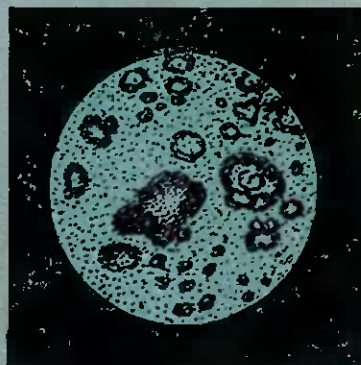


А. И. Опарин

# ЖИЗНЬ, ЕЕ ПРИРОДА, ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАЗВИТИЕ



Что такое жизнь? В чем ее сущность? Чем отличается живое от безжизненного? Как возникла жизнь на Земле и может ли она возникать на других планетах? Можно ли сознательно управлять жизнью? Можно ли ее искусственно создать? Вот вопросы, которые каждый из нас независимо от своего образования и профессии задает себе и ищет на них ответа.

Книга А. И. Опарина обобщает на высоком научном уровне громадный фактический материал, накопленный современным естествознанием по проблеме сущности жизни. Вместе с тем она дает этому материалу совершенно новое освещение, показывающее, что понять сущность жизни можно только в свете изучения ее происхождения и развития.

Поэтому книга А. И. Опарина представляет интерес не только для специалиста-биолога, но и для любого образованного человека.



А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р  
О Р Д Е Н А   Л Е Н И Н А   И Н С Т И Т У Т   Б И О Х И М И И   и м .   А .   Н .   Б А Х А

*А. И. Опарин*

**ЖИЗНЬ,  
ЕЕ ПРИРОДА, ПРОИСХОЖДЕНИЕ  
И РАЗВИТИЕ**

*Второе дополненное издание*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1968

**Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. А. И. Опарин. 1968. Стр. 1—173.**

Данная книга является переработанным и дополненным изданием монографии А. И. Опарина, вышедшей в 1960 г. В книге критически рассматриваются и подытоживаются современные представления о жизни с позиций диалектического материализма. Книга обобщает на высоком научном уровне большой фактический материал, накопленный современным естествознанием по проблеме сущности жизни. Вместе с тем она дает этому материалу новое освещение, показывающее, что понять сущность жизни можно только в свете изучения ее происхождения и развития. Книга представляет интерес для широкого круга биологов-естествоиспытателей.

Рисунков 25, библи. 1 стр.



## ПРЕДИСЛОВИЕ

*Почти в течение всей первой половины нашего века проблема происхождения жизни и проблема ее сущности рассматривались как два независимых вопроса. При этом первый из них почти полностью игнорировался в работах естествоиспытателей, считался скорее областью веры, чем знания, тогда как к познанию сущности жизни исследователи подходили обычно в полном отрыве от ее происхождения.*

*Сейчас в сознании широких кругов естествоиспытателей вполне укрепилось понимание единства указанных проблем, понимание того, что природа жизни, ее происхождение и развитие могут изучаться только в неразрывной связи между собой. Вместе с тем во второй половине нашего века исследование проблемы происхождения жизни стало осуществляться бурными темпами. В ее научном разрешении сейчас принимают участие многие выдающиеся ученые различных специальностей ряда стран мира. Поэтому со времени выхода в свет первого издания моей книги в научной литературе накопился очень большой и новый материал, что потребовало значительного ее дополнения, а в ряде случаев и частичного исправления, хотя общие высказанные ранее принципы сохранились в неизменном виде и в предлагаемом сейчас читателю втором издании.*

Академик А. И. Опарин



## ПРИРОДА ЖИЗНИ

*«O, löst mir das Räthsel des Lebens,  
Das qualvoll uralte Räthsel,  
Worüber schon manche Häupter gegrübelt,  
Häupter in Hieroglyphenmützen,  
Häupter in Turben und schwarzem Barett,  
Perückenhäupter und tausend andre  
Arme, schwitzende Menschenhäupter...»*

*H. Heine<sup>1</sup>*

Жизнь — такое понятное и вместе с тем такое загадочное для каждого мыслящего человека слово. Казалось бы, что смысл этого слова должен быть ясен и однозначен для всех времен и всех народов. И, однако, мы знаем, что на протяжении всей многовековой истории человеческой культуры постоянно велись непримиримые споры о том, как нужно его правильно понимать.

Даже вопрос о том, что является живым, какие объекты окружающего нас мира охвачены или наделены жизнью, размеры области жизни или ее объем, решался, да и сейчас решается совершенно по-разному. В этом отношении мы имеем широкий многокрасочный спектр различных мнений. На одной стороне этого спектра расположены суждения тех философов и ученых, которые считают, что жизнь является общим, неотъемлемым для всей материи свойством и которые, таким образом, распространяют область жизни на все объекты Вселенной.

Напротив, философы, стоящие на другой, противоположной, стороне, произвольно сужают объем жизни до размеров одного только человеческого существования или даже утверждают, что жизнь является прерогативой одного единственного мыслящего субъекта.

Первое из названных нами мнений ведет свое начало от древнегреческих пифагорейцев. По свидетельству Аристотеля, еще родоначальник милетской философской школы Фалес (живший в 6 в. до нашей эры) считал магнит одушевленным за его способность притягивать железо. Более чем две тысячи лет спустя (в XVII в.) голландский философ-материалист Спиноза утверждал, что камни мыслят, что все тела природы одушевлены, а еще через сто лет

---

<sup>1</sup> «О, решите мне загадку жизни, мучительную древнюю загадку, над которой было уже столько голов,— головы в шапках, расписанных иероглифами, головы в тюрбанах и черных беретах, головы в париках и тысячи других бедных потеющих человеческих голов...». Г. Гейне.

там же, в Голландии, была издана книга «О природе», в которой ее автор, французский философ Робинз, всю материю признавал живой и даже небесные светила рассматривал как живые органические тела.

И в наши дни многие инженеры и физики готовы признать за живые существа современные сложнейшие механизмы и автоматы, подобно тому, как Декарт сравнивал организмы с башенными часами или как Ламетри называл человека «весьма просвещенной машиной». Некоторые современные химики и генетики, следуя за Дидро, пытаются даже наделить жизнью единичные молекулы органических веществ.

В противоположность этому любому человеку понятно, что, если тот или иной писатель или философ в своих сочинениях говорит о смысле и ценности жизни или о ее назначении, то здесь речь идет только лишь о человеческой жизни, о том «стремлении к благу», которое, согласно Льву Толстому, «составляя главное в определении жизни, открыто только в сознании человека».

Это последнее выражение мы заимствуем из трактата Толстого «О жизни». В нем Толстой упрекает ученых-естествоиспытателей, или, как он их называет, «книжников»<sup>2</sup>, в неправильном употреблении самого слова «жизнь», в том, что они, «мудрствуя лукаво», выдумали свой условный научный «воляпюк», где слова не соответствуют тому, что под ними понимают все остальные простые люди. Толстой справедливо рекомендует «под каждым словом разуместь то, что всеми одинаково бесспорно разумеется».

Мне кажется, что если мы последуем этому мудрому совету, то, действительно, сумеем найти правильный выход из существующего сейчас запутанного лабиринта противоречивых мнений по вопросу об определении объема жизни, хотя полученный нами таким путем вывод далеко не будет соответствовать тому, что утверждал Толстой. Любой человек, наблюдая окружающую его природу, безошибочно делит ее на мир безжизненный, неорганический, и на мир живых существ. Повседневно и повсеместно он видит, что жизнь не просто рассеяна в пространстве, а присуща лишь организмам, сосредоточена в отдельных отграниченных от внешней среды образованиях, совокупность которых и составляет область жизни — мир живых существ. Этот мир представлен колоссальным разнообразием растений, животных, микробов, которые очень непохожи друг на друга, между которыми с первого взгляда даже как будто бы и нет ничего общего. Однако всякий даже не искушенный в науке человек легко подмечает то общее, что позволяет ему относить к единому понятию «живое существо» — человека и дерево, кита и ничтожную букашку или травинку, птицу и бесформенного слизняка.

---

<sup>2</sup> Здесь это наименование применяется Л. Толстым в том одиозном смысле, в котором оно дано в евангелии («книжники и фарисеи»).

Когда простой шлифовальщик стекол из Амстердама Левенгук впервые увидел через свою лупу разнообразных микробов, он без колебания признал их живыми существами («*viva animalcula*»), хотя некоторые из них, как, например, собственноручно зарисованные Левенгуком кокки, не обладали способностью к движению или какими-либо другими внешними признаками жизни.

Подмечая в живых существах что-то общее, что роднит, объединяет их между собой, человек отличает их от объектов неорганического мира, которые лишены этого «что-то», лишены жизни. Таким образом, уже в непосредственном восприятии окружающего мира любым простым человеком заложено самое элементарное, но в то же время и самое общее определение объема жизни, размера охваченной ею области природы. Жизнь свойственна любому организму от самого высшего и до самого низшего, но ее нет у объектов неорганической природы, как бы ни было сложно их строение. Очень может быть, что в беспредельных пространствах Вселенной существует множество весьма совершенных и сложных форм движения и организации материи, о которых сейчас мы даже и не подозреваем. Но совершенно необоснованно было бы называть жизнью какую-либо из этих форм, если она принципиально по существу отличается от той жизни, которая представлена на нашей планете всей совокупностью разнообразных организмов. Лучше уж тогда, когда это потребует, придумать для обозначения этой формы организации свое особое новое слово.

Итак, мы наметили ту область природы, которая охвачена жизнью, тот круг объектов, который подлежит исследованию на пути к познанию жизни. Это позволит нам в дальнейшем, строго придерживаясь установленных выше рамок, избежать многих довольно широко распространенных в научной литературе ошибок. Однако, конечно, высказанное нами положение отнюдь еще не является определением жизни. Для этого нужно ответить на вопрос о сущности того «что-то», что свойственно только живому миру, но чего нет у объектов неорганической природы.

Эта проблема о сущности жизни с древнейших времен и до наших дней всегда являлась да и сейчас является одним из основных плацдармов той ожесточенной идеологической борьбы, которая ведется между двумя непримиримыми философскими лагерями — между идеализмом и материализмом.

Представители идеалистического лагеря видят сущность жизни в каком-то вечном, сверхматериальном, недостижимом опытным путем начале. Это «психея» Платона, «энтелехия» Аристотеля, бессмертная душа или частица божества различных религиозных учений и верований, кантовский «внутренний принцип действия», проявление гегелевского «мирового разума», «жизненная сила» виталистов, «доминанта» неовиталистов и прочее тому подобное.

Материя, та объективная реальность, которую мы непосредственно наблюдаем и опытным путем изучаем, с указанных пози-

ций сама по себе как таковая является безжизненной и косной. Она служит лишь материалом, из которого душа или дух создает живые существа, придает им форму, целесообразность строения, наделяет способностью к дыханию и движению, вообще делает их живыми. И когда душа улетает и наступает смерть, остается одна безжизненная материальная оболочка — гниющий разлагающийся труп.

Именно такое понимание смерти как отделение от тела души, составляющей сущность жизни, и лежит в основе широко распространенного и даже фигурирующего в ряде энциклопедий определения жизни как противоположности смерти. Но при этом упускается из виду, что живое можно противопоставлять лишь безжизненному, а не мертвому. Ведь мертвое, труп, есть порождение жизни, так как в отсутствии жизни в неорганической природе труп сам по себе возникнуть не может.

Исходя из идеалистических представлений, конечно, можно объективно изучать отдельные организмы или их органы, но познать опытным, материалистическим путем самую сущность жизни принципиально невозможно, так как эта сущность имеет сверхматериальный духовный характер. Только путем умозрительного самопознания можно приблизиться к пониманию того божественного начала, которое мы носим в себе. Весь же остальной мир живых существ мы можем лишь пассивно созерцать, восторгаясь мудростью создавшего его творца. И уж, конечно, ни о каком изменении, ни о какой переделке живой природы человеком с указанных позиций и речи быть не может.

С диаметрально противоположной точки зрения подходит к проблеме о сущности жизни материализм, который, базируясь на добытых естествознанием фактах, утверждает, что жизнь, как и весь остальной мир, материальна по своей природе и что она не нуждается для своего понимания в признании какого-либо неопостигаемого опытным путем духовного начала. Напротив, с материалистических позиций именно объективное изучение окружающей нас природы является тем надежным путем, который ведет нас не только к познанию самой сущности жизни, но и позволяет нам направленно изменять, переделывать живую природу на благо человека.

Широкие круги биологов-естествоиспытателей сознательно или стихийно исходят в своей исследовательской работе из материалистического восприятия живой природы. Идя по этому пути, они все более и более обогащают своими работами науку о жизни, приближая нас к пониманию ее сущности. Однако и в пределах указанного материалистического восприятия жизни ее сущность может пониматься по-разному.

Согласно господствовавшему в естествознании прошлого века, а частично сохранившемуся и в наши дни механистическому учению, познание жизни вообще заключается только в ее наиболее

полном объяснении физикой и химией, в наиболее полном сведении всех жизненных явлений к физическим и химическим процессам. С этих позиций никаких специфически биологических закономерностей нет. Реально существуют одни только царящие в неорганической природе законы, которые управляют и всеми явлениями, совершающимися в живых организмах. Этим фактически отрицается какое-либо качественное различие между организмами и телами неорганической природы.

Однако нужно ясно отдавать себе отчет в том, что признание материальной природы жизни еще совсем не связано с обязательным отрицанием ее специфических особенностей, ее качественных отличий от объектов неорганического мира. Нельзя, как это делают механицисты, рассматривать все то, что не укладывается в рамки физики и химии, как что-то виталистическое, сверхматериальное. Напротив, формы организации и движения материи могут быть очень многообразны. Отрицать это многообразие значит заниматься ничем неоправдываемым упрощением.

Согласно диалектическому материализму, материя, находясь в постоянном движении, проходит ряд этапов, ряд ступеней своего развития. При этом возникают все новые и новые, все более сложные и совершенные формы движения материи, обладающие отсутствовавшими ранее свойствами. Не подлежит сомнению, что наша планета в течение очень длительного периода после своего образования была безжизненной. В это время действительно все совершавшиеся на ней явления подчинялись одним только физическим и химическим закономерностям. Но в процессе развития материи на Земле появились первые наиболее примитивные организмы, возникла жизнь — качественно новая форма движения. При этом старые законы физики и химии конечно сохранились, но теперь на них наложился новые, отсутствовавшие ранее, более сложные биологические закономерности.

Итак, жизнь материальна по своей природе, но она не является неотъемлемым свойством всей материи вообще. Ею наделены лишь живые существа. Это особая, качественно отличная от неорганического мира форма движения материи, и организмам присущи особые, специфически биологические свойства и закономерности, не сводимые только к законам, царящим в неорганической природе. Поэтому диалектический материализм даже самую задачу познания жизни формулирует иначе, чем механицизм. Для последнего она сводится к наиболее полному объяснению жизни физикой и химией. Напротив, для диалектического материализма главное для познания жизни заключается в установлении ее качественного отличия от других форм материи, отличия, которое заставляет рассматривать жизнь как особую форму движения.

Это отличие в большей или меньшей степени находило и находит свое отображение в тех многочисленных определениях жизни, которые были сформулированы выдающимися учеными и мысли-



телями прошлых веков и нашего времени. Именно в установлении этого отличия живого от неживого и можно видеть основную объективную ценность указанных определений, несмотря на их исключительную противоречивость и поражающее разнообразие.

Клод Бернар в начале своей замечательной книги<sup>3</sup> приводит большое число разнообразных сформулированных до него определений жизни, но он это делает только для того, чтобы показать, что вообще всякое априористическое определение жизни всегда является химерическим и бесплодным для науки. Однако наряду с этим он считает, что жизнь вполне может быть познана апостериорным путем, путем установления тех характерных признаков, которые отличают живые существа от неживых тел. Этот путь также, конечно, не является легким и на нем мы встречаемся со значительными затруднениями и сомнениями, но все же он приближает нас к решению поставленной задачи.

В американской энциклопедии 1944 г. указывается, что ни одно из определений жизни не может быть признано удовлетворительным, так как одни из них включают в себя слишком много явлений, а другие, наоборот, страдают ограниченностью.

По нашему мнению, это происходит потому, что в большинстве случаев пытаются охарактеризовать жизнь как единичную точку, тогда как она является длинной линией, всей той частью общего развития материи, которая простирается от начала жизни на Земле до наших дней и которая включает в себя появление как наиболее примитивных организмов, так и наиболее развитых растений и животных, в частности человека. С появлением последнего, однако, возникает новая, еще более сложная и совершенная, чем жизнь, социальная форма движения материи, которая характеризуется уже своими специфическими признаками и особыми закономерностями развития человеческого общества.

Поэтому в корне неправильно пытаться охарактеризовать «линию жизни» только по одной какой-либо ее точке, все равно лежит ли эта точка в ее начале, середине или конце. На самом деле, если мы попробуем определять жизнь по тем признакам, которые возникли в самом начале ее появления на Земле, то нам придется исключить из характеристики жизни не только сознание, но даже и дыхание, которого, по-видимому, были лишены первичные организмы. И наоборот, характеризуя жизнь явлениями, типичными лишь для высокоразвитых живых существ, мы рискуем зачислить анаэробные бактерии, а также и многие другие примитивные организмы в разряд безжизненных тел неорганической природы.

Энгельс, дав свое замечательное определение жизни как способа существования белковых тел, сейчас же оговаривается, отмечая неполноту этого определения. «Наша дефиниция жизни,— писал

---

<sup>3</sup> C. Bernard. *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 1878—1879.

он, — разумеется, весьма недостаточна, поскольку она далека от того, чтобы охватить *все* явления жизни, а, напротив, ограничивается самыми общими и самыми простыми среди них... Чтобы дать действительно исчерпывающее представление о жизни, нам пришлось бы проследить все формы ее проявления, от самой низшей до наивысшей»<sup>4</sup>.

Таким образом, для исчерпывающего понимания жизни необходимо познание всего разнообразия ее признаков, начиная с тех наиболее элементарных из них, которыми были наделены первичные живые существа, и кончая самыми сложными проявлениями высшей нервной деятельности животных и человека, увенчавшими собой биологический этап развития материи.

Среди этого множества характерных для жизни признаков, как появившихся с самого начала возникновения жизни, так и сложившихся в процессе ее дальнейшего развития и усовершенствования, нужно особо отметить ту ярко выраженную специфику взаимодействия между организмами и окружающей их внешней средой, которая красной нитью проходит через всю «линию жизни», качество, свойственное всем без исключения как высшим, так и низшим живым существам, но отсутствующее у объектов неорганической природы.

Любой организм живет, существует только до тех пор, пока он находится в состоянии постоянного обмена веществ и энергии с окружающей его внешней средой. С пищей, водой, газообменом в организм из окружающей его среды поступают разнообразные чуждые ему по своей природе химические соединения. В организме они подвергаются глубоким изменениям и превращениям, в результате которых они претворяются в вещества самого организма, делаются до известной степени подобными тем химическим соединениям, которые до этого уже входили в состав живого тела. В этом состоит восходящая ветвь биологического обмена веществ — ассимиляция. Но в тесном взаимодействии с нею в организмах непрерывно происходит и обратный процесс — диссимиляция. Вещества живого тела не остаются неизменными. Они сравнительно быстро распадаются, освобождая скрытую в них энергию, а их продукты распада выводятся во внешнюю среду.

Наши тела текут, как ручьи, материя возобновляется в них, как вода в потоке, — учил еще великий диалектик древней Греции Гераклит. И действительно, поток или просто струя воды, вытекающая из водопроводного крана, позволяет нам в простейшем виде понять ряд существеннейших особенностей организации таких поточных, или открытых систем, какою, в частности, является и живое тело. Если кран открыт не сильно, и давление в водопроводной сети все время остается постоянным, струя вытекающей воды сохраняет почти неизменным свой внешний вид, свою

---

<sup>4</sup> Ф. Энгельс. *Анти-Дюринг*, 1957, стр. 78.

как бы застывшую форму. Но мы знаем, что эта форма является лишь видимым отображением непрерывного потока частиц воды, которые постоянно с равной скоростью входят в струю и выходят из нее. Если мы нарушим это соотношение скоростей входа и выхода или остановим процесс движения частиц, исчезнет и сама струя как таковая, так как самое существование струи связано с тем, что через нее все время равномерно проносятся все новые и новые молекулы воды.

Аналогично этому и постоянство внешней формы и внутренней тончайшей структуры живых тел является лишь видимым выражением постоянства порядка происходящих в них процессов, результатом исключительного совершенства, согласованности двух указанных выше противоположных явлений — ассимиляции и диссимиляции. Только благодаря этой согласованности может длительно существовать живая система, в которой происходит постоянный распад и разложение. При этом на место каждой распавшейся молекулы или структуры сейчас же встают аналогичные вновь синтезированные образования, и таким путем организм сохраняет неизменным свою форму, структуру и химический состав, постоянно изменяясь при этом материально.

Итак, организмы являются не статичными, а стационарными или поточными системами. Их способность к более или менее длительному существованию в данных условиях внешней среды связана не с покоем, не с их неизменностью, а, напротив, с постоянством движения, с обменом веществ.

С чисто химической точки зрения обмен веществ является лишь совокупностью большого числа сравнительно простых реакций окисления, восстановления, альдольного уплотнения, гидролиза, переаминирования, фосфорилирования, циклизации и т. д. Каждая из этих реакций может быть воспроизведена и вне организма, так как в ней нет ничего специфически жизненного.

Особенностью, качественно отличающей жизнь от всех других форм движения материи (в частности и от неорганических поточных систем), является то, что в живых телах многие десятки и сотни тысяч индивидуальных химических реакций, составляющих в своей совокупности обмен веществ, не только строго согласованы между собой во времени и пространстве, не только гармонически сочетаются в едином порядке непрерывного самообновления, но и весь этот порядок закономерно направлен к постоянному самосохранению и самовоспроизведению всей живой системы в целом и исключительно совершенно приспособлен к решению задачи существования организма в данных условиях внешней среды.

Указанный поточный характер взаимодействия живых тел с окружающей их средой и, что самое главное, поразительная приспособленность организации этого взаимодействия к решению задачи самосохранения и самовоспроизведения системы в данных внешних условиях — все то, что нередко рядом авторов обозначает-

ся как «целесообразность» строения этой системы, настолько объективно очевидна, настолько бросается в глаза при изучении живой природы, что она в том или ином виде постоянно фигурирует в большинстве даже весьма разноречивых определений жизни, сформулированных на протяжении многих веков представителями самых различных философских школ и научных направлений.

Эта присущая всем без исключения организмам «целесообразность» строения была подмечена уже Аристотелем, который первый в своих сочинениях сумел обобщить весь обширный накопленный к его времени биологический материал. Аристотель обозначил это специфическое качество живых существ, как лежащую в основе жизни «энтелехию», как «принцип, имеющий цель в самом себе».

В дальнейшем это учение Аристотеля об «энтелехии» приобрело ярко выраженный идеалистический характер. Отображаясь в различных религиозных верованиях и философских учениях, оно прошло через тысячелетия и достигло нашего XX в. в сочинениях Рейнке, Дриша и других современных последователей витализма.

Однако признание «целесообразности» организации живых существ совершенно не обязательно должно приводить к идеалистическим выводам. Поэтому и биологи-материалисты в своих объективных исследованиях живой природы всегда характеризовали эту «целесообразность» как наиболее ярковыраженную специфику всего живого. Но они не придавали ей какого-либо сверхматериального мистического характера и видели в закономерно направленном обмене веществ лишь ту качественную особенность, которая отличает организмы от неживых тел.

«Органическое здание, — писал по этому поводу Клод Бернар, — есть место постоянного движения, не оставляющего в покое ни одной части, каждая из них без перерыва и остановки питается в окружающей ее среде, в которую она отдает свои отбросы и продукты. Это молекулярное обновление неуловимо для взгляда, но так как мы видим начало и конец его, вход и выход веществ, то можем судить и о промежуточных фазах и представляем себе поток материи, который непрерывно проходит через организм, обновляет состав организма, сохраняя его форму.

Всеобщность этого явления у растений и животных и во всех их частях, его постоянство, не допускающее остановки, делают из него общий признак жизни, который многие физиологи и вводили в свои определения жизни»<sup>5</sup>.

«...Ко всем органическим телам, — писал Энгельс, — необходимо применить одно и то же выражение, а именно приспособление»<sup>6</sup>.

---

<sup>5</sup> К. Б е р н а р. *Жизненные явления, общие животным и растениям. Перевод с фр. СПб., 1878, стр. 28.*

<sup>6</sup> Ф. Э н г е л ь с. *Анти-Дюринг, 1957, стр. 321.*

И далее он излагает свое определение жизни: «Жизнь есть способ существования белковых тел, и этот способ существования заключается по своему существу в постоянном обновлении их химических составных частей путем питания и выделения»<sup>7</sup>.

В наши дни Перре, а вслед за ним Бернал пытаются определить жизнь в следующих, может быть несколько сложных для специалиста, выражениях: «Жизнь есть способная к самовоспроизведению открытая система сопряженных органических реакций, катализируемых ступенчатым и изотермическим образом сложными и специфическими органическими катализаторами, которые сами продуцируются системой»<sup>8</sup>.

Итак, всеобщая приспособленность, или, иносказательно говоря, «целесообразность» организации живых существ является объективным, самоочевидным фактом, мимо которого не может пройти ни один вдумчивый исследователь природы. Противоречивость приведенных нами, а также и многочисленных других определений жизни зависит от той или иной трактовки самого слова «целесообразность», от того или иного понимания ее происхождения и сущности.

Идеалисты видят в этой «целесообразности» выполнение каких-то высших предначертаний божества или «мирового разума». Напротив, материалисты используют (за неимением лучшего) это слово только для более краткого обозначения соответствия организации всей живой системы ее постоянному самосохранению и самовоспроизведению в данных условиях внешней среды, а также для обозначения приспособленности строения отдельных частей живой системы к наиболее совершенному и согласованному осуществлению тех необходимых для жизни функций, которые указанные части несут в живой системе как в целом.

Весьма совершенная приспособленность отдельных органов к выполняемым ими функциям и общая «целесообразность» всей организации жизни особенно отчетливо выступают даже при поверхностном знакомстве с высшими живыми существами.

Как мы уже указывали, она была подмечена человеком еще давно и нашла свое выражение в аристотелевской «энтелехии». Ее сущность представлялась мистической и сверхматериальной до тех пор, пока Дарвин не объяснил рационально, материалистически пути возникновения этой «целесообразности» у высших организмов на основе естественного отбора.

Однако «целесообразность» строения свойственна не только высокоорганизованным существам, она пронизывает весь живой мир сверху донизу, до самых элементарных форм жизни. Она обязательна для любого живого тела, но вне его, в естественных условиях неорганической природы, эта «целесообразность» отсутствует.

---

<sup>7</sup> Ф. Энгельс. *Анти-Дюринг*, 1957, стр. 322.

<sup>8</sup> «*New Biologist*», 13, 124, 1962.

Поэтому мы тщетно стали бы искать ее объяснения только в закономерностях неорганического мира, только в законах физики и химии. Характерная для всего живого «целесообразность» организации может быть понята лишь на основе познания специфики взаимодействия организма с внешней средой и на основе дарвинского принципа естественного отбора. Эта новая биологическая закономерность могла возникнуть только в процессе становления жизни, поэтому безжизненные, неорганические тела лишены этой «целесообразности». Поразительное исключение из указанного правила составляют машины.

Действительно, вряд ли можно сомневаться в том, что самый принцип устройства любой машины основан на приспособлении ее конструкции, ее внутренней организации к решению задачи выполнения определенной специфической для нее работы. С этой точки зрения сопоставление машины и организма напрашивается само собой. На протяжении ряда веков оно широко использовалось многими философами и естествоиспытателями в их попытках решения проблемы сущности жизни. При этом в разные периоды развития науки изменялись лишь взгляды на то, какие общие для организмов и машин свойства нужно рассматривать как наиболее характерные для жизни признаки, но существо постановки проблемы, стремление познать организм как тот или иной механизм, все время оставалось одним и тем же.

Несомненно, что идеи каждой эпохи находят свое очень яркое отражение в ее технике. Н. Винер в своей книге «Кибернетика или управление и связь в животном и машине» весьма остроумно называет XVII и начало XVIII столетия веком часов, конец XVIII и все XIX столетие — веком паровых машин и, наконец, настоящее время — веком связи и управления.

В век часов мир представлялся человеку огромным, раз и навсегда заведенным механизмом. Основу всего сущего видели в механическом движении, в осуществляемом, согласно ньютоновским законам, перемещении тел в пространстве. Жизнь также трактовалась с этих позиций лишь как особого рода механическое движение, наиболее ярким выражением которого может служить произвольное перемещение животных и их органов в окружающем пространстве. Согласно представлениям Декарта, организм есть не что иное, как весьма сложная, но по своему строению вполне понятная машина, движение которой зависит исключительно от ее устройства, от давления и столкновения частиц вещества, подобно движению колес в башенных часах. Исключительно важное место в деле познания жизни занимала поэтому в указанное время анатомия.

Однако в следующий период развития науки, в век паровой машины, на это место все в большей степени начинает претендовать физиология, а роль механики в познании жизни принимает на себя энергетика.

Прообраз живых существ теперь видят уже не в часах, а в тепловых двигателях. Широкое развитие получает высказанная еще Лавуазье аналогия между дыханием и горением. Пища — это лишь то горючее, которое мы подбрасываем в топку нашего организма, и поэтому ее ценность вполне может быть выражена в калориях. Руководящими принципами века в познании жизни становятся законы сохранения и вырождения энергии. При этом первый закон термодинамики — закон сохранения энергии — оказывается вполне применимым как к механизмам, так и к организмам.

Сложнее дело обстоит со вторым законом, выражающим статистическую тенденцию природы к беспорядку, тенденцию к выравниванию и таким образом обесцениванию энергии в изолированных системах, что обычно выражается как возрастание в них энтропии. Если такую систему поместить в однородные условия и предоставить ее самой себе, то очень скоро все происходившие в ней явления прекратятся, и система в целом угаснет. При этом она достигнет такого неизменного состояния, в котором не возникает никаких событий. Физики называют это состояние термодинамическим равновесием, или «максимальной энтропией».

В противоположность этому в организмах не только не происходит нарастания энтропии, но даже возможно ее уменьшение. Таким образом, как будто бы получается, что основным законом физики является тенденция к беспорядку, увеличение энтропии, а основным законом биологии, напротив, рост организованности — уменьшение энтропии. Некоторые философы-идеалисты, например А. Бергсон, определяя жизнь как «борьбу против энтропии», видели даже в указанном противоречии между физикой и биологией повод для признания сверхматериальной природы жизни.

Однако в настоящее время мы знаем, что это противоречие является только кажущимся. Живые существа отнюдь нельзя уподоблять изолированным системам. Напротив, как мы указывали выше, характерным для организмов является их непрерывное взаимодействие с окружающей внешней средой, в силу чего их нужно рассматривать как поточные, или открытые системы. Свойственное им стационарное (а не статическое) состояние поддерживается постоянным не потому, что они приблизились к «максимальной энтропии» или что их свободная энергия находится в минимуме (как это происходит при термодинамическом равновесии), а вследствие того, что открытые системы непрерывно получают свободную энергию из внешней среды в количестве, компенсирующем ее уменьшение в системе.

Н. Винер утверждает, что указанной способностью противодействовать общей тенденции к возрастанию энтропии могут обладать не только организмы, но и машины, наделенные известной спецификой их взаимодействия с внешним миром. На этой основе, по его мнению, машины могут создавать вокруг себя некоторую локальную зону организованности.



Это положение явилось исходным при возникновении третьего, современного периода в истории разбираемого нами вопроса — века связи и управления, сменившего собой век паровых машин.

Как указывал Н. Винер, в электротехнике существует разделение на области, называемые в немецкой литературе техникой сильных токов и техникой слабых токов, а в США и Англии — энергетикой и техникой связи. Это и есть та граница, которая отделяет прошедший век от того, в котором мы живем. Техника связи может иметь дело с токами любой силы и с двигателями большой мощности, но от энергетики ее отличает то, что ее в основном интересует не экономия энергии, а точное воспроизведение сигнала.

Энергия, «питающая» электронную лампу, почти целиком тратится впустую, но несмотря на это лампа может быть очень эффективным средством выполнения нужных операций. Аналогичным образом совершенство работы нашей нервной системы не может быть расценено только с точки зрения рационального использования той сравнительно небольшой энергии, которая доставляется нейронам при помощи кровяного тока.

Организмы эффективно связаны с внешним миром не только суммарным обменом вещества и энергии, но также потоком входящих и исходящих сообщений, потоком воспринимаемых впечатлений и выполняемых действий. Особенно яркое выражение эта связь находит в чрезвычайно совершенной и глубоко дифференцированной высшей нервной деятельности животных и человека. Однако Винер указывает, что можно провести очень далеко идущую аналогию между этой деятельностью и работой современных самоуправляющихся машин и автоматических устройств. Фотоэлектрические элементы и другие световые приемники, радиолокационные системы, приборы для регистрации потенциала водородных ионов, термометры, манометры, микрофоны всех родов и т. д. являются эквивалентами органов чувств, служат механизмами, воспринимающими сообщения. Исполнительными органами машин могут быть электрические двигатели, соленоиды, нагревательные катушки и другие аналогичные приборы. Между механизмами, воспринимающими сообщения, и исполнительными органами в таких устройствах, какими, например, являются современные быстродействующие электронные вычислительные машины, находятся промежуточные группы элементов — центральная система управления, которую можно рассматривать как аналог мозга животных или человека.

Назначение этой системы состоит в объединении входящих сообщений таким образом, чтобы вызвать желательную реакцию в исполнительных органах. Наряду с информацией, поступающей в эту центральную управляющую систему из внешнего мира, она получает информацию и о работе самих исполнительных органов. Этим устанавливается так называемая «обратная связь», позволяющая регистрировать выполнение или невыполнение машиной своих

собственных задач. «Кроме того,— писал Винер,— информация, принимаемая автоматом, не обязательно должна быть использована немедленно, но может быть задержана или запасена, чтобы ее можно было использовать когда-нибудь в будущем. Это свойство аналогично памяти. Наконец, пока автомат работает, самые правила его действия могут изменяться на основании данных, прошедших раньше через его воспринимающие органы. Это напоминает процесс обучения»<sup>9</sup>.

Таким образом, при переходе от века паровых машин к веку связи и управления, прообразом живого существа становится электронная вычислительная машина, учение о питании уступает свое место физиологии высшей нервной деятельности, а энергетика сменяется кибернетикой — наукой о способах восприятия, передачи, хранения, переработки и использования информации управляющими устройствами независимо от конкретной материальной природы этих устройств, от того, построены они «из металла или из плоти», т. е. являются они машинами или организмами.

Как всякая молодая отрасль знания, кибернетика развивается очень бурными темпами. Поэтому она за весьма короткий срок своего существования уже успела значительно обогатить новыми идеями и достижениями как науку, так и в особенности современную технику, стремящуюся к максимальной автоматизации управления производственными процессами. Наряду с этим новейшее развитие автоматов и вычислительных машин уже зашло так далеко, что приобретенный при их проектировании и эксплуатации опыт в ряде случаев может даже быть использован при попытках рационального объяснения явлений, происходящих при работе нервной системы, и в ряде других процессов.

Понятное увлечение этими успехами, а также широкое (хотя и малооправданное) применение в кибернетике терминов нейрофизиологии, психологии и даже социологии создало в настоящее время такое положение, что многие современные авторы стали считать машины, способные решать сложные математические задачи, делать переводы с одного языка на другой или вообще выполнять ряд функций умственного труда человека, действительно в какой-то мере живыми и на этом основании рассматривать кибернетику как принципиально новый, универсальный путь познания самой сущности жизни.

Это, конечно, неверно. Как мы видели выше, попытки познать жизнь, как специфическое свойство какого-то сложного механизма существовали уже в течение многих веков. Менялись только взгляды на то, на чем должно быть главным образом сосредоточено внимание: на движении, энергетике, связи или еще на каком-либо ином общем для машин и организмов свойстве, подлежащем

---

<sup>9</sup> Н. Винер. *Кибернетика или управление и связь в животном и машине*. М. 1958, стр. 61.

объяснению на основе законов физики и химии. Однако основным стимулом, заставляющий исследователей наделять машины жизнью, всегда оставался один и тот же. Он заключался в следующем: «целесообразность» организации живых существ — это то, что принципиально отличает их от объектов неорганической природы. За исключением организмов только машины наделены аналогичной «целесообразностью» строения. Вместе с тем работа машины легко может быть целиком сведена к физическим и химическим явлениям. Поэтому именно в отождествлении живых существ с механизмами можно будто бы видеть единственный путь для спасения естествознания от мистической «энтелехии» виталистов, тот мост, который можно перебросить от физики и химии к биологии.

Конечно, можно и должно пытаться понять физические и химические основы тех или иных жизненных явлений путем построения и изучения искусственных моделей, которые в более простой обстановке воспроизводят те же явления, что и организмы, но всегда при этом нужно помнить, что мы имеем дело с моделями и не отождествлять их с живыми существами, а, напротив, все время учитывать не только сходство, но и различие между теми и другими. Только в этом случае мы можем избежать очень вредного упрощенчества, тех ошибок, которые всегда дорого обходились человечеству и которые исправлялись в науке только ценой громадных усилий.

Какой бы сложностью и совершенством организации ни обладала электронная вычислительная машина, она все же по своей природе дальше отстоит от человека, чем, например, наиболее примитивная бактерия, хотя последняя и не обладает той дифференцированной нервной системой, которую так удачно имитирует машина.

К сожалению, об этом различии в кибернетической литературе обычно говорится очень глухо. Может быть, до известной степени это и правильно в том случае, когда мы хотим сосредоточить свое внимание только на общих законах связи, а не на тех или иных конкретных системах. Но если целью нашего исследования является стремление познать природу жизни, то такого рода игнорирование различий между организмами и механизмами принципиально недопустимо.

Первое сразу же бросающееся в глаза различие между машинами и живыми существами связано с тем материалом, из которого образованы те и другие системы, с их вещественной природой.

Представители машинной теории жизни обычно склонны пренебрегать этим различием на том основании, что работа машины в основном зависит от ее конструкции, а не от химического состава.

По этому поводу Л. Иост писал, что материал, из которого сделана машина (латунь или сталь), будет, конечно, влиять на ее

прочность и точность, но не на род ее действия. В конечном итоге можно даже построить машину не из металла, а из пластмассы или какого-либо другого органического материала и тем приблизить ее состав к химическому составу организмов.

Однако такого рода рассуждения в корне неверны. То, что живые существа являются, по меткому выражению Энгельса, «белковыми телами», что они включают в свой состав белки, нуклеиновые кислоты, липоиды, специфические углеводы и другие разнообразнейшие органические вещества, отнюдь нельзя рассматривать как случайное или малозначащее обстоятельство. Напротив, вся организация живых тел, ее поточный характер неразрывно связан с химическим составом протоплазмы. В частности, только познание весьма специфических особенностей строения и свойств белковых веществ позволяет нам понять те непосредственные причины, которые лежат в основе определенной взаимопоследовательности отдельных реакций в обмене веществ, их взаимосогласованности во времени.

Любое органическое вещество может реагировать в очень многих направлениях, оно обладает громадными химическими возможностями, но вне живых тел оно использует эти возможности крайне «лениво», медленно. Напротив, в живых существах органические вещества испытывают весьма быстро протекающие химические превращения. Причина этого лежит в каталитических свойствах белков. Для того чтобы любое органическое вещество живого тела реально участвовало в обмене веществ, оно должно войти в химическое взаимодействие с тем или иным белком-ферментом, образовать с ним определенное, весьма подвижное, неустойчивое промежуточное соединение. В противном случае его химические возможности будут реализоваться настолько медленно, что они лишатся всякого значения для бурно протекающего процесса жизни.

Вследствие чрезвычайно тонкой специфичности ферментов каждый из них образует промежуточные соединения только лишь с определенным веществом (субстратом), может катализировать лишь строго определенные индивидуальные реакции. Поэтому скорости, с которыми осуществляются эти реакции в живом теле, могут быть весьма различными прежде всего в зависимости от присутствующего здесь набора ферментов, а также от их каталитической активности, а эта последняя может сильно изменяться как от внутренней физико-химической обстановки, так и от воздействий внешней среды. Такого рода очень подвижное соотношение скоростей отдельных биохимических реакций и создает предпосылки для определенной последовательности и согласованности этих реакций в целую сложную сеть обмена веществ.

Указанную организацию жизни можно до известной степени сопоставить с организацией любого музыкального произведения, например симфонии, самое существование которой зависит от оп-

ределенной последовательности и согласованности отдельных звуков. Стоит только нарушить этот порядок, как исчезает и сама симфония как таковая, получится дисгармония, хаос.

Аналогичным образом и в основе организации жизни лежит закономерный порядок обмена веществ, а форма и структура живых тел носят поточный характер. Поэтому организмы могут более или менее длительно существовать только в результате постоянно совершающихся и захватывающих собою все живое химических превращений, остановка которых приводит к гибели живой системы, к смерти организма.

В противоположность этому основная конструкция машины статична. В процессе работы машины химическим изменениям подвергается только энергетический материал, топливо, а сама конструкция остается материально неизменной независимо от того, сделана ли машина из металла или из органического стекла, и чем меньше она будет изменяться, например подвергаться коррозии, тем долговечнее будет сама машина.

Таким образом, самый принцип устойчивости, способности к длительному существованию у машин и у организмов совершенно различен. Поэтому и перечисленные выше черты сходства этих систем нередко носят лишь очень общий характер и при более детальном анализе оказываются чисто формальными.

Это, в частности, можно показать на примере механического движения организмов. В осуществляющих это движение мышцах животных белковые фибриллы определенным образом взаимоориентированы между собой. Но такого рода построение ни в коем случае нельзя уподоблять конструкции машины. В машине элементы конструкции совершенно не принимают участия в химических превращениях энергетического материала. Если бы составные части машины в процессе работы сами подвергались химическому изменению, это, конечно, немедленно привело бы к разрушению всего механизма. Напротив, элементы конструкции живого тела — белковые фибриллы — сами принимают непосредственное участие в тех реакциях обмена, которые служат источником трансформируемой в механическое движение энергии.

То же самое можно сказать и об уподоблении организмов тепловым двигателям в энергетическом отношении. Мы сейчас знаем, что аналогия между горением и дыханием носит очень формальный характер. Преодоление необходимого для осуществления окислительных реакций порога энергии активации при горении осуществляется путем значительного повышения температуры, тогда как дыхание этого не требует. В его основе лежит принцип ферментативного снижения энергии активации.

Если бы превращения энергии происходили в организмах так же, как и в тепловых двигателях, то при возможных для живых существ температурных перепадах коэффициент их полезного действия выражался бы ничтожными долями процента. Между

тем он удивительно высок, значительно выше того, который достигнут в настоящее время в тепловых двигателях. Это объясняется тем, что распад и окисление сахара или другого дыхательного материала происходит в организме не как единый химический акт, а через ряд индивидуальных, согласованных между собой во времени реакций.

