

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Учебное пособие «Эволюция и филогения растений» предназначено для студентов биологических специальностей университетов, специализирующихся по дисциплинам ботанического профиля дневной и заочной форм обучения. Оно включает в себя курс лекций по одноименной дисциплине. Изложенные в пособии материалы отвечают существенно расширенным программам общего курса ботаники. Они могут быть использованы при изучении отдельных разделов «Морфологии растений» и «Систематики растений», а также «Эволюционного учения». Кроме того, на базе материалов пособия возможна организация (составление рабочих и учебных программ) и проведение специальных курсов, например, «Происхождение клетки», «Эволюция высших растений», «Эволюция циклов развития растений» и др.

Актуальность издания определяется тем, что в современной учебной литературе нет обобщающего учебного пособия по проблемам эволюции растений в пределах всего растительного царства, начиная от происхождения клетки и заканчивая покрытосеменными растениями.

Пособие состоит из введения, семи глав и заключения, в которых освещаются узловые проблемы морфологической эволюции, эволюции циклов развития и филогенетических связей низших и высших растений, основные эволюционные теории (теория симбиогенеза, стеллярная теория, теломная теория, теории происхождения цветка и др.), а также многие другие проблемы. Богатый иллюстративный материал, представленный на 99 таблицах, способствует наилучшему пониманию и восприятию основных положений эволюции и филогении.

В пособии нашли отражение взгляды автора на эволюционные и филогенетические проблемы, которые в ряде случаев являются альтернативными общепринятым. Это касается отношения к проблемам полифилии и монофилии, уровням организации и филогенетическим связям, родственным отношениям таксонов высшего порядка. Поэтому для решения соответствующих проблем предлагаются оригинальные толкования филогенетического и таксономического (на уровне высших таксонов) характера, что нашло отражение в создании схем филогенетических отношений высших растений и таксонов в ранге отдела и выше. Предлагаемые схемы открывают возможности для дискуссий и поисков наиболее приемлемых решений проблем эволюции и филогении.

## ВВЕДЕНИЕ

Растительный мир биосферы представлен примерно 500 000 видами. В подавляющем своем большинстве растения - автотрофные организмы, в основном фототрофные, в отличие от грибов, слизевиков и бактерий, являющихся гетеротрофами (кроме хемобактерий).

Растения имеют специфическое строение клетки. Она окружена плотной клеточной оболочкой, не пропускающей твердых частиц, поэтому может воспринимать из окружающей среды необходимые для жизни вещества только в растворенном состоянии. В связи с этим питание растений стало зависеть от размера поверхности соприкосновения тела с окружающей средой. Вследствие этого строение большинства растений характеризуется более сложным, чем у животных, внешним расчленением.

Растения обладают малой подвижностью, что можно считать главной причиной особого способа их расселения. Животные обычно расселяются во взрослом, во всяком случае активном, состоянии. В противоположность этому для подавляющей массы растений характерно расселение зачатками - диаспорами. Диаспоры у растений разнообразны. Это могут быть специализированные одиночные клетки (споры), сложно устроенные многоклеточные тела, содержащие в себе зародыш (семена, плоды, части плода, соплодия), специализированные части вегетативного тела (выводковые почки, клубни, луковицы и пр.).

Диаспоры, в первую очередь споры и семена, во время расселения обычно находятся в состоянии покоя. В это время у них не обнаруживаются ни роста, ни других видимых проявлений жизни. Они продолжают оставаться в таком неактивном состоянии, пока не попадут в благоприятные для дальнейшего развития условия. Тогда начинается формирование новой особи растения.

Растения обладают способностью к фотосинтезу, в процессе которого при взаимодействии солнечной энергии, воды и углекислого газа образуется органическое вещество и высвобождается свободный кислород. Зеленый покров Земли ежегодно создает сотни миллиардов ( $4,5 \times 10^{11}$ ) тонн органической материи. Кроме того, почти весь кислород современной атмосферы имеет биогенное происхождение.

Все многообразие растений подразделяется на две группы - низшие и высшие. Тело низших растений носит название таллом и имеет простую организацию (одноклеточные, многоклеточные нитчатые, пластинчатые или слабо дифференцированные на ткани организмы). Высшие растения имеют сложную тканевую дифференциацию и подразделение тела на органы. Низшие растения живут в водной среде, реже на суше во влажной

или насыщенной парами воды среде и при наступлении засухи теряют воду и впадают в состояние скрытой жизни, или анабиоз. Таким образом, у низших растений водный обмен не стабилизирован и интенсивность их жизненных процессов целиком зависит от наличия влаги в окружающей среде. Такие растения называются **пойкилогидрическими**.

Высшие растения способны стабилизировать содержание воды внутри своего тела и являются относительно независимыми от колебания влажности в почве и атмосфере - **гомойогидрические** растения.

Выход на сушу потребовал адаптации к совершенно новым условиям, выразившейся в перестройке всей организации растения. Тело растения оказалось разделенным на две части - подземную и надземную, выполняющие различные функции. Подземная часть обеспечила почвенное питание (всасывание воды и растворенных в ней веществ), а надземная часть - фотосинтез. Вместе с тем органы, расположенные в почве, потеряли возможность фотосинтеза, а органы, находящиеся над почвой, потеряли непосредственную связь с почвенной влагой. Разделение функций повлекло за собой возникновение адаптивных структур высших растений - всасывающих, проводящих, механических, покровных и др.

У высших растений имеется два основных органа - побег и корень. Побег (а не стебель и лист по отдельности) считают основным органом, поскольку все элементы побега возникают онтогенетически из единого массива меристемы и друг без друга существовать не могут. Побег в свою очередь подразделяется на ось (стебель) и листья, различающиеся по структуре и функциям и понимаемые как органы побега, т.е. как бы органы второго порядка.

Растительные организмы обладают полярностью - различием между противоположными точками (полюсами) организма, органа или отдельной клетки. Такое различие проявляется не только во внешнем строении, но и в физиологических функциях, например, в образовании, передвижении и накоплении различных веществ. В зависимости от эволюционного уровня развития того или иного организма полярность может проявляться в более простой или в очень сложной форме.

Хламидомонада в связи с ее подвижностью обладает передним и задним полюсами. У прикрепленных водорослей существует различие между основанием и верхушкой (апикальным и базальным полюсами). Наибольшей сложности полярность достигает у высших растений, приспособленных к жизни в воздушно-почвенной среде. Она проявляется в расчленении тела на побеги и корни, в различии между верхушкой и основанием отдельного органа, в строении и работе разных тканей и клеток, в способности к восстановлению утраченных частей (регенерации). Многие

вещества синтезируются в определенных тканях, и их передвижение происходит по проводящим путям полярно, т. е. в определенном направлении.

