевидно, позволяет "страннику" переживать периоды, когда условия становятся совсем уж невыносимыми);

- \* гены, обеспечивающие образование жгутиков, при помощи которых микроб может плыть куда пожелает;

- \* гены различных рецепторов и систем передачи сигналов, то есть того, что заменяет микробам органы чувств и нервную систему (по-видимому, "странник" чувствует, где выше концентрация дефицитных веществ, и плывет туда);

- \* белки для транспорта аммония ( $\text{NH}_4^+$ ) из внешней среды. В исследованных пробах концентрация аммония достаточно высока, чтобы полностью обеспечить микробов азотом, но, по всей видимости, так бывает не всегда. Поэтому *D. audaxviator* имеет в своем арсенале еще и нитрогеназу – фермент, позволяющий осуществлять азотфиксацию, то есть превращать молекулярный азот в удобоваримые для

живой клетки азотистые соединения (прежде всего в тот же аммоний). Нитрогеназа, как и многие другие белки, была заимствована "странником" у архей путем горизонтального генетического обмена.

Ученые нашли в геноме *D. audaxviator* немало других генов архейного происхождения. Большинство из них связано с приспособлением к жизни в экстремальных условиях. "Странник" позаимствовал у архей также и некоторые гены для защиты от вирусов (от них, оказывается, даже под землей не спрячешься). По-видимому, ему не удалось бы стать таким независимым и самодостаточным, если бы он предварительно не пообщался очень тесно с другими микробами и не одолжил бы у них кое-какие полезные гены.

А вот чего у "странника" нет совсем, даже в рудиментарном виде, так это белков, позволяющих утилизировать кислород или хотя бы защищаться от его токсичного действия. Это значит, что с кислородом "страннику" не приходилось иметь дела уже очень давно.

Главный теоретический вывод, сделанный авторами из изучения "отважного странника", состоит в том, что вся биологическая составляющая простой экосистемы, как выяснилось, может быть закодирована в одном-единственном геноме.

(Источник: Chivian D. et al. *Environmental Genomics Reveals a Single-Species Ecosystem Deep Within Earth* // *Science*. 2008. V. 322. P. 275–278.)

# Первые альтруисты

По-видимому, уже на самых ранних этапах развития прокариотной биосферы микробам приходилось сотрудничать друг с другом, объединяться в сложные коллективы и сообща решать стоящие перед ними биохимические "задачи". Эффективность и устойчивость микробных сообществ повышались за счет развития средств коммуникации между микробами. Развивались системы химического "общения". Выделяя в окружающую среду различные вещества, микроорганизмы сообщали соседям о своем состоянии и влияли на их поведение. Тогда же зародился и альтруизм – способность жертвовать собственными интересами на благо сообщества.

Возможно, многим читателям покажется сомнительным утверждение о существовании сложной социальной жизни, коммуникации и тем более альтруизма у микробов. Чтобы не быть голословным, приведу несколько фактов из жизни самой обычной, повсеместно встречающейся бактерии.

Бактерия *Bacillus subtilis* – широко распространенный почвенный микроб, относящийся к числу наиболее изученных. Геном "тонкой бациллы" (так переводится с латыни название этого микроорганизма) прочтен еще в 1997 году, и функции большинства генов в общих чертах известны.

Этого, однако, недостаточно, чтобы понять механизмы,

управляющие сложным поведением бациллы. Этот микроб, например, умеет при необходимости отращивать жгутики и приобретать подвижность; собираться в "стаи", в которых передвижение микробов становится согласованным; принимать "решения" на основе химических сигналов, получаемых от сородичей. При этом используется особое "чувство кворума" – нечто вроде химического голосования, когда определенное критическое число поданных сородичами химических "голосов" меняет поведение бактерий. Мало того, *B. subtilis* способна собираться в многоклеточные агрегаты, по сложности своей структуры приближающиеся к многоклеточному организму.

В критической ситуации (например, при длительном голодании) бациллы превращаются в споры, устойчивые к неблагоприятным воздействиям, чтобы дождаться лучших времен. Но превращение в спору для *B. subtilis* – процесс дорогостоящий, требующий активизации около 500 генов, и эта мера прибегается на самый крайний случай. Ну а в качестве предпоследней меры в голодные времена микроб прибегает к убийству своих сородичей и каннибализму. Если, конечно, сородичей вокруг достаточно много, то есть плотность популяции высока. Если нет, тогда делать нечего, приходится превращаться в споры натошак.

Ученые выяснили, что при голодании у *B. subtilis* срабатывает особый генный переключатель, который может находиться лишь в одном из двух дискретных состояний (вклю-

чено/выключено). "Переключатель" состоит из ключевого гена-регулятора *Spo0A* и нескольких других генов, которые взаимно активируют друг друга по принципу положительной обратной связи.

Активизация *Spo0A* приводит к целому каскаду реакций, в том числе к производству клеткой токсина SdpC, убивающего тех бацилл, у которых "переключатель" выключен. Однако хитрость состоит в том, что голодание приводит к активизации *Spo0A* только у половины микробов. Погибшие клетки распадаются, высвободившиеся из них органические вещества всасываются убийцами. Если никаких перемен к лучшему так и не произойдет, они, по крайней мере, будут превращаться в споры сытыми.

До сих пор было неясно, почему токсин убивает только тех бацилл, которые его не выделяют (то есть тех, у кого *Spo0A* не активирован). И вот что выяснилось (C.D. Ellermeier, E.C. Hobbs, J.E. Gonzales-Pastor, R. Losick *A three-protein signaling pathway governing immunity to a bacterial cannibalism toxin // Cell*. 2006. 124. 549–559.). На мембране бацилл сидит защитный белок Sdpl, выполняющий сразу две функции. Во-первых, он защищает клетку от токсина SdpC (просто хватает молекулы токсина и держит, не дает им ничего делать). Во-вторых, молекула белка Sdpl, схватившая молекулу токсина, изменяется таким образом, что другой ее конец (торчащий из внутренней стороны мембраны) хватается и удерживает молекулы белка SdpR, функция которого состоит в том, чтобы

блокировать производство защитного белка SdpI.