Если бы окисление органической молекулы происходило в организме сразу, то живое тело не могло бы рационально использовать всю освобождающуюся при этом энергию, в особенности если бы она выделялась в виде тепла. При окислении только одной граммолекулы сахара освобождается около 700 больших калорий. Мгновенное выделение такого количества энергии было бы связано с резким повышением температуры, денатурацией белков и гибелью живого тела. Тот энергетический эффект, который достигается организмом в условиях обыкновенных низких температур, обуславливается тем, что в процессе биологического окисления сахар превращается в углекислоту и воду не сразу, а постепенно, каскадообразно. Такого рода процесс не только дает возможность преодолеть при обычной температуре порог энергии активации, но и позволяет живому телу рационально использовать постепенно освобождающуюся энергию. При этом чем более организованным является обмен веществ, чем более хорошо согласованы между собой отдельные составляющие его реакции, тем более высок коэффициент полезного действия.

Принцип оценки пищи как топлива только по ее калорийности принес много вреда при своем практическом применении. Его удалось преодолеть лишь ценой больших усилий, только в результате многочисленных работ в области изучения витаминов и незаменимых аминокислот, исследований, показавших, что в противоположность тепловому двигателю в организме происходит не только окисление энергетического материала, но и превращение основных белковых структур живого тела, которые распадаются и синтезируются вновь в общем взаимодействии организма с внешней средой.

Наконец, нужно отметить, что и конкретные пути «преодоления энтропии» организмами и современными механизмами или автоматами принципиально различаются между собой. Как мы видели выше, организмам удается избегать «термодинамического равновесия» именно потому, что они являются поточными, или открытыми системами. Разработанная в последнее время термодинамика этих систем существенно отличается от классической термодинамики, основанной на явлениях, наблюдаемых в замкнутых системах. Она вполне рационально объясняет нам, почему в организмах энтропия может не только нарастать, но и уменьшаться.

Иной принцип, согласно Винеру, лежит в основе способности современных кибернетических автоматов противодействовать тен-

денции к возрастанию энтропии и создавать вокруг себя зону организованности. Для объяснения этой способности Винер использует те же идеи, которые были выражены Максвеллом в образе его «демонов». Только, согласно современным представлениям, этот «демон Максвелла» должен непрерывно получать «информацию», основываясь на которой, он открывает или закрывает двери для молекул, наделенных высокой или низкой скоростью движения.

Стремление во что бы то ни стало отождествить организмы с механизмами заставляло уже в течение ряда лет многих естествоиспытателей вопреки все нарастающему фактическому материалу искать в живых телах какие-то застывшие, неизменные, статические структуры с тем, чтобы именно эти структуры и признать собственно носителями жизни.

В конце прошлого века очень широкое распространение в биологии имело мнение, согласно которому организация протоплазмы основывается на наличии в ней какой-то машиноподобной конструкции, образованной из твердых и неизменных, переплетающихся между собой «балок и тяжей». Считалось, что мы не можем непосредственно увидеть этой конструкции только из-за несовершенства оптических методов.

Однако с развитием этих методов поиски статичных «жизнь-определяющих» структур пришлось сперва перенести в область коллоидо-химических образований, а затем и в область интрамолекулярного строения. Так возникла концепция, утверждающая, что материальной носительницей жизни является наделенная статичной неизменной структурой единичная молекула наследственного вещества, входящего в состав ядерных хромосом. Эта концепция связана с учением Т. Моргана и его последователей о генной природе жизни. Согласно Г. Меллеру, «живая генная молекула» может претерпевать изменения только в деталях, но в основном она настолько статична, что она пронесла свое внутреннее жизнь-определяющее строение неизменным через все развитие жизни на Земле.

Эта концепция моргановской школы генетиков нашла свое полное отражение в широко известной книге Э. Шредингера «Что такое жизнь с точки зрения физики?» Ключ к пониманию жизни Шредингер видел здесь именно в том, что структура, которой собственно только и свойственна жизнь, генная структура, «проявляет такую долговременность и постоянство, какие граничат с чудом». Она является неизменной, как бы застывшей. Поэтому, согласно Шредингеру, организация жизни основана на принципе «часового механизма», конструкция которого остается совершенно постоянной при комнатной температуре так же, как и при абсолютном нуле.

«Теперь,— писал в заключение Шредингер,— я думаю, надо немного слов, чтобы сформулировать сходство между часовым ме-



ханизмом и организмом. Оно просто и исключительно сводится к тому, что последний так же (как и часы) построен вокруг твердого тела — аperiодического кристалла, образующего наследственное вещество, не подверженное в основном воздействию беспорядочного теплового движения» (1947, стр. 119).

За последнее время эта концепция жизни получила широкое распространение среди естествоиспытателей, заняв, можно сказать, господствующее положение. Сторонники этой концепции видят ее подтверждение в тех замечательных достижениях, которые были получены в течение последних лет биохимиками при исследовании строения нуклеиновых кислот и установления их роли в синтезе клеточных белков, в частности ферментов. В дальнейшем изложении мы гораздо подробнее остановимся на этих достижениях, здесь же дадим только краткую схему полученных данных, обратив особое внимание именно на ту ее сторону, которая так увлекает представителей механистического понимания жизни.

Сейчас мы знаем, что сосредоточенное главным образом в клеточном ядре вещество, так называемая дезоксирибонуклеиновая кислота, или сокращенно ДНК, является высокомолекулярным полимером. Ее частицы схематически представляют собой очень длинные спирально закрученные двойные цепи, состоящие из громадного числа отдельных связанных между собою звеньев — моонуклеотидов четырех различных образцов. Последовательность этих звеньев в полинуклеотидной цепочке, их сочетание в так называемые триплеты, может давать бесчисленное количество вариантов, но каждая ДНК обладает своим определенным сочетанием триплетов, составляющим характерный для нее код (согласно принятой в кибернетике терминологии).

В живой клетке молекулы ДНК выполняют две функции: во-первых, при делении клетки они путем репликации воспроизводят свои точные копии, в которых полностью сохраняется прежнее присущее исходной молекуле расположение мономеров в цепи, и, во-вторых, молекулы ДНК обладают способностью строить в соответствии со своей структурой комплементарные цепи так называемой информационной рибонуклеиновой кислоты (мРНК) и через нее определять порядок расположения аминокислотных остатков при синтезе белка, осуществляемом при помощи очень сложного механизма на особых протоплазмennых частях — рибосомах. Это определение порядка в полипептидной цепи белковой молекулы зависит от того, что в схеме каждому аминокислотному остатку соответствует определенный моонуклеотидный триплет в молекуле мРНК. Таким образом, известное пространственное строение, заложенное в молекуле ДНК, определяет структуру вновь синтезируемой белковой частицы, а от этой структуры зависят каталитические свойства данного белка-фермента, действие которого (в совокупности с другими ферментами) определяет порядок клеточного метаболизма.

Конечно, ДНК является хотя и очень важной, но всего лишь частью общей клеточной организации, определяющей порядок лежащего в основе жизненного процесса метаболизма. Однако ее метаболитическая инертность, способность сохранять и передавать информацию так импонируют представителям механистической теории жизни, что они мысленно как бы изолируют ее из общего материального субстрата жизни. С этой точки зрения, только сама молекула ДНК наделена жизнью, все же остальное содержимое клетки — это лишь окружающая среда для этой «живой молекулы». Понятно, что сохранение кода и передача информации нуклеиновыми кислотами играют очень важную роль в жизненном процессе, но не следует возводить это положение в абсолют и видеть в ДНК единственную основу и носительницу жизни. Постараемся пояснить эту мысль следующей аналогией. Представим себе, что на нашу планету прилетело какое-то внеземное разумное существо, какой-то «просвещенный марсианин», который, начав знакомиться с жизнью человеческого общества, пришел к заключению, что жизнью обладают только собранные в наших библиотеках книги. Именно в них увековечена вся накопленная человечеством информация, которая оказывает решающее влияние на весь дальнейший прогресс. Вся же наша жизнь со всеми ее радостями и горестями — это лишь среда для создания книг. Вряд ли мы согласились бы с этим наивным марсианином.

Итак, во всех тех случаях, когда мы не формально сравниваем между собой явления, происходящие в машинах и организмах, а стремимся понять их конкретное содержание, мы находим не только сходство, но и глубокое различие между изучаемыми нами системами.

Конечно, можно представить себе машины будущего очень полно имитирующими живые существа, машины, созданные на принципе поточных систем, со ступенчатым использованием энергии, даже со способностью к самовоспроизведению и т. д. И все же проводимая механицистами аналогия между живыми существами и машинами ни в какой мере не может объяснить именно то, что она и призвана объяснить — «целесообразность» организации живого. Ведь присущая машинам «целесообразность», их приспособленность к осуществлению определенной работы не возникает сама собой, стихийно, в результате действия одних только физических и химических факторов неорганической природы. Она является плодом творческих усилий конструктора, первоначально формируясь лишь как идея в уме своего создателя и только затем находя свое материальное физическое воплощение.

Поэтому указанная аналогия, независимо от желания ее авторов, неизбежно приводит к сугубо идеалистическим выводам. Это мы можем, в частности, видеть на примере уже цитированной нами книги Шредингера. В ней автор поставил своей целью понять жизнь с точки зрения физики, т. е. на чисто материалистических

основах. И тем не менее в заключение он вынужден охарактеризовать жизнь как «прекраснейший шедевр, когда-либо достигнутый по линии господней квантовой механики», т. е., говоря попросту, признать божественное происхождение жизни.

Живые существа и искусственно построенные механизмы выявляют некоторое сходство между собой только в том случае, если мы сравниваем их как что-то готовое, в полном отрыве от их происхождения, но как только мы касаемся этого вопроса, так сейчас же с полной определенностью проявляется коренное различие между машиной и организмом, становится совершенно очевидным, что это две принципиально, качественно отличные между собой системы. Это положение понятно даже просто в силу того, что возникновение жизни и возникновение машин исторически осуществлялось на очень отдаленных уровнях эволюционного развития материи.

Мы можем наметить следующие основные этапы этого развития от момента образования Земли и до наших дней. Первые сотни миллионов, а может быть миллиарды лет своего существования наша планета была безжизненна, и все совершавшиеся на ней процессы подчинялись одним лишь физическим и химическим закономерностям. Этот этап в развитии Земли может быть обозначен как неорганический, абиотический. Затем на Земле возникла жизнь, и начался новый, биологический этап эволюции. При этом на прежние физические и химические закономерности наложился новый биологический законы, которые вышли теперь на авансцену, приобрели главенствующее значение в дальнейшем прогрессивном развитии живых существ. Венцом этого развития явилось возникновение человека, которое ознаменовало собою начало третьего, социального этапа эволюции. Теперь уже биологические закономерности отошли на задний план, и преобладающую роль в дальнейшем прогрессе стали играть законы развития человеческого общества.

Очень важным является то, что с началом каждого нового этапа развития, с возникновением новой формы движения материи темпы ее эволюции все убыстрялись. Если абиотический период существования Земли продолжался в течение нескольких миллиардов лет, то решающие сдвиги в биологической эволюции требовали для своего осуществления лишь сотни или даже только десятки миллионов лет. Развитие человека длилось на протяжении всего лишь одного миллиона лет. Социальные же преобразования совершались в течение тысячелетий и даже веков, а сейчас мы легко подмечаем существенные сдвиги в развитии человеческого общества в периоды, исчисляемые десятилетиями.

Вряд ли человек изменился значительно в биологическом отношении со времен Аристотеля, однако всего лишь за последнюю какую-либо сотню лет он приобрел невиданную доселе власть над окружающей его природой. Он может перемещаться по земле

быстрее всякой лани, плавать под водой лучше всякой рыбы и летать в воздухе несравненно скорее и дальше всякой птицы. И это не потому, что за указанное время у него выросли крылья или образовались плавники и жабры. Приобретенное человеком могущество есть результат не биологического, а общественного, социального развития. В частности, и машины, играющие такую исключительную роль в подчинении человеку сил природы, являются плодом этого развития, так как человек мог их создать только путем всестороннего усвоения многовекового опыта предшествующих поколений, только на основе общественной жизни людей.

Таким образом, машины — это не просто действующие на основе одних только физических и химических закономерностей неорганические системы. Они являются порождением даже не биологической, а более высокой, социальной, формы движения материи. Поэтому мы можем понять их истинную природу только на основе изучения их происхождения. Для того чтобы это стало более ясно читателю, мы позволим себе разобрать здесь несколько наглядных примеров.

На берегу больших рек, размывающих глубокие осадочные породы, можно встретить образованные из кальцита камни, которые получили в просторечье название «чертовых пальцев» за свою оригинальную форму, действительно несколько напоминающую форму пальца, только заостренного на одном конце в виде конуса. Древние народы думали, что эти образования возникли в результате удара молнии в песок и даже их научное название — белемниты — связано с этим представлением об их происхождении. Если бы это было так, то по всей своей природе они должны были бы быть отнесены к минеральным образованиям неорганического абиотического мира. Однако на самом деле оказалось, что белемниты являются окаменевшими остатками ростры — части внутренней раковины, характерной для определенной группы головоногих моллюсков, живших в юрский и меловой периоды и совершенно вымерших уже в начале третичного периода. Таким образом, белемниты, взятые сами по себе, вне зависимости от их происхождения, конечно, совершенно лишены жизни. И с точки зрения своего химического состава, и с точки зрения свойственных им физических явлений, они представляют собой объекты неорганического мира. Но в этом мире в результате действия одних только стихийных сил минеральной природы белемниты образоваться не могли. И поэтому мы не сможем понять сущности этих образований, не будучи знакомыми с их биологическим происхождением, с историей развития жизни на Земле. Они в этом случае действительно будут представляться нам какими-то таинственными «чертовыми пальцами».

Теперь я попрошу у читателя разрешения несколько пофантазировать, так как эта фантазия даст мне возможность в более наглядной форме изложить здесь мои мысли.

Представим себе, что людям удалось создать такие автоматические машины — роботы, которые не только осуществляют ряд работ по обслуживанию человека, но могут без дополнительного управления сами строить необходимые им для работы энергетические установки, получать металл, создавать из него детали и из этих деталей монтировать новые такие же роботы. Но вот на Земле произошла какая-то ужасная катастрофа, погибло не только все людское население, но оказались уничтоженными и все живые существа нашей планеты. Однако построенные из металла роботы сохранились. Они продолжали строить сами себя, поэтому хотя старые механизмы постепенно изнашивались, появлялись новые, и «племя» роботов сохранялось и даже может быть в определенных размерах увеличивалось в своем числе.

Представим себе далее, что все это уже произошло на какой-либо из планет нашей солнечной системы, например на Марсе, и мы, прилетев на эту планету, на ее безводных и безжизненных просторах непосредственно встречаемся с ее роботами. Должны ли мы рассматривать их как живое население этой планеты? Конечно нет. Роботы будут представлять собою не жизнь, а иную, может быть, очень сложную и совершенную, но все же иную, чем жизнь, форму организации и движения материи. В них мы имеем нечто аналогичное приведенным нами выше белемнитам. Различие состоит только в том, что белемниты возникли в процессе биологического развития, а роботы — на основе более высокой социальной формы движения материи.

Существовала жизнь Юрского моря, и в ней ростры головоногих моллюсков играли определенную роль; эта жизнь исчезла, белемниты сохранились, но сейчас они являются уже безжизненными объектами неорганического мира. Подобно этому автоматические машины, и в частности наши воображаемые роботы, могли возникнуть только как порождение человеческого (или иного аналогичного) общества, как плод социальной формы организации и движения материи, и они играли значительную роль в развитии этой формы организации. Но эта форма погибла, исчезла, и роботы сами по себе ею уже не обладают, они всецело подчиняются только общим законам физики и химии.

Тем не менее, как нельзя понять, что такое белемнит без знания жизни, так невозможно постигнуть и природу «марсианского робота» без достаточного знакомства с породившей его социальной формой движения материи. И это даже в том случае, если мы будем в состоянии разобрать этот робот на отдельные детали и вновь правильно смонтировать его обратно. Даже и тогда останутся скрытыми от нашего понимания те черты организации робота, которые целесообразно направлены на решение задач, предусматривавшихся когда-то их конструктором, но совершенно неизвестных и непонятных нам сейчас.

Когда лилипуты нашли в карманах Гуливера часы, они не

были в состоянии правильно понять их сущность, хотя, по свидетельству Свифта, лилипуты обладали очень обширными познаниями в области математики и механики. После длительного обсуждения они сочли часы за карманное божество, с которым Гуливер советуется всякий раз, когда он начинает какое-либо дело.

Если бы какой-либо «мыслящий марсианин» обнаружил в мировом пространстве случайно залетевшие туда часы, он, может быть, и сумел бы их разобрать и собрать вновь, но все же многое в них осталось бы для него непонятным. Да и не только «марсианин», а и многие из моих читателей вряд ли смогут объяснить, почему на циферблате наших обычных часов стоят 12 цифр, когда сутки мы делим на 24 часа. Ответить на этот вопрос можно только при хорошем знании истории человеческой культуры, в частности истории создания часов.

Аналогично этому и познание сущности жизни невозможно без знакомства с историей ее происхождения. Но обычно происхождение и сущность жизни рассматривались, да и сейчас часто рассматриваются, как две совершенно независимые проблемы. При этом в конце прошлого и в начале нашего века проблема происхождения жизни была объявлена «проклятым» неразрешимым вопросом, работа над которым недостойна серьезного исследователя, является пустой тратой времени. Познание же сущности жизни, составляющее главное содержание современной биологии, стремились осуществить по-прежнему чисто метафизически, в полном отрыве от ее происхождения. В принципе это сводилось к тому, что живое тело хотели, грубо говоря, разобрать, как часы, на винтики и колесики с тем, чтобы затем попытаться собрать его обратно. Над такого рода подходом издевался еще Мефистофель в своем поучении юного школяра.

Конечно, детальный анализ веществ и явлений, свойственных современным живым существам, чрезвычайно важен и совершенно необходим для познания жизни. Это несомненно, но весь вопрос в том, достаточен ли он сам по себе для достижения этой цели. По-видимому, нет. Ведь мы и сейчас при всей изощренности этого анализа еще очень далеки от того, чтобы наметить реальные пути к синтезу жизни, хотя теоретически и признаем этот синтез вполне осуществимым.

И это отнюдь не только в силу того, что наш анализ еще не доведен до конца, что мы еще не poznали всех деталей строения живого тела.

«Целое, — писал М. Планк, — всегда чем-то отличается от суммы отдельных частей». Понять это целое можно только, познавая его в его становлении и развитии, только изучая и воспроизводя процессы постепенного усложнения и совершенствования более примитивных систем, являвшихся исходными для его образования.

В наши дни становится все более и более очевидным, что познание сущности жизни возможно только через познание ее про-

исхождения. Вместе с тем сейчас это происхождение уже не представляется чем-то совершенно загадочным, как это было еще недавно. Перед нами все отчетливее вырисовываются те реальные пути, по которым осуществлялось возникновение жизни на Земле. Оно могло произойти только как неотъемлемая составная часть общего исторического развития нашей планеты. Имеющиеся в нашем распоряжении факты показывают, что возникновение жизни представляло собой длительный и односторонне направленный процесс постепенного усложнения органических веществ и формирования из них целостных систем, находившихся в постоянном взаимодействии с окружающей их внешней средой.

Идя по этому пути возникновения жизни, мы поймем, как и почему в процессе эволюции определенных реально существовавших исходных систем формировались именно те, а не иные характерные для жизни признаки, как в самом процессе становления жизни возникали новые, отсутствовавшие ранее биологические закономерности и как сложилась та «целесообразность» организации, которая так нас поражает во всех живых существах. Такой путь познания обуславливает действительное понимание сущности организации наиболее примитивных форм жизни, а затем на этой основе легко можно, исходя из данных эволюционного учения, проследить дальнейшее усложнение этих форм, возникновение новых признаков, характерных уже для высокоорганизованных живых существ, в том числе и человека, увенчавшего собой биологический этап развития материи.

Таким образом, мы приходим к той главной мысли, которая лежит в основе этой книги и которая была сформулирована еще Гераклитом Эфесским, а затем вошла в сочинения Аристотеля: «Только тогда можно понять сущность вещей, когда знаешь их происхождение и развитие».



## **ПРЕДБИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ УГЛЕРОДИСТЫХ СОЕДИНЕНИЙ**

Мы живем в мире, который постоянно и непрерывно развивается, эволюционирует. Это развитие является необратимым, односторонне направленным процессом. Поэтому нередко эволюцию уподобляют летящей в одном направлении «стреле времени». Однако в свете современных данных этот образ, пожалуй, может считаться устаревшим. Ведь стрела летит с убывающей скоростью. Напротив, как мы видели в предыдущей главе, темпы эволюции все время нарастают. Поэтому ее лучше сравнить с космической ракетой, ступенчато увеличивающей свою скорость.

Аналогичным образом, когда в процессе эволюции возникают новые формы организации и движения материи, темпы эволюции резко возрастают, как бы получая новый мощный толчок, но при этом указанное ускорение сосредоточивается на все более ограниченной области эволюционирующей материи. Так, при возникновении жизни стала бурно развиваться биосфера Земли, представляющая собой только лишь небольшую часть всей нашей планеты, а с возникновением людей дальнейшее ускорение темпов развития получило человеческое общество, составляющее лишь малую долю всей совокупности живых существ.

Возникновение жизни являлось неотъемлемой составной частью общего эволюционного развития нашего мира. Поэтому изучение происхождения жизни может быть успешно осуществлено только на фоне указанного общего развития материи. Однако для того, чтобы не очень разбрасываться при дальнейшем изложении, мы будем вынуждены сосредоточивать основное свое внимание лишь на том круге объектов, которые приняли непосредственное участие при переходе от неживого к живому, постепенно сужая этот интересующий нас круг.

Особое место мы должны уделить эволюции углеродистых соединений, так как наша земная (а может быть и не только земная) жизнь является результатом последовательного усложнения этих соединений, приведшего к образованию органических веществ и возникавших из них сложных высокомолекулярных систем.

Органические вещества — главные и обязательные состав-

ные части материального субстрата жизни. Их простейшими представителями служат соединения углерода и водорода, поэтому в настоящее время всю органическую химию принято определять как химию углеводородов и их производных. Мы в своем изложении также можем рассматривать углеводороды как исходное звено в цепи превращения углеродистых соединений на пути к возникновению жизни.

Однако углеводороды свойственны не только земному миру, а являются соединениями, чрезвычайно широко распространенными на всех доступных нашему исследованию небесных объектах. Мы их обнаруживаем на поверхности звезд, в межзвездной газовой-пылевой материи, в атмосфере больших планет, в составе комет и метеоритов. Это позволяет нам исследовать пути абиогенного (независимого от жизни) образования углеводородов и начальные стадии их превращения на фоне изучения эволюции разнообразных космических объектов, в частности, и на фоне формирования и эволюции нашей планеты.

Еще в конце XVIII в. В. Гершелем была высказана гениальная, всемерно поддержанная затем П. Лапласом, идея о том, что звезды и звездные скопления не есть что-то неизменное, но что они возникали в разное время (и возникают даже сейчас), а затем проходят процесс длительного развития, отдельные стадии которого мы можем наблюдать на звездном небе.

Эта идея длительное время не получала своего отображения в астрономических исследованиях, и только в начале нашего века она возродилась вновь в связи с построением звездной диаграммы Герцшпрунга — Рассела (рис. 1). На этой диаграмме устанавливалась связь между спектральным типом звезд (т. е. температурой их поверхности) и их абсолютной яркостью или светимостью, выражающей общее количество энергии, излучаемой звездой за определенный промежуток времени. По горизонтали диаграммы были нанесены значения температур, убывающие слева направо от  $20\,000^{\circ}\text{C}$  до  $5000^{\circ}\text{C}$ ; по вертикали — абсолютные яркости. При этих условиях точки, характеризующие по указанным признакам все исследованные звезды, сгруппировывались на диаграмме в довольно узкие полосы или линии. Главная из них располагалась по диагонали диаграммы, от ее левого верхнего угла к нижнему правому.

Подавляющее большинство (около 95%) наблюдаемых звезд, в том числе и наше Солнце, может быть представлено точками, находящимися именно на этой диагонали, обычно обозначаемой как «главная звездная последовательность». Такое расположение звездных характеристик, конечно, не могло быть случайным. Уже один из авторов диаграммы, Г. Рассел, придавал ей прямой эволюционный смысл, предполагая, что каждая звезда в своем индивидуальном развитии последовательно проходит тем или иным путем вдоль линий диаграммы. До настоящего времени в космо-

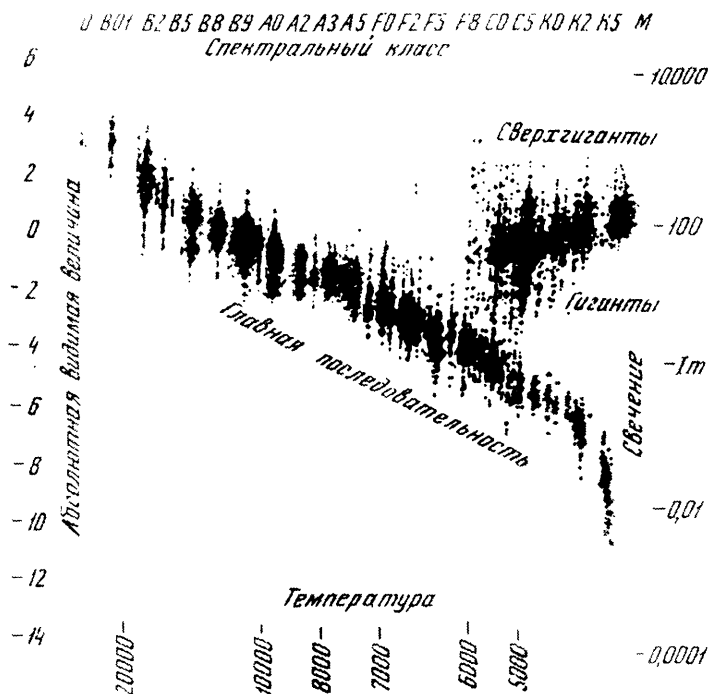


Рис. 1. Распределение звезд различных спектральных классов в герцшпрунг-расселевской диаграмме

гонии еще нет единого мнения о конкретных формах этой звездной эволюции; по-видимому, разные звезды развиваются различными путями, но сама идея постоянного новообразования и последовательного развития звезд находит сейчас свое весьма солидное обоснование в ряде установленных за последнее время астрономических фактов.

Сейчас принимается, что наша Галактика состоит из пяти различных типов звездного населения, отличающегося между собой химическим составом, распределением вещества, внутренним движением и абсолютным возрастом.

К первому наиболее древнему типу относятся звезды, возраст которых близок к возрасту самой Галактики в целом. Этот последний на основании ряда данных определяется в пределах от 12 до 20 миллиардов лет. Наиболее древние звезды нашей Галактики принадлежат главным образом к ее центральной области и входят в состав шаровых звездных скоплений. Наибольшее число молодых звезд принадлежат к дискоидальной системе Галактики.

К ним, в частности, относится и наше Солнце, принадлежащее к звездам третьего поколения.

А. Браунли и А. Кокс, детально рассчитавшие эволюционное развитие нашего светила, определяют его возраст в пределах около 5 миллиардов лет (т. е. в пределах того времени, когда наша Галактика уже давно сформировалась). Следовательно, возраст Солнца немногим превышает возраст Земли или возраст метеоритов, непосредственно найденный по радиоактивному методу. В нашей Галактике имеются еще более молодые звездные населения. К ним относятся, в частности, звезды, расположенные вблизи спиральных ветвей Галактики.

Есть основания считать, что процесс образования звезд осуществляется и в настоящее время. Наряду с этим, очевидно, происходило и сейчас происходит образование планетных систем, аналогичных нашей солнечной системе. Большинство современных астрономов и космогонистов считают, что наша планетная система не есть результат какого-то очень редкого «счастливого случая», но что она возникла, подобно многочисленным аналогичным системам, как вполне закономерное явление путем последовательного развития материи. При этом все более и более делается очевидным, что нельзя рассматривать проблему происхождения планетной системы в отрыве от общей проблемы происхождения звезд, что то и другое явление представляет собою лишь две стадии единого процесса эволюции космических тел.

Наиболее вероятным считается сейчас предположение, согласно которому процесс возникновения звезд и планет каким-то образом связан с эволюцией межзвездной газовой-пылевой материи. Как в настоящее время хорошо известно, далеко не все вещество нашей Галактики (и других аналогичных систем) (рис. 2) сосредоточено в виде мощных скоплений в звездах и планетах. Значительная его масса рассеяна в космическом пространстве в форме очень разреженного газа и пыли. Облака космической пыли сосредоточены главным образом в средней плоскости Галактики. Некоторые из них заметны даже для невооруженного глаза, резко выделяясь в виде неправильной формы темных пятен на светлом фоне Млечного Пути вследствие того, что скопления пыли заслоняют от нас свет расположенных за ними звезд (рис. 3).

Такого рода скопления межзвездного вещества являются по-прежнему того материала, из которого когда-то (примерно пять миллиардов лет тому назад) сформировалась наша планетная система. Межзвездный газ в основном состоит из водорода, в меньшей степени из гелия и других инертных газов. Однако здесь удалось обнаружить и простейшие соединения углерода и водорода, в частности метан ( $\text{CH}_4$ ), который при царящей в межзвездном скоплении температуре еще может частично находиться в газообразном состоянии. Другие элементы и их соединения в основном входят в состав частиц межзвездной пыли. Здесь мы мо-

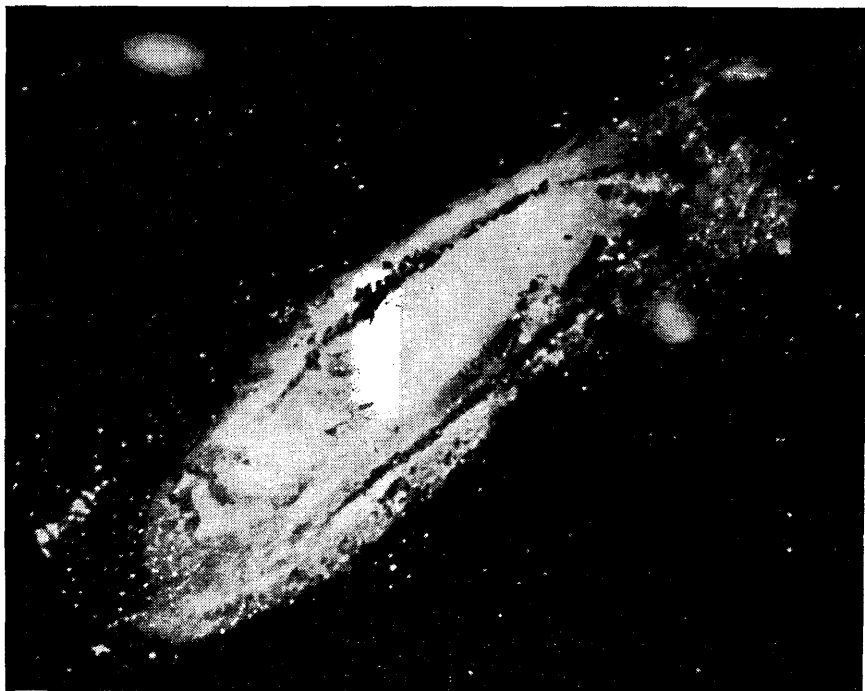


Рис. 2. Туманность Андромеды, представляющая собой скопление звезд, подобное нашей Галактике

жем различать группу «льда», куда входят аммиак, метан и вода (в форме льда или гидратов) и так называемую «земельную» группу (соединения кремния, магния, железа и других тяжелых элементов).

Исходным материалом для формирования нашей планетной системы послужило облако газово-пылевой материи, являвшееся частью гигантского скопления разреженной межзвездной материи. Оно обладало размерами, соизмеримыми с современной солнечной системой, низкой температурой порядка  $-220^{\circ}\text{C}$  и содержало примерно 1000 водородных атомов на 1 кубический сантиметр, а также значительное количество пыли. Было оно гравитационно неустойчивым, что в конечном итоге привело к его генеральному разрушению.

Толчком для этого, согласно В. Фесенкову, послужила вспышка в этом районе Галактики сверхновой звезды, которая сопровождалась распространяющимися ударными волнами и вызвала в окружающей газово-пылевой среде местное уплотнение, нарушившее ее гравитационно неустойчивое состояние.



Рис. 3. Темная туманность вблизи Ориона («Конская голова»)

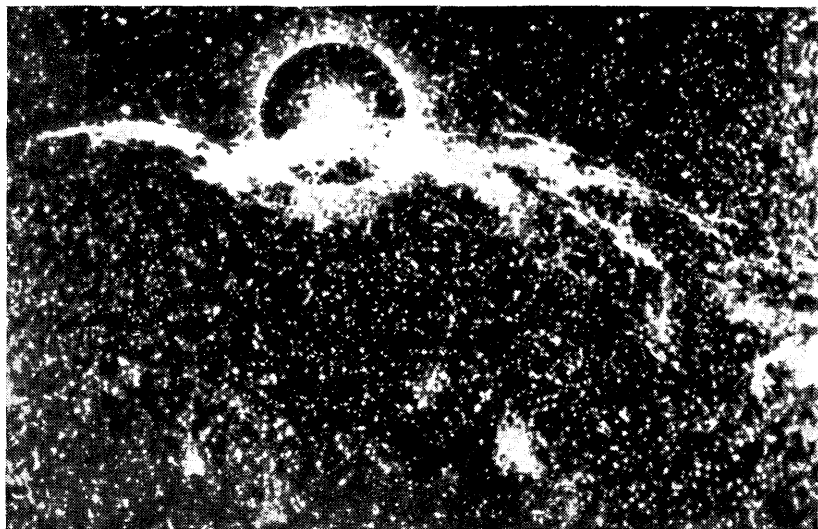


Рис. 4. Система волокнистых туманностей в области созвездия Лебедя

Подобного рода вспышки сверхновых звезд должны были многократно происходить в нашей Галактике как до возникновения солнечной системы, так и после этого. В качестве примера последствий относительно недавно происшедшего подобного события Фесенков указывает на область созвездия Лебедя, занятую целой системой волокнистых туманностей (рис. 4). Среди них было обнаружено и некоторое количество звездных цепочек — неустойчивых, недавно возникших образований, состоящих каждая из звезд, сходных между собой по величине и цвету и находящихся в одной и той же стадии звездной эволюции.

Аналогичным образом, примерно 5 миллиардов лет тому назад, в центре породившего нашу планетную систему облака возникло центральное тело, масса которого стремительно нарастала. Оно быстро уплотнялось и разогревалось сперва за счет гравитационной энергии, а затем за счет возникшей в нем ядерной реакции — перехода водорода в гелий (аналогично тому, как это происходит при взрыве водородной бомбы).

Таким образом, указанное центральное тело превратилось в звезду — в наше светило, а остаток вещества газово-пылевой материи, не вошедший в состав Солнца, сформировался в дисковидное облако, давшее начало для образования «протопланет».

В этом протопланетном облаке с неизбежностью должен был возникать процесс постепенного объединения рассеянного вещества сначала в сравнительно мелкие тела, а затем и в более крупные образования. Температура облака сильно зависела, с одной

стороны, от солнечной радиации, а с другой — от потери облаком тепла путем лучеиспускания в межзвездное пространство. Поэтому его температура сильно различалась на периферии и в центральных областях газово-пылевого диска.

Это обстоятельство и определило собой характер распределения в диске протопланетного материала. Ближе к периферии, там, где происходило интенсивное охлаждение, вещества группы «льда» с большой скоростью конденсировались, «намерзали» на «земельные» частицы пыли, образуя относительно небольшие скопления этих частиц, так называемые кометоземалии. Газ, пыль и кометоземалии в районе орбит Юпитера и Сатурна и дальше к периферии быстро объединялись в большие планеты. Таким путем часть этого материала вошла в состав Юпитера и Сатурна, часть образовала Уран и Нептун, часть стала обращаться вокруг Солнца по исключительно удлиненным орбитам, превратившись в кометы, и, наконец, часть улетела в межзвездное пространство или, наоборот, упала на наше светило.

Иначе происходило планетообразование в более близких к Солнцу областях дискоидального облака, в районе формирования планет земного типа. Здесь вследствие более высокой температуры газовая компонента облака почти целиком была утрачена, «лед» сохранился лишь частично, а основным материалом для образования планет явились вещества «земельной» группы. Аккумуляция состоящих из этого материала частичек пыли приводила к образованию так называемых планетоземалий, сравнительно мелких тел, включавших в себя все нелетучие вещества первичного пылевого облака — силикаты и их гидраты, металлы (в частности, железо), их окислы, сульфиды и карбиды, а также небольшое количество компонентов группы «льда». Дальнейшее объединение планетоземалий привело к формированию планет земного типа и астероидов — небольших небесных тел, имеющих всего лишь несколько сот километров в диаметре и при своем дроблении давших начало для образования метеоритов. Метеориты время от времени и сейчас заносятся к нам на Землю из межпланетных пространств. Таким образом, они делаются доступными для непосредственного химического и минералогического исследования, что имеет исключительно важное значение для решения нашей проблемы, так как сейчас может считаться доказанным сходство метеоритного вещества с тем материалом, из которого формировалась наша планета.

Изучение присутствующих в метеоритах радиоактивных изотопов позволило датировать время, прошедшее с момента затвердения метеоритного вещества, примерно в 4,5 миллиарда лет (т. е. возраст, близкий к возрасту Земли). Различия в составе и внутреннем строении метеоритов свидетельствуют о неодинаковых условиях возникновения отдельных групп метеоритов, отличающихся своим химическим составом.



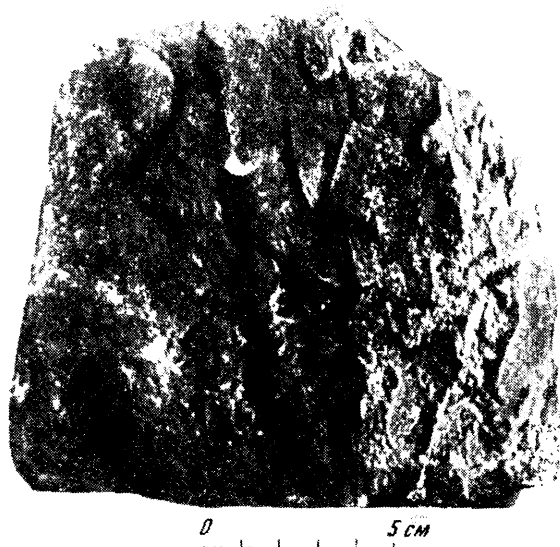


Рис. 5. Углистый хондрит Мигей. Вес около 1600 г (коллекция Комиссии по метеоритам Академии наук СССР)

Обычно все метеориты делят на две основных группы — каменные и железные. Железные метеориты в основном состоят из никелевого железа. По-видимому, они представляют собой обломки центральной части «родительских тел» (астероидов). Из периферийных частей этих тел возникли более часто падающие на Землю каменные метеориты. В них содержание железа значительно меньше, преобладают силикаты и окислы таких металлов, как магний, алюминий, кальций, натрий и т. д.

Среди каменных метеоритов особое внимание за последнее время привлекают к себе так называемые углистые хондриты. Это довольно хрупкие образования, состоящие из черной непрозрачной массы, в которую вкраплены мелкие бусины (хондры) и зерна оливина и пироксена (рис. 5).

Характерным для углистых хондритов является очень высокое содержание углерода (до 4,8%), а также наличие связанной в минералах воды (водные силикаты и алюмо-силикаты). Углерод в них представлен аморфным углистым веществом и графитом. Он входит также в состав органических веществ — как низкомолекулярных углеводородов, так и полимеризованных соединений главным образом алифатического ряда. Эти соединения иной раз настолько сходны с некоторыми веществами, выделяемыми из современных организмов, что нередко высказывалось предположе-

ние об их биогенном происхождении путем распада будто бы населявших их когда-то микроорганизмов. Однако такого рода предположение может сейчас считаться полностью опровергнутым. На основании всех известных в настоящее время фактов из области химии и минералогии углистых хондритов, а также изучения их происхождения можно считать доказанным, что углеродистые соединения этих метеоритов возникли в процессе физико-химических абиогенных процессов совершенно независимо от жизни.

Согласно Дж. Берналу, синтез все более и более усложнявшихся органических молекул и их высокомолекулярных полимеров происходил еще на частицах космической пыли, покрытых льдом и конденсированными газами, под влиянием солнечной радиации и воздействия космических лучей. При повышении температуры в зоне формирования планет земного типа поверхностные ледяные и конденсированные слои испарялись и улетучивались, но более или менее высокомолекулярные органические вещества сохранялись, давая затем начало для формирования тех углеродистых комплексов, которые сейчас можно обнаружить в углистых метеоритах. Земля, также образовавшаяся путем накопления хондритных тел при относительно низкой температуре, получила от них уже готовый комплекс органических веществ, часть которого могла бы появиться на планетной поверхности в сравнительно неизменном виде и послужила бы основанием для последующего развития жизни.

Однако С. Миллер и Г. Юри указывают, что органические соединения, синтезировавшиеся до того, как Земля сконцентрировалась в крупное твердое тело, не могли играть решающей роли в процессе возникновения жизни, так как при формировании Земли значительная их часть должна была подвергаться тепловому разложению (пиролизу), прежде чем достигнуть поверхности планеты.

Современные данные с несомненностью показывают, что как в прошлом, так и сейчас наша планета постоянно получала и получает разнообразные абиогенно образовавшиеся органические вещества с поступающими на земную поверхность из космоса метеоритами и кометным материалом, так сказать «подкармливается» этими органическими веществами. Однако непосредственные подсчеты показывают, что количество получаемых таким образом органических веществ сравнительно невелико в их общем балансе земной поверхности. Таким образом, основная масса органических веществ, послуживших материалом для возникновения жизни на Земле, не была непосредственно доставлена нам из космоса, а образовалась уже на поверхности самой нашей планеты из углеродистых соединений, выделившихся в примитивную атмосферу при формировании земной коры.

Согласно наиболее широко распространенному в настоящее время мнению, наша планета сформировалась при сравнительно

низкой температуре путем аккумуляции неоднородных по своему составу холодных твердых тел с разным содержанием железа и силикатов, но в основном лишенных химически инертных и летучих соединений.

В общем химический состав этих тел должен был быть очень близок к среднему составу современных метеоритов.

Различие в составе и плотности того твердого вещества, из которого формировалась Земля, обусловило неоднородность земных недр, проявившуюся в ходе дальнейшего развития Земли. Это развитие в основном было связано с постепенным локальным разогреванием нашей планеты главным образом благодаря тому теплу, которое возникло при распаде содержащихся в ней радиоактивных элементов.

Когда в результате разогревания через определенный промежуток времени температура земных недр стала достаточно высокой, достигла  $1000^{\circ}\text{C}$  и более, началось частичное расплавление твердых пород. Под влиянием царящих в глубине Земли высоких давлений происходило перемещение веществ — более тяжелые, богатые железом глыбы опускались к центру, более легкие (силикатные) всплывали. На поверхности земного шара происходило формирование земной коры — литосферы — путем выплавления из наружных слоев Земли наиболее легкоплавких соединений. Этот процесс протекал во все геологические периоды существования нашей планеты и не может считаться завершенным и в настоящее время.

Современная земная кора состоит из гранитной и базальтовой оболочек, прикрытых сверху чехлом осадочных пород. Кору подстилает так называемая мантия, характеризующаяся бедным содержанием ультраосновными породами (дунитами). Гранитная оболочка покрывает около половины поверхности Земли, достигая наибольшей мощности на континентах, но она отсутствует на дне Тихого океана; лежащая под ней базальтовая оболочка покрывает весь земной шар, но на дне океанов она также имеет меньшую мощность.