Также для растений характерна симметрия, проявляющаяся в закономерностях расположения боковых частей. Она проявляется как во внутреннем, так и во внешнем строении органов, в расположении боковых органов по отношению к оси материнского органа. Например, листья располагаются симметрично относительно стебля, а боковые корни - относительно того корня, на котором они возникли. Симметрия проявляется и в повторяемости структур вдоль органа - метамерии. Симметрия может быть билатеральной или радиальной.

## **Методы эволюционной морфологии и филогении растений**

Эволюционная морфология изучает закономерности эволюционного преобразования различных морфологических структур - клеток, тканей, органов или организмов. Она тесно связана с филогенией, основной задачей которой является выяснение родственных отношений между растениями, изучение истории растительного мира, его эволюции. Филогения в свою очередь тесно связана с систематикой растений, конечной целью которой является построение филогенетической системы растений. Эти области ботаники тесно связаны друг с другом, поэтому методы эволюционной морфологии являются теми же самыми, которыми пользуется систематика растений. Основными методами являются морфологические.

**Палеоботанический метод** подвергает сравнительному изучению ископаемые остатки вымерших растений. Если бы имелась возможность изучить остатки всех видов растений, живших в течение сотен миллионов лет, то можно было бы составить очень полную и достоверную картину эволюции отдельных органов растений и различных систематических групп. Растения (как и животные) сохраняются в ископаемом состоянии лишь в исключительных случаях, для этого требуется особая комбинация условий. Поэтому большинство видов, населявших когда-то землю и впоследствии вымерших, исчезло бесследно, и лишь ничтожная часть дошла до нас в виде ископаемых остатков. Кроме того, ископаемые остатки очень редко представляют собой нечто цельное. В большинстве случаев это отдельные разрозненные части, фрагменты вегетативных или генеративных органов. Требуется большая работа, чтобы связать их между собой. Тем не менее, палеоботаника поставила основной материал для филогении и палеоботанический метод является важнейшим ее методом. Именно он дал возможность составить представление о предках высших растений (открытие Риниеобразных), выделить группу семенных папоротников и др.

Этот метод позволяет проследить в некоторых случаях и эволюцию отдельных морфологических структур. Например, палеоботанические исследования показывают, что в наиболее древних слоях, где находят ископаемые растения, господствует дихотомическое ветвление, что дает основание смотреть на дихотомию как на примитивную форму. Моноподиальное и симподиальное ветвления являются производными от дихотомического. Палеоботаника также показывает, что древнейшей, примитивной формой стели является протостель, наблюдаемая у Риниеобразных. Сравнительное изучение анатомии современных и ископаемых споровых растений позволило установить, что из протостели возникла сифоностель, из нее - диктиостель и эустель. Такой ход развития подтверждается и онтогенезом современных папоротников. Их проростки имеют протостелическое строение, которое постепенно переходит в сифоностелическое и в диктиостелическое.

Вследствие неполноты геологической летописи главную часть фактического материала приходится получать при помощи сравнительно-морфологических исследований, т. е. сравнивая современные группы растений друг с другом.

**Сравнительно-морфологическим методом** изучаются ныне живущие организмы. Эти сравнения дают возможность лишь косвенно воссоздать эволюционное развитие растений, поскольку предковые формы, давшие начало современным видам, вымерли, а из современных видов ни один не сохранил полностью всех черт своих предков. У многих видов наряду с признаками примитивными, архаичными можно найти признаки прогрессивные, эволюционно продвинутые, что выражается в явлении гетеробатмии. Наличие гетеробатмии объясняется тем, что органы и части любого организма функционально связаны между собой в различной степени и темпы эволюции этих органов могут быть неодинаковыми. В результате один орган сохраняет архаичные черты, тогда как другой сильно специализируется.

Другая трудность сравнительно-морфологического метода состоит в том, что параллельно с процессами усложнения и дифференциации одних структур идут процессы упрощения других. В основе редукции (недоразвития) многих структур лежит потеря ими тех функций, которые они ранее выполняли. В результате упрощения и уменьшения орган может превратиться в рудимент, потерявший свое значение. Например, в цветках некоторых растений рудиментарные тычинки имеют вид небольших бесплодных стаминодиев. В тех случаях, когда органы совершенно утрачены, говорят об их абортации. Истинную природу простоты не всегда легко определить, и разграничение первично простых

структур и вторично упрощенных в ряде случаев может оказаться крайне трудной задачей.

Сильное упрощение целых систем тканей и органов иногда бывает связано с морфофизиологическим регрессом (общей дегенерацией) в результате перехода к паразитизму или некоторым другим условиям существования (например, при переходе цветковых растений к жизни в воде). У паразитов могут редуцироваться зеленые листья, корни. Растения, погруженные в воду, имеют упрощенное внутреннее строение.

Одним из основных понятий эволюционной морфологии является понятие гомологичных и аналогичных органов. Под гомологичными органами понимают органы, возникающие из однотипных зачатков и имеющие одинаковое происхождение. Например, бурые почечные чешуи сильно отличаются от типичных зеленых листьев, однако они возникают в кончике побега из таких же листовых зачатков, что и зеленые листья. Клубень картофеля возник из типичного олистивного побега путем метаморфоза (резкого, наследственно закрепленного видоизменения), и его гомологичность побегу можно доказать, изучая его развитие и строение.

Аналогичными называют органы, имеющие различную морфологическую природу (эволюционное происхождение от различных основных органов, от различных структур), но выполняющие сходные функции и имеющие сходное внешнее строение. Например, шипы и колючки, выполняющие функцию защиты, могут иметь различную морфологическую природу: у барбариса колючки представляют собой видоизмененные листья, у сливы в колючку превращается целиком боковая веточка, а у шиповника и крыжовника шипы - это выросты наружных тканей стебля. Еще одним примером аналогичных образований могут служить громадные корзинки подсолнечника и отдельный цветок яблони или колокольчика. Корзинка подсолнечника лишь по видимости похожа на цветок, а в действительности представляет собой соцветие, составленное множеством мелких внутренних цветков, каждый из которых образует одну семянку, и крупных краевых ложноязычковых цветков, имитирующих лепестки. Прицветные листья, придвинутые снизу к соцветию, имитируют зеленую чашечку.