Таким образом, схватывание защитным белком молекулы токсина приводит к инактивации белка, тормозящего производство защитного белка. То есть чем больше будет токсина, тем больше клетка будет производить защитного белка. А как только токсин в окружающей среде закончится, молекулы SdpR перестанут инактивироваться, и производство защитного белка остановится.

По молекулярно-биологическим меркам это крайне простой регуляторный каскад, проще некуда. Так бациллы защищаются от собственного токсина. А почему же бациллы с выключенным *Spo0A* оказываются незащищенными? Оказывается, синтез спасительного SdpI у них блокируется еще одним белком – AbrV. Отключить AbrV можно только путем включения *Spo0A*, поэтому клетки с выключенным *Spo0A* просто–напросто обречены.

Самым интересным тут является даже не каннибализм бацилл-убийц, а альтруизм бацилл-жертв, которые отключают себе все, что только можно, лишь бы помочь своим сородичам себя съесть.

Казалось бы, естественный отбор должен способствовать закреплению в потомстве признака "*Spo0A* включается при голодании" и отбраковывать особей с противоположным признаком. Действительно, ведь первые выживают и оставляют потомство, а вторые погибают, и так раз за разом, при каждой очередной голодовке. Однако генный "переключа-

тель" упорно остается настроенным так, чтобы включаться при голодовке только в 50 % случаев. Ведь если все особи в популяции захотят стать каннибалами, а жертвами – никто, то все мероприятие потеряет смысл, есть будет некого. Интересы общества оказываются выше личных, и каннибализм одних расцветает лишь благодаря альтруизму других.

# Сине-зеленые революционеры

Важнейшим поворотным пунктом в развитии жизни стало изобретение кислородного, или кислородного, фотосинтеза, благодаря которому в атмосфере начал накапливаться кислород и стало возможным существование высших организмов. Это великое событие произошло, по-видимому, 2,5–2,7 млрд лет назад (хотя ряд ученых придерживается мнения о более раннем появлении кислородных фотосинтетиков). "Изобретателями" кислородного фотосинтеза были цианобактерии, или, как их раньше называли, сине-зеленые водоросли.

Как мы помним, при бескислородном фотосинтезе донором электрона служат соединения серы (чаще всего сероводород), а в качестве побочного продукта выделяется сера или сульфат. Недавно был открыт вариант бескислородного фотосинтеза, при котором донором электрона служат соединения железа. Побочным продуктом в этом случае являются более окисленные соединения железа. Не исключено, что именно микробы, осуществлявшие "фотоокисление" железа, ответственны за образование древнейших железных руд. Таким образом, существование аноксигенных фотосинтетиков зависит от довольно дефицитных веществ. Поэтому аноксигенный фотосинтез не мог обеспечить производство органики в количестве, необходимом для развития разнообраз-

разных гетеротрофов (потребителей органики), включая животных.

При кислородном фотосинтезе донором электрона является обычная вода, а побочным продуктом – кислород. Изобретение кислородного фотосинтеза сделало бактерий независимыми от соединений серы или железа, и это открыло перед ними небывалые возможности. Ведь вода – ресурс практически неисчерпаемый.

По сравнению с бескислородным фотосинтезом кислородный фотосинтез – гораздо более сложный процесс. Аноксигенные фототрофы утилизируют солнечный свет при помощи единого белкового комплекса, называемого фотосистемой. Для кислородного фотосинтеза потребовалось введение второго белкового светоулавливающего комплекса – второй фотосистемы. Обе фотосистемы в основных чертах похожи друг на друга (обе содержат хлорофилл, располагаются на клеточной мембране и отчасти состоят из похожих по структуре и функции белков). По-видимому, обе они являются вариациями одной и той же базовой "модели", то есть происходят от единого общего молекулярного "предка". Скорее всего, предки цианобактерий приобрели вторую фотосистему от каких-то других фотосинтезирующих микробов путем горизонтального переноса генов (см. главу "Наследуются ли приобретенные признаки?"). Объединившись в одной клетке, две фотосистемы со временем приспособились друг к другу, специализировались и разделили между

собой функции.

**«Недостающее звено» в эволюции фотосинтеза.** Как произошел переход от бескислородного фотосинтеза (при котором донором электрона служит сероводород) к кислородному, при котором донором электронов служит вода? Еще в 1970 году была предложена теоретическая модель, согласно которой этот переход осуществился через промежуточный этап, когда донорами электрона служили соединения азота<sup>23</sup>. Однако до самого последнего времени азотный фотосинтез оставался чисто гипотетической конструкцией – в природе его обнаружить не удавалось.

Лишь в 2007 году азотный фотосинтез – искомый промежуточный этап на пути становления кислородного фотосинтеза – наконец-то был обнаружен. Открытие было сделано в ходе изучения микробов, обитающих в пресных водоемах и отстойниках сточных вод<sup>24</sup>. Микробиологи из университета Констанца (Германия) выращивали микробов в бескислородных условиях на свету в среде с небольшим количеством нитрита ( $\text{NO}_2^-$ ). Через несколько недель в 10 пробах из 14 стала заметна розовая окраска, характерная для бактерий, практикующих бескислородный фотосинтез, и было

---

<sup>23</sup> Olson J.M. *The evolution of photosynthesis* // Science. 1970. v.168. p. 438–446

<sup>24</sup> Benjamin N. Griffin, Joachim Schott, Bernhard Schink *Nitrite, an electron donor for anoxygenic photosynthesis* // Science. 2007. v. 316. p. 1870

зарегистрировано окисление нитритов и превращение их в нитраты ( $\text{NO}_3^-$ ). При помощи специальных тестов удалось показать, что окисление нитритов является результатом именно фотосинтеза, а не какого-либо иного биологического или химического процесса.