А. Виноградов на основании своих опытов по зонной плавке вещества каменных метеоритов (хондрита) пришел к убеждению, что дуниты мантии являются остатком от выплавления первоначального вещества Земли, по своему составу аналогичного составу хондритов. Выплавление из толщи мантии легких базальтовых пород под влиянием радиогенного тепла должно было сопровождаться выделением различных паров и газов вследствие их испарения по мере повышения температуры или вследствие их образования в твердых земных оболочках при совершавшихся здесь радиоактивных, радиохимических и химических процессах. Поэтому образование водной и газовой оболочек Земли (ее гидросферы и атмосферы) было с самого начала существования нашей планеты тесно связано с процессами, происходившими в литосфере.

Количество воды на земной поверхности в описываемую нами эпоху должно было быть значительно меньше, чем в настоящее время. По мнению Юри, на первичной Земле имелось примерно только 10% воды современных морей и океанов. Остальная вода появилась позднее, постепенно образуясь при формировании литосферы из силикатных гидратов или вообще из связанной конституционной воды земных недр.

Несмотря на то, что Земля при своем формировании лишилась наибольшей приходящейся на ее долю части протопланетного водорода, тем не менее его обилие в исходном материале оказало существенное влияние на последующий состав нашей планеты и в особенности ее атмосферы.

Земля и после потери водорода как свободного газа должна была сохранить очень большое количество этого элемента в форме его разнообразных соединений, многие из которых в процессе формирования земной коры выделялись в образующуюся таким путем земную атмосферу, придавая ей ярко выраженный восстановительный характер.

В противоположность этому, как известно, современная атмосфера Земли очень богата свободным кислородом, является определенно окислительной. Однако обилие газообразного кислорода могло возникнуть только лишь гораздо позднее после появления жизни на Земле, а на первых стадиях существования нашей планеты свободный кислород, если и присутствовал в земной атмосфере, то лишь в очень малых количествах.

Абиогенным путем свободный кислород может образовываться в земной коре в результате радиохимических реакций, в частности при разложении воды горных пород  $\alpha$ -лучами. Однако вследствие большой химической активности свободный кислород при прохождении через толщу земной коры окисляет присутствующие здесь разнообразные недоокисленные вещества и может достигнуть земной поверхности лишь в ничтожных количествах. Поэтому при радиохимическом разложении воды в горных породах выделяющийся в атмосферу газ оказывается обогащенным не кислородом, а, напротив, водородом.

Свободный кислород мог также абиогенно образовываться и в верхних слоях атмосферы путем фотохимического разложения паров воды коротковолновым ультрафиолетовым светом. При этом газообразный водород улетал в межпланетное пространство, так как он не мог удерживаться земным притяжением, а свободный кислород оставался в атмосфере. Однако его концентрация здесь не могла быть в какой-то мере значительной, так как он сравнительно быстро поглощался водами океанов. Здесь кислород окислял хорошо растворимые в воде закисные соли железа, в результате чего образовывалось окисное железо, которое оседало на дно, постепенно создавая мощные залежи наиболее древних железных руд.

Сейчас не подлежит сомнению, что подавляющая масса молекулярного кислорода современной земной атмосферы образовалась биогенным путем в процессе фотосинтеза, лишь после возникновения жизни на Земле. Но даже и теперь, когда запасы свободного кислорода в атмосфере непосредственно пополняются зелеными растениями, только самая поверхностная пленка земной коры является полностью окисленной. Более же глубоко лежащие породы остаются и сейчас ярко выраженными восстановителями, жадно присоединяющими к себе кислород. Это видно из того общеизвестного факта, что окраска изверженных лав и базальтов отличается черными, зелеными и серыми тонами, т. е. эти породы содержат железо в виде закисп. Напротив, осадочные породы — глины, пески и т. д. — имеют красный и желтый цвета: в них железо находится в более окисленной форме, в виде окиси.

Таким образом, у нас на глазах совершается постепенное поглощение кислорода атмосферы при переходе изверженных пород в осадочные, и только непрерывно совершающийся сейчас процесс фотосинтеза обуславливает постоянное пополнение этого газа в атмосфере Земли. По расчетам В. Гольдшмидта, если бы сейчас на Земле внезапно погибла бы вся растительность, то и свободный кислород атмосферы исчез бы в течение нескольких тысячелетий, т. е. в очень короткий (в геологическом масштабе) срок, так как его поглотили бы ненасыщенные им горные породы.

Другой основной газ современной атмосферы — азот — первично должен был появиться на земной поверхности в своей восстановленной форме, в виде аммиака — соединения азота и водорода. Есть все основания считать, что в том твердом материале, из которого формировалась Земля, азот главным образом сохранился в форме своих соединений с металлами — нитридов, а также аммонийных солей. Наличие нитридов в земной коре подтверждается их непосредственными геологическими находками, а также обнаружением их в изверженных вулканических лавах. При формировании земной коры нитриды должны были приходить во взаимодействие с гидратной водой земных недр, в результате этого образовывался аммиак, выделяющийся с земной поверхности в атмосферу. Геологические находки указывают и на наличие в составе литосферы аммонийных солей. В вулканических газах и в выделениях гейзеров можно обнаружить значительные количества образующегося из них аммиака, несомненно, абиогенного происхождения.

Свободный молекулярный азот современной атмосферы возник вторично путем окисления аммиака кислородом. В. Вернадский даже указывал, что значительная часть молекулярного азота нашей атмосферы могла образоваться только биогенным путем в результате жизнедеятельности организмов.

Аналогично нитридам сернистые металлы земной коры послужили при формировании литосферы источником сероводорода —

удушливого газа, в котором водород соединен с серой. Этот газ также должен был входить в состав начальной восстановительной атмосферы Земли.

Особый интерес для наших целей представляет вопрос о том, в форме каких соединений впервые появился на земной поверхности углерод, так как этот элемент лежит в основе всех без исключения органических веществ.

Как мы указывали выше, первичный углеводород протопланетного облака — метан — должен был быть утрачен Землей, улетучившись из зоны формирования нашей планеты. Только некоторая небольшая его часть могла сохраниться, будучи захваченной различными породами планетоземалпй. Наиболее стабильной формой сохранения углерода в тех твердых телах, из которых формировалась наша планета, являлись соединения углерода с металлами — карбиды, а также графит. Эти вещества мы находим и в составе современных метеоритов, которые по своей химической природе сходны с материалом, послужившим для образования Земли. Интересно отметить, что естественные карбиды были впервые обнаружены именно в составе метеоритов в виде характерного для них минерала — когенита, который в химическом отношении является соединением углерода с железом, никелем и кобальтом. Лишь позднее были найдены и когениты земного происхождения. Это одни из наиболее глубинных пород земной коры. При ее формировании когениты, несомненно, должны были взаимодействовать с водой земных недр, в результате чего образовывались метан и другие углеводороды, постепенно накапливающиеся в первоначальной земной атмосфере, так как после формирования нашей планеты они уже удерживались земным притяжением и не могли рассеиваться в межпланетном пространстве.

Можно представить себе и другие пути возникновения углеводородов при формировании земной коры. В частности, это могло иметь место при прямом восстановлении графита свободным водородом, образующимся при радиохимическом распаде воды. Некоторые авторы указывают на возможность выделения из земных недр первично захваченного горными породами метана материнского протопланетного облака или углеводородов, возникающих при пиролизе первичных органических веществ планетоземалпй.

Таким образом, данные планетной космогонии в полном соответствии с результатами современных геохимических исследований приводят нас к тому заключению, что и на Земле, как и на других небесных телах, не только могло, но и обязательно должно было происходить abiогенное образование простейших органических веществ — углеводородов и их ближайших производных. Сейчас спор может идти только о том, какой из возможных путей abiогенного образования углеводородов являлся генеральным во время формирования Земли и в последующие эпохи ее существования. Но обязательность самого этого образования не вызывает

в наше время никакого сомнения. Оно подтверждается и рядом непосредственно обнаруженных сейчас геологических находок.

Как мы указывали выше, начавшееся с самых ранних периодов существования Земли формирование ее коры не может считаться законченным и в настоящее время. Поэтому и сейчас можно надеяться обнаружить в глубоких слоях литосферы, где царят восстановительные условия и где отсутствуют какие-либо признаки жизни, процессы первичного образования углеводородов. Действительность в полной мере оправдывает эти надежды. В частности, на возможность абиогенного образования углеводородов в современных условиях указывает ряд газовых месторождений, находящихся вне непосредственной связи с осадочными породами. Таковы, например, углеводородные газы, образующиеся в кристаллических породах у озера Гурон в Канаде или у нас в Ухтинском месторождении. Значительный интерес в этом отношении представляют также газовыделения, обнаруженные недавно в Хибинском массиве на Кольском полуострове. Их исследование показало наличие в них метана и более тяжелых углеводородов. При этом очень тщательное рассмотрение существующей здесь физико-химической и геохимической обстановки определенно говорит в пользу магматического происхождения указанных газов.

Число находок нефтепроявлений в изверженных и метаморфических породах очень возросло за последнее время, но так как эти находки лишь очень редко имеют промышленное значение и в большинстве случаев представлены только незначительными включениями, геологи-нефтяники обращают на них очень мало внимания. Тем не менее такого рода находки известны уже во многих странах и насчитываются сотнями. В частности, жидкие и газообразные углеводороды в виде примазок и незначительных выделений были обнаружены и при очень глубоком бурении по трещинам в метаморфических и кристаллических породах фундамента, куда они вряд ли могли проникнуть из осадочных пород. Р. Робинзон, изучающий происхождение нефти, недавно пришел к заключению, что оно имеет двойкий характер, как биологический, так и независимый от жизни. При этом Робинзон убедительно показал, что чем древнее нефть, тем больше она выявляет признаков своего абиогенного происхождения.

Таким образом, хотя добываемая из осадочных месторождений нефть явно носит следы своего биологического происхождения, нельзя в свете известных в настоящее время фактов отрицать наличие даже в современную эпоху существования нашей планеты процессов абиогенного образования углеводородов, хотя бы и в ограниченном масштабе.

До возникновения жизни эти процессы были единственно возможными путями для образования исходных органических соединений в природных условиях, но с появлением жизни возникли новые, чрезвычайно совершенные методы синтеза органических

веществ, в частности фотосинтез, при котором используются неисчерпаемые источники энергии солнечного света. В результате этого основное количество углерода на земной поверхности было вовлечено в биологический процесс, а старый abiогенный метод образования углеводов отошел на задний план, и сейчас в современную нам эпоху существования Земли мы лишь с трудом обнаруживаем его слабые проявления. Но в принципе он возможен и сейчас, а в прошлом он имел монопольное значение для образования органических веществ.

Итак, все те сведения, которыми мы сейчас располагаем о путях формирования нашей планеты и о тех последующих процессах, которые совершались на ее поверхности, а также и непосредственные геохимические и геологические данные позволяют нам вполне обоснованно утверждать, что с самых начальных периодов образования нашей планеты, но еще задолго до возникновения на ней жизни, на поверхности Земли в ее коре, гидросфере и атмосфере чисто химическим abiогенным путем создавались и накапливались метан и другие разнообразные углеводороды.

Углеводороды и их ближайшие производные таят в себе поразительные, единственные в своем роде, химические возможности. Не подлежит никакому сомнению, что на протяжении тех миллиардов лет, которые отделяли время образования Земли от момента возникновения на ней жизни, находившиеся на поверхности нашей планеты углеводороды должны были широко использовать эти возможности. Они не могли длительно оставаться неизменными, а обязательно вступали в химическое взаимодействие как между собой, так и с другими окружающими их веществами, образуя такое разнообразие сложных соединений, которое совершенно чуждо неорганической природе. Именно это и поставило их в такое исключительное положение на путях к возникновению жизни. Жизнь на Земле могла возникнуть только лишь в процессе закономерного усложнения органических веществ, поэтому без них нет и не может быть жизни, хотя мы и в состоянии теоретически представить себе другие очень сложные формы организации и движения материи, которые должны были бы возникнуть на совсем других основаниях и иными путями, чем жизнь. Однако эти весьма смелые (хотя в большинстве случаев и малообоснованные) фантазии далеко выходят за круг интересов, указанных нами еще в предыдущей главе.

Как же можно познать пути химической эволюции органических веществ, которая совершалась миллиарды лет назад, когда Земля еще не была заселена живыми существами?

С первого взгляда кажется, что наиболее простой и надежный ответ на этот вопрос способен дать лишь метод геохимических исследований — обнаружение и изучение в природных условиях происходящих на Земле вне живой материи abiогенных превращений углеродистых соединений, наподобие того, как это было



сделано нами выше в отношении образования углеводов в процессе формирования земной коры.

Конечно, такого рода изучение действительно дает нам много ценных указаний, однако нужно иметь в виду, что жизнь, возникнув когда-то на Земле, коренным образом изменила очень многие условия на поверхности нашей планеты. В настоящее время в природных условиях уже нельзя непосредственно обнаружить многие из тех явлений, которые происходили здесь в прошлом, и, наоборот, появились новые процессы, которые отсутствовали на поверхности безжизненной Земли.

М. Руттен справедливо указывает, что в противоположность характерному для земных недр постоянству непрерывности геологических процессов, в применении к земной поверхности нужно четко различать (даже в отношении неорганических, чисто геологических явлений) два глубоко отличных между собой периода — актуалистический (подобный современному) и предшествовавший ему — доактуалистический.

Так, процессы выветривания горных пород, протекающие по схеме: эрозия — транспортировка — осаждение, совершались и совершаются по-разному в прошлом и сейчас.

В актуалистическую эпоху при наличии богатой свободным кислородом атмосферы главную роль в выветривании основных горных пород играют химические процессы. Транспортируются и отлагаются уже подвергшиеся окислению минералы. Напротив, атмосфера доактуалистической эпохи носила восстановительный характер и поэтому такие минералы, как полевой шпат, сульфиты и т. д., оказывались устойчивыми в химическом отношении. Они при транспортировке изменялись лишь физически и откладывались в химически неизменном виде. Изучение как наиболее древних, так и относительно молодых отложений (как, например, данные К. Ранкама по древним отложениям детритных пород вокруг гранитных скал Финляндии, исследования П. Рамдора золотоносных пластов Южной Африки, Бразилии и Канады, данные Г. Леппа и С. Гольдиха по древним отложениям железных руд в Северной Америке, Лотарингии и Люксембурге и т. д.) позволяет датировать конец восстановительной (доактуалистической) эпохи 2 миллиардами лет назад, а начало актуалистической эпохи — 1 миллиардом лет. Между этими датами лежит переходная эпоха, в течение которой атмосфера Земли лишь постепенно обогащалась свободным кислородом, что уже было связано с развитием жизни, возникшей еще в доактуалистическую эпоху, как на это указывают сравнительно-биохимические и палеонтологические данные.

Следовательно, предшествовавшая появлению жизни эволюция абиогенно возникших органических веществ происходила на поверхности Земли еще в условиях, глубоко отличных от современных. В основном эти отличия сводились к следующему.

1. Отсутствие свободного кислорода в доактуалистической атмосфере исключало возможность прямого, глубокого окисления углеводов, как это имеет место сейчас при их сгорании на воздухе.

2. Вследствие отсутствия свободного кислорода в доактуалистической атмосфере не мог образовываться так называемый «озоновый экран», слой газа озона ( $O_3$ ), который непроницаем для коротких ультрафиолетовых лучей. Сейчас в связи с наличием такого экрана в современной атмосфере эти лучи не достигают поверхности нашей планеты. Напротив, доактуалистическая атмосфера целиком пронизывалась интенсивной коротковолновой ультрафиолетовой радиацией. Это создавало гораздо большие возможности для разнообразных фотохимических процессов, чем те, которые имеют место сейчас при наличии одной только более длинноволновой радиации.

3. Очень важным является также то обстоятельство, что на первичной Земле отсутствовали живые организмы с их совершенным обменом веществ, быстро вовлекающим в орбиту своего действия разнообразные органические соединения.

Сейчас мы нигде на земной поверхности в природной обстановке не имеем таких условий. Находящийся в современной атмосфере на высоте 30 км озоновый экран преграждает доступ коротковолновой ультрафиолетовой радиации на земную поверхность. Современная атмосфера, верхняя часть почвы и вся гидросфера до самых больших глубин богата свободным кислородом и густо заселена микробами, которые, поглощая, поедая органические вещества внешней среды, исключают всякую возможность их длительной эволюции, на что указывал еще Ч. Дарвин в одном из своих писем.

Таким образом, хотя это и может с первого взгляда показаться парадоксальным, нужно признать, что основной причиной невозможности первичного возникновения жизни сейчас в природных условиях является то, что она уже возникла и благодаря этому на земной поверхности произошло резкое изменение условий, исключающее возможность сколько-нибудь длительной эволюции органических веществ теми путями, какими эта эволюция совершалась в доактуалистическую эпоху существования Земли.

Поэтому мы вынуждены строить наши суждения об этой предшествовавшей появлению жизни органической эволюции, базирясь главным образом на лабораторных экспериментах, в которых искусственно воссоздаются физические и химические условия, когда-то существовавшие на земной поверхности. При этом мы исходим из того общепринятого убеждения, что химические возможности метана или другого органического вещества являются неизменными как в прошлом, так и сейчас, как в первичной земной атмосфере, так и в современной колбе химика. Поэтому, сознательно воспроизводя условия доактуалистической эпохи, мы

вправе ожидать результатов, на основании которых можем судить о событиях отдаленного прошлого. Обширные накопленные в настоящее время органической химией данные показывают исключительно высокую реакционную способность углеводов и их ближайших производных.

В условиях доактуалистической земной поверхности углеводы могли непосредственно взаимодействовать как между собой, так и с парами воды, аммиаком, сероводородом и другими газами восстановительной атмосферы Земли. При этом скорость такого рода реакций в значительной степени зависела от температуры и в особенности от действия тех или иных неорганических катализаторов.

Очень важную роль в органохимических реакциях того времени должны были играть и внешние источники энергии: в первую очередь коротковолновый ультрафиолетовый свет, затем радиоактивные излучения и, наконец, искровые и тихие разряды в атмосфере.

Использование этих источников энергии в лабораторных условиях, имитирующих условия первичной земной поверхности, позволило в многочисленных экспериментах синтезировать очень большое число биологически важных веществ, причем исходными для этих синтезов являлись такие примитивные соединения, как метан, аммиак и пары воды, а также некоторые легко возникающие из них ближайшие производные, как, например, циан, формальдегид, ацетальдегид и др.

Общее число опубликованных в этом направлении работ в настоящее время очень велико. Многие из этих работ докладывались на Московском симпозиуме по возникновению жизни на Земле в 1957 г., на конференции по возникновению предбиологических систем во Флориде в 1963 г. и на коллоквиуме по биогенезу в Париже в 1965 г.

В основном большинство работ такого рода посвящено синтезу аминокислот и нуклеотидов, т. е. тех молекулярных кирпичей, из которых при их полимеризации синтезируются белки и нуклеиновые кислоты.

Здесь прежде всего нужно назвать широко известные в настоящее время опыты С. Миллера, который, пропуская в специально сконструированном им для этой цели приборе тихие разряды через газовую смесь метана, аммиака, водорода и паров воды, синтезировал разнообразные органические соединения, в частности аминокислоты — эти важнейшие компоненты белковой молекулы.

Аналогичные опыты были осуществлены Т. Павловской и А. Пасынским, получившими ряд аминокислот при воздействии на смесь примитивных углеродистых соединений коротковолновых ультрафиолетовых лучей, которые должны были глубоко проникать в доактуалистическую атмосферу Земли вследствие отсутствия в ней свободного кислорода. Ряд других исследователей

(П. Абельсон, К. Харада, С. Фокс и пр.) синтезировали также аминокислоты и образующиеся из них полипептиды при воспроизведении в лабораториях тех условий, которые имели место в начальные периоды существования нашей планеты.

В связи с этими работами нужно вкратце затронуть уже давно дискутируемый вопрос о возможности первичного асимметрического синтеза.

В процессе постепенного усложнения органических молекул они на определенной ступени этого усложнения приобретают новое, отсутствовавшее ранее качество — дисимметрию. Так, например, метан и его ближайшие производные — метиловый спирт, формальдегид, метиламин — не обладают этим качеством. Оно отсутствует даже у простейшей аминокислоты — гликокола. Но уже все остальные более сложные аминокислоты наделены этим качеством.

Оно выражается в том, что обладающее дисимметрией органическое вещество существует в двух очень похожих друг на друга формах. Их молекулы включают в себя одни и те же атомы и атомные группировки, но эти группировки по-разному расположены в пространстве. Если какой-либо радикал одной формы расположен вправо, то такой же точно радикал второй формы расположен влево и наоборот.

Простой моделью таких дисимметрических молекул могут служить две наши руки. Если мы положим их перед собой ладонями вниз, то увидим, что при всем своем сходстве правая и левая рука отличаются одна от другой расположением отдельных частей. Если большой палец правой руки направлен влево, то такой же палец на левой руке направлен вправо и т. д. Таким образом, каждая рука является как бы зеркальным изображением другой.

При обычном искусственном синтезе органических веществ в наших лабораториях всегда получается равномерная смесь обеих форм дисимметрических молекул (так называемый рацемат). Это вполне понятно, так как образование той или иной формы — правого или левого антипода — при химической реакции зависит от того, который из двух атомов, расположенных вправо или влево от плоскости симметрии, будет замещен новыми атомными группировками. Но из самого понятия симметрии вытекает, что оба эти атома находятся под влиянием совершенно тождественных сил. Поэтому вероятность образования того или другого антипода совершенно одинакова, а так как при химических реакциях во взаимодействии приходит такое количество молекул, к которому вполне применим закон больших чисел, то возникновение избытка одного из антиподов является совершенно невероятным, и мы, действительно, его никогда не наблюдаем в условиях неживой природы и при лабораторных синтезах. В частности, например, при синтезе Миллера всегда происходит образование рацемата аминокислот.

Напротив, в живых организмах аминокислоты, входящие в состав естественных белков, нацело представлены только левыми антиподами. Вообще, как правило, если данный организм синтезирует вещество с дисимметрической молекулой, то он почти всегда образует только одну его форму. Эта способность протоплазмы избирательно синтезировать и накапливать только один антипод обозначается как асимметрия живого вещества. Она является характернейшим признаком всех без исключения организмов, но отсутствует в неживой природе.

На это обстоятельство указывал еще Л. Пастер. «Этот признак, — писал он, — является, может быть, единственной резкой границей, которую можно в настоящее время провести между химией мертвой и живой природы»<sup>1</sup>. Уже в начале XX в. было показано, что асимметрические синтезы осуществляются в живых существах не иначе, как только при наличии в них уже ранее существовавшей асимметрии. Поэтому, естественно, вставал вопрос о том, как же могла первично возникнуть асимметрия и вообще возможна ли она до появления жизни. В свое время Ф. Джепп опубликовал сильно напумевшую тогда статью «Стереохимия и витализм», в которой он категорически отрицал всякую возможность первичного асимметрического синтеза вне живых организмов. Асимметрия, по мнению Джеппа, есть результат действия «жизненной силы», и наделенное ею вещество может, как и живое существо, появляться только путем рождения от того же вещества.

Однако позднее это положение было опровергнуто экспериментально. Первичный асимметрический синтез был фактически осуществлен в лабораторных условиях путем применения фотохимических реакций, вызываемых воздействием циркулярно поляризованного ультрафиолетового света. Это наводит на мысль, что и в синтезах, аналогичных тем, которые производили Т. Павловская и А. Пасынский, можно было бы получить характерные для живых существ асимметрические аминокислоты, если бы применить для этих синтезов циркулярно поляризованный ультрафиолетовый свет. Показано, что такого рода свет действительно существовал и в природных условиях на еще безжизненной Земле, а следовательно, и здесь могли абиогенно возникать асимметрические аминокислоты.

Сейчас известны и другие возможные пути первичного образования асимметрических веществ вне живой природы. В частности, недавно Дж. Бернал высказал предположение, что асимметрия органических веществ могла возникнуть первично до появления жизни на Земле вследствие того, что синтез этих веществ происходил на поверхности несимметрических (правых или левых) кристаллов кварца, что нашло свое экспериментальное подтверж-

<sup>1</sup> L. Pasteur. *Über die Asymmetrie bei natürlich vorkommenden organischen Verbindungen*. Ostwald's Klassiker, N 28, Leipzig, 1907.

дение в опытах А. Терентьева и Е. Клабуновского. Таким образом, если в начале нашего века мнимая невозможность первичного асимметрического синтеза органических веществ представлялась непреодолимым препятствием на путях возникновения жизни, то сейчас этот барьер преодолен. В неорганической природе мы встречаемся с рядом факторов, которые могли обусловить возникновение свойственных живым существам асимметрических органических веществ и до появления жизни на нашей планете. Однако в последнее время Г. Уолд высказывает сомнение в том, что любой из названных выше факторов сам по себе может создать условия для возникновения устойчивой асимметрии. По его мнению, геохимические синтезы органических молекул производили только рацемические смеси, из которых отдельные оптические изомеры были отобраны в процессе формирования структур более высокого порядка, например белковых  $\alpha$ -спиралей.

Наряду с исследованиями по абиогенному синтезу аминокислот в настоящее время опубликовано также большое число работ по аналогичному образованию нуклеотидных компонентов.

Особый интерес в этом отношении представляют широко развернувшиеся за последнее время лабораторные опыты Ж. Оро и ряда других ученых по абиогенному синтезу пуриновых и пиримидиновых оснований, рибозы и дезоксирибозы, т. е. тех компонентов, из которых образуются отдельные звенья молекулярных цепочек, лежащих в основе нуклеиновых кислот.

Дальнейшие лабораторные исследования ряда авторов весьма убедительно показали, что в условиях, царивших на поверхности доактуалистической Земли, аминокислоты и мононуклеотиды должны были полимеризоваться — соединяться между собой в длинные молекулярные цепочки, что приводило к образованию высокомолекулярных веществ типа белков и полинуклеотидов.

Особую роль в процессах первичной полимеризации играли, по-видимому, фосфорные соединения. При температуре около  $300^{\circ}$  и выше фосфорная кислота полностью конденсируется с образованием полифосфатов. Поэтому на поверхности примитивной Земли, где наподобие современных вулканов происходили многочисленные местные разогревы, полифосфаты и их органические соединения должны были образовываться в довольно широком масштабе. Г. Шрам и его сотрудники провели при помощи эстерифицированных полифосфатов многочисленные синтезы белкоподобных и полинуклеотидных соединений. К. Понамперума с помощью тех же полифосфатов и с использованием коротковолнового ультрафиолетового света осуществил абиогенный синтез аденозинтрифосфорной кислоты — соединения с повышенным содержанием энергии; этот синтез является очень важным в том отношении, что аденозинтрифосфорная кислота является основным непосредственным источником энергии у всех современных организмов, так сказать, их основной энергетической валютой.

Таким образом, в настоящее время мы располагаем весьма убедительными наблюдениями и многочисленными экспериментальными данными, позволяющими считать, что в определенный период доактуалистической эпохи существования нашей планеты водоемы земной гидросферы содержали в себе наряду с водным раствором неорганических солей также и разнообразные органические вещества — простые и сложные мономеры и полимеры, а также богатые энергией соединения, способные вступать в многочисленные взаимодействия между собой. Этот своеобразный «первичный бульон» все время изменялся, эволюционировал, как в целом, так и в отдельных своих частях. Содержание в нем органических веществ, с одной стороны, постоянно пополнялось за счет эндогенных и экзогенных источников углеродистых соединений (земной коры, метеоритов и комет), а с другой — убывало в результате их частично идущего глубокого распада. В связи с этим концентрация растворенных в воде органических веществ очень сильно варьировала как в целом, так и в особенности в отдельных более или менее изолированных водоемах, где она могла, например, возрастать при локальном испарении воды. Наряду с этими количественными изменениями эволюционировал и качественный состав «первичного бульона», усложнялись, полимеризовались присутствовавшие в нем вещества и возникали новые соединения, в особенности в связи с общими изменениями условий на земной поверхности.

Но как бы ни шла эволюция «первичного бульона», в принципе он все время оставался только более или менее сложным раствором неорганических солей и органических веществ. Порядок совершавшихся в нем химических превращений органических веществ, их образование и распад коренным образом отличался от того порядка, который характерен для всех без исключения живых существ. У этих последних, благодаря известной предсуществующей уже в них организации, последовательность отдельных реакций строго согласована в едином процессе обмена веществ. Поэтому порядок совершающихся здесь процессов весьма целенаправлен и способен приводить к постоянно повторяющемуся синтезу иной раз весьма сложных и специфических соединений, которые могут возникать и накапливаться в клетке в значительных количествах.

В «первичном бульоне» такого рода порядок, конечно, совершенно отсутствовал. Как и в простом водном растворе органических веществ, совершавшиеся в «бульоне» химические превращения протекали согласно лишь общим законам физики и химии. Они не носили какого-либо направленного, организованного характера, а реализовались по всем направлениям широчайшего поля химических возможностей. Любое вещество могло изменяться здесь очень разнообразными путями, и отдельные реакции перекрещивались между собой самым причудливым образом. Поэтому

здесь могло возникать большое разнообразие всевозможных органических соединений и их полимеров, но чем сложнее и специфичнее было данное вещество, чем большее число последовательных реакций должно было участвовать в его образовании, тем менее вероятным было его возникновение, а следовательно, и меньше концентрация этого специфического вещества в «первичном бульоне».

Поэтому легко представить себе возможность широко идущего абиогенного образования сахаров, аминокислот, пуриновых и пиримидиновых оснований, а также их неспецифических полимеров. Но крайне невероятным является абиогенное образование здесь белков или нуклеиновых кислот современного типа, т. е. образование веществ, наделенных специфическим строго определенным взаиморасположением аминокислотных или моонуклеотидных остатков, молекулярной структурой, весьма совершенно приспособленной к тем функциям, которые белок или нуклеиновые кислоты несут в любом живом теле. В частности, для ферментативной активности современных белков особенно большое значение имеет присущее им строго упорядоченное расположение аминокислотных остатков в их полипептидной цепи и определенная упаковка этой цепи в белковой глобуле. Такого рода упорядоченная внутримолекулярная структура возникает сейчас только благодаря действию очень сложных высокоорганизованных химических механизмов живой клетки, и просто в растворе органических веществ «первичного бульона» ее образование совершенно исключено. Поэтому здесь не могли образовываться подобные современным высокоорганизованные белки, в частности ферменты, которые являются своеобразными, находящимися на молекулярном уровне, органами живой клетки. Их внутримолекулярное строение очень хорошо, «целесообразно» приспособлено к выполнению тех каталитических функций, которые они несут в обмене веществ целостной живой системы. Но именно возникновение этой приспособленности в условиях простого водного раствора в «первичном бульоне» еще до образования здесь таких целостных систем и является крайне невероятным.

Представление о такого рода первичном образовании ферментов до известной степени напоминает собой высказывание древнегреческого философа Эмпедокла, согласно которому первоначально на Земле образовались отдельные органы: «...выросло множество голов без шеи, блуждали голые руки, лишенные плеч, двигались глаза, лишенные лба». В дальнейшем эти органы будто бы срослись между собой и таким путем возникли животные и люди. Сейчас нам вполне понятно, что глаз или рука могла возникнуть только в процессе эволюции целостного организма. Аналогично этому и целесообразно построенные белки-ферменты могли образоваться и совершенствоваться только в процессе эволюции целостной системы, уже обладавшей некоторым, хотя бы примитив-



ным обменом веществ, в котором ферменты играли свою определенную роль. Лишь в этой, наделенной обменом системе и происходило в процессе эволюции постепенное приспособление внутренней структуры сначала примитивных белков, а затем и ферментов к тем функциям, которые они несут в метаболизме.

Следовательно, для решения проблемы первичного возникновения упорядоченного, целесообразного строения белков необходимо прежде всего ответить на вопрос, как из хаоса взаимоперекрещивающихся реакций водного раствора мог сформироваться определенный порядок обмена веществ, нужно ясно представить себе и экспериментально обосновать пути возможного образования в «первичном бульоне» таких исходных систем, в которых в процессе эволюции складывался бы определенный порядок их взаимодействия с внешней средой, постепенно приближающийся к современному, характерному для всего живого, обмену веществ.

В настоящее время в научной литературе широко высказывается мнение, что такими исходными системами могли явиться просто отдельные молекулы тех полинуклеотидов со случайным расположением мономерных остатков в цепи, которые первично возникали в мировом «бульоне». Им была присуща свойственная всем полинуклеотидам комплементарность. Поэтому, согласно Дж. Холдейну, Г. Шрамму и другим авторам, уже в абиогенных условиях должна была создаться возможность к постоянному более быстрому синтезу предсуществующих полинуклеотидов, к все убыстряющемуся «саморазмножению» молекул, наделенных определенной вторичной структурой полимерной цепи. Подвергаясь мутациям и естественному отбору, молекулы полинуклеотидов все время эволюционировали, совершенствовали свою вторичную структуру, приближаясь в этом отношении к структуре современных нуклеиновых кислот.

Однако на основе такой эволюции «на молекулярном уровне» трудно себе представить, а тем более экспериментально воспроизвести возникновение обмена веществ. Если производить подобного рода полимеризацию мононуклеотидов в их чистых изолированных растворах, то это приводит только к образованию своеобразных скоплений близких по своему строению полинуклеотидов, что в природных условиях создавало бы лишь залежи этих веществ, подобных залежам озокерита или другой смеси органических гомологов. Если же указанная полимеризация осуществляется в присутствии других полимеров, например полипептидов (что, по-видимому, должно было иметь место в «первичном бульоне»), возникающие полинуклеотиды неизбежно образуют с этими полимерами многомoleкулярные комплексы, выделяющиеся из окружающего раствора в виде индивидуальных систем (коацерватных капель), как это недавно было показано в опытах нашей лаборатории в Институте биохимии имени А. Н. Баха Академии

наук СССР. При этом существенное значение для такого рода выделения имеет лишь величина образующихся полимерных молекул, а не порядок расположения мономерных остатков в их цепи, который может быть совершенно случайным.

Именно эти комплексные системы, а не отдельные находившиеся в растворе молекулы должны были явиться теми исходными образованиями, которые в дальнейшем сформировались в первичные организмы. Лишь такого рода системы могли эволюционировать на основе своего взаимодействия с внешней средой и естественного отбора. Первоначально они включали в себя лишь примитивные беспорядочно построенные полипептиды и полинуклеотиды. Но в дальнейшем эти последние стали приобретать все более и более целесообразное внутримолекулярное строение, приспособленное к тем функциям, которые им принадлежат в эволюционирующих целостных системах. Вне этих систем нельзя себе представить совершенствования отдельных молекул, как нельзя представить возникновение и совершенствование какого-либо органа — глаза или руки — вне организма.

Возникновение многомолекулярных комплексных систем в первоначально однородном «бульоне» земной гидросферы и их последующее совершенствование явились дальнейшим очень важным этапом эволюции углеродистых соединений на пути к возникновению жизни.

Характерным для жизни является то, что она не просто рассеяна в пространстве, а представлена отграниченными от внешнего мира индивидуальными, очень сложными системами — организмами, которые непрерывно взаимодействуют с внешней средой и внутреннее строение которых чрезвычайно хорошо приспособлено к их длительному существованию, к постоянному самообновлению и самовоспроизведению в данных условиях окружающего их внешнего мира.

Такого рода форма организации и движения материи могла возникнуть только на основе эволюции выделившихся из «первичного бульона», из однородного раствора органических веществ, целостных многомолекулярных систем, может быть, вначале очень примитивных, но уже способных в силу самого своего обособления от внешней среды взаимодействовать с ней. Именно в процессе этого взаимодействия и связанного с ним отбора индивидуальных исходных систем по признаку возможности их более или менее длительного существования в данных условиях внешнего мира происходило постепенное приспособление внутренней организации этих систем к внешним условиям, создавалось все более и более совершенное в указанном отношении взаимодействие веществ и процессов, возникал закономерно организованный обмен веществ, и на этой основе образовывались белки, нуклеиновые кислоты и другие «целесообразно» построенные, функционально приспособленные, свойственные современным организмам вещества.

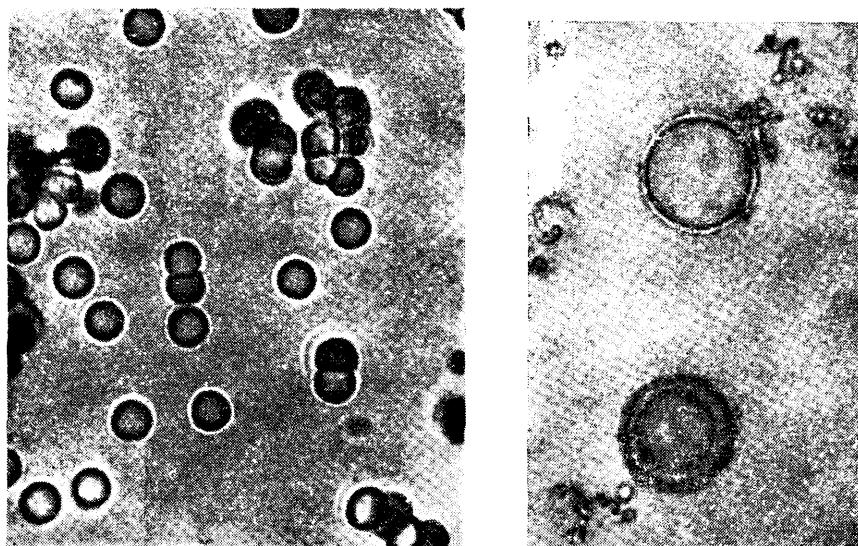


Рис. 6. Микросферы по С. Фоксу

*a* — под оптическим микроскопом (размер 7 мк); *б* — под электронным микроскопом.  
Видна двойная мембрана

Конечно, очень трудно сказать, что представлял собой процесс образования первичных, исходных для возникновения организмов систем. Можно считать, что это было выделение сгустков органических веществ путем их адсорбции на частицах глины или на других твердых неорганических веществах, как это предполагает Дж. Бернал. В недавнее время С. Фокс экспериментально показал очень интересную возможность образования белковоподобных высокомолекулярных систем путем допустимого в природных условиях термического воздействия на смесь аминокислот (рис. 6, *a* и *б*). Любопытную схему образования пузырьков, заключенных в липоидо-белковую оболочку, недавно дал Р. Голдейкр (рис. 7). По его мнению, такие пузырьки могут возникать под влиянием ветра в результате изгибов (*collapse*) пленок, обнаруженных на поверхности некоторых природных водоемов.

Можно рисовать себе и многие другие аналогичные пути выделения исходных высокомолекулярных систем из однородного раствора органических веществ земной гидросферы. Но мне по причинам, которые будут указаны ниже, представляется наиболее вероятным первичное возникновение такого рода систем в форме так называемых коацерватных капель.

Эти образования можно легко получить в лабораторных условиях путем простого смешивания растворов не только различных естественных белков или нуклеиновых кислот, но и искусственно получаемых полимеров со случайным или монотонным расположением мономеров в их цепи, т. е. при смешивании или одновременном образовании таких веществ, возможность возникновения которых в «первичном бульоне» вряд ли может подвергаться сомнению. Формирование коацерватных капель в лабораторных опытах происходит при обычных для природных условий температурах, кислотности и т. д. При этом ранее равномерно распределенные во всем объеме растворителя молекулы участвующих в образовании коацервата веществ объединяются между собой в определенных точках пространства, образуя как бы целые молекулярные рои или кучи, которые, достигнув определенной величины, выделяются из общего раствора в форме видимых под микроскопом резко очерченных капель, плавающих в окружающей их среде (рис. 8). Эта среда, или так называемая равновесная жидкость, теперь оказывается почти полностью лишенной ранее растворенных в ней высокомолекулярных веществ, которые целиком концентрируются в коацерватных каплях.

Уже в течение многих лет эти образования изучались голландским ученым Г. Бунгенберг-де-Йонгом, а теперь исследуются во многих лабораториях мира. Классическим объектом для получе-

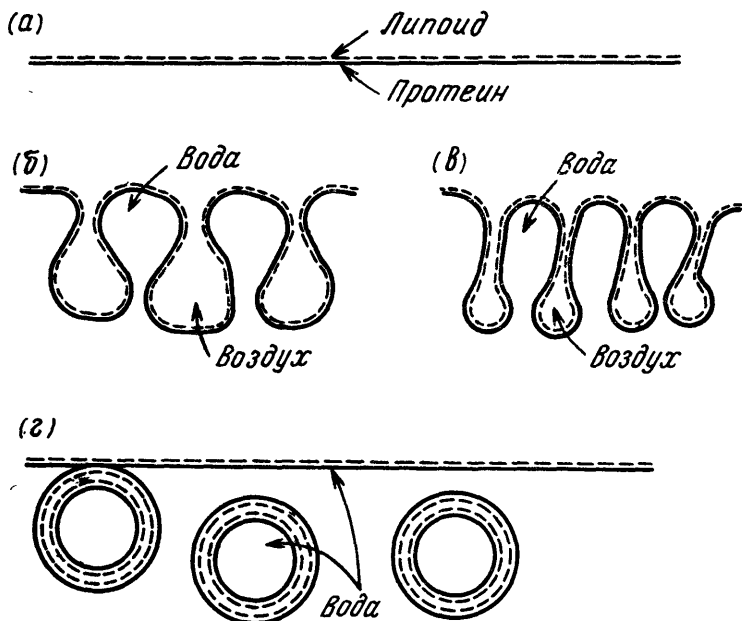


Рис. 7. Образование пузырьков (по Р. Голдейкру)

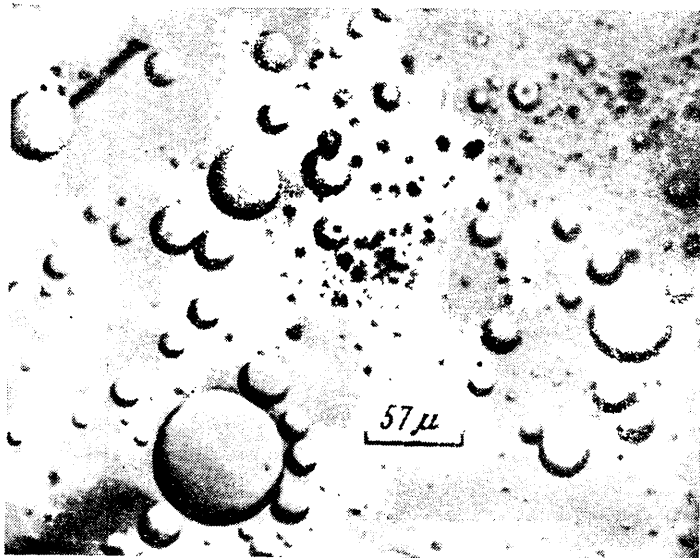


Рис. 8. Коацерватные капли из желатина и гуммиарабика

ния коацерватных капель в работах Бунгенберг-де-Ионга служили растворы желатины и гуммиарабика. Но можно получить коацерваты не только из двух, но и из многих компонентов, смешивая между собой разнообразные белки, в частности, например, казеин, яичный или кровяной альбумин, гемоглобин, псевдоглобулин, глицинин, клюпеин и т. д. Далее в образовании коацерватов могут принимать участие нуклеиновые кислоты, разнообразные полиозы, как, например, крахмалофосфорная кислота или арабан, лецитин и другие липоиды (в виде белково-липоидных комплексов) и тому подобные вещества. В капли могут быть включены и активные ферменты, проявляющие здесь свое специфическое каталитическое действие.