Конвергенцией называют такое явление, когда организмы, принадлежащие к разным систематическим группам, под влиянием сходных условий обитания приобретают внешнее сходство. Часто понятие конвергенции применяют к отдельным органам или структурам. Приведенные выше примеры аналогичных органов (колючки, шипы, и пр.) - результат конвергентной эволюции.

**Онтогенетический метод** исследует индивидуальное (онтогенетическое) развитие организмов и цикл их развития. На основании этих

исследований удастся установить степень родства между растительными организмами. Например, голосеменные, пока не была известна история их развития, объединяли с покрытосеменными в один класс - Явнобрачные (*Phanerogamae*), противопоставляемый Тайнобрачным (*Cryptogamae*), куда относили споровые растения. Однако исследование цикла развития голосеменных, начатое В. Гоффмейстером, показало, что хвойные имеют такие же архегонии, как и папоротники, что семяпочки не что иное, как мегаспорангии, что эндосперм хвойных - женский заросток и его развитие идет так же, как и у разноспоровых плаунов. Таким образом было установлено родство этих групп растений.

Особенности онтогенетического развития растений отражаются на характере проявления у них биогенетического закона. Повторение предковых черт на ранних ступенях онтогенеза хорошо заметно в развитии нитчатых водорослей, и проявление здесь биогенетического закона не вызывает сомнений. Например, у Улотрикса гаметы и зооспоры обладают жгутиками и очень напоминают одноклеточные подвижные водоросли. На основании этого сходства можно предположить, что указанные нитчатые водоросли произошли от одноклеточных жгутиковых форм. Из этого примера видно, что черты предков (наличие жгутиков, одноклеточность) проявляются лишь на определенном этапе онтогенеза и исчезают на последующих этапах.

Однако у растений предковые черты могут оставаться во взрослом организме. Например, у молодых папоротников проводящие ткани имеют примитивные признаки, характерные для вымерших псилофитов, и только позднее в нарастающих участках стебля возникают более сложные структуры. У Нефролеписа возвышенного (*Nephrolepis exaltata*) в видоизмененных побегах (усах) сохраняется протостелическое строение.

Помимо рассмотренных методов филогения пользуется и другими - ботанико-географическим, палеогеографическим, палинологическим, биохимическим.

Таким образом, изучая эволюцию растений, исследование можно вести в двух направлениях: в филогенетическом, устанавливая родственные отношения между различными таксономическими категориями, и морфогенетическом, выясняя ход эволюции основных органов и структур растений. Оба этих направления ставят конечной целью выяснение общего хода эволюции растительного мира, установление родственных взаимоотношений между крупными таксонами, а вместе с тем выяснение происхождения и эволюции органов и их строения.

# ГЛАВА I. ЭВОЛЮЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

## Возникновение жизни и эволюция прокариотов

Возраст Земли считается равным примерно 4,5 млрд. лет. Одни из наиболее древних осадочных пород - южноафриканские (формация Шеба, группа Фиг-Три), возраст которых определяется в 3,4 млрд. лет. В этих отложениях обнаружены микроокаменелости, напоминающие бактерии, некоторые из которых находились в процессе деления. По-видимому, спустя немногим более 1 млрд. лет после образования нашей планеты на ней уже имелась примитивная форма жизни.

Первоначально в атмосфере Земли почти не было кислорода и земная атмосфера не обладала столь сильной окислительной способностью, какой она обладает теперь. В окислительной атмосфере органическое вещество не могло бы сохраняться, не разрушаясь, а для того, чтобы жизнь возникла, прежде всего должны были накопиться запасы этого вещества.

До появления в атмосфере кислорода в ней не было слоя озона, который поглощает теперь большую часть ультрафиолетового излучения Солнца. Ультрафиолетовые лучи, беспрепятственно достигавшие поверхности нашей планеты, поставляли энергию, способную обеспечить синтез многих органических веществ из воды, двуокиси углерода и аммиака. В отсутствие свободного кислорода (который бы их разрушил) такие вещества должны были накапливаться в первобытном океане до тех пор, пока сам океан не стал похожим на жидкий горячий бульон (так называемый холдейновский бульон - по имени английского биохимика Дж. Холдейна). Впервые идею о самозарождении жизни в первобытной атмосфере Земли высказал отечественный биохимик А.И. Опарин в 1924 году. Вслед за ним такую же идею обосновал и Дж. Холдейн.

Клетка - это наименьшая единица организации, наделенная жизнью. Иными словами, жизнь проявляется лишь по достижении материей особого уровня организации, возникающей в результате эволюции от неклеточного состояния до той степени сложности, которой обладают клетки. Проблему происхождения живых клеток из неживого вещества можно разбить на пять этапов.

1. Образование планеты с атмосферой, содержащей газы, которые могли бы служить источником образования органических молекул.
2. Синтез органических мономеров, например, аминокислот, сахаров и органических оснований из неорганических веществ.
3. Полимеризация этих мономеров с образованием примитивных белковых и нуклеиновокислотных цепей.



4. Образование коацерватов, их превращение в пробионты с собственным химизмом и собственной «индивидуальностью».

5. Возникновение репродуктивного аппарата, гарантирующего передачу дочерним пробионтам всех химических и метаболических свойств родителей.

Этап 1. Образование Земли и первичной атмосферы.

Вселенная в целом состоит почти целиком из водорода (92,8%) и гелия (7,1%); азот, кислород, неон и прочие элементы присутствуют в ней лишь как незначительные примеси.

Вначале на месте Солнечной системы было облако холодного газа, содержавшее частицы пыли и более крупные частицы. В результате вращения это облако уплощалось и в центре его возникло уплотненное ядро - протосолнце. Постепенно происходил разогрев облака благодаря высвобождению гравитационной энергии, а также в какой-то мере вследствие естественной радиоактивности некоторых атомов. После того как в центре вращающегося плоского облака образовалось Солнце, на разных расстояниях от него возникли местные очаги неоднородности - центры конденсации, или места образования планет. Состав больших внешних планет - Юпитера, Сатурна, Урана и Нептуна, - по-видимому, достаточно хорошо воспроизводит состав первичной туманности, поскольку он близок к составу Вселенной в целом. Эти планеты состоят в основном из водорода, гелия, метана, аммиака и воды. Небольшие внутренние планеты - Меркурий, Венера, Земля и Марс - богаче тяжелыми элементами и содержат сравнительно мало таких газов, как гелий и неон; гравитационное поле небольших планет оказалось, очевидно, слишком слабым, чтобы удержать эти газы, и они улетучились.