Активнее всего осуществляли "азотный" фотосинтез микробы, происходящие из отстойника города Констанца. Из этой культуры выделили самый массовый вид бактерий – шарообразные клетки диаметром 2–3 микрометра – и при помощи генетического анализа установили их родственные связи. Выяснилось, что ближайшим родственником этих микробов является *Thiocapsa roseopersicina*, широко распространенная фотосинтезирующая бактерия, относящаяся к группе пурпурных серных бактерий (эти микроорганизмы при фотосинтезе используют в качестве донора электрона соединения серы).

Это открытие интересно еще и тем, что оно расширяет наши представления об участии микробов в круговороте азота. До сих пор не были известны фотосинтезирующие организмы, способные окислять соединения азота в отсутствие кислорода. Теперь эту возможность придется учитывать и при реконструкции ранних (бескислородных) этапов эволюции биосферы.

Важность сделанного цианобактериями "открытия" трудно переоценить. Без цианобактерий не было бы и растений, ведь растительная клетка – результат симбиоза нефотосин-

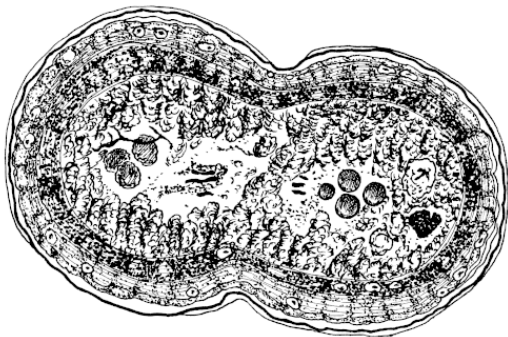
тезирующего (гетеротрофного) одноклеточного организма с цианобактериями. Все растения осуществляют фотосинтез при помощи особых органелл – пластид, которые суть не что иное, как симбиотические цианобактерии. И неясно еще, кто главный в этом симбиозе. Некоторые биологи говорят, пользуясь метафорическим языком, что растения – всего лишь удобные "домики" для проживания цианобактерий. По сути дела цианобактерии не только изобрели кислородный фотосинтез, но и по сей день сохранили за собой "эксклюзивные права" на его осуществление.

Цианобактерии не только создали биосферу "современного типа". Они и сегодня продолжают ее поддерживать, производя кислород и синтезируя органику из углекислого газа. Но этим не исчерпывается круг их обязанностей в глобальном биосферном круговороте. Цианобактерии – одни из немногих живых существ, способных фиксировать атмосферный азот ( $N_2$ ), переводя его в доступную для всего живого форму. Азотфиксация абсолютно необходима для существования земной жизни, а осуществлять ее умеют только прокариоты, и то далеко не все.

Главная проблема, с которой сталкиваются азотфиксирующие цианобактерии, состоит в том, что ключевые ферменты азотфиксации – нитрогеназы – не могут работать в присутствии кислорода, который выделяется при фотосинтезе. Поэтому у азотфиксирующих цианобактерий выработалось разделение функций между клетками. Эти виды цианобак-

терий образуют нитевидные колонии, в которых одни клетки занимаются только фотосинтезом и не фиксируют азот, другие – покрытые плотной оболочкой гетероцисты – не фотосинтезируют и занимаются только фиксацией азота. Эти два типа клеток, естественно, обмениваются между собой производимой продукцией (органикой и соединениями азота).

До недавнего времени ученые полагали, что совместить фотосинтез и азотфиксацию в одной и той же клетке невозможно. Однако новейшие исследования показали, что мы до сих пор сильно недооценивали метаболические способности цианобактерий. Эти микроорганизмы являются еще более универсальными и самодостаточными "биохимическими фабриками", чем было принято считать.



*Цианобактерия Synechococcus в процессе деления. Этот микроб днем фотосинтезирует, а ночью фиксирует атмосферный азот.*

В январе 2006 года Артур Гроссман и его коллеги из Института Карнеги (США) сообщили, что живущие в горячих источниках цианобактерии *Synechococcus* ухитряются совмещать в своей единственной клетке фотосинтез и фиксацию азота, разделяя их во времени. Днем они фотосинтезируют, а ночью, когда в отсутствии света фотосинтез останавливается и концентрация кислорода в цианобактериальном мате резко падает, переключаются на азотфиксацию. Таким образом удалось выяснить, откуда берут азот микробные маты, живущие при температурах, не пригодных для роста обычных нитчатых азотфиксирующих цианобактерий с гетероцистами. Кроме того, открытие позволяет по-новому взглянуть на древнейшие этапы развития микробной жизни на нашей планете.

После появления цианобактерий безраздельное господство прокариот на нашей планете продолжалось еще очень долго – полтора или два миллиарда лет. Микроорганизмы постепенно становились все более многочисленными и разнообразными (об этом можно судить по их ископаемым остаткам). Однако именно появление цианобактерий запустило цепочку событий, в результате которых эстафета эволюционного прогресса была в конечном счете передана более высокоорганизованным живым существам – эукариотам. Ключевую роль в этом сыграл кислород, накопившийся в атмосфере благодаря цианобактериям, а также давние тра-

диции кооперации и симбиоза, сложившиеся в микробных сообществах еще на заре земной жизни. В конце концов уровень интеграции в сообществе прокариот достиг такого уровня, что несколько разных видов микроорганизмов слились в единый организм – эукариотическую клетку. О том, как это произошло, рассказывается в следующей главе.