Бунгенберг-де-Ионг считает, что при образовании коацерватов основную роль играют электростатические и гидратационные силы. Однако, ввиду исключительной сложности коацервации, теория этого явления еще не может считаться полностью разработанной. Процесс коацервации можно трактовать и как различные проявления взаимно ограниченной растворимости веществ, приводящей к расслоению и разделению их растворов на две жидкие фазы. Однако если при коацервации простых жидкостей стабильность капель определяется величиной поверхностного натяжения на границе раздела капель, то в коацерватах белковых и других высокомолекулярных веществ условия стабилизации капель гораздо сложнее. Она в значительной мере определяется здесь ста-

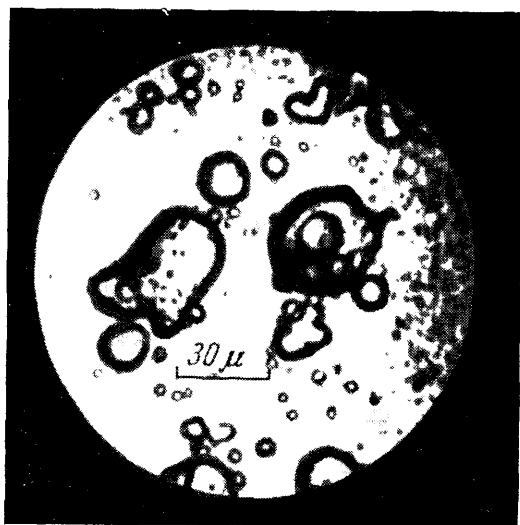


Рис. 9. Трехкомпонентный коацерват из желатины, гуммиарабика и рибонуклеиновой кислоты

билизирующим действием адсорбционных слоев на поверхности раздела капель и среды. Особенно резко это стабилизирующее действие выражено в том случае, если указанные слои обладают высокой структурной вязкостью или даже упругостью и механической прочностью на сдвиг. При наличии этого условия стабильность капель может быть чрезвычайно большой.

При образовании белковых и других аналогичных коацерватов происходит частичный переход белковых молекул и их ассоциатов с липоидами или полисахаридами на поверхность раздела и образование здесь молекулярных слоев с измененными структурно-механическими свойствами. Этим и объясняется наличие резких поверхностей раздела с довольно прочными механическими свойствами на границе между каплями комплексных коацерватов и их равновесной жидкостью.

Белковые коацерватные капли могут обладать и внутренней структурой, что также существенно отличает их от простых капель жидкости. Эта структура чаще всего выражается в некоторой очень лабильной ориентированности частиц коацервата, но она может в ряде случаев приобретать и довольно стабильный характер.

Большой интерес с указанной точки зрения представляют, в частности, так называемые множественные комплексные коацерваты, в состав которых входит несколько разнообразных компонентов, так, например, коацерват, образованный из желатины, гуммиарабика и нуклеината натрия (рис. 9). Он может существо-

вать как единый комплексный коацерват или образовывать два не смешивающихся между собой разных коацервата, при этом крупные капли одного коацервата включают в себя маленькие капельки другого.

В связи с наличием внутренней структуры и определенной организацией поверхности, отделяющей капли от равновесной жидкости, коацерваты обладают ярковыраженной способностью адсорбировать различные вещества из окружающего раствора. Многие органические соединения почти нацело извлекаются соответствующими коацерватами из равновесной жидкости даже в том случае, если их концентрация здесь не превышает одной тысячной доли процента. Очень важным при этом является то, что адсорбция носит избирательный характер. Коацерваты могут накапливать в больших количествах одни вещества, поглощая их из окружающих разбавленных растворов, и, наоборот, лишь очень ограниченно воспринимая другие соединения, присутствующие даже в больших концентрациях в равновесной жидкости.

Теперь можно сформулировать те причины, которые побуждают меня использовать в своих опытах коацерватные капли как наиболее перспективные модели тех исходных высокомолекулярных систем, которые некогда возникли в «первичном бульоне» и эволюция которых привела к абиогенному возникновению примитивных родоначальников всего живого на Земле.

Это, во-первых, высокая вероятность, можно сказать, обязательность возникновения коацерватов на определенной стадии эволюции «первичного бульона», тогда когда здесь абиогенно синтезировались разнообразные высокомолекулярные полимеры, еще не наделенные определенным расположением мономеров в своей цепи. Во-вторых, вряд ли можно указать другой столь же эффективный, как коацервация, путь концентрирования белковоподобных и других высокомолекулярных органических веществ, в особенности при обычных сравнительно невысоких температурах. Известно, что можно экспериментально получить образование коацервата при содержании желатины в растворе с концентрацией, равной всего одной тысячной доле процента. Как мы уже указывали, концентрация органических веществ в первичном океане Земли должна была быть значительно выше.

В-третьих, выделившиеся из «мирового бульона» коацерватные капли не изолировались полностью от окружающей их внешней среды, не превратились в замкнутые системы, а сохранили способность взаимодействовать с внешней средой, что являлось обязательным условием для их дальнейшей эволюции.

Наконец, в-четвертых, явление коацервации представляет с разбираемой нами точки зрения особый интерес и потому, что современный материальный носитель жизни — протоплазма — в коллоидно-химическом отношении тоже является множественным комплексным коацерватом.

Однако, конечно, из этого не нужно делать вывода, что любая коацерватная капля является в какой-то мере живой. Между нею и протоплазмой имеется коренное различие, которое прежде всего выражается в том, что устойчивость этих двух систем, их способность к длительному существованию основывается на совершенно разных принципах.

Искусственно получаемый нами коацерват или та капля, которая возникла естественным путем, выделившись из органического раствора океанических вод, сами по себе являются статическими системами. Их более или менее длительное существование связано с сохранением постоянства свойств системы во времени, зависит от того, что они находятся в термодинамически устойчивом состоянии. Чем неизменнее коацерватная капля с коллоидной точки зрения, тем меньше у нее шансов исчезнуть как индивидуальное образование за данный отрезок времени, слившись с другими каплями или расплывшись в окружающем растворе.

В противоположность этому коацерватная структура, свойственная живой протоплазме, существует только до тех пор, пока в этой последней непрерывной чередой и с большой скоростью совершаются многочисленные биохимические процессы, в своей совокупности составляющие обмен веществ. Как только эти процессы прекращаются или коренным образом изменяются, разрушается и сама протоплазменная система. Ее длительное существование, постоянство ее формы связано не с неизменностью, не с покоем, а с постоянством движения.

Аналогичные системы присущи и неорганическому миру, они получили общее название открытых, или поточных систем. Постоянство их свойств во времени характеризуется не термодинамическим равновесием (как это наблюдается в изолированных от внешней среды замкнутых системах), а наличием стационарного состояния, при котором соблюдается известное постоянство односторонне протекающих процессов. Это присущее открытым системам стационарное состояние сходно с термодинамическим равновесием замкнутых систем в том отношении, что в обоих случаях системы сохраняют во времени свои свойства постоянными. Однако их коренное различие заключается в том, что при термодинамическом равновесии вообще не происходит изменения свободной энергии ( $dF = 0$ ), а при стационарном состоянии оно совершается непрерывно, но с постоянной скоростью ( $dF = \text{const}$ ).

Для наглядности здесь можно привести следующий элементарный пример. Простое ведро с водой может служить моделью замкнутой, статичной системы, которая сохраняет постоянным свой уровень воды в силу отсутствия здесь каких-либо процессов. Напротив, проточный бассейн, к которому по одной трубе непрерывно притекает вода, а по другой она оттекает, является стационарной открытой системой. Уровень воды в таком бассейне может сохраняться неизменным, но только при определенном постоян-



ном соотношении скоростей притока и оттока. Изменив эти соотношения, мы можем создать любой другой уровень, который на тех же основах будет сохранять свое стационарное состояние.

В приведенном простейшем примере взята система, в которой не происходит никаких химических реакций. Однако для нас значительно больший интерес представляют более сложные химические открытые системы. В такого рода образованиях также осуществляется непрерывное поступление веществ из внешней среды в ограниченную от нее тем или иным путем систему, но эти вещества здесь подвергаются химическим изменениям, а возникающие при этом продукты реакции удаляются обратно во внешнюю среду. Поэтому постоянство такой системы во времени характеризуется стационарным состоянием, при котором соблюдается не только определенное соотношение скоростей притока и оттока веществ в систему, но и скоростей совершающихся в системе химических изменений.

При постоянстве скоростей диффузии и реакций система приобретает некоторое стационарное состояние, определенный уровень соотношения составляющих систему компонентов. При любом изменении указанных параметров «равновесие» системы нарушается, но затем устанавливается новое стационарное состояние, причем число таких возможных состояний может быть как угодно велико. Поэтому, например, при внесении в такую систему катализатора, ускоряющего определенную реакцию, может произойти изменение уровня соотношения компонентов системы, что совершенно исключено в замкнутых системах, где катализатор может изменять лишь скорость достижения равновесия, но не его положение. В живой клетке дело обстоит несравненно сложнее, чем в приведенной нами простой химической схеме. Здесь прежде всего имеет значение не одна какая-либо индивидуальная химическая реакция, а целая цепь строго согласованных между собой химических превращений. Эта цепь может быть прямолинейной, неразветвленной, но она может ветвиться или даже замыкаться в циклы.

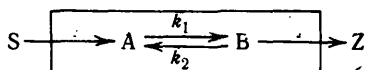
В этих циклах создается известная повторяемость химических процессов. Однако в их отдельных звеньях всегда происходит необратимое ответвление процессов, в силу чего биологический обмен в целом всегда протекает в одностороннем направлении.

В протоплазме многочисленные цепи и циклы реакций объединены между собой в единую, очень разветвленную, закономерно построенную сетку обмена веществ, которую С. Хиншелвуд сравнивает с хорошо развитой железнодорожной сетью, где одновременно с разными скоростями движутся многочисленные поезда.

Характерным для живого тела является то, что весь этот сложный закономерный порядок явлений неизменно направлен на постоянное самосохранение и самовоспроизведение всей живой системы в данных условиях внешней среды.

Простой раствор или однородная смесь органических веществ, с изложенной точки зрения, представляет собой широчайшее, но совершенно дикое поле химических возможностей. По этому полю с одинаково большими затруднениями, а поэтому и с одинаково малой скоростью можно двигаться в любом направлении. В противоположность этому в протоплазме проложены определенные пути биохимических процессов, целая сеть «рационально построенных трасс», по которым с колоссальной скоростью и по «строго наблюдаемому графику» непрерывно происходят химические превращения веществ и связанное с ними преобразование энергии, причем в основе всей этой организации протоплазмы во времени лежит соотношение скоростей взаимосвязанных между собой реакций обмена.

Для того чтобы коацерватная капля приблизилась по характеру своей организации к организации живых тел, для того чтобы она могла до известной степени служить хотя бы простейшей моделью этих тел, она должна из статического состояния перейти в стационарное, ее взаимодействие с внешней средой должно приобрести поточный характер. А для этого необходимо, чтобы вещества окружающего каплю раствора не только избирательно поглощались ею, но и претерпевали в капле те или иные химические изменения.



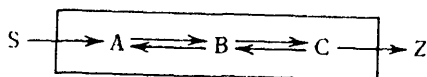
Создающиеся при этом соотношения могут быть показаны на следующей элементарной схеме, где прямоугольником изображена система (например, коацерватная капля),  $S$  и  $Z$  — внешняя среда;  $A$  — поступающее из нее в каплю вещество;  $B$  — продукт реакции, способный диффундировать во внешнюю среду.

Если реакция  $A \rightarrow B$  идет скорее, чем обратное превращение, если она осуществляется в системе с большей скоростью, чем в окружающей среде, концентрация вещества  $A$  в системе все время падает и это нарушает равновесие между ней и средой, создавая возможность поступления в систему все новых и новых количеств вещества  $A$ . В противоположность этому концентрация  $B$  в процессе реакции нарастает и это обуславливает выход вещества  $B$  во внешнюю среду. В результате этого может возникнуть постоянный и односторонне направленный поток вещества через систему, причем ее  $dF$  все время сохраняется постоянным, пополняясь за счет энергии, притекающей с веществом  $A$  из внешней среды и освобождающейся в системе в процессе реакции  $A \rightarrow B$  (конечно, если эта реакция является экзотергической).

Наиболее эффективным способом увеличения скорости такого рода реакции в системе является включение в нее соответствующую

щего катализатора, который может быть как органическим соединением, так и неорганической солью или комбинацией того и другого. При этом совершенно необязательно, чтобы этот катализатор первично образовывался в самой системе, он может частично или полностью поступать в нее и из внешней среды, но должен здесь накапливаться, подобно тому как накапливается краска в адсорбирующей ее коацерватной капле.

Несколько более сложная схема получается тогда, когда в системе происходит не одна, а две взаимосвязанные между собой реакции.



В этом случае в зависимости от соотношения скоростей реакции  $A \rightarrow B$  и реакции  $B \rightarrow C$  вещество  $B$  может накапливаться в системе или быстро из нее исчезать; при этом если вещество  $B$  является полимером, входящим в состав системы, она может увеличиваться или, наоборот, уменьшаться в своем объеме и весе.

Для того чтобы воспроизвести эти явления в модельных опытах, мы использовали в качестве взаимодействующих с внешней средой систем коацерватные капли. Для их образования в большинстве случаев смешивали растворы природных полимеров (полисахаридов, белков, нуклеиновых кислот и т. д.), выделенных из различных организмов. Конечно, при этом мы учитывали, что указанных веществ, наделенных строго определенным внутримолекулярным строением, не могло быть в «первичном бульоне» земной гидросферы, однако на этих объектах было более просто установить те явления, которые свойственны и беспорядочно построенным полимерам (что в дальнейшем и было подтверждено приведенными выше специальными опытами) (рис. 10).

Аналогично этому в качестве катализаторов мы использовали препараты ферментов, а не более простые (но менее эффективные) ускорители, так как это позволяло нам проводить наши опыты быстро, в приемлемые для лабораторных условий сроки.

В дальнейшем мы предполагаем заменить ферменты менее совершенными органическими или неорганическими катализаторами. Но на данной начальной стадии исследования использование естественных полимеров и ферментов давало неоценимые преимущества.

Если в каплю, состоящую из полиглюкозида и гистона, включить соответствующий катализатор, а в окружающей равновесной жидкости растворить фосфопроизводное глюкозы (глюкозо-1-фосфат), в капле начинает образовываться крахмал и это приводит к ее росту. В частности, в наших опытах уже за 30 минут ее объем возрастал более чем в полтора раза. При дополнительном включе-

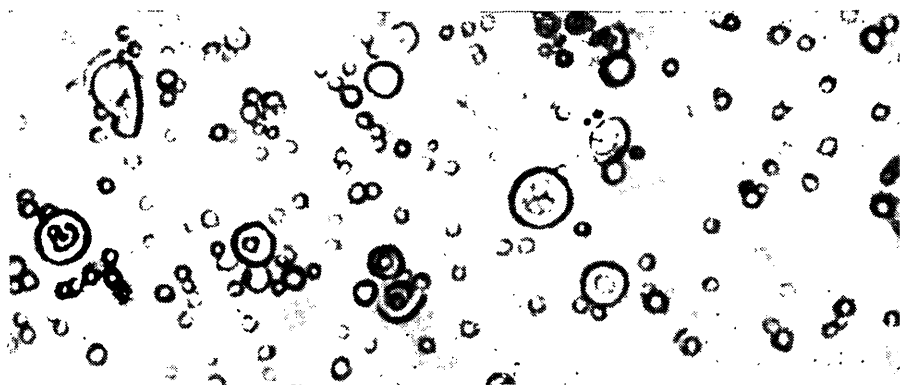
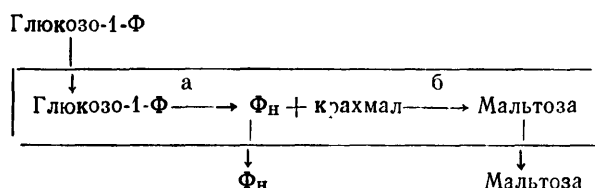


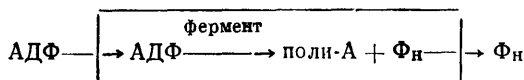
Рис. 10. Коацерватные капли, возникшие в ходе синтеза полиадениловой кислоты в присутствии гистона

нии в каплю другого катализатора, разлагающего крахмал, из капли во внешнюю среду начинала выделяться мальтоза, которой ранее здесь не было.

Таким образом, весь осуществленный нами в модельном опыте процесс синтеза и распада можно изобразить в виде следующей схемы потока веществ через коацерватную каплю (здесь капля схематически изображена в виде прямоугольника):



В зависимости от соотношения скоростей реакций а и б, количество полимера, образующегося в капле за счет веществ внешней среды, может возрастать или убывать, капля может расти или уменьшаться в объеме и в конечном итоге исчезать. Такая система до известной степени уже может служить простейшей моделью потока веществ через живую клетку. Аналогичным образом мы вызывали синтез или распад полинуклеотидов, являвшихся одним из компонентов наших коацерватных капель. При преобладании в них синтеза полинуклеотида такие капли росли у нас на глазах.

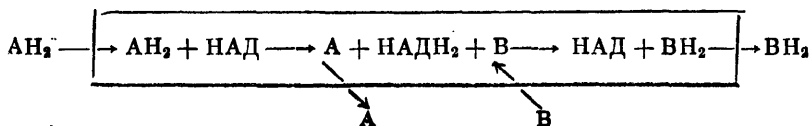


Таким образом, мы располагаем сейчас динамически устойчивыми коацерватными каплями, взаимодействующими с внешней средой по типу открытых систем, каплями, способными не только стационарно сохраняться, но и увеличиваться в своем объеме — расти путем ускоренно происходящей в них полимеризации веществ внешней среды. Такого рода капли могут служить моделями тех комплексных многомолекулярных систем, которые должны были выделяться из водного раствора «первичного бульона», образуясь из возникавших здесь полипептидов, полинуклеотидов и других полимеров, не наделенных какой-либо определенной последовательностью мономерных остатков в их цепи.

Правда, рост таких моделей может осуществляться только при наличии во внешней среде богатых энергией фосфорных соединений. Но, как это указывалось выше (опыты Понамперумы и др.), такие соединения должны были абиогенно синтезироваться в «первичном бульоне», в частности за счет энергии коротковолнового ультрафиолетового света. Следовательно, их присутствие в доактуалистической восстановительной гидросфере Земли отнюдь не было исключено, но вряд ли их количество здесь было настолько значительным, чтобы оно могло длительно обуславливать собой стационарное существование коацерватных капель. По истечении какого-то начального периода далее сохраняться как стационарные системы могли только те капли, которым была присуща способность образовывать макроэргические соединения за счет процессов, ведущих к выделению свободной энергии.

В восстановительных условиях «первичного бульона» наиболее вероятными из этих процессов были окислительно-восстановительные реакции, связанные с переносом водорода или электрона. По-видимому, именно реакции этого типа были наиболее ранними звеньями зарождающегося обмена веществ. На это указывает их поразительная универсальность, их обязательное участие во всех известных нам жизненных процессах, у всех без исключения живых существ. Недаром А. Ключвер на основании большого сравнительно-биохимического материала справедливо считал наличие непрерывного и направленного движения электронов за наиболее существенный признак живого состояния.

Точно так же, как и процессы полимеризации, окислительно-восстановительные реакции легко могут быть воспроизведены в коацерватных каплях в модельных опытах. В частности, нами была осуществлена система, которую можно изобразить следующей схемой.



На ней изображен совершающийся внутри капли перенос водорода от одного вещества к другому.

Освобождающаяся при этом энергия в основном рассеивается в виде тепла. Она не может быть непосредственно использована для синтеза макроэргических соединений или образования полимеров. Однако при сопряжении окислительно-восстановительных реакций с процессом фосфорилирования (которое при этом может протекать и в анаэробных условиях) происходит накопление энергии пирогосфатных и других макроэргических связей, легко используемых для синтеза полимеров. Наши предварительные опыты по моделированию в коацерватных каплях сопряженного анаэробного фосфорилирования дали положительные результаты. Перед нами еще стоит задача в лабораторных опытах совместить все три типа реакций примитивного обмена (окисдо-редукции, сопряженного фосфорилирования и полимеризации) в единой коацерватной модели. Искусственное построение такой модели является только вопросом времени. Но уже и сейчас ясно, что подобные ей комплексные системы могли бы не только длительно существовать, но и расти в растворе веществ, наличие или даже избыток которых мы вправе ожидать в «первичном бульоне» Земли.

Вместе с тем осуществленное нами моделирование показывает, что закономерное возникновение такого рода систем «в первичном бульоне» могло осуществляться естественным путем.

Образование в водах земной гидросферы коацерватных капель являлось неизбежным следствием возникновения здесь белково- и нуклеиноподобных полимеров, но вместе с тем оно знаменовало собой весьма важный этап в процессе эволюции абиогенного органического вещества. До этого органическое вещество «первичного бульона» было неразрывно слито с окружающей средой, составляло с ней единое целое. При образовании коацерватов молекулы органических полимеров сконцентрировались в определенных пунктах пространства и отделились от окружающей среды более или менее резкой границей. Таким путем возникли целостные мономолекулярные системы, каждая из которых обладала уже известной индивидуальностью и в этом смысле противостояла всему остальному окружающему ее внешнему миру. Дальнейшая история единой какой-нибудь коацерватной капли могла существенно отличаться от истории другой такой же индивидуальной системы, находившейся рядом с ней. Судьба этой капли определялась уже не только общими условиями внешней среды, но и ее внутренней специфической организацией как в пространстве, так и во времени. Эта организация в своих деталях была присуща только данной капле и у других капель могла иметь несколько иное, опять-таки характерное для каждой индивидуальной системы выражение.

Какие условия определяли индивидуальное существование любой коацерватной капли в водах первичной земной гидросферы? Искусственно получаемые при простом смешивании растворов двух коллоидов комплексные коацерваты являются, как мы видели, образованиями, устойчивость которых носит статический характер. Их более или менее длительное существование, определяемое отношениями растворимости или наличием поверхностных пленок, связано с сохранением постоянства свойств системы во времени.

Но не такого характера устойчивость системы играла решающую роль в эволюции материи на ее путях к возникновению жизни. Эта эволюция могла происходить только на основе взаимодействия системы с окружающей внешней средой, т. е. на основе образования открытых систем. Возникшая тем или иным путем в первичной земной гидросфере коацерватная капля была погружена не просто в воду, а в раствор разнообразных органических соединений и неорганических солей.

Эти вещества из внешнего раствора должны были избирательно проникать через поверхностную пленку капли или избирательно адсорбироваться входящими в нее соединениями и вступать с ними в те или иные реакции, продукты которых или задерживались в капле, или вновь выходили во внешнюю среду. Пусть эти реакции протекали очень медленно и не образовывали какой-либо взаимосвязанной сетки процессов, а главное еще не являлись необходимым условием для длительного существования, устойчивости коацерватной капли, все равно уже на этой, примитивной стадии эволюции наших исходных систем должны были выявляться два очень важных для дальнейшего развития материальных обстоятельства.

С одной стороны, индивидуальные особенности физико-химической организации каждой отдельной коацерватной капли накладывали определенный отпечаток на те химические реакции, которые совершались именно в ней. Наличие в данной капле тех или иных веществ или радикалов, присутствие или отсутствие простейших неорганических катализаторов (как, например, солей железа, меди, кальция и т. д.), степень концентрации белковоподобных и других высокомолекулярных веществ, образовавших коацерват, его определенная структура — все это сказывалось на скорости и направлении отдельных химических реакций, протекавших в данной капле, все это придавало специфический характер тем химическим процессам, которые в ней развивались. Таким образом, выявлялась известная связь между индивидуальным строением, организацией данной капли и характером тех химических превращений, которые в ней совершались. В разных каплях эти превращения шли и согласовывались между собой во времени по-разному, в зависимости от индивидуальных особенностей каждой данной капли.

С другой стороны, любые, даже разрозненные химические процессы, совершавшиеся в какой-либо капле, а тем более то или иное их сочетание не были безразличны для ее дальнейшей судьбы. Одни из них способствовали большей устойчивости, большей длительности существования данной коацерватной системы в данных условиях внешней среды. Они с этой точки зрения были полезны, имели положительное значение. Напротив, другие из указанных процессов и их сочетаний носили отрицательный характер, были вредны для данного индивидуального образования, приводили к его разрушению, к исчезновению той капли, в которой они возникли. Но такого рода коацерватные системы не могли играть сколько-нибудь существенной роли в дальнейшей эволюции органических образований, так как их индивидуальная история была недолговечной, очень скоро обрывалась. Для более или менее длительного существования в данных условиях внешней среды сохранились лишь те системы, индивидуальная организация которых обуславливала полезные для их существования сочетания химических реакций.

Таким образом, уже на этой стадии эволюции материи возникал известный «отбор» организованных коллоидных систем по признаку соответствия их организации задаче сохранения данной системы в условиях ее непрерывного взаимодействия с окружающей внешней средой. Под его контролем проходила дальнейшая эволюция индивидуальных органических систем, и поэтому она приобретала совершенно определенную направленность. Прежде всего в результате этой направленной эволюции принципиально изменился самый характер устойчивости исходных коллоидных систем.

Устойчивость первично возникших в водах земной гидросферы коацерватных капель могла быть основана вначале на тех же статических принципах, что и искусственно получаемых в лаборатории коацерватов из желатины и гуммиарабика. Коацерватное состояние и организация совершающихся в капле процессов могли до известной степени существовать независимо друг от друга. Но, по указанным выше причинам, в процессе направленной эволюции эти две стороны организации должны были последовательно все более и более сочетаться в единой системе так, чтобы существование системы зависело от сетки совершающихся в ней реакций и, наоборот, сама сетка определялась организацией системы в целом. При отсутствии такой согласованности, но при постоянном взаимодействии с внешней средой система очень быстро должна была бы распадаться, исчезнуть как индивидуальное образование. Если же взаимодействие между средой и системой почему-либо прекращалось, то такая статическая система тем самым выключалась из общего процесса эволюции.

Так, например, если стабильность коацерватных капель зависела от образования поверхностных упрочненных слоев, которые



сами по себе разрушались с некоторой определенной скоростью, но могли воссоздаваться в ходе химических реакций в капле, то стабильность капель определялась соотношением скоростей процессов разрушения и образования поверхностных слоев капель. При достаточно высокой скорости образования поверхностных упрочненных слоев и динамическая стабильность капель могла быть весьма высокой; в этом случае ускорение химических реакций в капле способствовало и ее устойчивости, «выживанию» при данных внешних условиях; это ускорение выступало как фактор стабилизации капли. Если же скорость образования поверхностных слоев отставала от скорости их разрушения, то такие капли быстро распадались. Наконец, если поверхностные слои капель сами по себе получались сильно упрочненными и весьма устойчивыми, но не связанными с химическими реакциями в капле, то такие коллоидные статические системы выключались из хода эволюционного процесса.

Следовательно, в результате направленной эволюции исходных систем их устойчивость приобретала все более и более динамический характер. Коацерватные капли постепенно превращались в открытые системы, самое существование которых в данных условиях внешней среды зависело от организации совершающихся в них процессов. Иными словами, возникали такие системы, которые на фоне постоянно протекающих в них процессов самообновления были способны к самосохранению, длительному существованию на основе постоянного взаимодействия с внешней средой. Это возникновение способности к самосохранению можно рассматривать как первый результат направленной эволюции наших исходных систем.

Вторым, дальнейшим шагом в том же направлении явилось возникновение систем, способных не только к самосохранению, но и к росту, к увеличению своей массы за счет веществ окружающей внешней среды. Стационарное состояние открытых систем в каждый данный момент поддерживается постоянным не потому, что свободная энергия системы находится в минимуме, как при термодинамическом равновесии, а потому, что система непрерывно получает свободную энергию из окружающей среды в количестве, компенсирующем ее изменение в системе. Для таких химических открытых систем, какими и являлись коацерватные капли первичной гидросферы, приток свободной энергии из внешней среды в основном осуществлялся поступлением в капли относительно богатых энергией органических соединений, претерпевающих в капле те или иные химические реакции. Но при наличии химических реакций закрытые и открытые системы различаются в кинетическом отношении тем, что в первых равновесие обуславливается равенством скоростей прямой и обратной реакций, и, следовательно, здесь принципиально не может происходить никакого увеличения массы. Напротив, в открытых системах при

стационарном состоянии скорость реакции в одном направлении закономерно больше, чем в другом, и, следовательно, здесь возможна такая взаимосогласованность процессов, которая приводила бы к увеличению массы систем. Такие системы имели несомненное преимущество в процессе направленной эволюции, и поэтому они в результате действия «отбора» заняли на фоне общего нарастания организованных образований господствующее положение.

Капли искусственных статических коацерватов сами по себе не могут делиться. Силы поверхностного натяжения, напротив, стремятся слить их между собой и только наличие поверхностных пленок этому в той или иной степени препятствует.

Но, как мы знаем, такого рода разделение может быть достигнуто даже для таких статических систем внешними воздействиями, как, например, простым встряхиванием при получении эмульсий. На этой же основе (например, при действии прибора или морских волн) могло происходить деление и первичных разрастающихся коацерватов. Для капель, носивших уже характер динамических, стационарных систем, существование которых было связано с происходящими в них процессами, их разделение могло быть вызвано и внутренними причинами. Например, оно могло произойти, когда быстро нараставшее вследствие гидролиза высокомолекулярных соединений внутреннее осмотическое давление превышало прочность поверхностного слоя капли.

Итак, в результате постоянного взаимодействия рассмотренных нами исходных систем с окружающей их внешней средой происходило постепенное нарастание числа этих систем. Но так как это нарастание все время происходило под строгим контролем «отбора», сохранявшего для дальнейшей эволюции только наиболее совершенные системы, то качество их организации все время изменялось в определенном направлении. Системы становились не только динамически устойчивыми, но и более динамичными. Это явление мы можем рассматривать как третий важный шаг направленной эволюции исходных систем на пути к возникновению жизни.

На первых этапах разбираемой нами эволюции, когда мы мысленно можем представить себе судьбу только одной какой-либо отдельной коацерватной капли вне ее связи с другими такими же каплями, решающее значение для длительного существования данной капли как открытой системы, для ее самосохранения в условиях постоянного обмена с внешней средой имело соотношение скоростей совершавшихся в ней процессов, а не абсолютная величина этих скоростей.

Непосредственным лабораторным экспериментом можно показать, что в случае нескольких параллельных химических стационарных систем с общей внешней средой основной поток вещества идет через систему, которая по своей организации (например, на-

лично более совершенных катализаторов и т. д.) обеспечивает наибольшую общую скорость химических превращений. В этом смысле химическая стационарная система, обеспечивающая при данных условиях наибольшую скорость химических процессов, будет иметь преимущество перед другими параллельными химическими стационарными системами в том случае, если указанное увеличение скорости не нарушит необходимого для самосохранения соотношения скоростей, если оно будет совместимо с длительным существованием данной открытой системы.

Из сказанного делается понятным, что та динамически устойчивая, способная к самосохранению и росту коацерватная капля, которая приобрела при взаимодействии с внешней средой способность к более быстрому превращению веществ, этим самым получила значительные преимущества перед другими каплями, плававшими в том же растворе органических и неорганических соединений, но осуществлявших свойственные им химические процессы значительно медленнее. В общей массе коацерватов удельный вес таких более динамических капель становился все более и более значительным. Возникало своеобразное соревнование капель за скорость совершавшихся в них процессов и за скорость роста.

Нужно, однако, отметить, что способность к самосохранению и даже быстрому росту всей динамической системы еще не означала полную неизменяемость этой системы. Напротив, стационарная капля коацервата или какая-либо другая открытая система могла длительно сохраняться как целое, непрерывно изменяясь и в отношении своего состава и в отношении сетки совершавшихся в ней процессов, если, конечно, эти изменения не нарушали ее динамической устойчивости. Такого рода изменения были даже обязательны на пути к возникновению жизни, так как в них лежал залог прогрессивной эволюции исходных систем. Без этих изменений не создавалось бы нового материала для отбора, и дальнейшее развитие систем оказалось бы скованным, остановилось бы на какой-то стадии.

Однако понятно, что исключительно важно было, чтобы эти изменения не выходили за рамки динамической устойчивости системы. В противном случае такая сильно неуравновешенная система все время была подвержена риску потери своей устойчивости, риску исчезновения. Поэтому при быстром и массовом разрастании исходных систем происходил отбор для дальнейшей эволюции только тех из них, в которых реакции сетки согласовывались между собой так, что возникали стационарные, постоянно повторяющиеся цепи или даже замкнутые циклы реакций, где эти реакции совершались все время по одному и тому же кругу, и только в определенных пунктах этого круга происходило ответвление, приводившее к постоянно повторяющемуся новообразованию того или иного продукта обмена.

Такие условия легко должны были возникать по крайней мере в тех каплях, состав которых позволил им поглощать из внешней среды простейшие органические или неорганические катализаторы (наподобие того, как это происходит в модельных опытах с красителями). Таким путем капли постоянно поддерживали в себе повышенную (по сравнению с окружающей средой) концентрацию соответствующих катализаторов даже в том случае, когда масса капель увеличивалась в связи с их ростом за счет полимеризации мономеров окружающего раствора.

Такого рода системы, активно взаимодействующие с внешней средой, обладающие динамической устойчивостью и способные не только сохраняться, но и расти в условиях «первичного бульона», мы для удобства изложения будем условно называть в дальнейшем «протобионтами».

Протобионты уже обладали значительно более сложной и совершенной организацией, чем статичные коацерватные капли, но были, однако, на много порядков проще, чем самые примитивные живые существа.

Лишь в процессе дальнейшей эволюции эти возникшие естественным путем протобионты могли превратиться в первичные организмы, дав начало жизни на Земле. Мы сейчас еще не умеем искусственно воспроизводить эту эволюцию в модельных опытах, но все же можем с большой степенью вероятности представить себе ее последовательный ход на основании тех обширных данных, которые получаем при сравнительном изучении различных форм организации обмена веществ у современных наиболее примитивных организмов.

## **ЭВОЛЮЦИЯ ПРОТОБИОНТОВ И ВОЗНИКНОВЕНИЕ ПЕРВИЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ**

Постулированная нами в предыдущей главе организация протобионтов должна была послужить исходной точкой для их дальнейшей эволюции на пути становления жизни. Главным в этой организации являлось то, что протобионты были не только динамически устойчивыми системами, не только могли неопределенно долго сохраняться в «первичном бульоне», получая вещества и энергию из окружающей их внешней среды, но что они при определенном сочетании совершавшихся в них реакций обладали способностью увеличиваться в объеме и весе, расти наподобие построенных нами коацерватных моделей. При этом росте протобионты сохраняли до известной степени неизменными присущие им формы организации. В частности, при синтезе все новых и новых полимерных молекул постоянству состава разрастающихся протобионтов в какой-то мере содействовала основанная на комплементарности, уже возможная в этих условиях, но еще очень несовершенная репликация содержащихся в протобионте полинуклеотидов. Однако главное заключалось в том, что протобионты сохраняли постоянство соотношения скоростей и согласованности совершавшихся в них реакций. Это определялось тем, что и при разрастании они все время сохраняли в себе исходную повышенную концентрацию простейших неорганических или органических катализаторов, избирательно поглощая их из внешней среды.

Маловероятно, чтобы в условиях первичной гидросферы Земли протобионты могли все время разрастаться как единая масса. Под влиянием внешних механических сил (например, удара волн или прибой) они должны были дробиться наподобие дробления капель эмульсии при ее встряхивании. При этом чем больших размеров достигал любой индивидуальный протобионт в процессе своего роста, тем значительно увеличивались его шансы раздробиться на более мелкие дочерние образования. Эти последние до известной степени должны были сохранять ту же организацию взаимодействия с внешней средой, которая была присуща и исходному протобионту, так как они являлись лишь простыми кусками, частями относительно однородного во всей своей массе образования.

Конечно, указанное явление по своему постоянству и точности ни в коей мере не может быть сопоставлено с самовоспроизведением даже наиболее примитивных ныне существующих организмов. При разрастании и дроблении протобионтов очень легко могли происходить всякого рода отклонения и сдвиги, в особенности при любом изменении условий окружающей среды. Однако все это вместе взятое неизбежно должно было приводить к возникновению своеобразного «предбиологического естественного отбора», который и определил собой дальнейшую эволюцию протобионтов на пути формирования первичных живых существ.

В настоящее время в научной литературе высказывается ряд соображений о правомочности использования термина «естественный отбор» только применительно к живым существам. Согласно широко распространенному среди биологов мнению, естественный отбор, являясь специфически биологической закономерностью, не может быть распространен на еще не живые объекты, в частности и на наши протобионты.

Однако ошибочно думать, что сначала возникли живые тела, а потом уже и биологические закономерности, или, наоборот, что первоначально сформировались биологические законы, а затем живые тела. В таком виде эта постановка вопроса напоминает старый схоластический спор о том, что возникло раньше — курица или яйцо.

Диалектика обязывает нас рассматривать образование живых тел и формирование биологических закономерностей происходящими в неразрывном единстве. Поэтому вполне допустимо считать, что протобионты — эти исходные для возникновения жизни системы — эволюционировали, подвергаясь действию не только собственно физических и химических законов, но и зарождающихся биологических закономерностей, в том числе и предбиологического естественного отбора. Здесь можно провести аналогию со становлением человека, т. е. с возникновением еще более высокой, чем жизнь, социальной формы движения материи, которая, как известно, складывалась под влиянием не столько биологических, сколько формирующихся общественных факторов, прежде всего трудовой деятельности наших предков, возникшей на очень ранней стадии антропогенеза и затем все более совершенствовавшейся. Поэтому как возникновение человека не есть результат действия всего лишь биологических законов, так и возникновение живых тел нельзя свести к действию только одних законов неорганической природы.

Для иллюстрации сказанного приведем следующий конкретный пример, который до известной степени доступен и для экспериментальной проверки. Представим себе, что в одном и том же растворе присутствуют два типа систем (подобных нашим моделям), из которых одни обладают согласованным сочетанием реакций, ведущим в данных условиях внешней среды к син-

тезу и разрастанию всей системы в целом. В других системах, напротив, эта согласованность нарушена, и совершающиеся здесь процессы ведут к относительно замедлению синтеза или даже к преобладанию распада. Понятно, что второй тип систем будет постепенно отставать в своем росте и в конечном итоге исчезнет, уступив свое место первому более приспособленному к данным условиям существования типу (рис. 11).

Только в таком элементарном смысле и нужно понимать «предбиологический естественный отбор». Прежде всего он выражается в том, что всякое нарушение согласованности реакций обязательно вызывает гибель, исчезновение данной, так сказать «неудачной», индивидуальной системы.

Напротив, если в том или ином протобионте в условиях постоянной или изменявшейся внешней среды происходило ускорение реакций окисления, сопряжения и полимеризации, повышение их согласованности, вообще изменение обмена, способствующее ускорению синтеза и роста системы, то такая система естественно приобретала преимущество перед остальными и начинала образовываться все в большем и большем количестве экземпляров. На этой основе и должно было происходить постепенное усовершенствование организации подавляющей массы разрастающихся и размножающихся протобионтов.

Прежде всего оно должно было касаться их каталитического аппарата как главного фактора организации обмена веществ, основанного на соотношении скоростей отдельных составляющих обмен реакций. Конечно, на разбираемой нами стадии развития не могло быть и речи о таких сложных, наделенных специфическим внутримолекулярным строением веществах, какими являются ферменты современных организмов. Доступными для протобионтов катализаторами могли служить только присутствовавшие в значительных количествах в «первичном бульоне» простейшие органические вещества или неорганические соединения. В частности, например, соли железа, меди и других тяжелых металлов могли значительно ускорять реакции переноса водорода. Правда, их каталитическое действие несравненно слабее, чем действие таких ферментов, как пероксидаза или фенолоксидаза. Они являются, так сказать, очень «плохими» по сравнению с ферментами катализаторами, но как это было показано В. Лангенбеком, их ката-

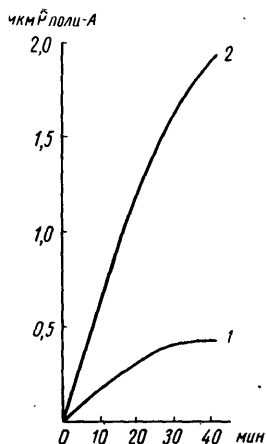


Рис. 11. Синтез полиадениловой кислоты из смеси АДФ и АТФ в коацерватных каплях, содержащих один фермент (полинуклеотидфосфорилазу — 1) и два (гексокиназу и полинуклеотидфосфорилазу — 2)

литическая активность может быть значительно повышена при сочетании их с теми или иными радикалами или молекулами.

Так, например, реакция переноса водорода может быть ускорена уже ионом неорганического железа. Но это ускорение очень слабое. Оно несколько возрастает при сочетании железа с пирролом. Если же железо включить в четырехпиррольное соединение — в порфириновое кольцо, то полученный таким образом гемин будет обладать каталитическим действием, в 1000 раз превосходящим аналогичное действие неорганического железа. Как показал В. Лангенбек, даже такое простое органическое соединение, как метиламин, может ускорять реакцию декарбоксилирования кетокислот аналогично тому, как это осуществляется в живой клетке ферментом карбоксилазой. Однако сам по себе метиламин действует в указанном направлении настолько слабо, что это действие может быть обнаружено только при повышенной температуре (в условиях автоклава). Включение в молекулу метиламина карбоксильной группы (синтез гликокола) повышает его каталитическую активность почти в 20 раз. Еще в несколько раз она увеличивается при включении ароматического или гетероциклического кольца и т. д. Идя этим путем, сознательно включая в исходную молекулу все новые и новые атомные группировки, Лангенбек получал свои знаменитые «искусственные модели ферментов», в частности такого рода соединения, каталитическое действие которых во многие тысячи раз превосходило аналогичное действие метиламина.

Этот же путь последовательного усовершенствования простейших катализаторов мог быть использован и в процессе эволюционного развития протобионтов, на основе их естественного отбора. На такого рода возможность эволюционного формирования биологических катализаторов справедливо указывал М. Кальвин. Однако просто в растворе отдельные молекулы катализаторов не могли подвергаться действию естественного отбора, так как для самих этих молекул их способность лучше или хуже катализировать реакции окисления не давала им никакого преимущества в отношении длительности существования или увеличения числа по сравнению с другими аналогичными молекулами, не обладавшими этой способностью. Иные отношения создавались для катализаторов, включенных в целостную систему протобиснта. Отдельные растворенные в окружающей среде части сложной каталитически активной молекулы сами по себе могли быть почти полностью лишены этой активности. Однако избирательно поглощаясь протобионтом, они сочетались в нем в каталитически активный комплекс и если этот комплекс ускорял (по сравнению с внешней средой) полимеризацию или другие указанные выше реакции, именно он определял собой поточный характер системы, ее динамическую устойчивость и способность к росту (как это мы видели на примере модельных опытов).



Отсюда ясно, что чем более совершенным являлся данный комплекс, т. е. чем больше его молекулярное строение соответствовало его каталитической функции и чем более эта функция была согласована с другими реакциями, осуществлявшимися в данном протобионте, тем большие преимущества получал этот протобионт, тем лучше он сохранялся в данных условиях внешней среды, тем скорее он рос и размножался, а следовательно, и занимал ведущее место в прогрессивной эволюции предбиологических систем.

Можно себе представить колоссальное число атомных группировок, радикалов, органических и неорганических соединений и их комплексов, которые в той или иной мере обладали способностью катализировать необходимые для существования протобионтов реакции, например реакцию переноса водорода.