Сочетание слабой гравитации с высокой температурой привело к тому, что большая часть летучих веществ Землей была утрачена. При этом сильно возросло относительное обилие кислорода, связанного в нелетучих минералах - силикатах. В целом можно сказать, что Земля состоит из железно-никелевого ядра и мантии, приближающейся по своему составу к минералу оливин ( $\text{FeMgSiO}_4$ ). Углерода на нашей планете не более 0,034%.

С увеличением массы Земли за счет аккреции происходило выделение тепла. Вследствие этого процесса сформировались земное ядро, мантия и кора. Первоначально температура на поверхности планеты была, очевидно, слишком высока, так что вода не могла оставаться жидкой. Но после того как температура упала ниже точки кипения, водяные пары, выделяющиеся из недр Земли, например, при извержении вулканов, должны были конденсироваться. Так возникли первобытные

океаны. Высвобождение газов из магматических расплавов привело к появлению первичной атмосферы. Она состояла из водяных паров (выделившейся гидратной воды минералов), метана ( $\text{CH}_4$ ), двуокиси углерода ( $\text{CO}_2$ ) окиси углерода ( $\text{CO}$ ), образовавшейся при распаде карбидов металлов, аммиака ( $\text{NH}_3$ ), азота (источник - нитриды) и сероводорода ( $\text{H}_2\text{S}$ ; источник - сульфиды), а также формальдегид ( $\text{H}_2\text{CO}$ ) и цианистый водород ( $\text{HCN}$ ). Считается, что среди этих молекул цианистый водород, формальдегид, более сложные альдегиды и соединения ацетиленового ряда играли особенно важную роль в качестве молекул-предшественников, особенно если они были растворены в воде и концентрировались в результате испарения озер или луж, образующихся в приливно-отливной зоне, или же адсорбировались на активирующих глинах. Именно эта восстановительная атмосфера и дала, очевидно, начало жизни.

### Этап 2. Синтез биологических мономеров.

Об этом этапе, т.е. об образовании мономеров из газов, присутствовавших в примитивной атмосфере, известно больше всего, потому что эти реакции можно воспроизвести и изучить в лабораторных условиях. С. Миллер и Х. Юри (1953) первые свои опыты ставили с искусственной атмосферой, состоявшей из водорода, метана, аммиака и воды. В этих экспериментах в качестве источника энергии был применен электрический искровой разряд, имитировавший молнию.

Разряды пропускали через циркулирующую смесь газов в течение недели. Результаты оказались неожиданными: среди синтезированных веществ обнаружили некоторые обычные аминокислоты и другие соединения, известные как компоненты живого вещества. С тех пор эти опыты многократно повторялись (как самим Миллером, так и другими исследователями) с различными модификациями, например с заменой метана окисью или двуокисью углерода, с заменой аммиака азотом или искрового разряда ультрафиолетовым излучением. Среди продуктов синтеза обнаруживались многие природные аминокислоты, в том числе лейцин, изолейцин, серин, треонин, аспарагин, лизин, фенилаланин и тирозин. Эти опыты показали, что аминокислоты легко могли синтезироваться в примитивной атмосфере Земли (табл. I).

### Этап 3. Полимеризация мономеров с образованием примитивных белковых и нуклеиновокислотных цепей.

Важнейшими биологическими полимерами являются белки и нуклеиновые кислоты (табл. II). В качестве строительных блоков для синтеза

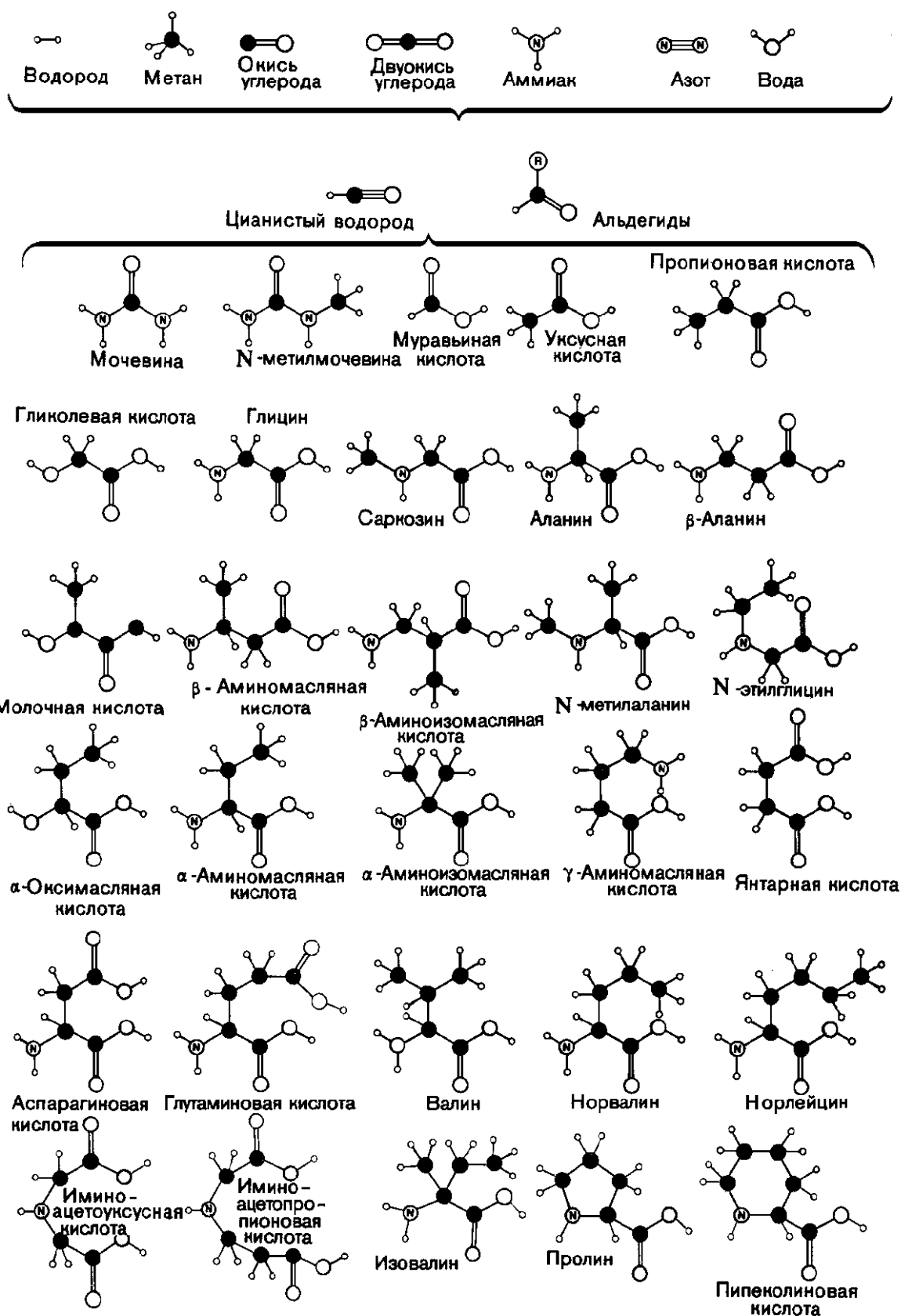


ТАБЛИЦА I. Продукты, образовавшиеся в эксперименте с искровыми разрядами, из которых 6 аминокислот встречаются в белках.