# Что почитать на эту тему в Интернете

М. В. ГУСЕВ, Л. А. МИНЕЕВА. *Микробиология*. 1992. <http://evolution.powernet.ru/library/micro/index.html>

Г. А. ЗАВАРЗИН. *Особенности эволюции прокариот // Эволюция и биоценоотические кризисы*. 1987. М.: Наука. С. 144–158. [http://evolbiol.ru/zavarzin\\_1987.htm](http://evolbiol.ru/zavarzin_1987.htm)

Г. А. ЗАВАРЗИН. *Развитие микробных сообществ в истории Земли*. 1993. // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука. С. 212–222. <http://evolbiol.ru/zavarzin.htm>

Г. А. ЗАВАРЗИН. *Эволюция микробных сообществ*. 2003. (Доклад, прочитанный на теоретическом семинаре геологов и биологов "Происхождение живых систем". 15–20 августа 2003 г., Горный Алтай, стационар "Денисова Пещера"), <http://evolbiol.ru/zavarzindok.htm>

А. В. МАРКОВ. *Обзор "Зарождение жизни. Прокариотная биосфера 2003–2007"*. <http://evolbiol.ru/paleobac.htm>

А. Ю. РОЗАНОВ. *Ископаемые бактерии и новый взгляд на процессы осадкообразования*. 1999. <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/roza-nov1999.pdf>

А. Ю. РОЗАНОВ. *Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы*. 2003. <http://evolbiol.ru/rozbakrus.htm>

В. Н. СЕРГЕЕВ. *Цианобактериальные сообщества на*

*ранних этапах эволюции биосферы*. 2003. <http://evolbiol.ru/sergeev.htm>

М. А. ФЕДОНКИН. *Две летописи жизни: опыт сопоставления (палеобиология и геномика о ранних этапах эволюции биосферы)*. 2006. <http://evolbiol.ru/fedonkin2006.htm>

# Глава 3. Великий симбиоз

## Эволюция "с человеческим лицом"

Типичным примером примитивизации дарвиновских идей является широко распространенное по сей день мнение о том, что в основе эволюции лежат исключительно эгоизм, конкуренция и безжалостная "борьба за существование". Каждый за себя, кто смел – тот и съел, побеждает сильнейший... Одним словом, сплошной "закон джунглей".

Сколько раз недобросовестные публицисты – и особенно креационисты – ставили биологам в вину эти взгляды, утверждая, что дарвинизм якобы подвел научную базу под самые несправедливые и бесчеловечные политические системы, такие как фашизм или, скажем, колониализм. Забывая при этом, что дело ученых (по крайней мере, ученых-естественников, с гуманитариями ситуация сложнее) – искать истину, а не решать, что хорошо, а что плохо. Даже если бы эволюция и впрямь основывалась исключительно на "праве сильного" (что, как мы видели в предыдущей главе, далеко не всегда так), из этого вовсе не следует, что на таком же принципе должны строиться законы человеческого общества. В конце концов, не следует же из закона всемирного тяготения, что мы все должны лежать пластом, никогда не пытаясь

встать!

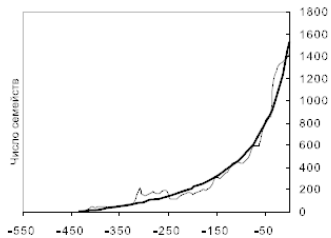
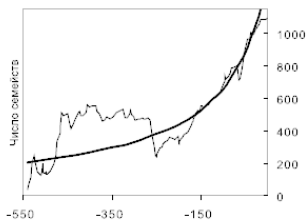
Конкуренция, конечно, играет весьма важную роль и в биологической, и в социальной эволюции. Однако в конечном счете, как правило, в выигрыше оказываются не те, кто сумел добиться безраздельного господства в той или иной сфере и уничтожить всех конкурентов, а те, кому удалось наладить взаимовыгодное сотрудничество с ними и превратить врагов в друзей.

Если уж на то пошло, для социальной эволюции "закон джунглей" характерен даже в большей степени, чем для эволюции биологической. История полна примеров безжалостного истребления и вытеснения одними народами других, и этническое разнообразие человечества в целом скорее снижается, чем растет (особенно это заметно в наши дни из-за так называемой глобализации). Для биологической эволюции такие явления менее характерны. Новые "прогрессивные" группы обычно не вытесняют старые, а добавляются к ним, что ведет к неуклонному росту биологического разнообразия. Кстати, рост биологического разнообразия, как выяснилось, хорошо описывается гиперболической функцией, точно так же, как и рост численности (но не разнообразия!) человечества.

Например, появление многоклеточных организмов вовсе не привело к вытеснению одноклеточных. Этого и не могло произойти, потому что высшие организмы изначально развивались в среде, населенной низшими; эти последние со-

ставляли важнейшую часть тех "внешних условий", к которым должны были адаптироваться высшие. В результате низшие организмы и по сей день остаются жизненно необходимы для существования высших. Если сегодня на Земле вдруг исчезнут все одноклеточные, биосфера испытает немедленный коллапс. Растительность придет в упадок, потому что никто на свете, кроме некоторых микроорганизмов, не умеет фиксировать атмосферный азот (см. главу "Планета микробов"). А если бы даже каким-то чудом уцелели растения, это не спасло бы животных, ведь они не способны переваривать самые массовые виды растительной пищи без помощи кишечных микроорганизмов. Если же исчезнут многоклеточные, на процветании мира микробов это отразится в гораздо меньшей степени.

Без сотрудничества, кооперации, симбиоза не может существовать (и тем более развиваться) ни одна живая система. Даже для самых жестоких человеческих коллективов (изолированных, так называемых карцерных, где всплывают на поверхность самые дремучие инстинкты и "архаическое мышление") не характерны взаимоотношения по принципу "каждый против каждого". Неизбежно будут складываться какие-то группировки, союзы, альянсы.