В многочисленных первично возникших протобионтах эта функция переноса, конечно, должна была осуществляться очень разнообразными каталитическими механизмами, строение которых сильно варьировало как в зависимости от состава той среды, из которой черпался материал для построения этих химических механизмов, так и от индивидуальных особенностей каждого отдельного протобионта.

Однако в результате того, что естественный отбор все время отбрасывал менее совершенные механизмы, уничтожая все те системы, которые были ими наделены, это разнообразие делалось постепенно все уже. Из необозримого моря химических возможностей, которыми обладал «первичный бульон», отбирались лишь немногие наиболее эффективные комбинации молекулярных группировок. При этом чем раньше в процессе развития протобионтов осуществлялась такая стандартизация того или иного каталитического механизма, тем более универсальным он должен был явиться для всего последующего мира живых существ.

В качестве одного наиболее поразительного в этом отношении примера здесь нужно назвать НАД (никотинамидадениндинуклеотид), который участвует как универсальный переносчик водорода в многочисленных окислительно-восстановительных процессах живой клетки. Мы находим его положительно во всех без исключения современных живых существах, как в микробах, так и в высших растениях или животных; как в гетеротрофах, так и в автотрофах, как в организмах, сбраживающих и окисляющих разнообразные сахара, так и в живых существах, источниками углеродистого питания которых являются фенолы и другие ближайшие производные углеводов. Это указывает на то, что НАД был отобран живой природой из множества аналогичных соединений еще на сравнительно ранней стадии эволюции органической материи, у самых истоков жизни. Этому, конечно, содействовали преимущественные возможности абиогенного синтеза в условиях «первичного бульона» именно адениновых производных. Поэтому

адениновые производные должны были поступать из внешней среды в разрастающиеся протобионты с самого начала их возникновения. В дальнейшем они приобретали все большее и большее значение как переносчики водорода по мере своего усложнения и приспособления к этому процессу.

Нечто аналогичное можно сказать (на основании их сравнительнобиохимического изучения) и о флавиновых производных, этих весьма универсальных катализаторах окислительно-восстановительных процессов у современных организмов, затем о коферменте А (КоА) и некоторых других аналогичных соединениях.

Приведенные данные позволяют высказать предположение, что на определенной стадии эволюции протобионтов роль ускорителей совершавшихся в них процессов стали играть коферменты, которые заменили собой более простые, но менее совершенные органические и неорганические катализаторы.

Коферменты и сейчас играют ведущую роль в обмене веществ всех современных организмов. Их число очень невелико, но любой из них является чрезвычайно широко распространенным универсальным ускорителем биологических процессов, что указывает на их очень раннее образование в процессе возникновения и развития жизни.

Совершенно необязательно, чтобы уже на первых этапах эволюции коферменты полностью синтезировались в самих протобионтах. Необходимое для динамической устойчивости разрастающихся протобионтов постоянство концентрации катализаторов могло поддерживаться и просто путем поступления этих относительно сложных соединений или образующих их компонентов из внешней среды. В связи с этим следует напомнить, что и многие современные даже высокоорганизованные живые существа, несмотря на безусловную потребность их обмена в определенных коферментах, не способны синтезировать некоторые из них и принуждены получать их из внешней среды в форме витаминов.

Однако формирование процессов, ведущих к синтезу коферментов из все более и более простых соединений, явилось существенным шагом вперед на пути прогрессивной эволюции протобионтов. Оно создавало условия для возможности существования протобионтов в среде все менее сложного состава, но вместе с тем требовало согласованного взаимодействия все большего числа необходимых для синтеза реакций.

Интересную схему такого рода эволюционного усложнения синтезирующей способности дал в свое время Н. Горовиц на основании своих исследований над грибом *Neurospora*. До некоторой степени она может быть применена и к разбираемому нами случаю синтеза коферментов в эволюционирующих протобионтах. Ядро этой схемы заключается в следующем. Допустим, что какой-то простейший организм или вообще какая-то открытая система нуждается для осуществляемого ею обмена в более или менее

сложном органическом соединении А. Если это соединение присутствует в готовом виде в окружающей среде, система может его непосредственно воспринимать, даже не обладая какими-либо специальными химическими приспособлениями для синтеза этого вещества. Но если возникает дефицит вещества А в окружающей среде или оно вообще здесь совсем исчезает, существовать дальше смогут только те системы, в которых тем или иным путем возникли новые химические механизмы, позволяющие синтезировать соединение А из более простых веществ В, С или D, присутствующих в достаточном количестве в окружающем растворе. В дальнейшем то же самое должно повториться и для вещества В, после того как оно будет исчерпано из внешней среды, и т. д.

Таким образом, исходные формы эволюционирующих систем должны были быть полностью гетеротрофными, т. е. целиком зависеть от сложного состава окружающей среды. Дальнейшая эволюция пошла в направлении возникновения в системах все более комплексных и многозвенных процессов, уменьшавших зависимость систем от внешней среды.

До известной степени этот путь эволюции может быть продемонстрирован даже на примере наших коацерватных моделей. Капли, обладавшие только способностью к полимеризации, могли сохраняться и расти лишь в среде, содержащей макроэргические фосфорные соединения. Включение окислительно-восстановительных реакций и сопрягающих механизмов позволило самим каплям синтезировать макроэргические соединения и создавало возможность роста капель в менее сложной и специальной среде. Аналогично этому существование протобионтов, использовавших для ускорения и согласования указанных трех реакций только готовые находившиеся в окружающей их среде катализаторы, было очень ограничено этим условием, а сами катализаторы могли в этом случае быть представленными только сравнительно примитивными малоспециализированными веществами. Существенным шагом вперед являлся поэтому синтез в самом протобионте более эффективных катализаторов (коферментов) из менее сложных компонентов среды. Но для этого требовалось уже дополнительное возникновение в протобионте новой реакции синтеза, приключавшейся к трем ранее названным. Так, в процессе разрастания и естественного отбора протобионтов должна была все более и более усовершенствоваться, а вместе с тем и усложняться система реакций обмена внутри протобионтов.

Уже чисто теоретические соображения, высказываемые рядом современных авторов, заставляют нас предполагать, что прогрессивная эволюция таких открытых систем, какими, в частности, являлись и наши протобионты, шла не только по пути улучшения согласования небольшого числа указанных выше реакций, но и в направлении увеличения числа этих реакций, удлинения образуемых ими цепей, разветвления этих цепей и их замыкания в по-

стоянно повторяющиеся циклы. Это действительно подтверждается наличием у всех современных организмов весьма сложной, состоящей из очень большого числа реакций сетки метаболизма. У различных представителей живого мира эта сетка может, как мы увидим ниже, очень сильно варьировать, но и в качестве своих отдельных звеньев она обязательно содержит в себе те три типа реакций, о которых мы говорили выше. Эти реакции были присущи уже протобионтам, составляли основу их зачаточного обмена, но в процессе эволюции они многократно добавлялись и усложнялись путем включения все новых отдельных реакций и их сочетаний.

Однако чем длиннее и разнообразнее становились цепи реакций, чем большее их число входило в общую сетку обмена, тем строже должна была быть согласованность скоростей отдельных реакций и тем более совершенные каталитические механизмы были необходимы, чтобы этого достигнуть. Поэтому ранее существовавших малочисленных и относительно слабо специализированных катализаторов — коферментов — оказалось недостаточно для решения этой сложной задачи, и следующим весьма важным шагом прогрессивной эволюции протобионтов явилось создание целого арсенала новых мощных катализаторов-ферментов, т. е. белков, внутримолекулярная структура которых чрезвычайно хорошо приспособлена к выполняемым ими каталитическим функциям.

Ферменты обладают исключительной активностью и специфичностью своего каталитического действия именно потому, что их внутримолекулярное строение весьма совершенно приспособлено к осуществлению этой их биологической функции, а эта приспособленность, конечно, не могла возникнуть случайно, просто в растворе органических веществ.

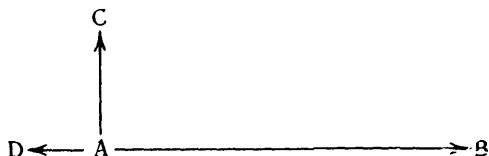
Правда, мы уже познакомились с возможностью возникновения известной приспособленности каталитического аппарата к осуществлявшейся им функции в примитивном обмене веществ на примере формирования коферментов. Но, во-первых, это формирование, как мы видели, могло осуществляться не просто в растворе «первичного бульона», а в динамически устойчивых разраставшихся и размножавшихся протобионтах, на основе естественного отбора этих индивидуальных систем. Во-вторых, нужно ясно себе представить ту принципиальную разницу, которая существует между коферментами и современными белковыми ферментами.

Многие ферменты (протеиды) в составе своего каталитически активного центра содержат ту или иную простетическую коферментную группировку. Но кроме того, как в них, так и в других ферментах (протеинах), в их активном центре сочетаются и боковые цепи аминокислотных остатков, содержащие гидроксильные, аминные, карбоксильные, сульфгидрильные, имидозольные,

индолные и другие группировки, химические свойства которых хорошо известны. В некоторых случаях эти группировки, как и коферменты, и сами по себе могут выступать в качестве катализаторов, но в отношении своей каталитической активности они весьма заурядны и не могут идти в какое-либо сравнение с самими ферментами, способность которых ускорять ту или иную определенную реакцию поистине колоссальна. Так, например, фермент гексокиназа ускоряет реакцию взаимодействия АТФ с глюкозой более чем в  $10^{11}$  раз, алкогольдегидрогеназа — окисление спирта более чем в миллиард ( $10^9$ ) раз и т. д. Совершенно поразительной является также очень высокая специфичность ферментативного действия, послужившая основанием Э. Фишеру высказать в свое время афоризм, согласно которому любой фермент подходит к своему субстрату как ключ к замку.

То обстоятельство, что каждый данный фермент катализирует только строго определенную реакцию из множества других потенциально возможных для данного субстрата реакций, имеет громадное значение для организации обмена веществ не только с точки зрения общего ускорения всего жизненного процесса, но и в связи с определенной последовательностью реакций метаболизма, его общей направленностью.

Сказанное можно проиллюстрировать следующей элементарной схемой. Допустим, что какое-то органическое вещество А может превращаться в вещества В, С, D и т. д. На прилагаемой схеме скорости этих превращений изображены радиусами-векторами, длина которых соответственно характеризует скорость той или иной реакции.

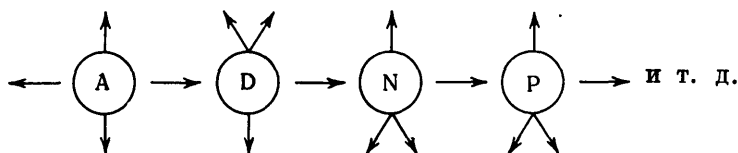


На этой схеме мы видим, что скорость реакции  $A \rightarrow B$  в 7 раз больше, чем скорость превращения  $A \rightarrow D$ , а эта последняя идет в 2 раза медленнее, чем реакция  $A \rightarrow C$ . Понятно, что когда по истечении определенного времени исчезнет весь запас вещества А, в полученной смеси будет присутствовать 70% В, 20% С и 10% D. Таким образом, при данных условиях основная масса вещества А превращается в вещество В, так как это превращение идет по пути наиболее быстрой реакции.

Если применять в описанном случае какие-либо воздействия, которые равномерно увеличивают скорости всех возможных реакций (например, повышение температуры), то соотношение выходов конечных продуктов при этом несколько не изменяется. Но

если внести в первоначальную смесь катализатор, специфически ускоряющий во много, например, в миллионы раз только реакцию  $A \rightarrow D$  и не затрагивающий скорости реакций  $A \rightarrow B$  и  $A \rightarrow C$ , эффект получится совершенно иной. При этом вещество  $A$  практически полностью превратится в  $D$ , а  $B$  и  $C$  окажутся лишь едва уловимыми или даже неувловимыми примесями.

Возникающее таким путем вещество  $D$  так же, как и  $A$  или любое другое органическое соединение, обладает многими химическими возможностями, но оно тоже в основном пойдет в своих химических превращениях по наиболее быстрому пути, а образовавшееся из него соединение  $N$  может аналогичным образом стать исходным веществом для последующих химических превращений. Таким путем возникает цепь последовательных, согласованных между собой во времени реакций, закономерная организация которой базируется на соотношении скоростей.



Но такая цепь возможна только при наличии целой серии катализаторов, из которых каждый специфичен для соответствующего звена цепи. Еще в большей степени значение этой специфичности выступает при разветвлении цепей. В этом случае уже приходится принимать во внимание не только обязательность наличия всех катализаторов (ферментов), специфических для каждого звена цепи, но и соотношение их каталитической активности. Любое промежуточное соединение, находящееся в пункте разветвления цепи, практически следует не по одному, а по крайней мере, по двум различным путям, из которых каждый определяется своим специфическим ферментом, относительной величиной его каталитической активности.

Когда число звеньев в цепи обмена было невелико, порядок его мог регулироваться такими относительно мало совершенными катализаторами, как коферменты. Усложнение системы обмена стало возможным только при возникновении очень мощных и строго специфичных катализаторов — ферментов.

Вместе с тем формирование самих коферментов могло осуществляться на чисто кинетических основах в результате согласования скоростей относительно небольшого числа реакций. Напротив, синтез ферментов потребовал гораздо более сложных механизмов, определяющих не только формирование молекулярных группировок, входящих в активный центр, но и строго закономерного построения всей белковой молекулы (или, по крайней мере, ее значительной части) как в отношении точной последователь-

ности аминокислотных остатков в полипептидной цепи, так и пространственной упаковки этой цепи в белковой глобуле. Хотя большое число современных данных и говорит о том, что каталитическая активность и специфичность действия ферментов в первую очередь определяются активным центром, представляющим собой только очень небольшую часть белковой молекулы, мы все же знаем, что и остальной структуре полипептидной цепи также принадлежит очень важная роль. Ее нужно рассматривать как некий каркас, назначение которого сводится к созданию соответствующего расположения в пространстве группировок, определяющих каталитическую активность и специфичность.

В противоположность этому расположение аминокислотных остатков в первично возникших белковоподобных полимерах могло иметь только случайный, беспорядочный характер. Эти полимеры вполне могли служить материалом для образования коацерватных капель и входить в состав разраставшихся протобионтов, но они или совсем были лишены каталитической активности, или являлись очень плохими катализаторами.

Конечно, в процессе непрерывно совершеннявшейся в динамически устойчивых каплях или протобионтах полимеризации поступавших в них из внешней среды аминокислот могли образовываться и такие отдельные сочетания аминокислотных остатков, которым в некоторой степени была присуща полезная для системы каталитическая активность. Однако это возникновение более совершенного в указанном отношении полипептида создавало преимущество для породившего его протобионта только в том случае, если и при дальнейшем разрастании этого протобионта синтез в нем полипептидов все время приводил к неизменному выгодному в каталитическом отношении сочетанию аминокислотных остатков. При обычной «беспорядочности» полимеризации поступавших в протобионт из внешней среды аминокислот указанное преимущество быстро терялось, нивелировалось в разраставшемся протобионте.

Таким образом, для дальнейшей прогрессивной эволюции протобионтов очень важным являлось создание такой организации, которая позволяла бы осуществлять синтез полипептидов, уже наделенных некоторым более или менее постоянным расположением аминокислотных остатков, и закрепляла бы постоянно внутримолекулярной структуры во вновь синтезировавшихся полипептидах. Такая организация уже не могла целиком базироваться только на кинетических основаниях, на постоянстве последовательности реакций в цепи обмена и потребовала возникновения принципиально новых пространственных («матричных») механизмов. Исключительно важная роль в этом отношении выпала на долю полинуклеотидов.

Как указывалось выше, в первичном «питательном бульоне» Земли был возможен только «беспорядочный» синтез полинуклео-

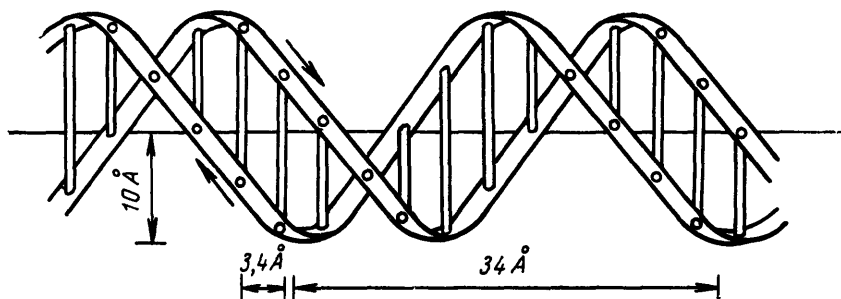


Рис. 12. Структурная модель молекулы ДНК (по Уотсону и Крику)

тидов, наделенных случайным расположением моонуклеотидных остатков в их молекулярной цепи. Но как только эта цепь достигала известной величины, так сейчас же даже «беспорядочно» построенные полинуклеотиды, обладавшие известной степенью полимеризации, вступали во взаимодействие с полипептидами и другими полимерами «питательного бульона» и совместно с ними выделялись из общего раствора в форме коацерватных капель, как это было продемонстрировано нами выше на модельных опытах.

Полинуклеотиды отличаются, однако, от других полимеров следующей замечательной особенностью. Уже более 10 лет тому назад Дж. Уотсон и Ф. Крик, исходя из ряда стерических и химических соображений, показали, что две полинуклеотидные цепочки могут сочетаться между собой в двойную спираль только комплементарно (рис. 12), т. е. так, что то или иное пуриновое или пиримидиновое основание одной цепочки соединяется водородными связями только с иным, с определенным, но не идентичным ему основанием другой цепочки (например, аденин соединяется с тимином или уридином, а гуанин всегда с цитозином) (рис. 13). Это положение было подтверждено экспериментально вначале на простых синтетических полинуклеотидах, целиком составленных только из одинаковых моонуклеотидных остатков. Так, например, было показано, что полиуридиловая кислота комплементарна полинуклеотидной цепочке, не содержащей в себе никаких других оснований кроме аденина (полиадениловой кислоты). В дальнейшем на примере как естественных нуклеиновых кислот (ДНК), так и искусственных полинуклеотидов, построенных из всех четырех оснований, была выяснена та роль, которую комплементарность полинуклеотидных цепей играет в их синтезе, когда последовательность оснований в одной такой цепи определяет собой их последовательность и в другой.

Согласно Г. Шрамму, это явление имеет место и при абиогенном, неферментативном синтезе полинуклеотидов. Так, например, в его опытах при поликонденсации уридинмонофосфата синтез



уридилевой кислоты шел во много раз скорее в присутствии комплементарной ей полиадениловой кислоты и, наоборот, образование уридилевой кислоты ускоряло синтез полиадениловой цепочки.

В простом водном растворе «первичного бульона» такого рода ускоренное образование одного какого-либо определенного полимера могло вызвать только его постоянное накопление в виде своеобразных органических залежей. Даже в том случае, если при этих синтезах происходили какие-либо случайные изменения, например, включения в первоначально однородную цепочку других монопонуклеотидов, эти, так сказать, «мутации» не могли играть какую-либо роль в дальнейшей эволюции органической материи. То обстоятельство, что в полиадениловой цепочке один или несколько остатков аденина заменились на другие основания, не давало этой цепочке никаких преимуществ по сравнению с прежними неизменными цепочками в их дальнейшем «размножении». Поэтому в условиях простого водного раствора не могло происходить никакого отбора отдельных полинуклеотидных молекул.

Совершенно иные отношения создавались при включении этих молекул в целостные системы, содержащие в себе другие полимеры, в частности белковоподобные полипептиды, как это имело место при образовании в «первичном бульоне» коацерватных капель.

В этом случае та или иная последовательность монопонуклеотидов в полинуклеотидной цепи могла влиять на сочетание amino-

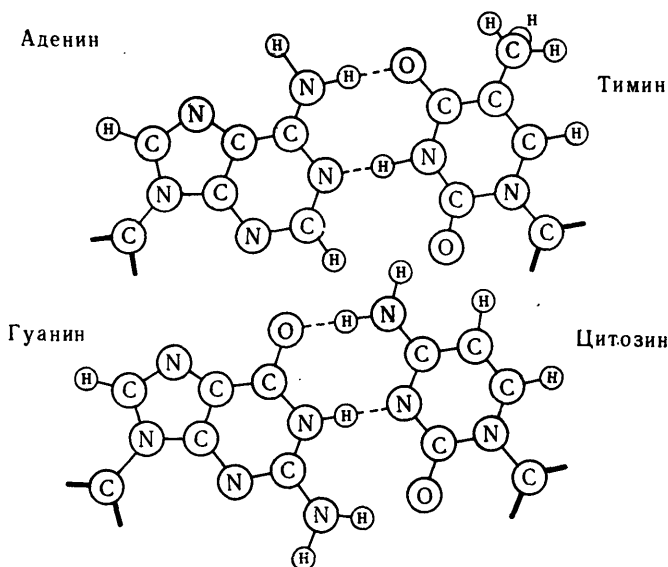


Рис. 13. Образование водородных связей между пуриновыми и пиримидиновыми основаниями

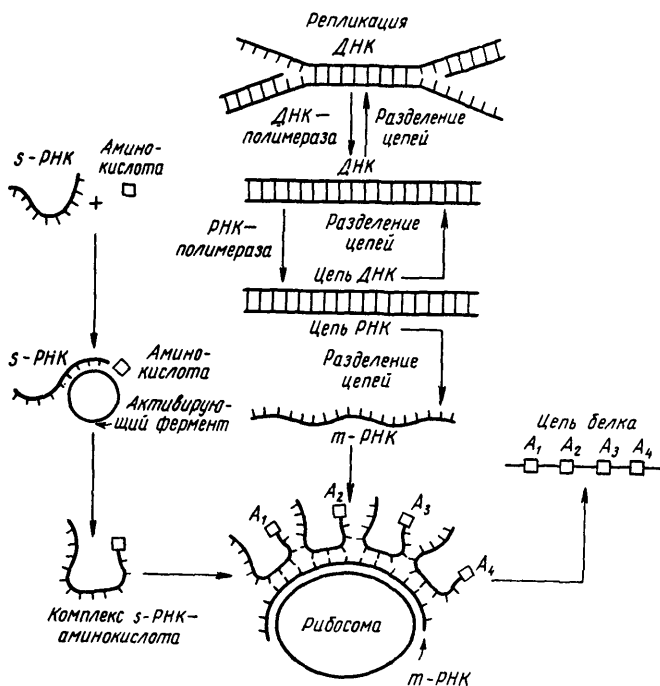


Рис. 14. Схема белкового синтеза (по А. Рич)

кислотных активных групп в образовавшихся в системе полипептидах, а это сочетание оказывало свое действие на организацию примитивного обмена всей данной системы в целом. Если возникавшие таким путем изменения обмена были выгодны в смысле сохранения и роста целостной системы, они сохранялись естественным отбором и закреплялись в данной разрастающейся системе на основе репликаций образующихся полинуклеотидов. В противном случае они исключались из последующей эволюции протобионтов в результате гибели породившей эти изменения системы. Таким образом, собственно отбору подвергалась не сама полинуклеотидная цепь как таковая, а целостная система, в которой она создала известное изменение обмена.

Благодаря тем успехам, которые достигнуты биохимией за последние годы, мы знаем, что в современных организмах синтез белков, наделенных определенной последовательностью аминокислотных остатков в их полипептидной цепи и, в частности, синтез ферментов, осуществляется чрезвычайно сложным и совершенным предсуществующим в любой клетке механизмом, упрощенную схему которого мы даем на рис. 14.

Этот механизм включает в себя около 20 различных специфических ферментов — активаторов аминокислот, приблизительно 20 различных специфических типов растворимой рибонуклеиновой кислоты с низким молекулярным весом (sРНК) (так называемую транспортную РНК) и известного рода матрицу, определяющую последовательность нанизывания аминокислот в белковой цепи. Этими матрицами, по-видимому, служат крупные молекулы информационной мРНК, осуществляющие свою функцию на специфических субклеточных частицах — рибосомах (рис. 15). Сами молекулы мРНК синтезируются в клеточных ядрах под контролем ДНК. Последняя выполняет две функции: во-первых, она обеспечивает воспроизведение самой себя путем репликации при делении клеток, сохраняя во вновь образующихся молекулах присущее исходной молекуле расположение мононуклеотидов в цепи; во-вторых, ДНК обладает способностью строить комплементарные цепи мРНК в соответствии со своей структурой и через нее определять порядок расположения аминокислот при синтезе белка. Кроме названных веществ и химических механизмов, вероятно, требуется еще определенный набор ферментов для синтеза пептидной связи, для

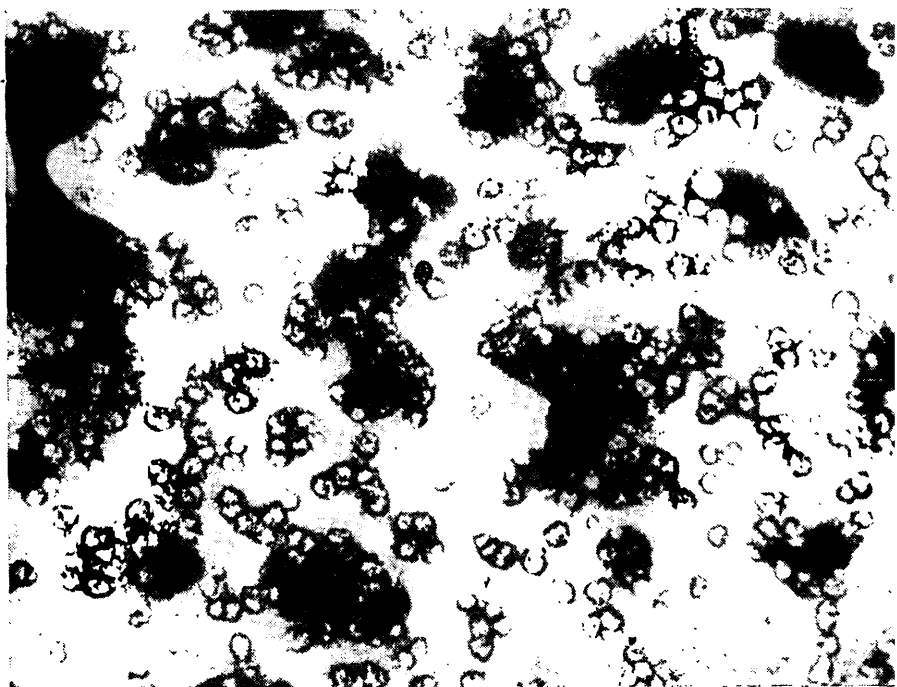


Рис. 15. Рибосомы из бактериальной клетки

снятия готовой молекулы белка с рибосомальной матрицы, а также для реактивации sРНК. Кроме того, на соответствующих этапах синтеза в систему должна поставляться энергия в форме аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ), синтезируемой в митохондриях.

Процесс синтеза белков, вероятно, протекает следующим образом. Сначала аминокислота, активируясь посредством реакции с АТФ, образует аминоациладенилат. Для осуществления этой стадии необходимо присутствие фермента и, по-видимому, для разных аминокислот требуются различные ферменты. Аминоациладенилат, который, очевидно, остается прикрепленным к активирующему ферменту, затем переносится на sРНК. Далее каждая частица, представляющая собой комплекс sРНК и активированной аминокислоты, связывается со специфическим местом на матричной mРНК рибосомы. Таким образом, аминокислоты собираются в полипептидную цепь в определенном порядке, зависящем от расположения мононуклеотидных остатков в полинуклеотидной цепи mРНК. При этом, в принципе, той или иной аминокислоте (или точнее ее комплексу с sРНК) соответствует определенный мононуклеотидный триплет в цепи mРНК, так, например, аспарагиновой кислоте — гуанин, урацил, аденин (ГУА), аланину — цитозин, цитозин, гуанин (ЦЦГ), фенилаланину — урацил, урацил, урацил (УУУ) и т. д.

Совершенно ясно, что такого рода исключительно сложный и совершенный белоксинтезирующий аппарат современных организмов мог сформироваться только в результате очень длительной эволюции предшествовавших систем, устойчивость которых первоначально носила в основном динамический характер и зависела от согласованности совершавшихся в них реакций обмена и взаимодействия с внешней средой. Возникновение пространственных «молекулярно-матричных» аппаратов явилось дополнительной надстройкой, поднявшей эту более древнюю форму организации на новую небывалую высоту совершенства согласованности химических процессов и точности самовоспроизведения системы, но в принципе сохранившей прежний динамический характер устойчивости формирующихся таким образом живых существ.

Б. Коммонер справедливо предостерегает от слишком большого увлечения матричной концепцией самовоспроизводящейся ДНК, указывая, что в отношении биологических систем это неизбежно ведет к преформизму. Даже для современных организмов нельзя всю специфику белкового синтеза целиком сводить только к пространственной организации макромолекул, к матричному копированию. Важную роль в этом процессе играют и кинетические свойства реагирующих систем, а не только структура исходных молекул. Тем более это справедливо для предшествовавших появлению жизни систем. Поэтому возникновение строго упорядоченных полинуклеотидных цепей, пространственных матриц для белкового

синтеза являлось отнюдь не начальной исходной точкой предбиологической эволюции, а ее завершающим высшим этапом.

Очень интересный эскиз такого рода эволюции дал в недавнее время А. Рич в своей посвященной этому вопросу сводной статье. Однако Рич мыслит себе эту эволюцию происходившей целиком лишь на молекулярном уровне, как процесс постепенного усложнения и упорядочивания внутримолекулярной структуры полинуклеотидов и полипептидов на основе их естественного отбора просто в растворе вне каких-либо целостных систем.

Нам в противоположность этому представляется, что, во-первых, взаимодействие даже неупорядоченных по своей структуре полипептидов и полинуклеотидов «первичного бульона» прежде всего должно было обязательно привести к формированию многомолекулярных индивидуальных систем (коацерватов и протобионтов), и, во-вторых, естественному отбору подвергались не отдельные молекулярные структуры, а именно эти индивидуальные динамические системы по признаку соответствия их примитивного метаболизма задаче сохранения и разрастания системы в данных условиях внешней среды.

Исходя из всего изложенного можно было бы (конечно, пока еще очень гипотетически) наметить некоторые последовательные этапы предбиологической эволюции белоксинтезирующего аппарата. На первом этапе этой эволюции растворенные в «первичном бульоне» нуклеотидные мономеры собирались в беспорядочно построенные цепи полинуклеотидов вне зависимости от какого-либо каталитического действия белковоподобных веществ чисто абиогенным путем. Рич, используя результаты опытов А. Корнберга по синтезу АТ-сополимеров в отсутствие затравки и данные по выделению такого рода полимеров из некоторых организмов, высказывает очень интересное предположение, что строение первичных полинуклеотидов могло бы быть гораздо более монотонным, чем в современных нуклеиновых кислотах. Так, например, первичные полинуклеотиды могли бы содержать лишь 2 комплементарных основания — аденин и тимин, которые сравнительно легко получают в абиогенных условиях. Аналогично этому также более монотонными могли бы быть и беспорядочно построенные полипептиды, которые синтезировались в «первичном бульоне» абиогенным путем одновременно с полинуклеотидами, но совершенно независимо от них. Это, в частности, могло быть обусловлено и тем, что не все 20 аминокислот современной белковой молекулы обязательно должны были образоваться абиогенным путем под влиянием ультрафиолетового света или электрических разрядов атмосферы.

Однако, как показали приведенные выше опыты нашей лаборатории, молекулы даже такого рода очень примитивных, монотонного и беспорядочно построенных полимеров аминокислот и мононуклеотидов при их одновременном синтезе в общем растворе, достигнув определенной величины, обязательно объединялись в

многомолекулярные рой и выделялись из раствора в форме коацерватных капель. Образование этих систем весьма способствовало ускорению полимеризации, но и внутри капель эта полимеризация примитивных пептидов и нуклеотидов могла идти совершенно независимо одна от другой. Вначале ей способствовали, а потом и целиком ее определяли возникавшие в каплях и протобионтах сопряженные энергетические реакции. Скорость всех происходивших в системе реакций зависела от поступления в нее примитивных катализаторов и коферментов, тогда как аминокислотные полимеры могли играть лишь незначительную и случайную роль. Также невелика была и роль явления репликации примитивных полинуклеотидов.

На втором этапе начало выявляться значение взаимодействия постепенно усложнявшихся молекул различных полимеров. Даже в современных организмах можно обнаружить синтез полипептидов и специализированных белков, имеющих сравнительно очень простую химическую структуру вне рибосомально-матричного аппарата, но с обязательным участием нуклеозидфосфатов.

Так, например, в некоторых микроорганизмах установлен синтез полипептидов, идущий по схеме: нуклеозидтрифосфат + аминокислоты → нуклеозиддифосфат + пептид + ортофосфат, при этом для каждого из 4 нуклеотидтрифосфатов (АТФ, ГТФ, ЦТФ и УТФ) существует определенная группа аминокислот, которые он может активировать. Таким образом, структура полипептида в известной мере определяется природой участвующего в реакции нуклеозидтрифосфата.

Если в системе, подобной нашему протобионту, участвующий в образовании полимера нуклеотид содержит в своем составе рибозу, то 3'- и 5'-гидроксильные группы используются в процессе полимеризации, однако третья группа, находящаяся в положении 2', остается свободной, и она через эфирную связь может присоединить к себе соответствующую данному нуклеотиду аминокислоту. «Можно предположить, — пишет Рич, — что именно на этой стадии начинается создаваться система, в которой полимеризация молекулы нуклеиновой кислоты оказывается связанной со «сборкой» определенной последовательности аминокислот. После того как благодаря присоединению к соседним нуклеотидам аминокислоты оказались собранными в линейную последовательность, может произойти их полимеризация». Таким образом, легко понять, как последовательность мономеров в полинуклеотиде могла до известной степени определять собой некоторый порядок расположения аминокислотных остатков в синтезировавшемся полипептиде.

Однако именно здесь и начинаются основные трудности для гипотезы, рассматривающей все явление на молекулярном уровне. В этом случае необходимо, чтобы синтезировавшийся указанным путем полипептид в свою очередь влиял на синтез полинуклеотидов, был специфическим катализатором этого процесса. Только

при этом он имел бы известные преимущества с точки зрения предбиологического отбора. В современных организмах это действительно имеет место, но в условиях простого раствора «первичного бульона» такого рода соответствие крайне невероятно, представляет собой какой-то исключительный «счастливый случай». Совершенно иные отношения создаются, если мы будем рассматривать все явления в целостной динамической системе, в разраставшемся и размножавшемся протобионте. В этом случае возникавшая под влиянием полинуклеотида комбинация аминокислотных остатков могла непосредственно и не влиять на полимеризацию нуклеотидов, но она катализировала те или иные реакции, протекавшие в данном протобионте наподобие поступивших в него или синтезированных в нем коферментов. Если ускорение данной реакции в сочетании с другими происходившими в протобионте процессами было выгодно для его существования, протобионт получал преимущество перед другими аналогичными системами в скорости своего роста и размножения. В противоположном случае, если возникший аминокислотный порядок был лишен полезной для протобионта каталитической активности или эта активность уменьшала динамическую устойчивость системы, данная комбинация аминокислот исчезала под действием естественного отбора вместе с породившей ее системой.

Таким образом, отбору собственно подвергались не те или иные способные к репликации полинуклеотиды и даже не возникавшие под их влиянием уже наделенные некоторой последовательностью аминокислотных остатков полипептиды, а целостные системы — протобионты, с примитивным, но более или менее совершенным обменом веществ, соответствующим или не соответствующим данным условиям существования. Роль полинуклеотидов в этом случае состояла в том, что они пространственно закрепляли постоянство синтеза каталитически выгодных аминокислотных комбинаций в разраставшихся и размножавшихся протобионтах, служили стабилизирующим фактором в процессе их эволюции.

На этой основе происходило одновременно совершавшееся постепенное усложнение и усовершенствование как полинуклеотидов, так и полипептидов, — удлинение их цепей, увеличение разнообразия включенных в эти цепи звеньев и установление определенного строгого порядка расположения этих звеньев в полимерных цепях.

Молекулы белковоподобных полимеров, а также управляющих их синтезом полинуклеотидов становились все более упорядоченными, все более приспособленными к тем функциям, которые они несли в эволюционирующих предбиологических и биологических системах. Это положило начало возникновению ферментов, приспособленность которых к их каталитическим функциям все время совершенствовалась в процессе эволюции. Вместе с тем эволюционировали и полинуклеотиды, сложные функции которых в даль-

нейшем подверглись глубокой дифференциации в процессе, представлявшем собой уже третий завершающий этап совершенствования белоксинтезирующего аппарата.

В современных организмах мы имеем два вида нуклеиновых кислот — ДНК и РНК, функции которых глубоко различны, несмотря на большое химическое сходство их молекул. ДНК функционально специализировалась на цикле молекулярной репликации. В связи с отсутствием гидроксильной группы у второго углеродного атома в дезоксирибозе ДНК не способна присоединить к себе аминокислоты и поэтому не участвует непосредственно в синтезе белка. Но, являясь метаболически сравнительно инертной, она обеспечивает относительно высокое постоянство воспроизведения самой себя и передачу путем репликации содержащейся в ее полинуклеотидной цепи генетической информации рибонуклеиновым кислотам. Функция последних непосредственно связана с синтезом белков, с установлением строго определенного порядка расположения аминокислотных остатков в их молекулах.

Однако нужно отметить, что эта функциональная специализация РНК не является абсолютной. В принципе и РНК может нести генетическую информацию, что имеет место, например, в случае РНК-содержащих вирусов.

Поэтому есть основание предполагать, что начальные формы нуклеиновых кислот представляли собой РНК-подобные полимеры, способные осуществлять как хранение и передачу наследственной информации, так и организацию последовательности аминокислот при синтезе белков. Однако разделение этих функций между двумя нуклеиновыми кислотами, из которых одна менее метаболически активная специализировалась на самовоспроизведении, а другая — на непосредственном участии в синтезе белка, явилось весьма прогрессивным шагом в процессе эволюции и поэтому было закреплено естественным отбором.

Понятно, что современные белоксинтезирующие системы и возникающие в результате их действия ферментные белки являются уже конечным результатом сложной конкуренции между многими различными системами, начавшейся еще на очень ранней стадии возникновения жизни. Нужно, в частности, ясно себе представить, что между исходными мало каталитически активными полипептидами и исключительно совершенно построенными современными ферментами в процессе эволюции протобионтов было испробовано и отвергнуто не меньше, а может быть, значительно больше вариантов организации, чем, например, между плавниками акулы и человеческой рукой. Подавляющее число возникавших в процессе эволюции каталитических вариантов уничтожено естественным отбором. Поэтому из современных организмов мы сейчас извлекаем только очень совершенные по своему строению ферменты, хотя при более внимательном изучении вопроса и сейчас можно подметить некоторую эволюцию этих катализаторов.



Еще в большой мере это относится к эволюционному развитию сочетания отдельных ферментативных реакций в общей организации обмена и к постепенному формированию пространственной макроструктуры в современных живых существах, стоящих на различных ступенях эволюционного развития. Основные принципы этой организации в пространстве и во времени были заложены еще в процессе постепенного совершенствования протобионтов, и поэтому они являются общими для всех живых существ.

Однако в дальнейшем эволюционное развитие возникших на этой основе наиболее примитивных организмов пошло различными путями, и мы можем судить об этом развитии, а следовательно, и о его истоках, на основании того огромного фактического материала, который сейчас накоплен современной сравнительной биохимией.

## НАЧАЛЬНЫЙ ПЕРИОД РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ

Если исчисление возраста нашей планеты начинать с того времени, когда она стала формироваться из материала протопланетного облака, то для ровного счета можно принять этот возраст равным примерно 5 миллиардам лет. Следовательно, если бы мы попытались изложить полную историю Земли, то нам пришлось бы для этого написать 10 томов по 500 страниц каждый том, причем каждая страница соответствовала бы периоду в один миллион лет. Английский геолог Марр в свое время указывал, что мы умеем последовательно читать всего только один, последний, десятый том этой истории. Сохранившиеся с начала кембрийского периода окаменевшие остатки животных и растений позволяют нам ясно представить себе непрерывно совершавшийся в течение 500 миллионов лет необратимый процесс последовательного развития органического мира. Сменявшие друг друга на этом длинном пути развития жизни отдельные важнейшие этапы настолько отчетливо представлены в палеонтологической летописи Земли этого периода, что весь процесс в целом может служить надежным хронометром, при помощи которого геологи определяют время возникновения исследуемых ими осадочных пород.

Последовательно перелистывая страницы этого тома, изучая хронологию тех важнейших событий, которыми так богата история развития органического мира за последние 500 миллионов лет, мы можем непосредственно убедиться в неуклонном нарастании темпов этого развития. Сперва оно совершалось относительно медленно и поэтому, например, почти половина разбираемого нами периода потребовалась на то, чтобы растения полностью завоевали сушу, а на берега морей и болот využили земноводные животные, еще сохранившие, однако, свою полную зависимость от воды, в которую они метали икру и которая была им необходима для постоянного смачивания их легко подсыхающей кожи.

Далее развитие наземного мира животных пошло значительно скорее. Но все же потребовалось еще более ста миллионов лет, чтобы на Земле установилось господство рептилий, которые достигли апогея своего развития всего лишь 60—70 миллионов лет тому

назад. Только половина этого времени, 35 последующих миллионов лет, пошло на то, чтобы царство пресмыкающихся сменилось царством птиц и зверей, которые затем приобрели вполне знакомые нам сейчас черты строения всего только каких-либо 5—7 миллионов лет тому назад. И всего лишь одна последняя страничка нашего тома охватывает собою всю историю человечества.

Высокие и все нарастающие темпы развития жизни за указанный период времени и обусловили собой поражающее разнообразие окружающего нас мира высокоразвитых растений и животных. Но начало жизни, конечно, ни в коей мере не совпадает с началом нашего десятого тома. Напротив, уже на самых первых его страницах мы встречаемся с многочисленными многоклеточными водорослями и разнообразными беспозвоночными животными: медузами, червями, иглокожими, моллюсками и трилобитами. Здесь отсутствуют только позвоночные. Однако и перечисленные нами растения и животные являются уже сравнительно очень высокоорганизованными живыми существами, которые могли возникнуть только лишь в результате предшествовавшего длительного развития жизни на Земле.

Еще сравнительно недавно считалось, что палеонтологическая летопись обрывается на кембрии, что остатки организмов, населявших Землю более 500 миллионов лет тому назад, не сохранились до нашего времени, так как включавшие их в себя горные породы подверглись глубокому изменению и метаморфозу, полностью уничтожившему все биогенные структуры. Однако за последнее время удалось установить, что во многих пунктах земного шара, в частности на таких платформах, как, например, Русская, Сибирская или Китайская, ниже слоев с наиболее древними комплексами кембрийских окаменелостей располагаются тесно связанные с ними толщи очень слабо измененных пород, иногда обладающие весьма значительной мощностью. Изучение этих пород началось сравнительно недавно, но уже сейчас удалось обнаружить в них многочисленные окаменелости, сохранившиеся от докембрийского органического мира. Правда, здесь отсутствуют какие-либо ископаемые остатки животных, но растительный мир представлен в указанных породах фрагментами и скоплениями разнообразных ветвящихся и одноклеточных водорослей, в частности синезеленых, а также спорами каких-то других примитивных растений. Таким образом, перед нашими глазами встает предшествовавшая кембрийскому периоду эпоха жизни, получившая недавно название рифейской эры. На основании ряда данных установлено, что продолжительность этой эры превышает продолжительность палеозойской, мезозойской и кайнозойской эр вместе взятых. Она началась примерно более миллиарда лет тому назад и охватывает огромный промежуток времени.