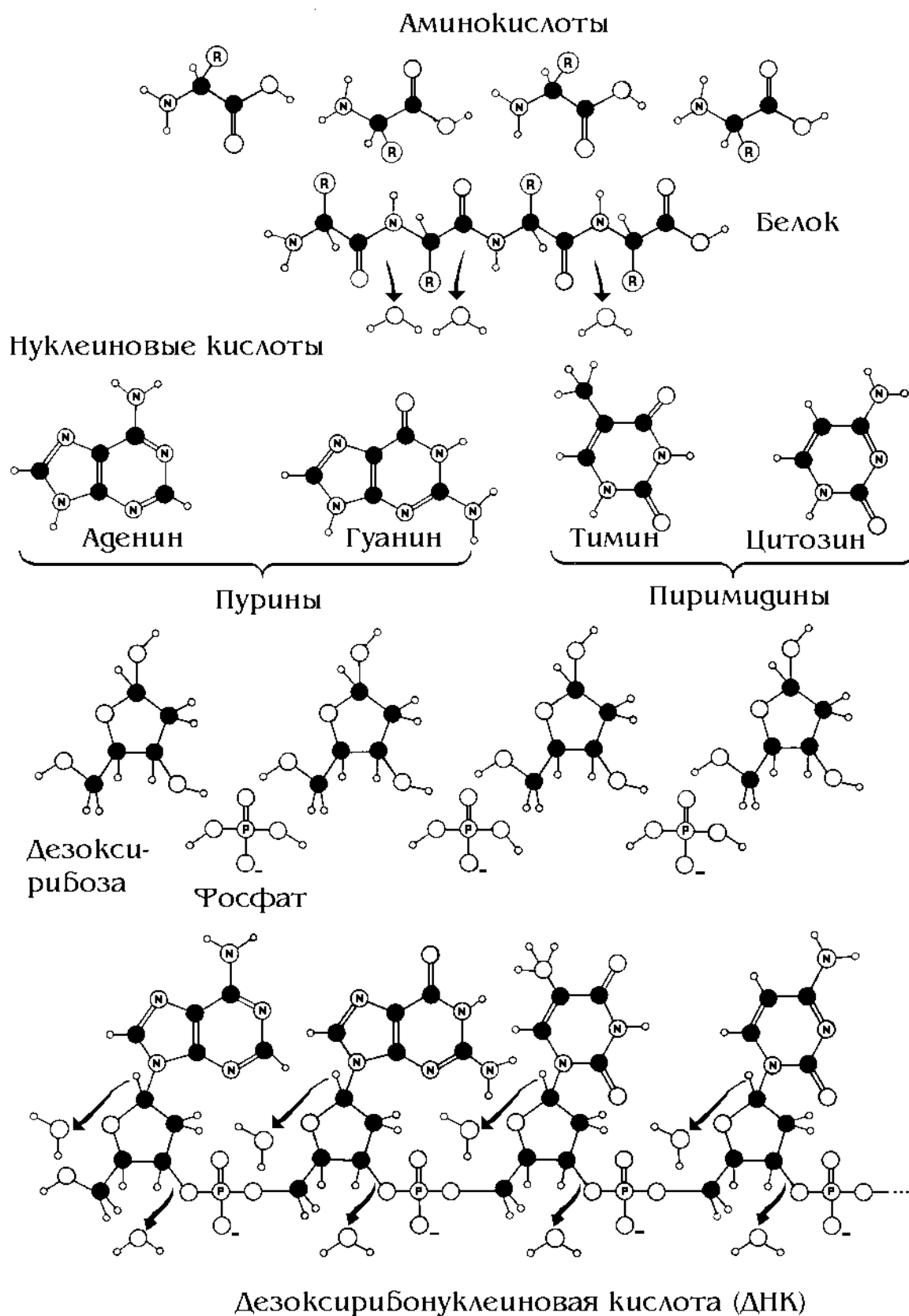
белков необходимы 20 аминокислот. Для образования нуклеиновых кислот требуются два вида сахаров (рибоза для РНК и дезоксирибоза для ДНК), фосфаты и азотистые основания, принадлежащие к двум классам - пуринам (аденин, гуанин) и пиримидинам (тимин, цитозин). Сахара могут образовываться в результате конденсации формальдегида. Этот процесс складывается из ряда этапов, но суммарная реакция проста: из пяти молекул формальдегида образуется одна молекула рибозы (табл. III).

Среди органических оснований легче всех прочих синтезируется аденин, относящийся к классу пуринов. Молекула аденина представляет собой не что иное, как пентамер цианистого водорода: из пяти молекул HCN образуется одна молекула  $C_5H_5N_5$ . Аденин входит в состав не только информационной системы всех клеток, т.е. ДНК и разных видов РНК, но и в состав некоторых самых важных молекул, участвующих в энергетических процессах: моно-, ди- и трифосфонуклеотидов (АМФ, АДФ и АТФ), циклического АМФ, никотинамидадениндинуклеотида (НАД), никотинамидаденин-динуклеотидфосфата (НАДФ) и флавинадениндинуклеотида (ФАД). Он начал играть важную роль в энергетическом обмене, по всей вероятности, на очень ранних этапах эволюции жизни. Другие молекулы, содержащие аденин, тесно связаны с активностью ферментов.

Другой входящий в нуклеиновые кислоты пурин - гуанин - может образоваться из диаминомалеонитрила (промежуточного продукта синтеза аденина) в результате гидролиза с участием цианогена. Были также выдвинуты гипотезы о возможных механизмах синтеза пиримидинов (тимина, урацила и цитозина), правда менее убедительные.