*Рост разнообразия семейств морских (слева) и континентальных (справа) животных и растений в течение фанерозойского зона (последние 542 млн лет истории Земли). По горизонтальной оси — время в млн лет назад. Толстой линией показан гиперболический тренд. Из статьи: Марков А. В., Кортаев А. В. Гиперболический рост разнообразия морской и континентальной биот фанерозоя и эволюция сообществ. 2008. //Журнал общей биологии. 2008. № 3.*

В биологии необходимость кооперации и симбиоза совершенно очевидна. Для того чтобы выжить и оставить потомство, каждое живое существо должно справиться с множеством разнообразных проблем. Нужно каким-то образом получать из окружающей среды необходимые вещества, а недостающие самостоятельно синтезировать из подручного материала; нужно добывать энергию, необходимую для энергоёмких химических и физических процессов; нужно вовремя избавляться от отходов жизнедеятельности, находить подходящих партнеров для обмена наследственным материалом,

заботиться о потомстве, защищаться от хищников и так далее – и все это в переменчивой, далеко не всегда благоприятной внешней среде. Требования, предъявляемые жизнью к каждому отдельному организму, не только многочисленны и разнообразны – очень часто они еще и противоречивы. Невозможно оптимизировать сложную систему сразу по всем параметрам: чтобы добиться совершенства в чем-то одном, приходится жертвовать другим. Поэтому эволюция – это вечный поиск компромисса, и отсюда следует неизбежная ограниченность возможностей любого отдельно взятого живого существа. Самый простой и эффективный путь преодоления этой ограниченности – симбиоз, то есть кооперация "специалистов разного профиля".

Биологическая эволюция в целом производит впечатление гораздо более "гуманного" процесса, чем история заселения европейцами Нового Света или процесс формирования карцерных коллективов. Как мы увидели из предыдущих глав, симбиоз и кооперация стали неотъемлемыми свойствами земной жизни с самого момента ее зарождения, и в дальнейшем эти тенденции только усиливались. Примерно 2 млрд лет назад они привели к радикальному перелому в развитии жизни на нашей планете – к событию, которое по праву считается вторым по значимости в ее истории. На первом месте, конечно, стоит само появление жизни, о котором мы говорили в главе 1. А появление эукариотической

(ядерной) клетки уверенно занимает второе место<sup>25</sup>.

---

<sup>25</sup> Многие (и я в том числе) считают, что на третье место следует поставить появление человека разумного. Хотя не исключено, что здесь сказывается наш неистребимый антропоцентризм.

# Сообщество превращается в организм

"Планета микробов" жила и успешно развивалась в течение миллиарда или более лет, и за это время ее микроскопические обитатели добились немалых успехов. Высшим достижением этого этапа эволюции стали сложные микробные сообщества – бактериальные маты, о которых говорилось в предыдущей главе.

По уровню целостности бактериальный мат приближается к настоящему организму. Приближается, но все-таки не достигает этого уровня. В какой-то момент эволюция микробных сообществ словно наткнулась на невидимую преграду – и вдруг оказалось, что для дальнейшего эволюционного прогресса не хватает чего-то очень важного. Забегая вперед, скажу, что прокариоты так и не смогли преодолеть этот рубеж и дать начало настоящим многоклеточным организмам.

Все развитие прокариотной биосферы строилось на основе одного и того же базового "кирпичика", породившего бесчисленное множество собственных модификаций. Этим кирпичиком была прокариотическая клетка. При всех бесспорных преимуществах этой универсальной живой единицы, при всем ее умении приспосабливаться почти к любым условиям и извлекать энергию чуть ли не из любого химического процесса в строении прокариотической клетки есть

ряд непреодолимых ограничений.

Главное из них связано с отсутствием клеточного ядра. Наследственный материал прокариот (обычно это единственная кольцевая молекула ДНК – кольцевая хромосома) находится прямо в цитоплазме, то есть, образно говоря, в бурлящем биохимическом котле, где происходит обмен веществ и осуществляются тысячи химических реакций. В такой беспокойной обстановке очень трудно развить сложные и эффективные молекулярные механизмы регуляции работы генов. У эукариот функционирование генома регулируется сотнями и тысячами специализированных белков, а также особыми регуляторными РНК и другими молекулами. Весь этот управляющий аппарат находится в ядре клетки, и ядерная оболочка надежно защищает его от бурной биохимической деятельности цитоплазмы. Тонкая регуляция работы генов обеспечила эукариотам качественно иной уровень пластичности. Самое главное, она позволила клетке радикально менять свои свойства, структуру и облик, не изменяя при этом сам геном, а только усиливая или ослабляя работу разных генов. Именно эта пластичность позволила эукариотам в конце концов стать многоклеточными в строгом смысле этого слова. Ведь в настоящем многоклеточном организме не просто много клеток, а много разных типов клеток (покровные, мышечные, нервные, половые и т. д.) Однако геном у них у всех один и тот же!

Разумеется, механизмы регуляции работы генов есть и

у прокариот, но они проще и работают менее эффективно. Некоторые "высшие" прокариоты, такие как цианобактерии, могут даже иногда менять строение своих клеток, не меняя генома (пример – образование гетероцист у нитчатых цианобактерий, о чем говорилось в главе "Планета микробов"). Но эти зачаточные способности к адаптивным модификациям клеток не идут ни в какое сравнение с тем, что наблюдается у эукариот.

Второй важный конструктивный "недостаток" прокариотической клетки состоит в отсутствии окруженных мембранами органелл. Или, как говорят биологи, в отсутствии компартментализации внутренней среды клетки: цитоплазма прокариот не подразделена на отсеки – "компарменты". А ведь далеко не все биохимические процессы, которые могли бы оказаться полезными клетке, можно осуществлять в едином "общем котле", каковым является цитоплазма прокариот. Представьте себе, как усложнилась бы работа химика, если бы в его распоряжении имелась лишь одна-единственная пробирка! Прокариоты, конечно, пытались по-своему преодолеть этот недостаток. Если присмотреться к прокариотической клетке повнимательнее, можно заметить, что в распоряжении бактерий на самом деле не одна "пробирка", а две. В роли второй выступает так называемое периплазматическое пространство, то есть область снаружи от клеточной мембраны (здесь обычно расположено толстое, рыхлое, сложно устроенное многослойное образование – "кле-

точная стенка"). В толще клеточной стенки могут протекать химические процессы, не совместимые с теми, которые идут в цитоплазме. Но и двух пробирок все-таки мало для хорошей химической лаборатории! Эукариоты в этом отношении дадут прокариотам сто очков вперед. Внутренняя среда эукариотической клетки подразделена двойными и одинарными мембранами на множество разнообразных отсеков-"компарментов" (ядро, митохондрии, пластиды, эндоплазматическая сеть и т. д.).