Следовательно, рифейская эра полностью занимает весь девятый том нашей истории развития Земли, а, может быть, и часть преды-

дущего восьмого тома. К сожалению, многие страпицы этих томов запачтительно попорчены временем, многие из них совсем утеряны, порядок других сильно перепутан и искажен. В частности, в ряде случаев пришлось признать, что толщи рифейских горных пород иногда содержат в себе растительные фрагменты и споры значительно более молодого возраста, чем это вытекает из геологических данных. Так, например, даже в более древних, чем рифей, протерозойских отложениях были обнаружены споры, характерные для высокоразвитой растительности каменноугольного периода, отстоящего всего на 250 миллионов лет от нашего времени. Ясно, что эти споры были занесены каким-то образом из вышележащих слоев и они ни в коей мере не могут характеризовать собой жизнь протерозоя. Поэтому приходится с особой осторожностью подходить ко всякого рода случайным, не систематическим находкам отдельных растительных фрагментов в толще рифейских и еще более древних пород. Возраст этих находок далеко не всегда соответствует их местонахождению.

Тем не менее уже сейчас можно дать некоторую хотя бы еще и очень общую и приблизительную характеристику развития жизни в рифейскую эру. Мы не находим здесь того блистательного разнообразия органических форм, которое характерно для современной жизни и которое могло возникнуть только в последующие эпохи. Эволюция жизни протекала в рифейскую эру менее бурными темпами, чем в последовавшие за кембрием периоды. В рифее эта эволюция была направлена на совершенствование внутриклеточной организации и на возникновение многоклеточности.

Однако уже в начале рифейской эры, по-видимому, существовали способные к фотосинтезу, хотя и очень примитивные растения. Как мы сейчас хорошо знаем, фотосинтез требует для своего осуществления наличия очень дифференцированного и весьма совершенного внутриклеточного аппарата, который мог сформироваться только много времени спустя после возникновения жизни, только в результате очень длительной эволюции первичных живых существ. Таким образом, в поисках начала жизни мы должны углубиться в еще более древние периоды существования нашей планеты, в протерозойскую эру. Однако в относящихся к этой эре группе пород мы за исключением единичных, случайных и далеко не всегда надежных находок, не обнаруживаем структурированных остатков жизни и можем судить о ней только на основании косвенных свидетелей, какими являются геохимические материалы, в частности отложения окисного железа, древнейшие известняки, а также графит и докембрийские угли. Но показания этих свидетелей могут истолковываться по-разному. Так, например, окисное железо могло возникнуть не только как следствие образования кислорода при фотосинтезе, но и в результате поглощения растворенными в воде морей закисными солями того кислорода, который получался абиогенно при фотохимическом разложении воды в

верхних слоях атмосферы. Конечно, масштабы этого процесса были не велики, но зато он мог продолжаться в течение очень больших промежутков времени.

Аналогично этому только в некоторых случаях можно на основании распределения изотопов углерода судить о первичном абиогенном или о вторичном происхождении его залежей. Но нет методов, которые позволили бы решить вопрос, образовались ли эти залежи из органических веществ «первичного бульона», из коацерватных капель или из уже сформировавшихся живых существ, т. е. образовались ли они до или после возникновения жизни.

Таким образом, мы еще не имеем в своих руках того непосредственного фактического материала, который позволил бы нам более или менее точно определить время начала жизни. Однако то, неоднократно уже отмечавшееся нами обстоятельство, что эволюция жизни по мере своего развития совершалась во все нарастающих темпах и что, следовательно, начальные этапы этой эволюции требовали для своего осуществления более значительных, чем впоследствии, промежутков времени, заставляет нас принять длительность начального периода развития жизни не меньшей, чем длительность всех последующих эпох вместе взятых.

Исходя из всего сказанного, мы можем (конечно, еще только очень условно) наметить следующий проект оглавления нашей полной истории Земли. Значительное число томов этой истории при этом придется отвести на абиогенный период существования нашей планеты. В течение этого времени совершались многочисленные, спутанные между собой в сложный клубок, весьма несовершенны организованные, а потому и медленно развивающиеся процессы, постепенное усложнение органических веществ, образование их полимеров, формирование коацерватных капель и, наконец, превращение этих последних в первичные живые существа.

На все развитие жизни в этом случае останется не многим более пяти последних томов. При этом в течение значительной части относящегося к этим томам времени (примерно его добрую половину) жизнь на Земле была представлена организмами, по своему внутреннему строению значительно менее совершенными, чем все то, что мы можем сейчас наблюдать в окружающей нас природе. Между первично возникшими из протобионтов организмами и наиболее примитивными живыми существами рифея лежал длинный путь постепенного совершенствования обмена веществ и протоплазменных структур, путь, многочисленными этапами которого были последовательно возникавшие все новые и новые качества, лежащие сейчас в самой основе организации живой материи. Какие бесчисленные и разнообразные химические механизмы, какие бесконечные комбинации реакций обмена, их цепей и циклов должны были возникать за время протяженностью в один или два миллиарда лет, и сколько этих комбинаций и механизмов было отвергнуто и уничтожено естественным отбором не в силу того,

что они противоречили законам физики или химии, а в силу их недостаточной «целесообразности», в силу того, что они были менее, чем другие аналогичные комбинации, приспособлены к выполнению биологических функций, необходимых организмам в данных условиях существования?

Если мы ясно представим себе всю грандиозность этой эволюции, то какими до смешного наивными покажутся нам сейчас те, еще так недавно имевшие место, безнадежные попытки искусственно воспроизвести самозарождение жизни в гниющих отварах и настоях органических веществ. Путь, который прошла природа от первичных организмов до наиболее примитивных бактерий или водорослей, ничуть не короче и не проще того пути, который пролегает от амебы до человека. Но, конечно, никто сейчас не рискнет поставить перед собой задачу создать человека из груды одноклеточных. Может быть, говоря о синтезе жизни, и нам сейчас нужно думать не о построении современной, способной к дыханию или фотосинтезу клетки, которую мы обычно изучаем, а об искусственном воспроизведении только еще несравненно менее сложных систем, но все же уже обладающих самыми первоначальными признаками жизни, — способностью хотя бы к относительно очень примитивному обмену веществ, обеспечивающему им, однако, способность к постоянному самосохранению и самовоспроизведению в определенных условиях окружающей среды. Ясно, что возможный облик таких систем мы можем себе представить только на основании изучения возникновения и последующего развития жизни. Поэтому для понимания сущности жизни первоначальный период ее развития имеет особо важное значение, так как именно в это время складывались основные присущие всем живым существам свойства.

Но на основании каких данных мы можем подойти к изучению этого периода в истории эволюции жизни? Ведь, как мы указывали выше, от этого времени не сохранилось никаких безупречных окаменелостей. А если бы даже такого рода окаменелости и были найдены, они еще мало что-либо нам дали, так как в основном начало эволюции жизни было связано не с изменением внешнего вида примитивных организмов, а с совершенствованием их обмена веществ и тончайшей внутренней структуры живых тел.

Выше мы судили о более древних, предшествовавших возникновению жизни периодах эволюции материи, исходя из уверенности в строгом постоянстве, в неизменности химических и физических законов. Когда в наших лабораториях при определенных условиях метан, аммиак, водород и вода, реагируя между собой, образуют аминокислоты, то мы уверены, что такие же соединения должны были возникать и на поверхности безжизненной Земли миллиарды лет тому назад, если в это время в атмосфере нашей планеты создавались условия, аналогичные тем, которые мы сейчас искусственно воспроизводим. Однако с появлением жизни одних

только физических и химических законов оказывается уже недостаточно для определения путей дальнейшей эволюции материи. Понимание этих путей может быть теперь осуществлено лишь на основе возникших вместе с жизнью новых биологических закономерностей.

Всякое необходимое для жизни звено обмена с чисто химической точки зрения может быть реализовано очень большим числом вариаций тех или иных сочетаний химических процессов без того, чтобы они сколько-либо противоречили законам физики и химии. Но в процессе развития жизни из всех этих многочисленных химических возможностей естественный отбор сохранил для дальнейшего развития только некоторые единичные комбинации реакций, которые затем стали передаваться из рода в род, из поколения в поколение. Далеко не всегда сейчас мы можем даже понять, почему эта участь выпала на долю именно тех, а не иных сочетаний и химических механизмов, так как при чисто химическом подходе всегда можно себе представить и другие равноценные им комбинации. По-видимому, здесь все дело определяется какой-то исторически складывающейся необходимостью, какой-то специфически биологической приспособленностью. Однако очень важно то, что дальнейшее использование именно этих отобранных биологическим путем, а не каких-либо иных химически возможных сочетаний и механизмов становится настолько же обязательным для всего последующего развития живого мира, как и постоянство химических реакций или физических процессов для мира неорганического.

Сейчас мы находим в определенных звеньях обмена веществ такие сочетания реакций, которые являются общими для всех современных организмов без исключения. Следовательно, эти сочетания, возникшие в результате действия естественного отбора, выделенные им когда-то из необозримого множества других химически возможных комбинаций, существовали еще тогда, когда «древо жизни» не разделилось на свои многочисленные независимо друг от друга развивающиеся ветви, и значит сейчас эти звенья обмена реализуются путем тех же химических сочетаний, как и многие сотни миллионов лет тому назад.

Как мы увидим из дальнейшего изложения, указанное постоянство биологической организации не имеет ничего общего с той статической неизменностью «часового механизма» или «аперриодического кристалла», каким пытался наделить живые существа Шредингер. Динамические основы этого постоянства, его связь с поточным характером жизненной организации совершенно очевидна. Однако вместе с тем здесь в особенности нужно подчеркнуть то, что это постоянство не может быть определено только общими законами химической кинетики или термодинамики. Оно отражает такую форму организации, которая могла исторически сложиться в процессе развития живой материи.

Таким образом, отмеченное нами свойство живых тел носит характер специфически биологической закономерности. Признание этой закономерности позволяет нам, основываясь на углубленном сравнительно-биохимическом анализе обмена веществ у современных организмов, судить о путях эволюции живого мира, происходившей многие сотни миллионов лет назад, аналогично тому, как, используя общие химические законы, мы стремимся познать предшествовавшие появлению жизни процессы развития органической материи.

Не подлежит, конечно, сомнению, что определенные наиболее древние сочетания химических реакций обмена, возникшие у самых истоков жизни, в процессе ее дальнейшей эволюции многократно дополнялись, усложнялись и совершенствовались, в особенности в связи с изменением тех внешних условий, с которыми организмы находились в постоянном взаимодействии. При этом в обособившихся уже друг от друга группах организмов эти изменения естественно совершались по-разному. Поэтому так же, как и гораздо более поздняя эволюция морфологических форм высокоорганизованных растений и животных, эволюция обмена веществ не совершалась по одной прямой линии. Она шла извилистыми путями, которые многократно расходились между собой, разветвлялись, образуя сложное «дерево» различных типов обмена веществ. Многие ветви этого «дерева» уже давно отсохли и исчезли, не сохранив после себя никаких следов, другие, напротив, достигли нашего времени, но существовавшая когда-то между ними связь уже давно фактически утеряна и может быть понята только на основании очень углубленного анализа явлений.

Все это создает довольно сложную и запутанную картину первичной эволюции жизни. Эта картина еще очень несовершенна, в особенности в связи с тем, что относящийся сюда фактический материал начал исследоваться еще сравнительно недавно, и даже то, что уже добыто в этом отношении эволюционной биохимией, еще недостаточно полно осознано. Однако, как показывает сравнительное изучение процессов биологического образования белков и нуклеиновых кислот, химизма брожения, дыхания, хемотрофического синтеза и других жизненных явлений у различных микробов и у высших растений и животных, возникавшие в процессе эволюции все новые и новые сочетания биохимических реакций далеко не всегда полностью подменяли собой старые звенья обмена, а обычно включали их в себя, лишь дополняя вновь сформировавшимися звеньями. Очень часто вновь возникшие сочетания реакций являлись только как бы добавочными «надстройками» на существовавшие ранее внутренние химические механизмы живых тел. На некоторых участках обмена у ряда организмов мы даже можем наблюдать наличие двух параллельных путей химических превращений, из которых один, более новый, широко используется в обмене, а второй, более старый, находится как бы в резерве,



Но он сохраняется неповрежденным, и поэтому обладающий им организм может иногда, при коренном изменении условий существования, легко вернуться к этому пути.

Некоторые относительно простые и малоразвитые сочетания реакций обмена являются одними и теми же положительно у всех современных живых существ. Однако уже более сложные комбинации этих сочетаний могут варьировать, в той или иной мере отличаться у различных больших биологических групп, сохраняя, однако, общие универсальные основы. Наряду с этим мы можем констатировать такие химические механизмы, которые свойственны и используются только отдельными ограниченными группами живых существ, тогда как другие группы ими не обладают.

Это до известной степени позволяет нам разбираться в сложном лабиринте многократно разветвлявшихся путей биохимической эволюции, в некоторых случаях даже устанавливать время или хотя бы последовательность возникновения тех или иных отдельных звеньев и целых цепей или циклов в общей сложной сети реакций обмена. Если, например, мы обнаруживаем, что данная система биохимических реакций обмена характерна только для определенной, более или менее ограниченной группы организмов и отсутствует у всех остальных живых существ, если в общем обмене данного организма она является лишь дополнением, а в основе химизма того жизненного явления, в котором она участвует, лежит более универсальный механизм, если, наконец, в некоторых случаях при известных воздействиях и условиях она может быть устранена и при этом процесс обмена пойдет по новому пути, не приводя к обязательной гибели организма, то мы вправе рассматривать такую систему как относительно молодую, возникшую в процессе филогенетического развития лишь на какой-то более или менее поздней ступени этого развития. Напротив, если в процессе сравнительного изучения обмена у различных организмов мы постоянно встречаем одни и те же сочетания реакций и механизмы обмена, универсальные для всех живых существ, мы вправе рассматривать эти системы и механизмы как наиболее древние, лежащие в самой основе организации жизненного «древа».

Идя указанным путем, стремясь подметить в громадном разнообразии систем обмена у различных организмов черты сходства, черты организации, наиболее общие всем живым существам, а поэтому и наиболее древние, мы можем прежде всего установить два кардинальных положения.

Во-первых, в основе обмена всех современных организмов лежат системы, специально приспособленные к использованию готовых органических веществ как исходного строительного материала для процессов биосинтеза и как непосредственного источника необходимой для жизни энергии, хотя теоретически мы можем себе представить и многочисленные совершенно иные пути обмена.

Во-вторых, у всех современных организмов в основе биохимических систем, осуществляющих получение энергии из органических веществ, лежат механизмы анаэробного разложения этих веществ, хотя при наличии в настоящее время в окружающей нас атмосфере свободного кислорода могло бы вполне рационально осуществляться и их непосредственное окисление.

Самоочевидным и общеизвестным является тот факт, что подавляющее большинство населяющих сейчас нашу планету биологических видов вообще может существовать только при их постоянном снабжении готовыми органическими веществами. Сюда относятся все, как высшие, так и низшие животные, в том числе и большинство Protozoa, громадное большинство бактерий и все виды грибов. Уже один этот факт чрезвычайно показателен. Вряд ли можно представлять себе эволюцию всех указанных живых существ целиком в духе бэтсоновского упрощения как полную потерю свойственной им когда-то способности к автотрофному питанию. Этому противоречит и углубленное биохимическое исследование всей системы обмена у этих организмов. Мы не находим здесь даже следов, рудиментарных остатков тех специфических ферментных комплексов и сочетаний реакций, которые необходимы для осуществления автотрофного образа жизни, и, наоборот, в основе обмена автотрофов всегда лежат те же внутренние химические механизмы, что и у всех других организмов, способных существовать только за счет питания органическими веществами, а специфические автотрофные механизмы лишь надстраиваются на этой основе.

Именно такого рода организация обмена позволяет автотрофам при известных условиях очень легко переходить к гетеротрофному образу жизни, к всемерному питанию экзогенными органическими веществами.

Это особенно просто можно показать на примере более низкоорганизованных фотоавтотрофов — водорослей — как в природных условиях, так и в лаборатории. Такого рода опытами уже давно было установлено, что при внесении органических веществ в стерильные культуры водорослей происходит непосредственное усвоение ими этих веществ. Оно может совершаться и параллельно с процессом фотосинтеза, но в некоторых случаях этот последний процесс можно совершенно выключить, и водоросли при этом переходят полностью к сапрофитному образу жизни.

Очень пышно в этих условиях разрастаются синезеленые водоросли, например *Nostoc*, диатомеи, а также такие зеленые водоросли, как, например, *Spirogira*. Многие виды синезеленых и других водорослей, по-видимому, и в природных условиях широко используют для своего непосредственного питания органические вещества загрязненных водоемов. На это наглядно указывает самый факт их особенно пышного развития в сточных водах и в других подобных, богатых органическими веществами местах.

Гетеротрофные основы питания мы обнаруживаем не только у водорослей, но и у высших растений, хотя в них фотосинтетический аппарат достиг уже вершины своего развития. Однако в высших растениях им обладают только хлорофиллоносные клетки. Все же остальные бесцветные ткани целиком строят свой обмен на основе обычного для всех остальных живых существ использования органических веществ, поступающих к ним из фотосинтезирующих органов. В частности, на такой же обмен переходят и листья, когда они лишены света.

Таким образом, обмен всего высшего растения в целом базируется на гетеротрофном механизме питания органическими веществами, но в зеленых тканях к этому механизму присоединены добавочные специфические надстройки, задача которых состоит в снабжении всего организма готовыми органическими веществами. Если доставлять растению эти вещества тем или иным путем экзогенно, то оно может существовать и без фотосинтетической надстройки, что наблюдается и в нормальных природных условиях, в частности при прорастании семян. Это можно показать и искусственно, например на культурах растительных тканей или выращивая в темноте вполне взрослое растение сахарной свеклы из корня урожая первого года. В этих случаях все высшее растение или его отдельные ткани живут при полном исключении деятельности фотосинтетического автотрофного аппарата, на основе питания готовыми органическими веществами. Но стоит нарушить хотя бы только одно звено гетеротрофного обмена (например, внесением специфического ингибитора), и вся жизнедеятельность растения прекращается, оно погибает.

Отсюда совершенно ясно, что в основе жизненного процесса фитоавтотрофов лежит первичная древняя форма обмена, основанная на использовании готовых органических веществ, а способность к фотосинтезу возникла в них позднее как добавочная надстройка на прежний гетеротрофный механизм обмена веществ.

То же самое можно сказать и о более узкой группе автотрофных организмов, о хемоавтотрофах, хотя с первого взгляда может показаться, что здесь дело обстоит несколько сложнее. Еще со времени С. Виноградского, открывшего эти организмы, они принимались за первично появившиеся на Земле живые существа, наделенные наиболее примитивным обменом. Основанием для такого мнения являлось господствовавшее в указанное время убеждение, что в природных условиях органические вещества могут возникать только через посредство организмов биогенным путем, и поэтому первично появившиеся на Земле организмы будто бы должны были обладать способностью существовать в отсутствие органического питания на чисто минеральных средах. Именно такими живыми существами и являются хемоавтотрофы, которые могут сами синтезировать органические вещества, используя одну только углекислоту как источник углерода и получая необходи-

мую им энергию путем окисления восстановленных неорганических веществ, таких, как аммиак, сероводород, закисное железо или молекулярный водород.

Однако сейчас мы знаем, что в процессе эволюции нашей планеты органические вещества возникли на ее поверхности абиогенным путем задолго до появления первичных организмов, в силу чего обязательность автотрофии этих последних уже перестала представляться такой безусловной. Вместе с тем чем дальше продвигалось вперед изучение обмена веществ у различных хемоавтотрофов, тем все более становилось ясным, что этот обмен несколько не проще, а, напротив, значительно сложнее, чем у родственных им гетеротрофных организмов. Недавно, в частности, было показано, что и в основе обмена хемоавтотрофов лежат обычные для всего остального живого мира системы реакций разложения и синтеза органических соединений, а процессы окисления неорганических веществ лишь дополнительно усложняют эти системы. Поэтому подавляющее большинство хемоавтотрофов так же, как и фотоавтотрофы, легко могут переходить на органическое питание и только некоторые из них являются «строгими» хемоавтотрофами, неспособными в силу каких-то плохо еще изученных причин усваивать органические вещества внешней среды. Тем не менее и эти «строгие» хемоавтотрофы, как, например, *Thiobacillus thiooxidans* обладают способностью разлагать в процессе своего метаболизма внутриклеточные запасы полисахаридов, причем превращение этих последних протекает на основании того же ферментного аппарата, тех же систем реакций, что и у гетеротрофов.

Таким образом, в основе обмена всех автотрофов лежит биохимический аппарат превращения органических веществ. Он является наиболее примитивным и общим, а следовательно, и наиболее первичным, в то время как фотосинтетические и хемосинтетические аппараты накладываются на него как дополнительные, усложняющие, вторичные, а следовательно, и более поздние надстройки.

Аналогично изложенному и первичность анаэробного способа энергетического обмена также легко может быть установлена на основании углубленного биохимического анализа процессов, совершающихся во всех группах как низших, так и высших современных организмов. Правда, большинство из этих организмов ведут сейчас аэробный образ жизни, и лишь очень ограниченное число сравнительно примитивных современных живых существ совершенно не нуждается в свободном кислороде или длительно может существовать в отсутствие этого газа. Такого рода положение вполне понятно. Дыхание является несравненно более рациональным энергетическим процессом, чем анаэробный обмен. Поэтому, как только в атмосфере Земли появился свободный кислород, организмы в процессе эволюции должны были широко приспособиться к аэробному образу жизни. И тем не менее, в ос-

нове энергетического обмена всех без исключения организмов лежат одни и те же поразительно сходные между собой цепи несвязанных с потреблением свободного кислорода реакций, те самые довольно сложные сочетания ферментативных процессов, которыми обладают также и все современные анаэробы. Специфические для аэробов реакции окисления свободным кислородом только дополняют указанный общий анаэробный механизм, причем в противоположность этому последнему окислительные «надстройки» у различных групп современных организмов могут существенно различаться между собой таким образом, например, что характерные для растений окислительные ферменты мы не обнаруживаем не только у анаэробов, но и у способных к дыханию животных, где действуют свои аэробные механизмы.

Такого рода положение вещей было бы совершенно непонятно, если бы жизнь возникла в условиях окислительной атмосферы, при наличии свободного кислорода. В этих условиях первичными, а следовательно и наиболее общими для всего живого, должны были бы быть аэробные механизмы, а механизмы «жизни без кислорода» — брожение или гликолиз — могли быть свойственны только анаэробам, возникшим на какой-то позднейшей стадии эволюции в силу регрессивной потери ими первичных дыхательных механизмов.

В действительности, как мы видели, дело обстоит как раз наоборот. В основе «ствола» «жизненного дерева» лежат сочетания анаэробных реакций, а дыхательные механизмы причисляются к ним позднее, только после разделения «ствола» на отдельные «ветви».

Эти данные эволюционно-биохимического анализа являются, пожалуй, одним из наиболее убедительных доказательств того, что жизнь возникла в условиях восстановительной атмосферы и гидросферы Земли. Точно так же и приведенные выше данные о гетеротрофных основах питания убеждают нас в том, что исходным источником энергии и строительных материалов для первичных живых существ служили абиогенно возникшие органические вещества окружающей организмы внешней среды.

Итак, эволюционно-биохимические исследования ныне живущих организмов до известной степени позволяют нам представить принципы организации давно уже исчезнувших с лица Земли первичных живых существ, которые, конечно, обладали еще гораздо более примитивным обменом веществ, чем любой из современных микробов, и в этом отношении в значительной мере приближались к нашим гипотетическим протобионтам. Как и эти последние, первичные организмы являлись гетеротрофами и анаэробами, но они строили свой каталитический аппарат на основе последовательного упорядочивания внутримолекулярного строения полипептидов и способных к репликации нуклеотидов, благодаря которым каталитически выгодное расположение аминокислотных остатков

фикси́ровалось при дальнейшем белковом синтезе в процессе роста и размножения организмов. Все время совершенствовавшийся на этой основе набор ферментов позволял обладающим им первичным организмам сочетать в своем обмене уже большее число звеньев, создавать длинные цепи хорошо согласованных между собой реакций, что значительно рационализировало использование веществ окружающей среды, способствовало более быстрому росту и размножению.

Два принципа совершенствования лежали в основе всей последующей биологической эволюции. Первый принцип касался энергетической стороны дела. На основании изучения термодинамики открытых систем И. Пригожин пришел к убеждению, что только ту из этих систем нужно признать наиболее совершенной, где происходит наименьшее нарастание энтропии. Поэтому он считает, что в процессе направленной эволюции биологических систем их энтропия должна постепенно уменьшаться по мере усложнения и усовершенствования. В недавнее время Т. Мацунойа дал интересное уравнение рассеяния энергии биологической системы как критерия совершенства ее метаболической организации. В отдельных случаях этот критерий совпадает с оценкой совершенства энергетической организации системы на основании определения ее коэффициента полезного действия, но первый критерий является значительно более общим. Мацунойа доказывает, что, согласно принятому им критерию, прогрессивная эволюция метаболизма обязательно должна была идти в сторону усложнения путей реакций и увеличения количества реакционных звеньев в цепи обмена веществ.

С этим выводом совпадает и второй из указанных нами принципов, относящийся к эволюции организации синтетических процессов. Для прогрессивной эволюции исходных систем основной интерес представляло не случайное поступление какого-либо соединения из внешней среды, а появление в системе определенной согласованности реакций, обуславливающей постоянный синтез этого соединения при непрерывном взаимодействии системы с внешней средой.

Большое сходство химического состава первичного организма с окружающей средой определялось (как это мы видели выше) не сложностью и специфичностью этой последней, а, наоборот, простотой организации первичного живого существа. Чем менее сложными и специфичными были основные ингредиенты исходной биологической системы, чем больше они по своей химической природе приближались к тем соединениям, которыми изобилует «первичный питательный бульон», тем менее многозвенными должны были быть цепи реакций, приводящих к их синтезу в системе, тем элементарнее была организация этой системы, но тем больше была зависимость этой системы от внешней среды. Понятно, что отбор первичных организмов был направлен на ослабление

этой зависимости, всегда угрожающей организму гибелью, на такую организацию обмена, при которой могли постоянно создаваться все более и более сложные и специфически приспособленные к выполнению определенных биологических функций соединения из разнообразных неспецифических веществ внешней среды. Для этого указанные вещества прежде всего должны были быть «обезличены», разложены на сравнительно простые и однообразные фрагменты, из которых стандартными методами, но уже в сложной многозвенной цепи превращений могли образовываться любые специфические ингредиенты системы.

У современных, прошедших длинный путь развития организмов мы и находим именно такую форму организации конструктивного обмена. Здесь исходными веществами для синтеза всех сложных ингредиентов протоплазмы служат очень простые, низкомолекулярные соединения, такие, как аммиак, уксусная кислота, гликокол, янтарная кислота, кетокислоты и т. д. Эти соединения возникают как фрагменты распадающихся в деструктивном обмене поступающих из внешней среды органических источников питания. Поэтому в современном обмене конструктивная и деструктивная части обмена теснейшим образом связаны между собой, составляют всего лишь две стороны единого процесса.

Но для такой организации обмена необходима очень сложная, многозвенная сетка реакций, в которых громадное число отдельных химических актов исключительно точно и строго постоянно согласованы между собой во времени. В направлении развития и совершенствования такой многозвенной сетки и происходила прогрессивная эволюция исходных организмов.

Присущие протобионтам сочетания окисдо-редукции, реакций сопряжения и полимеризации, в процессе последующей эволюции многократно дополнялись и усложнялись все новыми и новыми сочетаниями и механизмами. Поэтому в современных организмах мы обнаруживаем исходные простейшие реакции только как составные элементы общей сетки обмена, лишь как отдельные, хотя и очень значимые звенья длинных реакционных цепей и циклов. Сравнительное изучение организации этих последних у различных представителей живого мира дает нам очень много для понимания развития жизни в еще очень отдаленные эпохи ее существования.

Для подавляющего большинства современных организмов главным источником углеродного питания и основой для энергетического обмена служат те или иные углеводы, поступающие в организм из внешней среды или синтезируемые им самим. Трудно сказать, лежала ли именно эта форма обмена в самом основании неразветвленного еще ствола «жизненного древа» или она являлась только его очень ранним и главным ответвлением.

На некоторое сомнение в первичности монополии углеводного питания наводят, в частности, исследования обмена у ряда микро-

организмов, выделенных из почв нефтеносных районов. Эти живые существа неспособны усваивать сахара, и в качестве единственного источника углерода и энергии им служат углеводороды нефти и их ближайшие производные, как, например, парафины, фенолы, толуол, салициловая кислота и т. д. К сожалению, нет безупречных данных, которые позволили бы нам с уверенностью сказать, являются ли эти организмы какими-то непосредственными дошедшими до нас отпрысками «центрального ствола древа жизни», или их своеобразная форма обмена возникла вторично. И в том и в другом случае очень показательно то, что основные общие всему живому миру передатчики водорода в окислительно-восстановительных реакциях и «сопрягающие» энергетические механизмы присущи и им.

Но как бы то ни было, можно все же считать, что основной ветвью «жизненного древа», получившей в процессе дальнейшей эволюции жизни почти монопольное развитие, была углеводная ветвь обмена веществ. Очевидно, что уже у самого основания этой ветви сформировалось определенное весьма сложное сочетание реакций, многозвенная цепь химических превращений, присущая всем ныне живущим даже наиболее примитивным организмам, так сказать, обнаруживаемая на всех даже наибольших глубинах биологической эволюции, которых только может достигать наш современный сравнительно-биохимический лот. Это изображенная на рис. 16 цепь реакций превращения глюкозы в пируват. Она состоит из 10 основных реакций, скорости которых так согласованы между собой, что они сменяют друг друга в строго определенной последовательности.

Главное место в этой цепи занимают уже хорошо знакомые нам по модельным опытам с коацерватами реакции переноса водорода и «аккумуляции» энергии, осуществляемые при участии НАД и АТФ. Но в отличие от наших моделей и протобионтов у организмов (даже наиболее примитивных) эти основные звенья цепи дополнены новыми реакциями, связанными прежде всего с весьма важной подготовкой субстрата к его окислительно-восстановительному превращению. Эта подготовка, с одной стороны, сводится к подъему молекулы сахара на более высокий энергетический уровень, что достигается путем ее фосфорилирования при помощи АТФ, а с другой — к разложению частицы полученного таким образом гексозодифосфата на две молекулы триозофосфата. Такого рода усложнение цепи является значительным шагом вперед по пути рационализации энергетического обмена. Интересно отметить, что этот лежащий в основе биологического обмена древний порядок превращения веществ не требует для своего осуществления какой-либо надмолекулярной пространственной организации, каких-либо протоплазменных структур, а может быть реализован и просто в гомогенном растворе, прообразом которого является выжатый еще Бухнером дрожжевой сок.



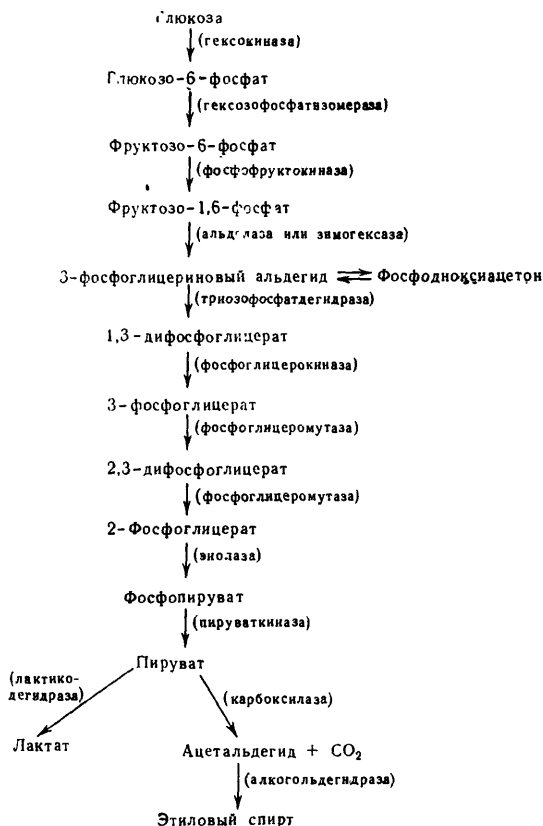


Рис. 16. Схема спиртового и молочнокислого брожений

Таким образом, здесь организация обмена в основном базируется лишь на согласованности отдельных входящих в цепь реакций во времени, хотя нужное для этого точное сочетание их скоростей уже требует для своего осуществления участия таких совершенных и специфических катализаторов, какими могли являться только ферменты.

Указанная цепь реакций, ведущих к превращению глюкозы в пируват, по-видимому, обладала очень большим биологическим совершенством, потому что, сформировавшись еще на сравнительно ранних этапах существования жизни (может быть, около 2 миллиардов лет тому назад), она прошла через все развитие живой материи и сохранилась не только у примитивных микробов, но и в обмене современных высших растений и животных.

При этом особенно универсальными являются начальные звенья цепи, которые совершенно одинаковы для всего живого мира,

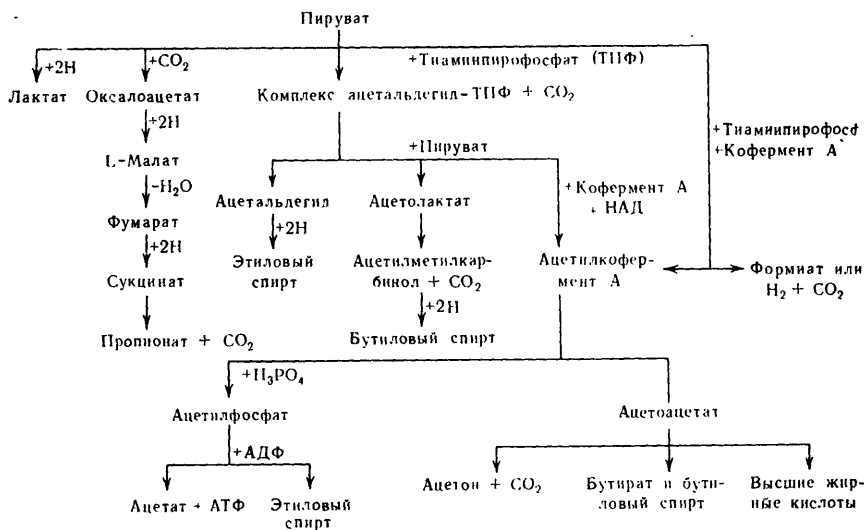


Рис. 17. Главные реакции пирувата в различных типах бактериального брожения

и только в последнем звене происходит разветвление общего пути, приводящее к превращению пировиноградной кислоты, с одной стороны, в спирт и  $\text{CO}_2$  (у растений), а с другой — в молочную кислоту (у животных).

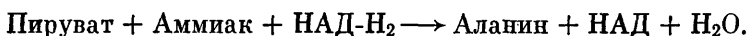
Эти два типа анаэробного распада углеводов являлись «столбовыми дорогами» в эволюционном развитии деструктивного обмена у основных ветвей «жизненного дерева». Но, конечно, уже в самом процессе их формирования должны были возникать и другие многочисленные более или менее совершенные варианты обмена. Многие из них должны были быть полностью отвергнуты естественным отбором и безвозвратно утеряны, другие, напротив, сохранились, но дошли до нашего времени только как сравнительно тонкие отпрыски, берущие свое начало от основных ветвей «жизненного дерева». Поэтому сейчас мы обнаруживаем большое число разнообразных типов анаэробных брожений, но при этом каждый из этих типов свойствен только относительно очень ограниченной группе низших организмов. В подавляющем большинстве случаев и здесь начальные звенья реакционных цепей вполне идентичны тому, что мы имеем при спиртовом или молочнокислом брожении, и только после образования пировиноградной кислоты происходит расхождение путей. Это с несомненностью показывает, что все эти брожения имеют одно общее происхождение, что все они возникли от одного общего ствола.

На рис. 17 дана схема тех расхождений реакционных путей у различных типов анаэробного брожения, которая начинается от

пировиноградной кислоты (пирувата), образовавшейся в результате спиртового брожения.

Рассмотрение приведенной схемы показывает, что в зависимости от типа брожения, кроме спирта,  $\text{CO}_2$  и молочной кислоты, могут образовываться и иные разнообразные продукты брожения, в частности муравьиная, уксусная, пропионовая, янтарная, масляная и другие высшие жирные кислоты, этиловый, пропиловый и бутиловый спирты, ацетилметилкарбинол, ацетон, газообразный водород и т. д. При этом характерно то, что это разнообразие достигается включением очень небольшого числа «дополнительных» реакций и с использованием всегда почти одних и тех же каталитических механизмов. Все дело сводится только к варьированию различных комбинаций одних и тех же индивидуальных химических актов.

Конечно, как спиртовое или молочнокислородное, так и другие приведенные нами анаэробные брожения нельзя рассматривать только как какие-то изолированные деструктивные процессы. Все они теснейшим образом связаны с синтетическими реакциями конструктивного обмена, поставляя для них энергию и непосредственный строительный материал. Так, например, занимающая во всех типах брожения ключевую позицию пировиноградная кислота легко может за счет аммиака и переносимого пиридиннуклеотидом водорода превращаться в одну из важнейших аминокислот — аламин — согласно следующему уравнению:



То же можно сказать и о других кетокислотах. Возникающие в качестве промежуточных продуктов брожения фрагменты молекул могут конденсироваться в длинные открытые цепи, в замкнутые ароматические и гетероциклические молекулы при помощи  $\text{CoA}$  и т. д.

При этом чем лучше согласованы между собой во времени отдельные реакции данного типа обмена, тем меньшее количество энергии рассеивается, тем больший процент потребляемых питательных веществ идет на построение ингредиентов системы и тем в конечном итоге она оказывается более совершенной биологически и более перспективной в эволюционном отношении.

Однако приведенные нами очень родственные между собой пути обмена не являлись, конечно, единственно возможными системами реакций в восстановительных условиях атмосферы и гидросферы разбираемого нами периода развития жизни на Земле. В современных организмах можно обнаружить и другие альтернативные пути анаэробных превращений органических веществ. Г. Кребс и Г. Корнберг считают, что одним из этих путей являлся пентозофосфатный цикл, схему которого, заимствованную из их книги, мы даем на рис. 18.

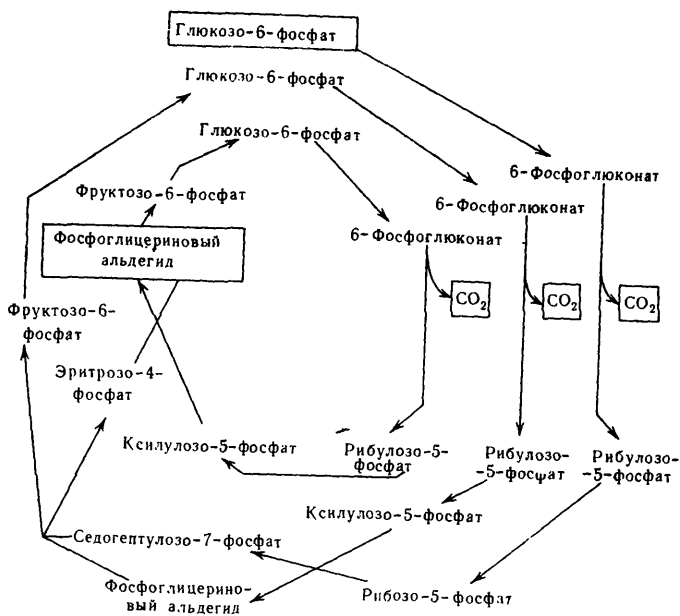


Рис. 18. Схема пентозофосфатного цикла

В этом цикле в противоположность вышеописанным формам брожения не происходит разложения молекулы фосфорилированного сахара на две молекулы триозофосфата, а сразу после образования глюкозо-6-фосфата он подвергается анаэробному окислению, и от полученной таким образом фосфоглюконовой кислоты отщепляется  $\text{CO}_2$ , в результате чего возникают фосфопроизводные пентоз. В частности, таким путем образуется очень важная для построения нуклеотидов и нуклеиновых кислот рибоза.

Пентозофосфатный цикл является гораздо менее универсальной формой углеводного обмена, чем спиртовое или молочнокислое брожение.

Лишь у немногих микроорганизмов этот цикл — главный путь расщепления углеводов, у большинства он только дополняет обычные формы брожения. При этом, как показывают опыты с меченой глюкозой, только небольшая часть сахара расщепляется по пути пентозофосфатного цикла и, по-видимому, его главная роль состоит в образовании рибозы.

Можно думать, что пентозофосфатный цикл возник уже после того, как сформировались основные типы брожения. «Весьма вероятно, — пишут по этому поводу Кребс и Корнберг, — что наиболее древние организмы не нуждались в нем. Эти организмы могли использовать пентозы, имевшиеся в пзобилии в окружающей их

среде. Только тогда, когда содержание пентоз значительно понизилось, в обмене веществ организмов сформировался пентозофосфатный цикл». На его более позднее формирование указывает и то обстоятельство, что цикл, наряду с некоторыми вновь возникшими реакциями, включает в себя и основные реакции брожения. Вместе с тем для дальнейшего изложения очень важно отметить, что в пентозофосфатном цикле появляются реакции, которым принадлежит выдающееся значение в процессах фотосинтеза.

Многочисленные приведенные нами формы обмена характеризуют собой разнообразие тех путей, которыми шла эволюция организмов еще при отсутствии свободного кислорода в окружающей среде, но при наличии в ней готовых органических веществ, т. е. в анаэробных и гетеротрофных условиях.

Однако содержащийся в «первичном питательном бульоне» запас органических соединений, хотя и пополнялся за счет геологических эндогенных процессов и падающих на Землю метеоритов и комет, все же он должен был убывать по мере развития жизни. Это чрезвычайно обострило борьбу за существование и явилось новым мощным фактором для дальнейшей эволюции организмов. В процессе их развития стали возникать такие системы обмена, которые позволяли не только более рационально усваивать органические вещества «первичного бульона», но и использовать другие все более простые формы углеродного питания и все более широко распространенные во внешней среде источники свободной энергии.

Ранние процессы, связанные с выделением и дальнейшим использованием энергии, включали в себя главным образом реакции дегидрирования (восстановления), катализируемые сначала примитивными катализаторами, а затем и ферментами. Вследствие этого окружающая среда становилась постепенно все более окисленной. Ее обратное восстановление могло происходить только при затрате энергии, поступающей извне. Неисчерпаемым источником такой энергии являлась и сейчас является солнечная радиация.

На еще безжизненной Земле с ее доактуалистической восстановительной атмосферой фотохимические превращения органических веществ в основном осуществлялись за счет энергии коротковолнового ультрафиолетового света, несущего большой запас энергии в каждом своем кванте. Этот же источник энергии легко мог использоваться и примитивными организмами в первые периоды их существования. Но вследствие постепенного обогащения атмосферы хотя бы небольшими количествами свободного кислорода в ней образовывался озоновый экран, все более преграждавший доступ коротковолновым лучам к земной поверхности. Поэтому дальнейшее развитие жизни пошло по пути использования более длинноволновой радиации, так как она оставалась доступной для организмов и в переходную эпоху существования Земли.