В результате присоединения аденина к рибозе образуется нуклеозид аденозин. Из него в свою очередь - после присоединения к молекуле «хвоста», состоящего из трех фосфатных групп, - образуется аденозинтрифосфат (АТФ), играющий важную роль в реакциях энергетического обмена у всех живых существ. С трифосфатом соединяется именно аденозин, а не какой-нибудь другой нуклеозид - гуанозин, цитидин или уридин. Нет никаких явных указаний на то, что АТФ приспособлен для хранения энергии лучше, чем ГТФ, ЦТФ или УТФ. Возможно, что аденин присутствовал в первичном холдейновском бульоне в более высокой концентрации, поскольку синтез его относительно прост. Использование АТФ в таком случае тоже не более чем случайность.

При построении цепи полимера присоединение каждого нового звена сопровождается отщеплением воды от соединяющихся концов (табл. II). Поскольку такого рода реакции обратимы, избыток воды должен сдвигать



**ТАБЛИЦА II.** Главные молекулы живого - белки и нуклеиновые кислоты.

равновесие влево, т.е. в сторону гидролиза, а не в сторону полимеризации. Кроме того, такого рода реакции требуют свободной энергии, т.е. вправо реакцию что-то должно «толкать». Есть два способа сдвинуть равновесие реакции вправо (в сторону полимеризации); для этого нужно либо повысить концентрации реагентов и добиться удаления воды (являющейся одним из продуктов реакции), либо обеспечить сопряжение данного процесса с какой-либо реакцией, сопровождающейся выделением энергии.

У современных организмов роль источника энергии для реакций полимеризации играют молекулы АТФ. Сопряжение реакций, потребляющих энергию, с реакциями, служащими ее источником, осуществляется при помощи ферментов. В предбиологических условиях ферментов еще не существовало. Поэтому реакции полимеризации в первичном океане могли осуществляться преимущественно путем концентрации реагентов.

Одним из возможных механизмов концентрации предбиологических соединений явилась адсорбция молекул на поверхности широко распространенных минералов. Известно, что слюды и глины образуют упакованные стопкой силикатные пластины, удерживаемые вместе положительно заряженными ионами. Между пластинами располагаются слои воды. Благодаря этим водным слоям обе стороны пластин оказываются доступными для молекул, диффундирующих в толщу глин, что безмерно увеличивает общую адсорбирующую поверхность. В каолиновых глинах силикатные пластины отделены одна от другой промежутком всего в 0,71 нм, а это значит, что в 1 см<sup>3</sup> такой глины общая адсорбирующая поверхность равна приблизительно 2800 м<sup>2</sup> (примерно две трети поверхности футбольного поля). Кроме того, сами силикатные пластины заряжены отрицательно, поэтому ионы алюминия, несущие тройной положительный заряд, связываются с ними. Скопления положительных и отрицательных зарядов не только способствуют связыванию заряженных молекул с пластинами, но могут также выступать и в качестве примитивных каталитических центров для определенных реакций.

Показано, что аденилаты аминокислот в присутствии минералов группы монтмориллонита полимеризуются с образованием белковоподобных полипептидных цепей. Эти аденилаты представляют собой сложные эфиры аминокислот и аденозинмонофосфата (АМФ). Поскольку они богаты энергией и содержат фосфат-ионы, они способны эффективно полимеризоваться даже в водной среде. Из аденилатов,

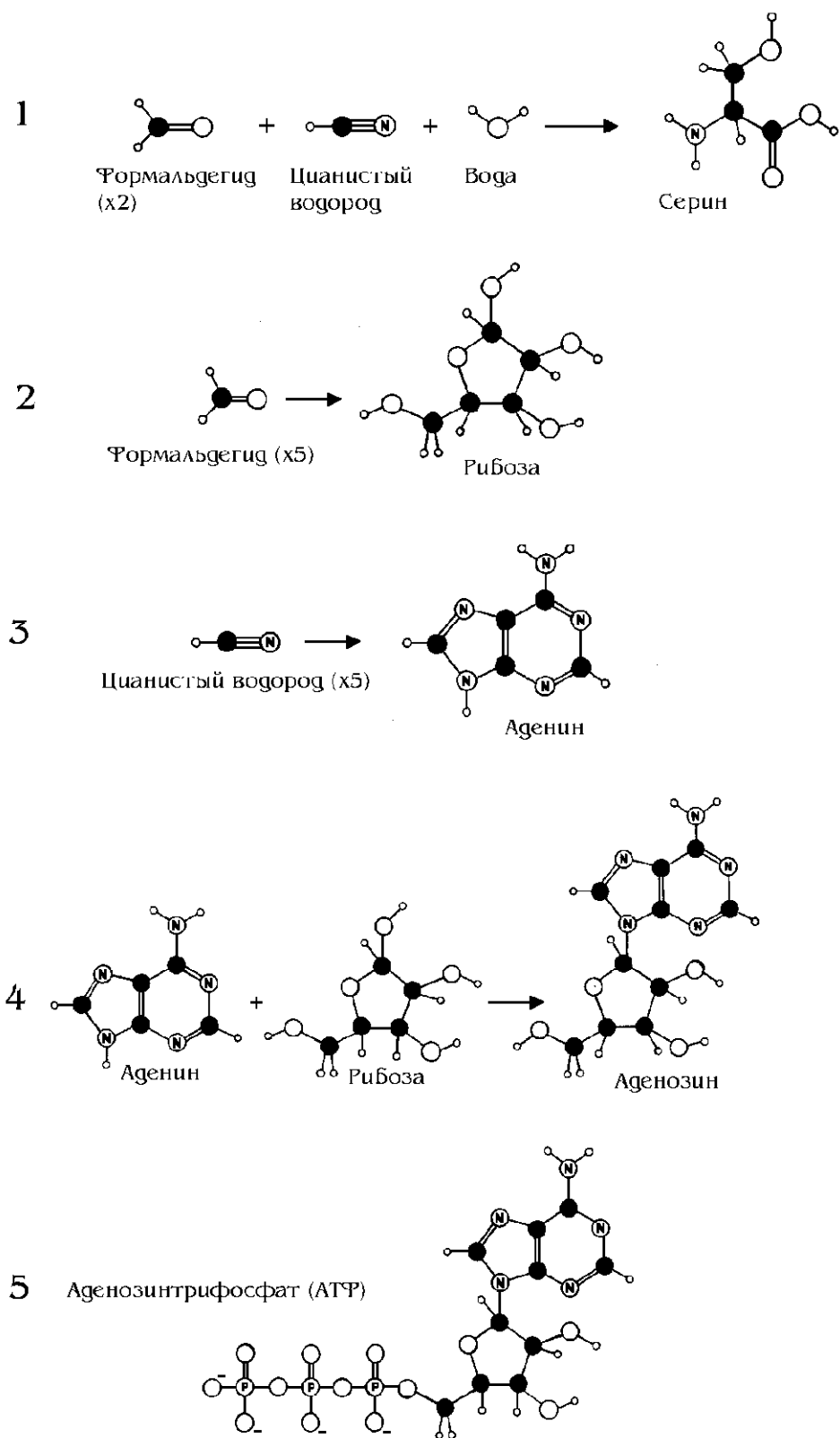


ТАБЛИЦА III. Главные реакции: 1 - Синтез аминокислоты; 2-5 - Синтез АТФ.