Именно из-за этих ограничений прокариоты с самого начала так сильно тяготели к симбиозу. В микробном сообществе разные виды микробов в функциональном отношении соответствуют разным отсекам эукариотической клетки. Сообща микробы могут достичь гораздо большего, чем поодиночке.

Однако как бы ни были тесны связи в симбиотическом содружестве микробов, сообщество не становится настоящим целостным организмом, потому что оно не может размножаться как единое целое (подробнее об этом см. врезку "Появлению многоклеточности мешают обманщики" в главе "Рождение сложности", стр...). Каждый из микробов сохраняет способность "сбежать" из сообщества и перейти к самостоятельной жизни, если где-то сложатся подходящие для этого условия; каждый размножается сам по себе и имеет свой собственный индивидуальный геном, который и передает своим потомкам. Поэтому естественный отбор продол-

жает действовать на уровне отдельных клеток, а не на уровне сообщества. Любая мутация, повышающая жизнеспособность данного конкретного микроба, будет поддержана отбором даже в том случае, если это вредно для сообщества как целого. Чаще всего вред для сообщества будет означать и вред для данного микроба, но, увы, не всегда – иначе не было бы на свете паразитов и обманщиков. Поэтому эволюция прокариот в основе своей остается эгоистической.

Чтобы преодолеть эти ограничения, прокариотическим клеткам нужно было сделать еще один шаг – вполне естественный и логичный – в сторону дальнейшего усиления интеграции, сплоченности сообщества. Они должны были по-настоящему слиться в единый организм, отказаться от своей клеточной индивидуальности и объединить свои персональные хромосомы в один большой общий геном.

Именно это и случилось в начале протерозойского эона (вероятно, около 2,0–2,2 млрд лет назад)<sup>26</sup>. Сообщество прокариот, слившееся в единый организм – эукариотическую клетку, – стало новым базовым "строительным блоком", усовершенствованным "кирпичиком" в том великом констру-

---

<sup>26</sup> В 1999 году в отложениях возрастом 2,7 млрд лет были найдены следы присутствия эукариот – фрагменты органических молекул (мембранных стеролов), которые ни у кого, кроме эукариот, не встречаются. Поэтому до самого недавнего времени многие эксперты считали, что эукариоты появились еще в конце архейской эры. Однако в октябре 2008 года ученые, открывшие древние стеролы, сами же и "закрыли" свое открытие. Они установили, что стеролы просочились в древние породы из вышележащих, более молодых слоев.

торе, из которого эволюция по сей день продолжает собирать новые формы жизни.

**Воскрешенные белки рассказывают о климате древнейших эпох<sup>27</sup>.** Для реконструкции древнейших этапов эволюции очень важно хотя бы примерно представлять, в каких условиях происходили эти события. Одним из самых спорных является вопрос о том, каким был климат на планете в течение архейского и протерозойского эонов.

Как правило, о климате столь отдаленных эпох судят по изотопному составу углерода, кислорода, кремния, серы и других элементов в осадочных породах земной коры. Эти данные порой допускают неоднозначное толкование. Иногда предположения о протерозойских температурах базируются на присутствии в породах ископаемых остатков тех или иных бактерий, но и эти данные считаются не вполне надежными и обычно вызывают массу возражений. Как и в случае с абсолютными геохронологическими датировками<sup>28</sup>, для повышения надежности и точности палеоклиматических реконструкций огромное значение имеет привлечение разных источников данных. Если каждый метод в отдельности не очень надежен, нужно использовать сразу несколько независимых методов и смотреть, сходятся ли

---

<sup>27</sup> Раздел написан в соавторстве с Еленой Наймарк.

<sup>28</sup> Популярный обзор современных методов геохронологии см. в статье А.В. Марков *Хронология далекого прошлого* <http://elementy.ru/lib/430055>

результаты. Вплоть до самого последнего времени палеоклиматические реконструкции, относящиеся к архею и протерозою, казались весьма сомнительными. Однако в феврале 2008 года в журнале Nature появилась статья американских исследователей, которая сильно изменила ситуацию к лучшему.

Ученые из Фонда прикладной молекулярной эволюции, факультета биохимии и молекулярной биологии Флоридского университета и компании "ДНК 2.0 м (DNA 2.0 Inc) провели многоступенчатое исследование, в результате которого удалось получить весьма правдоподобную реконструкцию температуры земной поверхности в архейские и протерозойские времена, то есть 3,5–0,5 млрд лет назад.

Ученые подошли к проблеме с совершенно новой и неожиданной стороны. Их идея состояла в том, чтобы восстановить белки древнейших бактерий и проверить, к каким температурам эти белки лучше всего приспособлены – благо современная молекулярная биология уже способна выполнить такие удивительные маневры, как реконструирование исчезнувших белков. Тогда диапазон температур, в которых реконструированные белки будут устойчивы, как раз и покажет температурные условия, к которым были приспособлены бактерии.

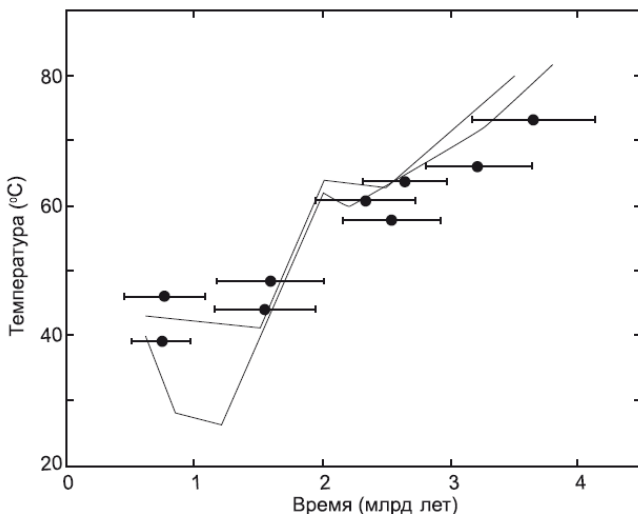
В качестве белков-индикаторов решено было восстановить ферменты, участвующие в последовательном присоединении аминокислот к синтезируемой молекуле белка (этот процесс

называется элонгацией и представляет собой основной этап трансляции). Ферменты этого этапа трансляции называются факторами элонгации. Они должны всегда присутствовать в клетке в большом количестве, пока клетка жива, и всегда должны быть наилучшим образом приспособлены к окружающей среде, иначе белки в клетке будут синтезироваться слишком медленно. Исследователи остановили свой выбор на одном из трех основных факторов элонгации, присутствующих у прокариот, – EF-Tu (elongation factor thermo-unstable).