Однако использование менее богатых энергией квантов видимого света потребовало создания весьма сложной внутренней организации, которая могла возникнуть только постепенно, лишь на сравнительно высоком уровне развития жизни.

Уже давно было установлено, что энергия видимого света широко может быть использована для осуществления окислительно-восстановительных процессов при наличии способных поглощать этот свет органических красителей. Согласно А. Теренину, поглотившая свет молекула красителя переходит в бирадикальное состояние и приобретает высокую химическую реакционную способность, позволяющую ей воспринимать или отдавать электрон или водород и таким путем осуществлять такие окислительно-восстановительные процессы, которые сами по себе без добавочного присоединения световой энергии в темноте совершаться не могут.

Роль такого рода красителей в организмах могли бы играть порфирины. Эти соединения, в основе молекулы которых лежит кольцо из 4 пиррольных звеньев, по-видимому, возникли в процессе эволюции органических веществ на несколько более поздней стадии, чем, например, адениновые или флавоновые производные. Как показали исследования А. Красновского и А. Шутки, для синтеза порфиринов необходим свободный кислород. Поэтому они могли возникнуть лишь в переходный период, когда атмосфера Земли начала обогащаться молекулами  $O_2$ .

Это обстоятельство интересно сопоставить с тем фактом, что подавляющее большинство современных анаэробов лишено порфиринов, а необходимый им транспорт водорода они осуществляют при помощи флавиновых ферментов. В противоположность этому у аэробов порфирины играют выдающуюся роль в дыхательном процессе, являясь основными звеньями их электронно-транспортной цепи.

Особенно велико в этом отношении значение железопорфиринов, общеизвестным представителем которых является красный пигмент крови — гемин. Биологическая функция железопорфиринов (перенос электрона при окислительно-восстановительных реакциях) успешно осуществляется и в темновых условиях, при отсутствии света. Следовательно, здесь еще не используется то важное свойство порфиринов, которое связано с их окраской, способностью поглощать свет.

Однако в противоположность железопорфиринам свободные от металла порфирины и в особенности их магниевые комплексы, не обладая свойствами обычных темновых катализаторов, способны осуществлять фотокаталитическое действие. Механизм участия железопорфиринов в биологически важных каталитических процессах основан на обратимом, темновом окислении-восстановлении центрального атома железа. Работы А. Красновского с сотрудниками показали, что магниевые комплексы порфиринов — бактериохлорофилл и хлорофилл высших растений, — а также сво-

бодные от металла порфирины (как, например, гематопорфирин) приобретают способность к обратимому восстановлению (восприятие электрона или водорода), лишь поглотив соответствующий квант света, причем указанный фотокаталитический перенос электрона или водорода в отличие от темновых каталитических процессов приводит к повышению энергетического уровня продуктов фотореакции, так сказать, «откладывает в запас» часть поглощенной энергии света в очень мобильной, легко используемой форме.

В начальный период существования жизни при обилии первично возникших органических соединений во внешней среде видимый свет как источник энергии мог не иметь решающего для организмов значения. Но по мере истощения готовых экзогенных органических веществ, по мере нарастания их дефицита в окружающем растворе все большее и большее преимущество в жизненной борьбе получали те организмы, которые оказались в состоянии применить находящиеся в них порфирины не только в качестве катализаторов темновых реакций, но и как фотокатализаторы. Таким путем они получили возможность использовать свет как дополнительный источник энергии. Это прежде всего позволило первичным окрашенным организмам, не прибегая к значительной перестройке всей своей ранее существовавшей организации, коренным образом рационализировать свой гетеротрофный обмен, гораздо более экономно используя в нем экзогенные органические вещества.

Обычные гетеротрофы вынуждены превращать значительный процент получаемых ими из внешней среды органических веществ в более уже не утилизируемые отходы: спирт, органические кислоты и т. д.

Напротив, первичные окрашенные организмы использовали для этой цели «даровую» энергию света, что освобождало их от нерационального расходования экзогенных органических веществ. Именно в этом, а не в первичном синтезе органических веществ заключался начальный смысл фотохимических реакций.

Это можно видеть на примере изучения обмена у современных пигментированных бактерий, в частности *Athiorhodaceae*.

С внешней стороны, с точки зрения суммарного баланса, обмен этих бактерий носит характер обычного гетеротрофного обмена. На свету они хорошо развиваются в анаэробных условиях на растворах, обязательно содержащих органические вещества (например, масляную кислоту или другие соответствующие соединения). По мере роста бактериальной биомассы количество экзогенных органических веществ в окружающей среде соответственно уменьшается, а вместе с тем бактерии выделяют во внешнюю атмосферу небольшое количество углекислого газа.

Однако их внутренние биохимические механизмы оказываются уже существенно усложненными. Они, как и другие организмы, обладающие КоА, способны фиксировать  $\text{CO}_2$  атмосферы. Но

используя повышенную энергию поглотивших свет пигментов, бактерии *Athiorhodaceae* осуществляют при этом фотокаталитический перенос водорода, восстанавливая углекислоту и окисляя экзогенные органические вещества.

Поэтому у них не происходит обязательного для других гетеротрофов образования не утилизируемых отходов, и *Athiorhodaceae* на свету использует экзогенные органические вещества почти нацело (на 90% и более) для построения своей биомассы, тогда как у обычных (темновых) гетеротрофов не утилизируемые отходы поглощают львиную долю питательных веществ.

Другие пигментированные бактерии осуществляют свой обмен по той же схеме, что и *Athiorhodaceae*, но источником (донором) водорода для восстановления углекислоты у них служат не органические вещества, а сероводород. Это было показано очень интересными исследованиями К. Ван-Нилы над пурпурными и зелеными серобактериями (*Thiorhodaceae*), населяющими мелководные морские заливы и лагуны, богатые сероводородом и хорошо освещаемые солнцем.

Все эти примитивные пигментированные организмы обладают такого рода механизмами, которые создают для них возможность фотохимического обратимого переноса водорода или электрона за счет энергии поглощаемого света. Но все они могут в качестве исходного источника водорода использовать только наиболее доступные в этом отношении вещества, как, например, органические соединения, сероводород, молекулярный водород и т. д.

Процесс прогрессивной эволюции фотосинтетиков был направлен на создание таких механизмов, которые позволяли бы использовать в качестве доноров водорода все более широкий круг веществ.

Этот путь развития с неизбежностью привел в конечном итоге к включению в реакции фотосинтеза наиболее «трудного», но и наиболее «вездесущего» донора водорода — воды. При этом кислород воды стал освобождаться в молекулярной форме.

Некоторые из современных организмов интересны в том отношении, что они еще сохранили в своем обмене черты более примитивной организации фотосинтетических процессов, но им уже свойственна способность выделять молекулярный кислород воды. Они являются как бы промежуточным звеном между первичными фотосинтетиками и высокоорганизованными фотоавтотрофами.

В частности, один из таких организмов — зеленая водоросль *Scenedesmus*, обмен которой с указанной точки зрения был подробно изучен Г. Гаффроном.

Однако, несомненно, что столбовой дорогой развития автотрофии явился фотосинтез в том виде, как мы его сейчас наблюдаем у высших растений. Использование воды в качестве донора водорода фотосинтезирующими организмами явилось громадным шагом вперед по пути развития биохимических систем, смыкающих



фотостадию процесса с циклами реакций, приводящих к ступенчатому восстановлению углекислоты и образованию молекулярного кислорода.

Но для того чтобы это произошло, потребовалась длительная эволюция уже довольно высокоразвитых организмов, обладавших большим арсеналом разнообразных механизмов обмена. В этом нас убеждает знакомство с фотосинтетическим аппаратом современных растений. Он исключительно сложен и, несмотря на многочисленные исследования, все еще остается далеко не в полной мере расшифрованным.

Для того чтобы достигнуть большей наглядности изложения, мы позволим себе следующее сравнение, как всегда, конечно, очень условное. Возьмем в качестве примера какой-либо сложной системы, выполняющей определенную работу, автомобильный мотор. Работа мотора зависит не только от его основной части — блока и цилиндров, но и от некоторых вспомогательных механизмов, ряд из которых представляет собой целые агрегаты со своими специфическими заданиями, — приготовлением и подачей горючей смеси, получением тока высокого напряжения для воспламенения этой смеси, охлаждением, смазкой, передачей движения и изменением скорости и т. д.

Для бесперебойной работы мотора важно не только хорошее функционирование каждого из этих агрегатов, но и большая их согласованность как в пространстве, так и во времени, синхронность: искра от электрической свечи должна вспыхивать при строго определенном положении поршня в цилиндре, смесь должна поступать в определенный момент и т. д.

Аналогично этому и в фотосинтезирующем аппарате растений мы имеем не одну какую-нибудь цепь химических превращений, а ряд циклов биохимических реакций, целые агрегаты каталитических и фотохимических систем. И только при их большой согласованности, при их постоянном взаимодействии может получиться надежный эффект. Это достигается не только на основе строго определенного сочетания отдельных реакций во времени, но и их пространственной локализации, наличия известной структуры фотосинтезирующего аппарата.

Потребность в такого рода пространственной организации особенно сильно возросла именно в связи с использованием воды в качестве донора водорода и с происходящим при этом освобождением свободного кислорода. В такого рода процессе только раздельное размещение начальных неустойчивых продуктов фотосинтеза на гетерогенных структурах может препятствовать термодинамически более вероятному обратному ходу реакции. У пигментированных бактерий, осуществляющих фотосинтез в анаэробных условиях без образования свободного кислорода, пигменты диффузно распределены в протоплазме. В противоположность этому высшая форма фотосинтеза стала возможной только

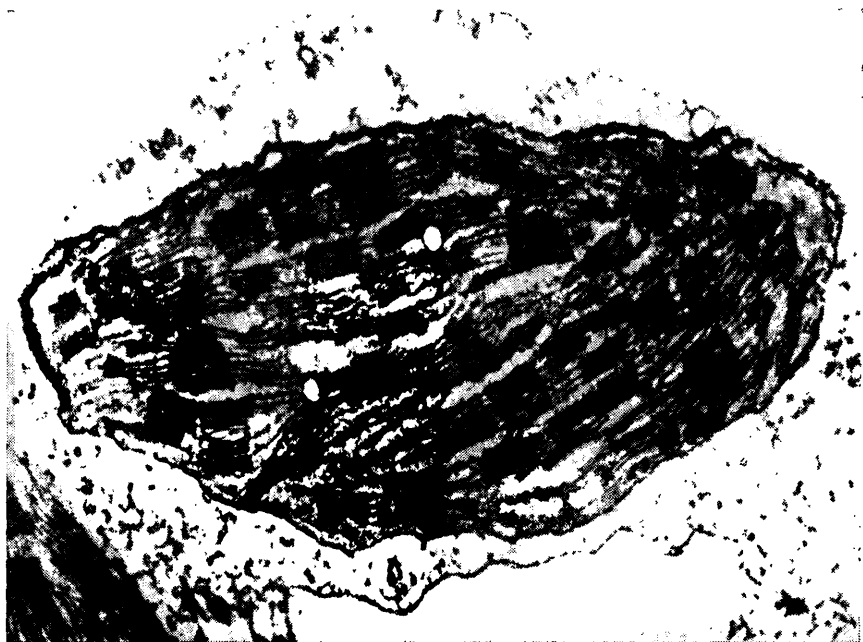


Рис. 19. Электронномикроскопический снимок хлоропласта

тогда, когда в процессе эволюции в организмах сформировались специальные сложно построенные структурные аппараты.

В высших растениях такими аппаратами являются хлоропласты. В их отсутствии в любых гомогенных смесях еще никому не удавалось воспроизвести целиком процесс фотосинтеза в противоположность тому, что мы имели для спиртового брожения. Уже одно это указывает на большую роль в фотосинтезе пространственной организации.

Электронномикроскопическое исследование пластид показало, что они являются сложными образованиями, состоящими из бесцветной стромы, в которой распределены содержащие хлорофилл гранулы (рис. 19), имеющие форму плоских цилиндров. Гранулы состоят из белковых пластинок, соединенных хлорофилл-содержащим липоидным слоем.

Только на такого рода белково-липоидном агрегате и может происходить первичный фотохимический акт расщепления воды. Но для осуществления фотосинтеза этот акт должен гармонично сочетаться с целым рядом других процессов, которые осуществляются своими специфическими ферментными механизмами, «смонтированными» в целые системы или агрегаты.

Используя главным образом данные М. Кальвина, мы даем здесь очень упрощенную схему работы этих агрегатов (рис. 20),

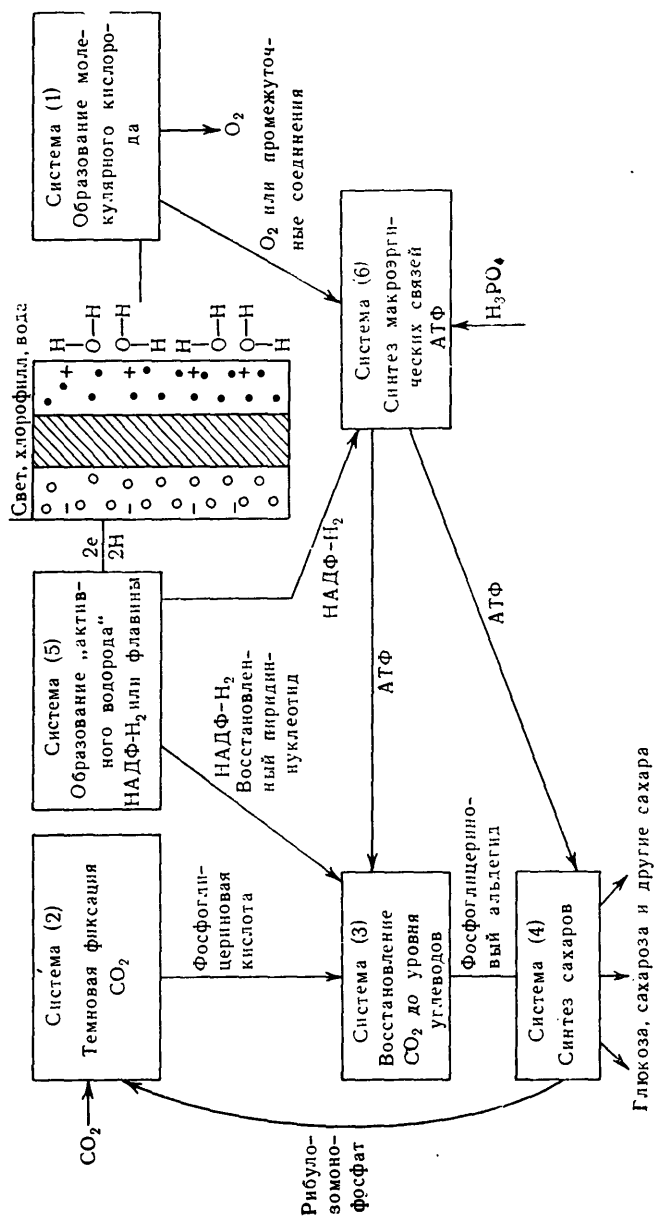


Рис. 20. Схема взаимодействия отдельных агрегатов в процессе фотосинтеза

из которых каждый может быть охарактеризован своими выполняемыми им в общем процессе фотосинтеза функциями: 1) образование молекулярного кислорода; 2) темновая фиксация углекислоты; 3) восстановление углекислоты до уровня углеводов; 4) синтез сахаров из фосфотриоз; 5) образование «активного водорода» в виде восстановленной формы НАД<sup>+</sup>; 6) образование макроэргических связей (АТФ).

Согласно образному выражению Кальвина, свет, попадая на хлорофиллоносный слой белково-липоидного агрегата, выбивает из него электроны, которые немедленно разобщаются на структуре от оставшихся после них положительных «дырок». Электроны идут на восстановление пиридиннуклеотида (в системе 5), а положительные заряды действуют на воду, приводя к ее окислению (в системе 1), промежуточными продуктами которого являются перекись водорода или органические перекиси, разлагающиеся с образованием молекулярного кислорода. Кислород в основном выделяется в атмосферу, но некоторая его часть используется в системе 6 для процессов окислительного фосфорилирования.

С другой стороны (в системе 2), происходит темновая фиксация  $\text{CO}_2$ , которая в основном осуществляется теми же путями и при помощи тех же механизмов (например КоА), что и у всех других живых существ. В результате совершающихся в системе 2 процессов получается фосфоглицериновая кислота, которая превращается далее в системах 3 и 4 в разнообразные сахара. В системе 3 она восстанавливается до триозофосфатов (глицеринового альдегида). Но для этого необходим, во-первых, «активный водород», который доставляется сюда в виде восстановленного пиридиннуклеотида НАДФ- $\text{H}_2$  из системы 5, а во-вторых, легко доступный источник энергии (АТФ), вырабатываемый системой 6.

Дальнейшее преобразование триозофосфатов осуществляется в системе 4. Оно заключается или в их простой конденсации (при этом образуется гексозодифосфат и затем глюкоза), или в более сложных превращениях, приводящих к возникновению фосфорных эфиров всех свойственных растительному царству моносахаров с четырьмя, пятью, шестью, семью и десятью углеродными атомами. В частности, здесь образуется фосфорный эфир пентозы (рибулозы) — вещества, являющегося, как мы видели выше, характерным промежуточным продуктом пентозофосфатного цикла брожения.

Рибулозомонофосфат играет важную роль в процессе фотосинтеза, так как он после дополнительного фосфорилирования за счет АТФ поступает в систему 2, где служит первичным акцептором углекислоты в процессе ее темновой фиксации.

Детальное знакомство с аппаратом фотосинтеза у зеленых растений показывает, что все его каталитические механизмы и даже их целые агрегаты не представляют собой чего-то принципиально нового. В большинстве случаев мы находим те же самые или ана-

логичные механизмы и у различных бесцветных организмов или у фотосинтезирующих бактерий.

Таким образом, и до появления зеленых растений, до возникновения современных форм фотосинтеза указанные химические механизмы существовали, но они были разрознены, не скомбинированы соответствующим образом в единую сложную систему. Именно это объединение ранее существовавших механизмов и произошло при возникновении фотосинтетического аппарата. Он мог образоваться в процессе эволюции организмов только на основе уже ранее существовавших систем и агрегатов.

Продолжая наше сравнение с автомобильным мотором, можно сказать, что он мог появиться, как этому нас учит история техники, только на основе уже ранее существовавших конструкций; до парового цилиндра, до изобретения динамо и т. д. этот мотор не мог бы быть построен даже самым гениальным конструктором.

Возникновение фотосинтеза представляло чрезвычайно важный этап в процессе эволюции органического мира нашей планеты. Оно коренным образом изменило все существовавшие до того времени отношения, обусловило переход от доактуалистической эпохи существования Земли к актуалистической, когда в атмосфере стал быстро накапливаться свободный кислород.

Для современных строгих анаэробов кислород является вредным газом, сильно ингибирующим их рост и подавляющим развитие. Причины этого еще не вполне ясны; по-видимому, они могут быть различны у разных анаэробов. Большинство из них способно поглощать атмосферный кислород; это, вероятно, обусловлено тем, что флавины — основные переносчики водорода при анаэробной оксидоредукции — являются аутоксидабельными веществами, соединениями, способными непосредственно окисляться молекулярным кислородом. В отсутствие свободного кислорода это не имеет никакого значения для анаэробного обмена.

При появлении  $O_2$  происходит нарушение этого обмена, может быть, в результате разрушения флавиновых механизмов или вследствие образования перекиси водорода, которая у аэробов разлагается железопорфиринами, отсутствующими у примитивных анаэробов.

Как бы то ни было, в период появления и постепенного нарастания в окружающей среде свободного кислорода, с одной стороны, должна была начаться борьба за поддержание анаэробных условий жизни, и в этой борьбе выжили те организмы, которые тем или иным путем приспособились к наступившей перемене. Это достигалось не только прямым уходом от непосредственного соприкосновения с атмосферой, но и путем постепенного изменения характера обмена, различного у разных представителей живого мира. В частности, по мнению В. Макэлроя, именно на основе борьбы за анаэробные условия первично возникла биоплюмбесценция, способность к самосвечению у ряда организмов, так как

это был наиболее эффективный способ удаления кислорода из сферы анаэробного обмена.

С другой стороны, с появлением свободного кислорода даже ранее существовавшие бесцветные организмы получили принципиально новые возможности решительно рационализировать свой обмен, не прибегая для этого к коренной перестройке старых механизмов. Так, например, переход некоторых облигатных анаэробов к факультативному аэриобиозу можно себе легко представить путем замены всего лишь одного звена в их обмене — превращения анаэробного декарбоксилирования пировиноградной кислоты в окислительное декарбоксилирование.

На этой основе такие факультативные анаэробы, как, например, *Bacillus coli* или *Streptococcus faecalis* в аэробных условиях могут не только разлагать сахар до молочной кислоты, но и окислять его до уксусной, что энергетически значительно выгоднее. В отсутствие же кислорода им приходится, наряду с уксусной кислотой, образовывать такой восстановленный продукт, как этиловый спирт, который при этих условиях является для указанных организмов неиспользуемым отходом. Напротив, успешные уже более утвердиться в аэриобиозе уксуснокислые бактерии могут окислять до уксусной кислоты не только сахар, но и этиловый спирт, таким образом вновь включая его в энергетический обмен и мобилизуя энергию этого, ранее совершенно не утилизируемого гетеротрофами отхода брожения.

Возникшая таким путем линия эволюции явилась исходной для появления различных факультативных аэробов, возбудителей многочисленных так называемых окислительных брожений.

В указанную переходную эпоху происходило формирование обмена и такой своеобразной группы организмов, как хемоавтотрофы.

Именно на грани между восстановительными и окислительными условиями создавались наиболее широкие принципиальные возможности для окисления молекулярным кислородом восстановленных неорганических соединений земной коры.

В разбираемый нами период начального образования свободного кислорода эти окислительные реакции должны были осуществляться буквально в любой точке земной поверхности, так как везде присутствовали способные окисляться субстраты. Однако абигенным путем эти реакции протекали относительно очень медленно, и освобождавшаяся в результате их энергия терялась, рассеивалась в виде тепла.

В условиях острого дефицита экзогенных органических соединений те организмы, которые при своем эволюционном развитии смогли включить указанные реакции окисления неорганических веществ в свой обмен и образовали в своих телах каталитические механизмы, ускорявшие эти процессы и мобилизовавшие их энергию для биосинтезов, конечно, приобрели большие преимущества

в борьбе за существование и поэтому были закреплены естественным отбором и стали впоследствии широко развиваться.

В настоящее время мы, как правило, находим способные к хемоавтотрофному образу жизни организмы в природных условиях именно там, где восстановленные вещества глубин, выходя на дневную поверхность, встречаются с молекулярным кислородом атмосферы.

Поэтому современная роль хемоавтотрофов в круговороте веществ очень велика. Практически в природных условиях все процессы окисления восстановленных соединений азота и серы, а также водорода, метана и частично железа связаны с жизнедеятельностью соответствующих микроорганизмов.

Большая систематическая пестрота группы хемоавтотрофов и близость отдельных ее представителей к различным более примитивным по своему обмену гетеротрофам, с которыми многие из них связаны переходными организмами, убеждает нас в том, что хемоавтотрофия возникала неоднократно, но что начало ее наиболее пышного развития относится к тому времени, когда уже существовало большое разнообразие органических форм.

Этому развитию способствовали специфические условия разбираемого нами периода, в первую очередь недостаток органического питания и большой запас неорганических источников энергии. Однако при переходе земной поверхности к окислительным условиям этот запас довольно быстро расходовался, а его пополнение из глубоко лежащих слоев земной оболочки происходило сравнительно медленно. Напротив, баланс органических веществ в биосфере делался все более и более положительным вследствие возникновения и быстрого развития фотоавтотрофов.

Это позволило основному эволюционному потоку вернуться в старое русло дальнейшего развития организмов, приспособленных к питанию органическими веществами. Период острого недостатка в этих веществах остался позади, и только как биологическое воспоминание о нем сохранилась небольшая группа способных к хемосинтезу автотрофных организмов, представляющих собой лишь боковые ответвления от главного эволюционного потока. Основными руслами этого потока теперь явились зеленые растения — фотоавтотрофы и бесцветные организмы, в частности, животные, сохранившие прежний, более древний способ гетеротрофного питания. Но после возникновения фотосинтеза эволюция и этих организмов, использовавших в своем жизненном процессе готовые органические вещества, стала осуществляться уже на совершенно иных биохимических основах, чем это было до указанного события.

Решающим в этом отношении условием явился кислород атмосферы, наличие которого позволяло значительно рационализировать и интенсифицировать процесс мобилизации энергии органических веществ. Понятно, что эта рационализация осуществля-

лась на базе тех же анаэробных механизмов, которые ранее лежали в основе энергетического обмена древних гетеротрофов.

Но в процессе эволюции в новых аэробных условиях естественным отбором сохранялись и закреплялись для дальнейшего развития именно те организмы, у которых возникали дополнительные ферментные комплексы и системы реакций, позволяющие им получить из экзогенных органических веществ гораздо больше, чем прежде, макроэргов путем полного окисления этих веществ кислородом воздуха.

Решение такой задачи потребовало организации двух новых систем: во-первых, системы мобилизации того водорода, который в анаэробных условиях попадал в отход, выделялся организмами в форме более не утилизируемых восстановленных органических соединений (кислот, спиртов и т. д.) или даже в виде газообразного водорода и, во-вторых, системы активации кислорода с тем, чтобы таким путем получить возможность окислять водород до воды, осуществлять реакцию гремучего газа.

Отдельные механизмы первой системы являются очень древними. Они в основном были присущи и анаэробным организмам. Это уже хорошо знакомые нам НАД, АТФ, КоА и т. д., только их действие при возникновении аэробноза распространилось на ряд новых продуктов, отсутствовавших в цепи спиртового или молочнокислого брожения. Сама по себе эта цепь начального превращения углеводов сохранилась неизменной и у аэробов, но у них в определенных местах к ней прицленились новые цепи и циклы реакций, отдельные звенья которых отдают свой водород НАД<sup>+</sup>у или другим аналогичным акцепторам (например, флавопроизводным).

Такие места прицленения новых циклов отчетливо намечались уже у довольно примитивных факультативных анаэробов. Это прежде всего пировиноградная кислота, тот ключевой пункт, от которого расходились в разные стороны дороги различных форм анаэробного брожения. Как мы уже указывали на примере *Streptococcus faecalis*, пировиноградная кислота при окислительном декарбоксилировании превращается в уксусную, в противоположность этому у бактерий пропионовокислого брожения она присоединяет к себе  $\text{CO}_2$  и образует щавелевоуксусную кислоту. У высших, способных к дыханию организмов, осуществляются оба указанных процесса превращения возникшей обычным путем пировиноградной кислоты. Но на этом дело не кончается, а возникает многозвенная замкнутая цепь превращений, получившая название цикла Кребса, или цикла ди- и трикарбоновых кислот, схему которого мы даем на рис. 21. Для простоты из схемы исключен обычный для всех организмов анаэробный путь превращения глюкозы в пировиноградную кислоту.

Не останавливаясь подробно на всех звеньях этого сложного цикла, в осуществлении которого принимают участие многие уже



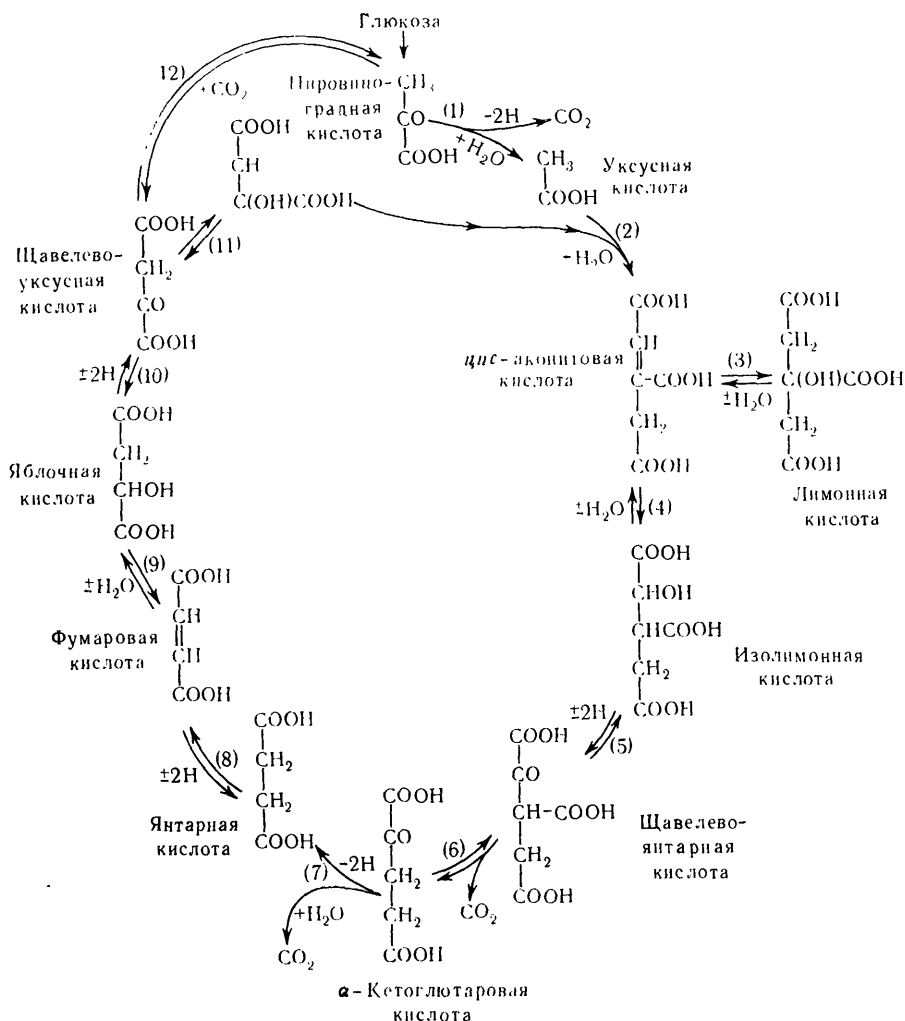


Рис. 21. Цикл ди- и трикарбоновых кислот

знакомые нам механизмы, как, например, КоА, нужно отметить следующее.

При прохождении этого цикла все три атома углерода молекулы пировиноградной кислоты окисляются до углекислоты за счет кислорода воды, в то время как водород все время уводится из цикла при помощи НАД'а и соответствующих ферментов — оксидо-редуктаз. Непосредственное отщепление углекислоты осуществляется карбоксилазами, в состав которых входит тиаминпирофосфат (ТПФ).

Таким образом, мы видим, что здесь действуют те же категории ферментных механизмов, что и при анаэробном обмене, но порядок реакций уже существенно изменен. Главное же различие состоит в том, что освобождающийся водород не попадает в отход, а используется для получения значительных добавочных количеств энергии путем его окисления кислородом воздуха. Возникающие в цикле промежуточные продукты смыкают его с другими системами обмена веществ, в результате чего устанавливаются непосредственная связь и взаимная обусловленность между обменом углеводов, жиров, органических кислот и белков. В частности, возникающие в цикле кетокислоты путем непосредственного взаимодействия с аммиаком, т. е. путем прямого аминирования, или через реакции переаминирования превращаются в аланин, аспарагиновую и глутаминовую кислоты, а из них образуются и другие разнообразные аминокислоты, участвующие в синтезе белков, гормонов, ферментов и т. д.

Причленение добавочных дыхательных превращений к цепи реакций брожения может происходить не только через пировиноградную кислоту в конце этой цепи, но и через начальные ее звенья.

В этом случае дыхание смыкается с пентозофосфатным циклом, который в современных организмах представлен главным образом в этой своей аэробной форме.

Отнятие пиридиннуклеотидом водорода от промежуточных звеньев цикла Кребса не связано с выделением заметного количества энергии. Свободная энергия окисления становится доступной не при окислении субстрата, а при последующем окислении восстановленной формы пиридиннуклеотида кислородом воздуха, которое происходит не в едином акте, а путем переноса протонов и электронов по цепи ряда специальных окислительных ферментов. В результате этой передачи каждый из промежуточных переносчиков, присутствуя в очень небольшом количестве, постоянно восстанавливается за счет субстрата и окисляется молекулярным кислородом. С такого рода окислением с участием кислорода сопряжено фосфорилирование, которое обычно называют окислительным фосфорилированием. Оно является очень значительным, по существу основным источником свободной энергии для аэробных организмов. Действительно, в настоящее время установлено, что за счет окисления только одной молекулы восстановленного пиридиннуклеотида образуются три пиреофосфатные связи (АТФ), тогда как при сбраживании всей молекулы сахара достигается синтез только двух таких макроэргических связей.

Промежуточными звеньями окислительной цепи у разных организмов могут являться довольно разнообразные вещества (медиаторы), но главное место здесь принадлежит флавопротеидам. Как в недавнее время показал Г. Малер, у различных представителей живого мира можно обнаружить большое разнообразие со-

единений этого типа. В некоторых из них флавоновая группа может сочетаться с нуклеотидами и другими органическими остатками, а также с такими металлами, как железо, молибден или медь.

В одних случаях флавиновые ферменты, получая водород от восстановленного пиридиннуклеотида, передают его порфиринам — компонентам цитохромной системы или же иным промежуточным окислительным механизмам, которые уже и осуществляют окончательное окисление этого водорода кислородом воздуха. В других случаях участвуют также флавопротеиды, которые могут получать водород непосредственно от субстрата и передавать его цитохромной системе. Наконец, существуют флавопротеиды, способные передавать полученный ими тем или иным путем водород непосредственно молекулярному кислороду.

Большое разнообразие последовательности реакций в окислительной цепи у разных представителей животного и растительного царства указывает на относительную молодость разбираемой нами системы, на то, что в процессе эволюции она возникала параллельно у различных организмов уже на той ступени развития живого мира, когда произошла глубокая дифференциация между отдельными его частями.

К такого же рода выводам можно прийти и на основании знакомства с разнообразными ферментами, участвующими в цепи окислительных превращений у различных организмов. Особенно это относится к «терминальной группе» этих катализаторов, непосредственно активирующих молекулярный кислород. У далеко отстоящих друг от друга в систематическом отношении организмов эта задача нередко разрешается глубоко различными каталитическими механизмами. Наряду с наиболее древними флавиновыми ферментами здесь прежде всего нужно назвать производные порфиринов, цитохромы.

С появлением в земной атмосфере молекулярного кислорода самые разнообразные представители живого мира легко могли использовать содержащиеся в них цитохромы как оксидазные механизмы, приспособив их для активирования кислорода в процессе дыхания.

В связи с этим цитохромы и соответствующие ферменты — цитохромоксидазы — являются довольно универсальными дыхательными аппаратами. Мы находим их у очень различных в систематическом отношении групп организмов, но особенно велико их значение в дыхательном процессе у ряда микроорганизмов, а также в животной клетке. В высших растениях большая роль в этом отношении выпадает на долю фенолоксидазных систем, в которых ферментами являются медь — протеиды, а переносчиками водорода — «дыхательные хромогены» Палладина. Эти механизмы очень специфичны для растений. По-видимому, в процессе филогенеза они сложились уже тогда, когда произошло разделение организмов на животное и растительное царства.

Очень большое значение в дыхании растений имеет также пероксидаза, активирующая кислород перекиси водорода, тогда как в животной клетке ее роль сравнительно невелика.

Кроме цитохромоксидазы, фенолоксидазы, пероксидазы и флавиновых ферментов, «завершающее» окисление кислородом воздуха может катализироваться также аскорбиноксидазой, липооксидазой и многочисленными другими ферментами.

В различных живых существах и на разных стадиях их жизненного цикла роль этих отдельных механизмов может варьировать в очень широких пределах. Все это указывает на сравнительную филогенетическую молодость процесса дыхания, на то, что он сложился значительно позднее анаэробного способа энергетического обмена.

К такого же рода заключению приводит нас и большая сложность необходимой для осуществления дыхания пространственной организации протоплазмы. В то время как брожение и связанное с ним анаэробное фосфорилирование может осуществляться и в гомогенных растворах, механизм дыхания и окислительного фосфорилирования прочно связан со специфическими структурами живых тел. Попытки осуществить эти процессы просто в растворе соответствующих ферментов и медиаторов всегда кончались неудачей. Очевидно, что для успешного переноса протонов и электронов по цепи окислительных систем необходима их точная взаимная пространственная локализация, иначе цепь разрывается на том или ином звене. В особенности в этом отношении чувствительной является связь между собственно окислением и фосфорилированием. Так, например, при применении определенных концентраций специфических ингибиторов собственно «дыхание» еще может быть сохранено, но оно непоправимо «разъединяется» с фосфорилированием.

Наиболее примитивным структурным образованием, которое мы можем обнаружить уже у пузырьков Голдейкра или на поверхности коацерватных капель Бунгенберг-де-Ионга, является белково-липидная мембрана. Подобного рода мембрану можно констатировать и на поверхности ряда бактерий. Если их подвергнуть лизису, можно изолировать эти мембраны в виде так называемых теней (ghosts). Исследования Н. Гельман над довольно примитивными, но уже способными к дыханию бактериями показали, что у этих бактерий ферменты электронно-транспортной цепи находятся включенными в их поверхностные белково-липидные мембраны (рис. 22). При этом процесс дыхания в целом может осуществляться только в том случае, когда такого рода пространственный «монтаж» ферментов сохраняется не нарушенным.

В высших организмах пространственная организация дыхания достигла еще более значительной сложности и совершенства. Здесь в процессе эволюции возник специально приспособленный

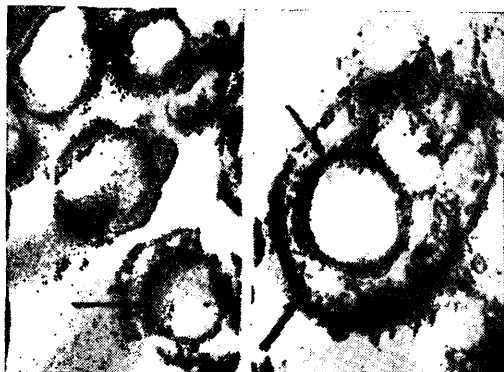


Рис. 22. Белково-липидная мембрана бактерии *Micrococcus lysodeicticus* (показана стрелкой)

для этой цели структурный элемент протоплазмы — митохондрии (рис. 23), которые, по-видимому, еще отсутствовали у бактерий. Митохондрии представляют собой относительно мелкие, но все еще видимые в оптический микроскоп плотные тельца удлинённой формы, которые в ряде случаев удавалось изолировать из клеток, не нарушая их структуры и основных биохимических функций. При этом можно обнаружить в митохондриях как отдельные основные окислительно-восстановительные ферменты, так и целые ферментные системы, необходимые для осуществления цикла Кребса, для улавливания и последующей трансформации энергии.

Наряду с этим есть указания, что в митохондриях происходит активирование субстратов для процессов биосинтеза, в частности, активации аминокислот.

Широкому спектру биохимической активности митохондрий соответствует и большая сложность и совершенство их внутренней структуры, которая может быть выявлена при электронномикроскопическом исследовании, в особенности на ультратонких срезах. В основном она характеризуется наличием очень развитой системы белково-липидных мембранных образований, по-видимому, представляющей собой наиболее поразительный и общий принцип пространственной организации живых тел.

Белково-липидные мембраны образуют наружную поверхность оболочку, ограничивающую собой всю митохондрию и систему внутренних перегородок, расположение и число которых может широко варьировать. Эти внутренние мембраны погружены в основное вещество, которое кажется тонкозернистым и где нередко можно видеть специализированные участки. В большинстве клеток млекопитающих мембраны расположены параллельно друг другу и перпендикулярно длинной оси митохондрии. Их

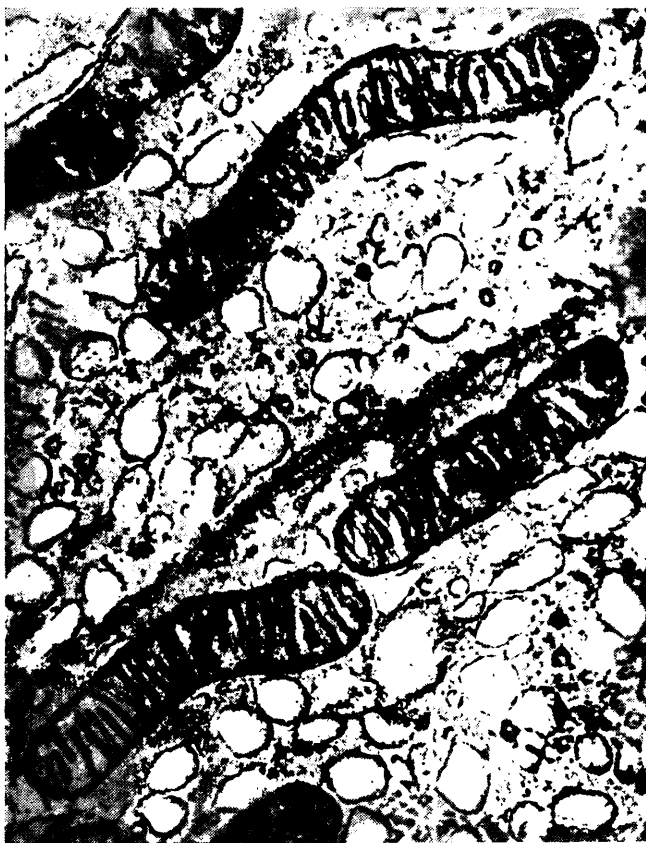


Рис. 23. Электронномикроскопический снимок митохондрий эпидидимуса мыши

упаковка является довольно плотной. Благодаря строго определенному расположению ферментных комплексов на ультраструктурной структуре митохондрий достигается исключительное функциональное совершенство всего аппарата в целом. В частности, например, высокое совершенство процесса переноса электронов в системе флавопротеинов и геминных ферментов в митохондриях, согласно Грину, зависит от того, что контакт между указанными группами ферментов осуществляется здесь липопротеидными мембранами.

Таким образом, митохондрии современных высших организмов, подобно хлоропластам растений, являются очень сложными и совершенными аппаратами, хорошо приспособленными к выполнению определенных биологических функций. Ясно, что такие

аппараты могли возникнуть только в процессе длительного развития живых существ, на пути совершенствования их аэробного обмена, значительно позднее массового образования кислорода в земной атмосфере. На это указывает, в частности, и то обстоятельство, что структура митохондрий может существовать только при относительно высоком парциальном давлении  $O_2$ .

Как показали исследования П. Говодана и его сотрудников, митохондрии вакуолизируются и распадаются, если содержание кислорода в окружающей среде становится меньше 30% от его обычной нормы.

К сожалению, мы еще не располагаем данными, которые помогли бы нам представить себе пути последовательного формирования митохондрий из более примитивных протоплазматических структур в процессе эволюционного развития организмов.

Еще в большей степени это относится и к другой важнейшей клеточной структуре — к клеточному ядру.

Как мы видели из предыдущего изложения, основной материал клеточного ядра — ДНК — сформировался на довольно поздней стадии эволюции.

Только многие миллионы лет спустя после возникновения предбиологических многомолекулярных систем, когда сложность организации протобионтов сильно возросла и когда в связи с этим задача более или менее точного самовоспроизведения этой организации уже не могла удовлетворительно разрешаться только одним постоянством совершающихся в системе реакций, возникала необходимость создания нового механизма, обуславливающего собой известный консерватизм живой системы. Таким механизмом и явилась ДНК с присущей ей большой метаболической инертностью. Таким образом, можно думать, что возникновение ДНК сделалось возможным только на сравнительно уже высокой ступени организационного развития живых тел.