адсорбированных глинами, строятся полипептидные цепи, содержащие 50 и более аминокислот, причем эффективность включения достигает почти 100%. У всех живых организмов аденилаты аминокислот играют роль предшественников в белковом синтезе. Поэтому предполагается, что полимеризация на поверхности глин явилась одним из ранних этапов в эволюции биологического белкового синтеза. Образовавшиеся полимеры могли, очевидно, десорбироваться, попадать в раствор и на протяжении нескольких геологических эр накапливаться в нем для дальнейших реакций.

Простейшие белки можно получить и иным способом. Сидней У. Фокс из университета в Майами использовал сухие смеси чистых аминокислот и наблюдал при 130°C их спонтанную полимеризацию, завершавшуюся через несколько часов образованием «термальных протеиноидов» (так он назвал эти продукты). В присутствии полифосфатов аналогичные результаты удавалось получать нагреванием смеси аминокислот примерно в течение суток всего лишь до 60°. Если в смеси преобладали кислые или щелочные аминокислоты с заряженными боковыми цепями, то протеиноиды, полученные методом Фокса, содержали до 200 и более аминокислот. Фокс полагал, что образовавшиеся в океане аминокислоты, попав на конусы вулканического пепла, должны были здесь подвергаться высушиванию, а затем (в результате нагревания) полимеризоваться. Продукты полимеризации - протеиноиды - вновь смывало водой в океан, где они могли вступать в другие предбиологические реакции.

#### Этап 4. Образование коацерватов.

Живые организмы, обитающие вместе с другими организмами в некоей среде, должны быть, естественно, отделены от нее какой-то поверхностью раздела, в противном случае среда их попросту размочет. Возникновение в растворе капель, обогащенных растворенным веществом (такие капли могли быть, очевидно, предшественниками живого), исследовали главным образом Опарин и Фокс со своими сотрудниками. Опарин на протяжении многих лет изучал способность водных растворов высокомолекулярных веществ спонтанно образовывать коацерваты - обогащенные полимером коллоидные капли, взвешенные в среде, богатой водой.

Диаметр коацерватных капель колеблется от 1 до 500 мкм. Многие из них отделены от окружающей среды чем-то вроде мембраны - более плотным наружным слоем, который в первую очередь и служит границей



между каплей и средой. Некоторые коацерватные системы нестабильны: уже через несколько минут капли оседают на дно и, сливаясь, образуют неводный слой.

Достигнув слишком больших размеров, коацерватные капли обычно сами распадаются на несколько дочерних капель. Если бы капли каким-то путем могли создавать новые молекулы, то такие коацерваты могли бы служить примером самовоспроизводящихся протоорганизмов с одноэтапным энергетическим обменом.

Опыты Фокса с «термальными протеиноидами» показали, что при нагревании их в концентрированном водном растворе до 130-180° С происходила спонтанная агрегация с образованием микросфер диаметром 1 - 2 мкм. Хотя липиды в таких растворах отсутствовали, у многих микросфер появлялся уплотненный внешний слой, сходный с двойным липидным слоем клеточной мембраны. При подходящих условиях такие микросферы росли за счет протеиноида из раствора и почковались или делились точно так же, как это делает большинство бактерий.

До появления живых клеток первобытный океан буквально кишел коацерватами, обладавшими своим особым химизмом. Коацерваты существовали какой-то срок, а затем снова распадались. Те из них, в которых случайно оказывались катализаторы, способные стимулировать «полезные» процессы полимеризации, должны были существовать дольше; продолжительность выживания, видимо, находилась в прямой зависимости от сложности и эффективности их «метаболизма». На протяжении долгих геологических эр действовал, по-видимому, мощный химический отбор, сохранявший те типы коацерватов, которые были способны извлекать из окружающей среды энергию и вещество и включать их в соединения, обеспечивавшие выживание не только их самих, но и тех дочерних коацерватов, на которые они распадались, когда становились чересчур большими. Это еще не жизнь, но что-то уже близкое к ней.

#### Этап 5. Возникновение репродуктивного аппарата.

Эволюция генетического аппарата - это тот этап эволюции, для которого лабораторных моделей не найдено. Сложный генетический аппарат современных организмов настолько универсален, что почти нет способа представить себе, как он мог выглядеть в своих наиболее примитивных формах.

Некоторым реакциям полимеризации свойствен аутокатализ: присутствие данного полимера стимулирует образование новых порций этого же полимера. Примером такой аутокаталитической полимеризации

Возраст,  
млрд. лет

События

0

0,5

1,0

1,5

2,0

2,5

3,0

3,5

4,0

4,5

- ◀ Увеличение разнообразия высших растений
- ◀ Выход растений на сушу
- ◀ Возникновение многоклеточных эукариотов и увеличение их разнообразия
- ◀ Увеличение разнообразия эукариотов, развитие полового размножения
- ◀ Возникновение эукариотов
- ◀ Увеличение разнообразия аэробных прокариотов
- ◀ Образование кислородной атмосферы, развитие аэробного дыхания.
- ◀ Развитие аэробного фотосинтеза
- ◀ Увеличение разнообразия анаэробных прокариотов
- ◀ Возникновение фотосинтезирующих бактерий
- ◀ Возникновение первых анаэробных бактерий
- ◀ Образование коацерватов
- ◀ Химическая эволюция, образование органических молекул
- ◀ Образование океанов и материков
- ◀ Образование Земли

Анаэробные бактерии  
Фотосинтезирующие бактерии  
Аэробные бактерии  
Цианобактерии  
Водоросли  
Многоклеточные водоросли  
Высшие растения

#### ТАБЛИЦА IV.

Хронологическая последовательность главных эволюционных событий.