Исходя из строения факторов элонгации и, соответственно, кодирующих их генов у разных групп современных бактерий, а также у хлоропластов и митохондрий были реконструированы наиболее вероятные предковые гены факторов элонгации, соответствующие основным узлам (точкам ветвления) эволюционного древа бактерий. Эта стандартная статистическая задача сейчас легко решается: банки данных с расшифрованными генными последовательностями, в том числе и гены белков – факторов элонгации, находятся в открытом доступе. Для реконструкций были использованы две альтернативные схемы эволюции бактерий, так что генные последовательности предковых белков получились немного разные. Затем эти гипотетические белки изготовили в лаборатории: собрали кодирующие их гены, внедрили их в клетки кишечной палочки, и бактерия вынужденно синтезировала необходимые ученым белки. После чего можно было спокойно

изучать термостойкость этих воскрешенных белков.

Выяснилось, что, чем раньше разошлись эволюционные ветви, то есть чем раньше жил общий предок соответствующей группы бактерий, тем более термостойким был его фактор элонгации. Самые древние общие предки, жившие в раннеархейские времена (3,5 млрд лет назад), были приспособлены к температуре около 60–70 °С. Самые молодые, жившие в конце протерозоя (550 млн лет назад), предпочитали гораздо более прохладный климат – 37–35 °С.



*Снижение воссозданных температур плавления факторов элонгации по мере приближения к современности. По горизонтальной оси – время в млрд лет назад. Горизонтальные отрезки – это предполагаемое время существования об-*

*щего предка той или иной группы бактерий по молекулярным часам с диапазоном возможных ошибок. Температура плавления экспериментальных белков определена без ошибок (для современных бактерий показано, что они лучше всего растут при температуре примерно на 2 градуса ниже у чем температура плавления белка EF-Tu, характерного для данной бактерии). Серыми линиями показан тренд снижения температуры океанов по изотопам кислорода (светлая и темная линии отражают оценки, полученные разными авторами на основе анализа разных горных пород).*

Это означает, что на заре земной жизни бактерии жили примерно в таких же условиях, какие сейчас существуют в горячих источниках, если к этому прибавить ультрафиолет и отнять кислород (пока в атмосфере не было кислорода, не было и озонового слоя, задерживающего ультрафиолетовое излучение).

Что касается цианобактерий, то они, как выяснилось, изначально жили при температуре около 64 °С. Примерно к таким же температурам приспособлены и современные цианоактериальные маты, живущие в горячих источниках. Общий предок всех митохондрий, судя по свойствам воскрешенных белков, жил при температуре 51–53 °С; общий предок всех бактерий – вообще при 64,8–73,3 °С.

Самое главное, что полученные результаты почти полностью совпали с теми графиками, которые были

получены ранее по изотопам кислорода и кремния. Совпадение результатов, полученных различными методами и на основе различных данных, всегда обнадеживает – это, пожалуй, единственный критерий правдоподобия подобных реконструкций.

*(Источник: Eric A. Gaucher, Sridhar Govindarajan, Omjoy K. Ganesh. Palaeotemperature trend for Precambrian life inferred from resurrected proteins // Nature. 2008. V. 451. P. 704–707.)*

## Из кусочков

В настоящее время в научной литературе обсуждается два или три десятка возможных сценариев превращения сообщества прокариот в эукариотическую клетку. Они различаются в деталях, но имеют много общего в целом. Общеизвестными считаются следующие факты.

1. Митохондрии (органеллы эукариотической клетки, ответственные за кислородное дыхание) являются прямыми потомками прокариот из группы альфапротеобактерий. К этой группе бактерий относятся современные внутриклеточные паразиты риккетсии (такие как возбудитель сыпного тифа, а также вольбахия, о которой рассказано в главе "Наследуются ли приобретенные признаки?"), некоторые аноксигенные фототрофы – пурпурные бактерии – и многие другие микробы. В качестве неоспоримых доказательств своего бактериального происхождения митохондрии по сей день сохранили маленькую кольцевую хромосому прокариотического типа с несколькими функционирующими генами (все остальные митохондриальные гены перебазировались в ядро и стали частью "общего" ядерного генома клетки), способность к самостоятельному размножению путем деления (причем осуществляется это деление при помощи тех же самых белков, что и у свободноживущих бактерий), типично бактериальный аппарат синтеза белка и множество дру-

гих признаков. Сомневаться не приходится: предки митохондрий, свободноживущие альфапротеобактерии, когда-то были "проглочены" другим одноклеточным организмом, но не переварились, а стали неотъемлемой частью клетки.

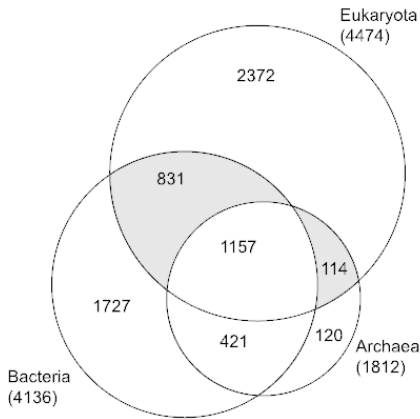
2. Пластиды (органеллы растительной клетки, отвечающие за фотосинтез) являются потомками цианобактерий. Сходство пластид со свободноживущими цианобактериями настолько велико, что никаких сомнений тут просто не может быть.