может служить образование двойной спирали ДНК, и уже по одной только этой причине ДНК может претендовать на центральную роль в живых организмах. Первыми протоферментами были, возможно, полимерные цепи, сами себя строившие и первые пробионты, которым удалось стабилизироваться, представляли собой, быть может, аутокаталитические нуклеиновокислотные коацерваты, сходные с теми, которые создавал Опарин. Если нуклеиновая кислота могла служить матрицей для полимеризации белковых цепей, хотя бы и со случайной аминокислотной последовательностью, то, вероятно, такой белок мог наподобие некой «кожицы» защищать нуклеиновокислотные коацерваты. Следовательно, некое кооперативное взаимодействие между нуклеиновой кислотой и белком существовало, возможно, с самого начала: нуклеиновая кислота выступала как аутокатализатор и матрица, а белок играл структурную и защитную роль. Если при этом какой-либо тип расположения отрицательных и положительных зарядов вдоль полипептидной цепи способствовал полимеризации нуклеиновой кислоты или полипептида, то из этого мог родиться первый белковый катализатор, иными словами, могла быть впервые осуществлена ферментная функция. Отбор должен был затем обеспечивать сохранение тех нуклеиновокислотных последовательностей, которые благоприятствовали постоянному воспроизведению именно данного типа расположения отрицательно и положительно заряженных боковых цепей аминокислот.

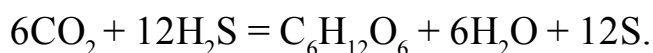
Через какие-то промежуточные этапы (гипотетические) шла эволюция, в результате которой из ассоциации нуклеиновой кислоты и белка развился, наконец, тот сложный аппарат генетической транскрипции и трансляции, который мы находим в наше время у всех живых существ. Теперь уже все биохимические потенции протоклетки могли быть переданы ее потомству.

Происхождение генетического кода нам неизвестно. Неизвестно пока также и то, как возникли хромосомы, разные виды РНК и рибосомы и как они включились в общую схему в качестве клеточных механизмов транскрипции и трансляции.

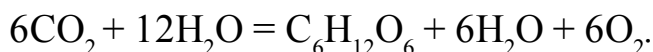
Хронологическая последовательность главных эволюционных событий на Земле приведена в таблице IV. Первые живые организмы были одноклеточными, напоминавшие современных бактерий, живущих за счет брожения. Они уже обладали совершенным генетическим аппаратом, но при этом могли существовать только за счет распада богатых энергией соединений, образовавшихся абиогенно. Вероятно, они играли роль «мусорщиков», потребляя органические вещества, синтезировавшиеся под

действием электрических разрядов или ультрафиолетовых лучей. Это значит, что общее количество биомассы, которую Земля могла в то время «прокормить», ограничивалось интенсивностью абиогенного образования органических веществ. В ту эпоху живые организмы были еще не производителями органических веществ, а исключительно их потребителями.

Способность нашей планеты поддерживать существующую на ней жизнь необычайно возросла после появления фотосинтеза. Этот процесс дал возможность живым организмам улавливать солнечную энергию и запасать ее в синтезируемых органических веществах. Первые фотосинтезирующие организмы сразу же оказались свободными от конкуренции за все уменьшавшиеся природные запасы богатых энергией соединений. Возник простейший тип фотоавтотрофного питания, получивший название фоторедукции и бактериального фотосинтеза. Такой тип питания существует у современных пурпурных (*Triorodaceae*) и зеленых (*Chlorobacteriaceae*) серобактерий, у которых роль пигмента-фотосенсибилизатора выполняет бактериохлорофилл и которые являются строгими анаэробами. Эти бактерии используют в качестве донора водорода сероводород ( $H_2S$ ):



Вода является более окисленным соединением по сравнению с сероводородом, ее использование в качестве донора водорода связано с дополнительной затратой энергии и стало возможным с совершенствованием фотохимического аппарата, в частности, с появлением хлорофилла (вместо бактериохлорофилла) и дополнительной фотохимической системы («фотосистемы II»). Среди прокариотов такой аппарат имеется у сине-зеленых водорослей (цианобактерий). Суммарное уравнение реакции более сложной двухстадийной формы фотосинтеза выглядит следующим образом:



Использование воды в качестве донора водорода привело к переходу от анаэробной к аэробной жизни на планете.

Цианобактериям и зеленым растениям свойственен второй тип фотосинтеза. Сероводород на первобытной Земле присутствовал в избытке и потому вполне мог использоваться как восстановитель. Однако воды было, конечно, гораздо больше, так что организмы, которые приобрели способность получать необходимый им для фотосинтеза водород из воды, приобрели тем самым и большое преимущество перед использовавшими сероводород.

Весь изложенный выше ход событий на Земле привел, таким образом, к появлению цианобактерий. Не только жизнь вообще, но и жизнь, способная к фотосинтезу, уже развилась на Земле примерно через миллиард лет или немногим более после образования планеты. В последующие 2 млрд. лет атмосфера нашей планеты претерпела коренные изменения: из восстановительной, почти не содержащей кислорода, она превратилась в окислительную, и теперь в ней одна из каждых пяти молекул - молекула кислорода. Одним из последствий этого явилось возникновение озонового экрана в верхней части атмосферы, благодаря чему резко уменьшилось количество ультрафиолетового излучения, достигающего поверхности Земли. В результате практически прекратился небиологический синтез органического вещества, но биологический фотосинтез - с использованием видимого света - компенсировал эту недостачу. На Земле прочно утвердился тип жизни, зависящий от солнечной энергии, и была подготовлена почва для настоящей биологической эволюции.

Таким образом, примерно через 1 млрд. лет после образования Земли на ней возникла жизнь, которая в течение еще 2 млрд. лет существовала и эволюционировала на уровне прокариотических организмов. С возникновением эукариотических организмов темпы эволюции значительно увеличились и примерно еще через 1 млрд. лет произошел выход растений на сушу. Эволюция высших растений занимает менее девятой части хронологической истории Земли (табл. IV).

### **Теория эндосимбиоза (симбиогенеза)**

Впервые идею о том, что эукариотическая клетка представляет собой результат эндосимбиоза, выдвинул А.С. Фаминцин в 1918 году. Он писал, что «...растительная клетка разложима на несколько самостоятельных организмов, другими словами, выясняется, что и растительная клетка (как и животная) суть симбиотический комплекс». Гипотеза симбиогенеза привлекала внимание также К.С. Мережковского, Б.М. Козо-Полянского и ряда других исследователей. Однако в 30-50-е годы идея симбиогенеза не находила признания у большинства исследователей. В настоящее время эта теория наиболее подробно разработана Линн Маргулис (Lynn Margulis, Бостонский университет). В разработку теории ею вовлечен огромный фактический материал - от геологии дофанерозоя до молекулярной генетики и таксономии главных групп низших организмов.

Конец ознакомительного фрагмента.  
Приобрести книгу можно  
в интернет-магазине «Электронный универс»  
([e-Univers.ru](http://e-Univers.ru))