3. Что касается "всего остального", то есть цитоплазмы эукариотической клетки и ее ядра, то здесь наблюдается причудливое смешение признаков архей и некоторых групп бактерий, а также уникальных черт, свойственных только эукариотам.

Основные различия между имеющимися гипотезами происхождения эукариот касаются происхождения "ядерно-цитоплазматического компонента" эукариотической клетки. Ясно, что его предком был какой-то крупный одноклеточный организм, который "проглотил" сначала будущих митохондрий, а потом будущих пластид, и превратил их в своих внутренних "сожителей"-симбионтов. Или, может быть, они не были проглочены, а проникли в него по собственной инициативе (подобно тому, как сейчас это делают внутриклеточные паразитические бактерии). Проблема в том, что этот организм-хозяин, насколько мы можем судить, был не очень похож на современных, доживших до наших дней прокари-

от. Он обладал рядом уникальных свойств.

Существует несколько версий его происхождения. Одни эксперты считают, что это была архея, возможно, близкая к современным термоплазмам или ферроплазмам, о которых мы немного рассказали в главе "Происхождение жизни". Все уникальные свойства развились уже после приобретения внутренних симбионтов (митохондрий) и объединения разнородных геномов в единый ядерный геном. Согласно другой гипотезе, предком цитоплазмы и ядра эукариот был представитель не архей и не бактерий, а некоей особой вымершей группы прокариот. Согласно третьей точке зрения, это был химерный организм, образовавшийся в результате слияния клеток нескольких разных архей и бактерий. Впрочем, дело могло обойтись и без слияния – оказалось достаточно очень интенсивного обмена генами между разными микробами, чтобы их свойства перемешались в одной клетке (о горизонтальном генетическом обмене подробно рассказано в главе "Наследуются ли приобретенные признаки?").



*Распределение белковых семейств в трех надцарствах живой природы. Площади кругов соответствуют количеству семейств белков, встреченных у представителей данного надцарства. Как видно из рисунка, 1157 белковых семейств являются общими для всех трех надцарств, 2372 встречены только у эукариот, 831 есть у эукариот и бактерий, но не у архей, и т. д. (из статьи: Марков А. В., Куликов А. М. Происхождение эвкариот<sup>29</sup>: выводы из анализа белковых гомологий в трех надцарствах живой приро-*

<sup>29</sup> Наша статья называлась именно так, потому что вообще-то с точки зрения русского языка правильно говорить “эвкариоты” или “евкариоты”, а не “эукариоты” (ведь не говорим же мы “эурика”, “эуангелие”, “Эугений” и т. д.). Но, к сожалению, в русской литературе прочно закрепилось пришедшее через посредничество английского языка написание этого греческого слова, и теперь все редакторы упорно исправляют “эвкариот” на “эукариот”. Так что в итоге мне пришлось сдаться и по тексту книги писать через “у”.

У каждой из версий, понятное дело, есть свои аргументы и свои сторонники. Лично мне больше всего нравится "хи-мерная" теория. По крайней мере, именно к ней склонил нас с А. М. Куликовым (Институт биологии развития РАН) сравнительный анализ семейств белков, имеющих у представителей трех надцарств живой природы – архей, бактерий и эукариот. Белки архейного происхождения, хотя их не очень много (114 семейств, см. рисунок), играют в эукариотической клетке ключевую роль. Именно они отвечают за работу с генетической информацией – транскрипцию, трансляцию, репликацию. Сюда относятся и НК-полимеразы, о которых шла речь выше, а также большинство белков, входящих в состав рибосом. Это позволяет предполагать, что в основе ядерно-цитоплазматического компонента эукариот лежала именно архея, а не бактерия и не какая-то особая "третья" группа прокариот, не дожившая до наших дней.

Многие белки бактериального происхождения попали в эукариотическую клетку вместе с "проглоченными" симбионтами – предками митохондрий и пластид. Однако среди "бактериальных" белков цитоплазмы и ядра есть и много таких, которые, скорее всего, не могли быть получены таким способом. Речь идет о тех семействах белков, которые есть у эукариот и есть также у бактерий, но не у тех, от ко-

торых произошли органеллы, а у каких-нибудь других. Иными словами, в эукариотической клетке существуют "бактериальные" семейства белков, которые не могли быть получены первыми эукариотами ни от "проглоченных" альфа-протеобактерий, ни от цианобактерий – предков пластид. Но они, однако, могли быть получены от других бактерий – в особенности от различных броодильщиков (гетеротрофных бактерий, сбразивающих углеводы в бескислородных условиях). Похоже, именно от броодильщиков эукариоты получили, в частности, ферменты гликолиза – так называется важнейший энергетический процесс, происходящий в цитоплазме эукариотической клетки. Суть его в том, что молекула глюкозы расщепляется ("сбразивается") без использования кислорода до пировиноградной кислоты (пирувата), и при этом происходит синтез АТФ. Пируват является для цитоплазмы конечным продуктом обмена, "отходом жизнедеятельности". Но пируват затем попадает в митохондрии, которые "сжигают" его в своей кислородной печке с огромным выходом энергии (которая тоже используется для синтеза АТФ). В совокупности бескислородный гликолиз, происходящий в цитоплазме, и кислородное дыхание, происходящее в митохондриях, являются главными источниками АТФ для эукариотической клетки.

# Конец ознакомительного фрагмента.

Текст предоставлен ООО «ЛитРес».

Прочитайте эту книгу целиком, [купив полную легальную версию](#) на ЛитРес.

Безопасно оплатить книгу можно банковской картой Visa, MasterCard, Maestro, со счета мобильного телефона, с платежного терминала, в салоне МТС или Связной, через PayPal, WebMoney, Яндекс.Деньги, QIWI Кошелек, бонусными картами или другим удобным Вам способом.