Внутримолекулярная структура ДНК, возникшая когда-то на основе разделения и рационализации функций нуклеиновых кислот, должна была длительно эволюционировать в процессе развития жизни. Эта структура делалась все более и более приспособленной к решению задачи наиболее точного самовоспроизведения и передачи наследственной информации. Однако важную роль в этом отношении должно было играть и развитие тех многомолекулярных образований, которые формировались при доминирующем участии ДНК. Это было в особенности важно для решения задачи равномерного распределения ДНК в процессе деления клетки.

У бактерий и синезеленых водорослей мы находим эту простейшую организацию еще на относительно низком уровне развития. Здесь в отличие от того, что мы имеем в более высокоорганизованных клетках, ядерное вещество просто располагается в центре протопласта в виде сферических или скрученных обра-

зований, состоящих из ДНК и обладающих характерными для ядра химическими свойствами.

Однако эти образования не соответствуют по своей структуре типичным ядрам клеток высших организмов, так как они не обнаруживают свойственной последним внутренней структурной дифференциации и не отграничены четкой мембраной от окружающей их цитоплазмы. При делении клеток бактерий и синезеленых водорослей, вероятно, происходит простое разделение ядерного вещества на два дочерних фрагмента.

Роль внутренней ядерной структуры исключительно сильно возросла в связи с явлением копуляции клеток и в особенности в связи с половым процессом. После возникновения последнего задача правильного распределения ядерного вещества неизмеримо усложнилась. Это и привело к формированию новой совершенно поразительной по своей тонкости и точности организации способного к митозу ядра. Конечно, эта организация могла сложиться только в процессе дальнейшей еще очень длительной эволюции уже стоявших на довольно высокой ступени развития организмов.

Таким образом, эволюционное возникновение клетки в ее современном виде, той клетки, которую мы обычно считаем самым первичным неделимым элементом жизни, потребовало для своего осуществления гигантских промежутков времени, смены бесчисленных поколений доклеточных живых существ. Некоторые современные авторы, воскрешая старую теорию С. Мережковского о симбиогенезе, даже считают возможным, что в начальные периоды существования жизни отдельные структурные образования развивались как самостоятельные протобионты или примитивные организмы и только затем объединились между собой в тот самый биологический комплекс, каким является клетка.

Формирование свойственной всем современным живым существам организации как в пространстве, так и во времени, формирование основ биологического обмена веществ и клеточной структуры может быть понято только путем изучения истории эволюции жизни и установления специфических для этой эволюции биологических закономерностей.

Чем дальше шла эволюция живых существ, тем все более вновь возникающие проявления жизни приобретали комплексный, биологически опосредствованный характер. Поэтому они не могут быть механически сведены к элементарным процессам неорганической природы, минуя эволюционный путь развития живой материи. Их действительное понимание достижимо только на этом пути, когда мы изучаем историю их возникновения из более примитивных форм биологической организации.



## ДАЛЬНЕЙШАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНИ

Рассмотренные нами внутренние тончайшие структуры и сложные системы обмена веществ живых тел, те их формы организации как в пространстве, так и во времени, которые сложились в течение первой половины всего периода существования жизни на Земле, в процессе дальнейшей биологической эволюции выявили себя настолько совершенными, что при последующем развитии жизни они не подвергались каким-либо коренным изменениям, а только частично дополнялись и сохранились до наших дней как общие и обязательные для всего живого формы организации, несмотря на то, что в других отношениях мир живых существ бурно эволюционировал, создавая бесконечное разнообразие многочисленных микробов, растений и животных.

С указанными формами организации тесно связаны (непосредственно из них вытекают) определенные, присущие всем современным живым телам свойства. Это прежде всего способность к избирательному поглощению веществ из окружающей среды и к обратной экскреции продуктов обмена в эту среду, далее, это способность к росту, размножению, самовоспроизведению, перемещению в пространстве и, наконец, это характерная для всего живого ответная реакция организмов на внешнее воздействие — их раздражимость.

Все эти свойства в той или иной мере мы находим у любого известного нам сейчас живого существа, и в своей совокупности они качественно отличают организмы от объектов неорганического мира. Поэтому понятно, что детальное знакомство с этими свойствами является совершенно обязательным для познания сущности жизни. Однако одно оно еще далеко не достаточно для ее полного понимания.

Рассмотренный нами начальный период биологической эволюции составлял только часть той общей «линии жизни», о которой мы говорили в первой главе нашей книги. После этого периода развитие жизни отнюдь не завершилось, а наоборот, продолжало осуществляться и далее во все убыстряющихся темпах, причем теперь оно протекало не по единому руслу, а совершалось по

многочисленным разветвляющимся путям. На этих путях эволюции возникали новые качества, которые отсутствовали в начальные периоды развития жизни и сейчас присущи не всему живому миру, а только той или иной его части, но мы не можем их игнорировать в том случае, если хотим получить действительно исчерпывающее представление о жизни.

Конечно, в данной книге совершенно невозможно заниматься подробным разбором всех этих качеств. Да это и не требуется, поскольку такого рода разбор осуществлен в ряде специальных сочинений.

Здесь мы постараемся только установить общие тенденции дальнейшей эволюции жизни, наметить последовательность и основные линии формирования наиболее значительных из этих качеств.

Уже в первой главе нашей книги мы обращали особое внимание на то ярко выраженное специфическое взаимодействие между организмом и средой, которое может быть охарактеризовано как их диалектическое единство, проходящее красной нитью через все развитие жизни на Земле. Усиление указанного единства, установление все новых связей организма с все более удаленными от него областями внешнего мира, а вместе с тем и создание такого положения, при котором организм приобретает способность существовать во все более широких рамках внешних условий, составляло и составляет основную тенденцию биологической эволюции как в ее начальные, уже рассмотренные нами периоды, так и во все последующие эпохи развития жизни.

Но прогрессивное усиление и расширение связей между организмом и средой может быть достигнуто только на основе все возрастающего расчленения, дифференциации этих связей.

Ведь и любой примитивный объект неорганического мира, например отдельная песчинка в пустыне, также связана со всем окружающим миром. Она тяготеет не только к соседним песчинкам, но и к планетам, Солнцу и отдаленнейшим звездам и космическим телам. Однако эта связь является суммарной, нерасчлененной, а поэтому и наименее тесной.

Несравненно более дифференцированными, а поэтому и более развитыми являются связи какого-либо микроба с окружающим его «питательным бульоном», из которого он избирательно черпает нужные ему вещества и куда он выделяет продукты своего обмена. Однако эти уже значительно более дифференцированные, чем в неорганическом мире, связи еще в основном локализуются только в весьма ограниченной непосредственно примыкающей к микробу области пространства.

По мере развития жизни связи организма с внешним миром все более укрепляются и расширяются, достигая на основе далеко идущей дифференциации весьма высокой степени совершенства, свойственной только очень высокоразвитым живым существам.

«Представьте себе,— писал в начале нашего века известный русский физик Н. Умов,— рассыпанными по поверхности земного шара полмиллиарда бус, так же малых по отношению к ней, как мала песчинка среди пустыни. Допустим, что в каждой из этих бус рисуется миниатюрное изображение небесного свода с миллиардами украшающих его звезд; допустим, что эта бусина откликается не на одну совокупность рисунка, но направляет свою ось то к одной, то к другой точке неба. Этот ничтожный шарик различает вещи беспредельно от него удаленные. Это не фантазия и не восточная сказка! Эти бусы — глаза людей, рассыпанные по лицу нашей Земли»<sup>1</sup>.

Не подлежит сомнению, что общим направлением прогрессивной эволюции жизни является усиление связей между организмом и окружающим его внешним миром, выражающееся во все нарастающем расчленении, дифференциации этих связей. Но такого рода дифференциация может быть достигнута только на основе непрерывно увеличивающегося усложнения живых систем. И действительно, изучая историю развития жизни, прослеживая переход от низших форм к высшим, можно легко убедиться, что прогресс материальной организации жизни заключается именно во все возрастающем усложнении живых тел, усложнении, связанном с дифференциацией частей организма, с их специализацией, направленной на выполнение определенных функций целостной живой системы и установление ее все возрастающих связей с внешней средой.

Выше мы познакомились с возникновением такой дифференциации уже у одноклеточных организмов, где она происходит в форме образования сначала примитивных, а затем и все более совершенных и сложных органоидов. Наивысшей ступени своего развития эта осуществлявшаяся в пределах одной клетки дифференциация достигла у инфузорий, в которых можно обнаружить наряду с ядром и другими обычными органоидами также специфические пищеварительные и выделительные вакуоли, двигательные реснички и т. д.

Однако такого рода развитию дифференциации у одноклеточных положен определенный очень узкий предел их размерами. Он может быть существенно расширен лишь в том случае, если специализации будут подвергаться не только отдельные части протоплазмы, но и целые клетки, объединенные между собой в какую-то общую систему. Примитивным примером такой живой системы, находящейся на клеточном уровне организации, могут служить губки. В отличие от инфузорий и других Protozoa, у которых одна клетка выполняет все жизненные функции, здесь уже имеется разделение труда между определенными клетками, спе-

---

<sup>1</sup> Н. А. Умов. *Эволюция мировоззрений в связи с учением Дарвина. Предисловие к книге К. Штерне «Эволюция мира»*. Перевод с немецкого. М., 1909, стр. 14.

специализированными для выполнения отдельных функций: питания, опоры, размножения. Таким образом, у губок существует уже клеточная дифференциация, но нет или почти нет клеточной координации, ведущей к образованию тканей.

Такого рода координацию мы находим у живых существ, стоящих на более высоком тканевом уровне организации, в простейшем случае, например, у кишечнополостных. Хотя и здесь имеется определенное разделение труда между отдельными клетками, эти клетки уже координированы между собой, объединены в более или менее однородные ткани, которые собственно и ответственны за выполнение определенных функций.

Следующей ступенью развития является органный уровень организации. К нему относятся живые существа, уже наделенные дифференцированными органами, т. е. функциональными единицами, состоящими из тканей двух или нескольких различных типов. Простейшим примером таких организмов могут, в частности, служить плоские черви. На еще более высоком так называемом системном уровне организации объединено в отдельные функциональные системы уже несколько взаимодействующих между собой органов. В конечном итоге таким путем достигается все более и более полная и совершенная координация действия всех функциональных систем единого многоклеточного организма.

С переходом на каждую новую более высокую ступень организации единство организма и среды возрастает, но вместе с тем возникают и новые трудности, которые могут быть преодолены только путем дальнейшего усложнения живой системы. Это мы видели уже, знакомясь с первыми шагами эволюционного развития наиболее примитивных организмов еще в пределах формирования внутриклеточной организации. Так, например, увеличение числа звеньев в цепи обмена веществ, снижая степень рассеяния энергии у живых систем, создавало вместе с тем для них большие трудности в отношении четкой координации реакций между собой. Такого рода координация могла быть достигнута только на основе возникновения более совершенных, чем раньше, белковых катализаторов-ферментов с их высокой степенью специфичности. Неизбежное при усложнении живой системы увеличение ее объема нарушало соотношение между этим объемом и поверхностью взаимодействия системы с внешней средой. Это, несомненно, затрудняло поступление веществ в систему и их экскрецию. Для преодоления этого затруднения должно было возникнуть впячивание поверхностной мембраны и образование эндоплазматического ретикулума. Такие процессы, как фотосинтез и дыхание, потребовали для своего осуществления четкой пространственной организации своих отдельных звеньев, что было достигнуто в ходе эволюции путем формирования пластид и митохондрий. Необходимость решения задачи точного самовоспроизведения живой системы в условиях все нарастающей сложности ее подвижной

организации привела к возникновению новых стабилизированных механизмов клеточного ядра.

Еще в большей степени сказанное относится к процессу последовательного усложнения многоклеточных живых систем. Как только отдельные клетки такой системы стали дифференцированы, необходимо было организовать обмен веществ, создавалась настоятельная необходимость взаимной передачи веществ между клетками. Эта задача разрешалась на основе возникновения межклеточной среды, а затем и образования специальных проводящих путей, по которым транспорт веществ мог совершаться гораздо скорее, чем путем их передачи от клетки к клетке. При этом чем больше по своим размерам и чем сложнее по своему строению делался организм, тем более возрастала необходимость в таком транспорте. У высших растений на этой основе создались проводящие пути ксилемы и флоемы, у животных — кровеносная и лимфатическая системы. Омывающий клетки ток лимфы и крови явился внутренней средой организма, в которую пищевые вещества из внешнего мира поступали уже не непосредственно, а подвергаясь предварительной подготовке в специальной пищеварительной системе. Вместе с тем эта внутренняя среда снабжалась кислородом при помощи легких или жабр и из нее удалялись конечные продукты распада специальными выделительными системами.

Конечно, процесс пищеварения мог осуществляться и у одноклеточных организмов (например, у инфузорий в их пищеварительных вакуолях). Но только возникновение целой пищеварительной системы многоклеточных, включающей ряд специализированных ферментобразующих желез и других сложных органов, создало возможность того процесса последовательной обработки питательных веществ, который необходим для дифференцированного восприятия пищи и который позволяет высшему организму существовать при значительно больших изменениях внешних условий, чем это возможно для одноклеточных живых существ.

Дальнейшим шагом вперед по пути такого рода эмансипации организма от внешних условий явилось возникновение того точно регулируемого постоянства его внутренней среды, которое мы находим, например, у теплокровных животных. Во внутренней среде этих организмов не только поддерживается постоянная, независимая от внешних условий температура, но и создаются строго стандартные уровни актуальной кислотности, концентрации кислорода и углекислоты, содержания сахара и аминокислот, соотношения фосфора и кальция и т. д. Это обуславливает возможность существования теплокровных животных в очень широком диапазоне внешних условий. Но это потребовало организации новых исключительно сложных систем регуляции, где главная роль принадлежит нервной системе и эндокринным железам. В этих системах особые воспринимающие механизмы регистрируют всякое отклонение от нормы и очень сложным путем передают соответ-

вующие сигналы органам, восстанавливающим утраченное равновесие.

Вряд ли нужно доказывать, что такое далеко идущее усложнение живых систем обязательно приводит к возникновению качественно новых, отсутствовавших ранее у более примитивных организмов свойств.

Однако нередко мы, объединяя под одним общим названием качественно различные свойства и явления, склонны игнорировать это различие, что отнюдь не способствует пониманию изучаемых объектов. Так, например, мы обозначаем одним словом «размножение» и нарастание числа нейтронов при ядерной реакции, и размножение бактерий путем их непосредственного деления, и увеличение численности человеческого населения путем рождения. Но между всеми названными явлениями имеется принципиальное качественное различие. Конечно, деление бактериальной клетки в противоположность простой атомной реакции — это не элементарный акт распада, а очень сложная цепь событий, в результате которых происходит сначала нарастание живой системы, а затем ее разделение, причем в возникающих таким путем частях сохраняются прежние формы организации как структуры, так и обмена веществ.

Аналогично этому и размножение человека принципиально отличается от размножения бактерий. Ведь за исключением описанного в библии «возникновения Евы из ребра Адама» мы не знаем других случаев, когда бы человек воспроизводил себе подобного вегетативным путем, путем простого деления взрослого организма.

Для возникновения человека необходим половой процесс, слияние двух гамет в зиготу — оплодотворенное яйцо, а затем самый сложный процесс онтогенетического развития этого яйца. На отдельных стадиях этого развития происходят качественные сдвиги в обмене веществ, причем эти сдвиги носят различный характер в отдельных возникающих при делении клетках. Благодаря этому создается все углубляющаяся дифференциация клеток, тканей и органов наподобие того, как это происходило при постепенном усложнении организмов в процессе их филогенетического развития. Совершенно ясно, что у бактерий такого рода процесса нет и быть не может постольку, поскольку все указанное развитие есть плод последующего усложнения многоклеточных организмов.

Однако, как перечисленные нами выше основные свойства всех живых существ непосредственно вытекают из обмена веществ и первичной структуры, так и новые возникающие в процессе эволюции качества можно вывести из этих основных свойств. Поэтому нам представляется наиболее рациональным осуществлять рассмотрение дальнейшего процесса эволюции живого мира согласно следующей (конечно очень условной) схеме.

Вначале необходимо подвергнуть анализу каждое из указанных выше основных свойств всего живого, а потом попытаться

охарактеризовать возникающие из него в процессе эволюции качества, присущие уже только организмам, стоящим все на более и более высокой ступени развития.

Первым подлежащим рассмотрению основным свойством живых тел является их способность к избирательному поглощению веществ из окружающей среды и к обратной экскреции продуктов обмена в эту среду.

Исследование этой способности, лежащей в основе взаимодействия организма и среды, а следовательно, имеющей первостепенное значение для познания жизни, интенсивно осуществляется вот уже на протяжении почти ста лет. Казалось бы, что за это время указанное, сравнительно простое на первый взгляд, свойство живых тел должно было бы быть изучено досконально.

Однако на самом деле этого нет. Напротив, и сейчас эта проблема так называемой клеточной проницаемости остается все еще далеко не разрешенной. В отношении ее высказываются очень противоречивые мнения и ведутся ожесточенные споры.

Одной из существенных причин такого положения вещей является, по нашему мнению, то, что и до настоящего времени еще очень мало принимается во внимание эволюционный аспект этой проблемы, который совершенно обязателен для ее правильного разрешения. Нередко забывают, что в своих исследованиях мы всегда имеем дело не с живой клеткой вообще, а с определенными биологическими объектами, стоящими на различных уровнях эволюционного развития. Понятно, что такое игнорирование эволюционного принципа не может не приводить к ряду недоразумений и противоречий.

Способность живых тел к избирательному поглощению и выделению веществ в прежнее время пытались, а иногда и сейчас пытаются объяснить просто исходя только из общих физико-химических законов диффузии и осмоса на основании опытов с теми или иными неорганическими моделями. Такого рода подход до известной степени может считаться оправданным при работе с предшествовавшими возникновению жизни исходными для нее индивидуальными коллоидными системами. Однако даже в отношении наиболее примитивных организмов на этот путь нужно вступать с очень большой осторожностью, так как с возникновением жизни создались новые закономерности обмена веществ и биологической структуры, которые в дальнейшем в основном и определяли собой все совершавшиеся в первичных живых существах процессы и явления, в частности и избирательное поглощение веществ из внешней среды.

Тем в большей мере сказанное нужно иметь в виду при работе с сильно дифференцированными клетками высших растений или с мышечными и нервными клетками животных и с другими аналогичными биологическими объектами, прошедшими уже длинный путь эволюционного развития, в процессе которого сущест-

вению усложнению, а в ряде случаев и качественному изменению подверглись даже свойственные первичным живым существам формы организации обмена и структуры. Поэтому вряд ли можно ожидать успеха от любой попытки механически свести все эти явления к одному знаменателю элементарных физических или химических процессов.

Такого рода попытка была сделана уже в шестидесятых годах прошлого столетия. Она в основном сводилась к стремлению объяснить способность живых тел к избирательному поглощению и выделению исходя только из тех или иных более или менее постоянных структурных свойств поверхностной клеточной мембраны, которая одевает протоплазму снаружи и таким образом лежит на границе раздела между живым телом и средой. Построенная на этой основе теория получила название мембранной теории клеточной проницаемости. Свое господствующее в научной литературе положение она сохранила и до настоящего времени, правда, подвергшись с момента своего возникновения ряду очень существенных изменений. В своем первоначальном виде мембранная теория может быть вкратце сформулирована следующим образом. Если клетка погружена в раствор вещества, отсутствующего в ней или находящегося здесь в меньшей концентрации, чем во внешней среде, то это вещество вследствие наличия концентрационного градиента будет диффундировать внутрь клетки. На пути этой диффузии лежит поверхностная мембрана, которая в зависимости от своего внутреннего строения может замедлять эту диффузию или вовсе преграждать ей дорогу и обуславливать избирательное поступление веществ в клетку и из нее.

Первоначальной моделью такой полупроницаемой клеточной мембраны служила полученная М. Траубе пленка из ферроцианида меди. Она пропускала через себя только воду и задерживала все растворенные в ней вещества. Поэтому она была использована В. Пфееффером для построения его осмометра, при помощи которого Пфееффер стремился разрешить вопросы о поступлении воды и о корневом питании у растений. Однако полученные таким путем данные имели гораздо большее значение для установления сформулированных Я. Вант-Гоффом общих физико-химических законов диффузии растворенных веществ, чем для разрешения биологических проблем.

Конечно, уже а priori было ясно, что в живую клетку должна проникать не только вода, но и другие вещества внешней среды. Поэтому в биологических исследованиях более широкое применение нашли так называемые избирательно-проницаемые мембраны, которые в той или иной мере пропускали через себя необходимые клетке растворенные в воде вещества. В частности, во многих модельных опытах такими искусственными мембранами служили целлофан, коллодиевые мешочки и тому подобные пленки, проницаемость которых определялась шириной пронизывающих их пор.



Поэтому они, подобно ~~мату~~ ~~мату~~, легко пропускали через себя низкомолекулярные вещества и задерживали большие молекулы, не способные проходить через поры.

Аналогичным образом трактовалась и проницаемость таких естественных «пленок», как, например, кишечной стенки, «кожицы» с чешуйки лука и т. д. Однако очень скоро выяснилась ошибочность такой простой аналогии. Было показано, что в ряде случаев для проникновения в клетку важное значение имеет не столько величина молекулы, сколько так называемый коэффициент распределения, т. е. отношение растворимости данного вещества в липоидах к его растворимости в воде. Чем более липоидорастворимым является исследуемое соединение, тем легче оно проникает в клетку.

Этот факт, естественно, сопоставлялся с участием липоидов в образовании поверхностной мембраны, построенной, как мы видели выше, по типу «сэндвича» из белковых и липоидных слоев. Однако для того чтобы объяснить легкое проникновение в клетку воды и некоторых растворенных в ней веществ, пришлось еще более усложнить представление о строении поверхностной мембраны, предположив в ней наличие мозаичной структуры. При этом предполагалось, что гидрофобные липоидные вещества проходят в клетку, растворяясь в ее поверхностной липоидной пленке, тогда как воднорастворимые соединения проникают через пронизывающие эту пленку гидрофильные поры.

Тем не менее и в таком виде мембранная теория не смогла удовлетворительно объяснить ряд наблюдаемых явлений и поэтому многие современные авторы (как, например, Д. Сабинин, Д. Насонов, А. Трошин и др.) отрицают исключительное значение строения одной только поверхностной мембраны в отношении способности живых тел поглощать или выделять те или иные вещества. Указанные авторы считают, что эта способность является выражением фазовых свойств всей протоплазмы в целом и что она может быть понята только лишь с учетом коацерватной природы протоплазмы.

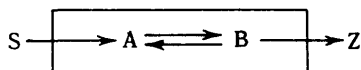
Поэтому они во главу угла вопроса о поступлении веществ в живую клетку ставят не способность поверхностной мембраны пропускать через себя те или иные вещества, а способность протоплазмы поглощать эти вещества из окружающего раствора, ее сорбиционные свойства, которые могут быть выражены коэффициентом распределения между протоплазмой и внешней средой. А. Трошин, получая кривые распределения различных веществ между искусственно полученными коацерватными каплями и их равновесной жидкостью, нашел, что указанные кривые очень сходны с кривыми распределения тех же веществ между живой протоплазмой и окружающим раствором.

Таким образом, уже те первичные простые коацерватные капли, которые мы выше приняли за исходные для возникновения

жизни системы, должны были обладать способностью к избирательному поглощению веществ из окружающего их раствора до известной степени аналогично тому, как это имеет место у протоплазмы. Эта аналогия, конечно, сохраняла свою силу и в том случае, если на поверхности этих капель возникали белково-липидные мембраны, подобные тем, которые получал Бунгенберг-де-Ионг. И однако между этими предшествовавшими появлению жизни объектами и первичными организмами неизбежно существовало то принципиальное различие, что первые являлись статичными, а вторые стационарными системами. В опытах с поступлением веществ в обычным образом полученные искусственные коацерваты всегда довольно скоро наступает определенное диффузионное равновесие между каплями и окружающим их раствором.

Между тем живое тело никогда не может прийти к такому равновесию. Клетка, находящаяся в полном равновесии с растворенными в среде веществами,— это мертвая клетка. Поэтому любой вопрос, относящийся к живым телам, в частности и вопрос об их способности к избирательному поглощению или выделению, может решаться только в свете понимания присущего этим телам обмена веществ.

Выше мы указывали, что первым шагом на пути формирования живых систем было возникновение в них реакции, согласно следующей схеме:



В этом случае размеры поступления вещества А из внешней среды определяются не только скоростью его проникновения в систему, но и скоростью его превращения в вещество В. Концентрация вещества А в системе может быть исключительно низкой не потому, что оно медленно поступает из внешней среды, а потому, что оно еще скорее исчезает в реакции  $A \rightarrow B$ .

Поэтому такая система может извлекать из окружающей среды вещества, находящиеся здесь в ничтожно малой концентрации, в том случае, если эти вещества вступают в свойственную системе реакцию, и, наоборот, даже при высокой концентрации во внешней среде их поступление будет очень ограниченным, если они не участвуют в совершающихся внутри системы химических превращениях.

Аналогично сказанному скорость образования вещества В играет решающую роль в ходе экскреции этого вещества во внешнюю среду.

Таким образом, уже на самых начальных стадиях возникновения обмена веществ его влияние существенно изменяло характер процессов поглощения и экскреции по сравнению с тем, что про-

исходило в статичных коацерватных каплях или их поверхностных пленках.

Сказанное справедливо даже в том случае, если принимать во внимание только процессы, совершающиеся в строгом согласии с градиентом концентрации, т. е. тогда, когда вещество проникает в живую систему только в том случае, если его концентрация снаружи выше, чем внутри системы, и наоборот.

Однако характерным для живых тел является то, что в них движение веществ с очень большой скоростью происходит не только согласно градиенту, но и главным образом против градиента концентрации. Так, например, калий обычно накапливается в растительных и животных клетках в такой степени, что его концентрация здесь во много раз превосходит концентрацию в окружающей среде. Само собой ясно, что такого рода движение веществ не может быть результатом простого процесса диффузии, когда роль протоплазмы или ее поверхностной мембраны в избирательном поглощении сводится только к тому, что они в большей или меньшей степени препятствуют этой диффузии.

В случае перемещения веществ против градиента концентрации не диффузия является движущей силой, а сама клетка активно участвует в этом процессе, совершая определенную работу, а следовательно, и затрачивая известную энергию, источником которой может служить только биологический обмен веществ.

Действительно, применяя прижизненные красители, например феноловый красный, мы легко можем в ряде случаев непосредственно наблюдать, что клетка активно поглощает этот краситель из внешней среды против градиента концентрации. Но это происходит только при нормальной жизнедеятельности клетки. Если же тем или иным путем нарушить или приостановить обмен веществ, сейчас же прекращается и активное поступление красителя. Мало того, если отравить клетку каким-либо ядом после того, как она накопила в себе краситель, последний будет выделяться обратно во внешнюю среду по градиенту концентрации, так как в мертвой клетке имеет силу только общий закон диффузии.

Ясно, что объяснить всецело на основании этого закона те явления, которые свойственны живым телам, совершенно невозможно. Этого можно достигнуть только на пути изучения последовательного формирования обмена веществ. Способность к активному (против градиента концентрации) поглощению веществ из внешней среды и к их обратному выделению, по-видимому, создалась уже на сравнительно ранней стадии образования живых систем тогда, когда в этих системах возникли сопрягающие механизмы, с помощью которых свободная энергия химических реакций не рассеивалась в виде тепла, а становилась доступной для процессов, нуждающихся в притоке энергии, в частности трансформировалась в АТФ и другие наделенные макроэргическими связями соединения.

У нас сейчас еще нет сколько-нибудь достоверных данных, которые позволили бы понять, какими путями мог влиять этот возникающий в процессе биологического обмена поток энергии на скорость и направление активного поглощения или выделения веществ даже на указанной нами сравнительно примитивной стадии развития жизни. Можно только предполагать, что приток к клеточной мембране энергии в доступной для ее использования форме коренным образом нарушил статический характер этой мембраны (как, конечно, и всего живого тела в целом). При этом стали подвергаться постоянным в ряде случаев ритмически повторяющимся изменениям как внутренняя структура составляющих мембрану макромолекул, так и способ их агрегирования между собой. Это могло создать известный ритм поглощения веществ из внешней среды поверхностью живого тела и их передачи внутрь этого тела.

Таким образом, способность к так называемому активному переносу веществ, по-видимому, лежит в самой основе организации всего живого. Она свойственна всем современным организмам. В связи с этим интересно отметить, что даже у способных к аэробному дыханию современных высших организмов задержка или исключение этого дыхания не всегда угнетает процесс активного переноса. Можно показать, что в этом случае потребная для него энергия поставляется анаэробным обменом, который, как мы видели в предыдущей главе, возник на относительно ранних этапах эволюции жизни. Из сказанного ясно, что действительное понимание процесса активного поглощения и выделения веществ живыми телами может быть достигнуто лишь на основе углубленного познания формирования этого процесса в ходе эволюции обмена веществ. К сожалению, приводимые в настоящее время в научной литературе схемы биологических механизмов активного переноса носят еще очень гипотетический характер, и ни одна из них не встречает полного всеобщего признания именно в силу того, что они мало связаны с обменом веществ и совсем не считаются с его эволюционным развитием.

Для действительного понимания механизмов активного переноса веществ необходимо точное знание того, с какими конкретно звеньями обмена связано любое явление, участвующее в активном переносе, и как оно, в свою очередь, отражается на состоянии всей сетки обмена веществ. При этом здесь речь идет не об обмене вообще, а именно о той его реальной форме, которая свойственна изучаемому объекту, так как по мере совершенствования обмена и усложнения клеточной структуры способность к активному переносу неизбежно изменялась, приобретая качественно новые особенности организации.

К сожалению, мы еще очень мало знаем об этой эволюции для того, чтобы систематически изложить ее пути и наметить те качественные сдвиги в организации активного переноса, которые совершались на отдельных этапах развития живого мира.

Особенно усложнилась задача активного переноса при возникновении многоклеточности, когда создавалась необходимость тока веществ не только внутрь отдельной клетки, но и через клетки, тока, обеспечивающего быструю и хорошо регулируемую передачу различного рода соединений от одной клетки к другой или даже через целую систему клеток и межклеточных путей на довольно большие расстояния.

В качестве внешне очень простого примера такой передачи веществ через клетки можно привести явление, совершающееся в эмбриональных почечных канальцах, изолированных из куриного зародыша. В свободном состоянии эти канальцы приобретают форму полых шариков, в которых внутренняя полость отделена от окружающей среды сплошным слоем клеток. Однако вещества внешнего раствора (например, красители) могут накапливаться в этой полости иной раз в концентрациях, значительно превосходящих концентрацию внешней среды. Эти вещества активно передаются в полость через слой окружающих ее клеток, не задерживаясь в них, однако, в сколько-нибудь значительных количествах.

Все попытки объяснить это на первый взгляд очень простое явление с помощью различных, иной раз довольно сложных физико-химических механизмов и схем носят весьма наивный и мало кого удовлетворяющий характер. И это вполне понятно, так как невозможно решить эту задачу, непосредственно обращаясь к законам неорганической природы и минуя при этом эволюционный путь развития живой материи, на котором явление передачи веществ через клетку могло возникнуть только в результате закономерного усложнения исторически более раннего процесса активного переноса, в свою очередь сформировавшегося на основе развития общего для всего живого обмена веществ.

При дальнейшей эволюции живых существ передача веществ через клетки приобретала все более и более комплексный, биологически опосредствованный характер. Понятно, что возникающие при этом системы и явления делались все менее доступными для их непосредственного, механического сведения к элементарным процессам неорганической природы. Здесь в качестве примеров можно назвать передачу воды и растворенных в ней веществ при помощи корневого давления по сосудам у высших растений и так называемое явление «всасывания» у животных. Под этим последним обычно понимается процесс поступления различных веществ через слой клеток в кровь. Наибольшее физиологическое значение имеет всасывание веществ из кишечника, осуществляемое при помощи специфически организованных образований — ворсинок. В них активная передача веществ, получающихся при пищеварительном процессе, усложняется большим числом добавочных явлений, в частности ритмически повторяющимся механическим сокращением ворсинок, а также точно осуществляющейся регуляровкой всего процесса в целом.

Уже у одноклеточных мы наблюдаем существенные сдвиги в способности поглощать и экскретировать вещества под влиянием того или иного раздражения, в результате чего возбужденные и находящиеся в состоянии покоя клетки резко различаются между собой по их способности к активному переносу веществ.

У многоклеточных организмов эта особенность приобретает все большее и большее значение в деле регулирования поглощения, выделения и переноса веществ в различного рода тканях и органах.

В кишечных ворсинках процесс всасывания регулируется не только в результате влияния разнообразных химических соединений, но и деятельностью нервной системы. У высших представителей животного царства доказана регулирующая роль в этом процессе даже коры головного мозга. В частности, обнаружено, что процесс всасывания веществ из кишечника в кровь протекает по законам условнорефлекторной деятельности.

Аналогичная закономерность установлена и для процессов выделения веществ. Так, например, многими безусловными и условными рефlekсами регулируется интенсивность выделения пищеварительных ферментов соответствующими железами желудочно-кишечного тракта.

Процесс пищеварения, процесс всасывания и многие другие связанные с ними процессы в своей совокупности составляют явление питания у высших животных и человека. Это явление, конечно, коренным образом отличается не только от простого поступления веществ в любую индивидуальную неорганическую систему, но и от усвоения веществ погруженным в «питательный бульон» микробом. Мы только очень условно можем называть «питание» микроба и «питание» человека одним и тем же словом. По существу мы имеем здесь два явления, стоящие на качественно различных уровнях развития.

Итак, мы можем представить себе такого рода последовательный ряд все усложняющихся в процессе эволюции жизни явлений: 1) элементарное, но уже связанное с примитивным обменом поглощение веществ из внешней среды живыми системами; 2) активный (связанный с затратой энергии) перенос веществ, лежащий в основе поглощения и выделения веществ живой клеткой; 3) активная передача веществ через систему клеток у многоклеточных; 4) всасывание веществ в кровь животных и, наконец, 5) комплексное явление питания высших животных.

Первый член этого ряда берет свое начало непосредственно от формирующегося обмена веществ. Но каждый последующий член может быть понят только как результат усложнения предшествующей организации в свете изучения определенной эволюционной ступеньки развития живой материи. Как нас учит история вопроса, попытки сразу перескочить через все эти ступеньки никогда не приводили к добру.

Мы намеренно более подробно остановились на разборе этого первого основного свойства живой материи и на его последующем развитии, так как те выводы, к которым мы пришли на основании этого разбора, полностью распространяются и на все остальные названные нами выше основные свойства всех живых существ — на их способность к росту, размножению, самовоспроизведению, перемещению в пространстве и, наконец, на их раздражимость. Все они в своем первоначальном виде могут быть непосредственно выведены из обмена веществ. Они формируются и развиваются вместе с усложнением и совершенствованием обмена. Но при дальнейшей эволюции живых существ на основе каждого из этих свойств создается ряд качественно новых явлений, присущих уже только все более и более высоким формам жизни. При этом любое из этих явлений может быть понято только в свете изучения его становления из предшествовавшей ему более простой формы организации живой материи.

Второе из отмеченных нами выше основных свойств живых существ — их способность к росту, необратимому увеличению массы в процессе их жизнедеятельности за счет веществ внешней среды — в своем первоначальном виде непосредственно вытекает из того положения, что организмы являются открытыми системами. В закрытых системах равновесие обуславливается равенством скоростей прямой и обратной реакции, и поэтому здесь принципиально не может происходить никакого увеличения массы. Напротив, в открытых системах скорость реакции в одном направлении закономерно больше, чем в другом.

Однако в процессе отбора исходных индивидуальных коллоидных систем в водах первородного океана для дальнейшего развития сохранились только те из них, в которых взаимосогласованность реакций формирующегося здесь обмена веществ неизменно была направлена в сторону преобладания синтеза над распадом, что обязательно приводило к увеличению массы системы.

Таким образом, способность к росту должна была быть свойственна уже исходным для возникновения жизни системам. С возникновением жизни у первичных организмов эта способность приобрела только более упорядоченный, а поэтому и более стабильный характер. В живых существах цепи и циклы реакций, взаимосогласованных между собой в единую сетку обмена веществ, постоянно повторяются во времени, в результате чего достигается стабильное новообразование продуктов синтеза, а следовательно и некоторое постоянство состава и структуры увеличивающейся в своей массе системы, несмотря на непрерывность потока все время сменяющегося в системе вещества. Однако указанное постоянство имеет только относительный характер. В процессе эволюционного усложнения живых существ их первоначальное свойство — способность к росту — постоянно сочеталось с качественными сдвигами в обмене веществ, составляющими основу явления

онтогенетического развития организмов. При этом чем выше поднималась живая система по эволюционной лестнице, тем все более и более сложные формы принимало тесно связанное с ростом онтогенетическое развитие организмов. Если первое явление (рост) приводило только к количественному увеличению живой системы, то второе (развитие) определяло все более глубокую качественную дифференциацию ее частей, возникающую на известных этапах индивидуального существования данной системы.

Обмен веществ как сетка строго согласованных между собой во времени процессов, конечно, никогда не может оставаться совершенно неизменным. В тесном взаимодействии с теми условиями, в которых он совершается, обмен обязательно должен подвергаться тем или иным сдвигам. Только на этой основе и может происходить эволюция живых систем.

Некоторые сдвиги обмена веществ в процессе индивидуального существования первичных живых систем должны были происходить даже при строго неизменных внешних условиях, так как уже сам рост этих систем нарушал постоянное соотношение между их объемом и поверхностью. Лишь непосредственно связанное с ростом дробление системы на части могло восстановить утерянное равновесие. Такого рода дробление у примитивных систем вначале могло быть осуществляемо просто внешними воздействиями. Однако с возникновением жизни сформировались внутренние механизмы, обеспечивающие постоянное активно идущее деление живых систем. На этих механизмах и их возникновении мы сосредоточим свое внимание несколько позднее.

Здесь же нужно лишь подчеркнуть, что постоянный рост первичных живых систем мог существовать только в непрерывной связи с их делением. Ряд опытов последних лет действительно показывает, что некоторые современные микроорганизмы при их последовательных пересевах сохраняют постоянными свой обмен веществ и свою жизнеспособность на протяжении тысячи поколений, но только лишь при их искусственном выращивании в строго стерильных и неизменно оптимальных условиях. Напротив, в естественной обстановке, где внешние условия не могут быть неизменными, всегда можно наблюдать закономерные сдвиги обмена веществ в процессе индивидуального развития у современных уже обладающих некоторой внутриклеточной дифференциацией организмов. Если клетки этих организмов по тем или иным причинам не подвергаются делению, то в них происходит постепенное нарушение первоначального порядка биохимических реакций (так называемое старение клеток).

В конечном итоге (на этой основе) возникает полная и необратимая декомпенсация обмена, при которой процессы распада (в частности, процессы гидролиза белков) начинают репрессивно преобладать над синтезом, что приводит к разрушению клеточных структур и механизмов, т. е. к естественной смерти клетки.



Таким образом, уже с первых шагов развития жизни, а в особенности при последующей все нарастающей дифференциации организмов, смерть всегда являлась и является нормальным и обязательным завершением тех качественных сдвигов в обмене веществ, через которые проходит любой организм в процессе своего онтогенетического развития.

Итак, первоначально для индивидуального существования любой живой системы были возможны только два пути. Живая система росла и делилась или она старела и умирала. В дальнейшем эти возможности в некоторой степени расширились.

Во-первых, на какой-то ступени развития одноклеточных организмов возникла их способность образовывать споры или цисты.

При этом происходит переход клетки в состоянии скрытой жизни к анабиозу, что имеет большое биологическое значение для сохранения организма (его переживания) в неблагоприятных внешних условиях: при чрезмерно высокой и низкой температуре, пониженной влажности и т. д.

Состояние анабиоза широко распространено в живой природе. Оно принципиально отличается от смерти тем, что при гибели организма многие реакции обмена сохраняют или даже увеличивают свою скорость, но их согласованность нарушается.

Напротив, при анабиозе, например, при обезвоживании клетки или при ее глубоком охлаждении взаимосогласованность реакций обмена сохраняется, но все они постепенно и равномерно снижают свою скорость практически до нуля.

Поэтому при обратном увлажнении или осторожном нагревании находящихся в состоянии анабиоза клеток, а также при прорастании спор имеется возможность возвращения указанных объектов к активной жизнедеятельности, но только в том случае, если первоначальный порядок обмена сохраняется при этом качественно неизменным.

Вторым обстоятельством, существенно расширившим на каком-то этапе развития жизненные возможности первичных организмов, явилось возникновение их способности к копуляции, т. е. к объединению между собой двух близких по своей организации индивидуальных живых систем. Конечно, при всем своем сходстве эти две сливающиеся воедино системы не могли быть абсолютно одинаковыми в отношении обмена веществ каждой из них. При взаимодействии нескольких отличающихся между собой сеток обмена в объединенной живой системе ее жизненный процесс существенно стимулируется каким-то непонятным пока еще путем. Это можно наблюдать на культурах ряда одноклеточных организмов. При длительном и непрерывном размножении они постепенно стареют и приходят к упадку. Но если возникает копуляция входящих в культуру организмов, они как бы омолаживаются, восстанавливая свою прежнюю жизнедеятельность и вновь приобретая способность к длительному размножению.

Особенно большое биологическое значение приобретала копуляция тогда, когда она, совершенствуясь, далее превратилась в половой процесс, при котором сливавшиеся между собой системы (гаметы) или женские и мужские половые клетки уже закономерным образом различались между собой по своему обмену веществ и по присущим им наследственным свойствам. При их слиянии в зиготу (оплодотворенное яйцо) возникали новые формы обмена, что оказывало весьма существенное влияние на все последующее эволюционное развитие жизни. Именно в силу сказанного половое размножение и приобрело такое монопольное положение у подавляющего большинства высших организмов.

Решающее значение в деле качественного усложнения процесса роста имело то обстоятельство, что рост живых систем всегда был тесно связан с их развитием. Но если вначале это последнее явление носило сравнительно элементарный характер, то в дальнейшем с каждым новым подъемом организмов на следующую ступеньку эволюционной лестницы оно приобретало все более и более сложные формы. В связи с этим все так широко распространенные в научной литературе попытки охарактеризовать рост высших организмов от начала и до конца какой-то единой формулой или кривой, подобной кривым, выражающим течение простых физических или химических процессов, неизменно кончались неудачей.

Существо биологического развития состоит в том, что происходящие в процессе роста живого тела небольшие сдвиги в обмене веществ в конечном итоге закономерно приводят к какому-то качественному перелому, к значительной перестройке отдельных частей общей сетки обмена веществ. Эта перестройка и создает потенциальную возможность — «готовность» живых тел осуществлять (при наличии необходимых для этого внешних условий) те или иные новые, ранее несвойственные исходным клеткам физиологические или формообразовательные процессы.

В наиболее простой форме мы можем наблюдать указанное явление уже у микроорганизмов. Так, например, образование антибиотиков у продуцирующих их грибов происходит только во вторую фазу развития мицелия и, следовательно, связано с какой-то перестройкой его обмена. Аналогичная перестройка неизбежно должна предшествовать делению микробной клетки, а тем более ее дифференциации при образовании спор.

Но особенно сложные формы и исключительно важное биологическое значение приобрели указанные изменения в обмене веществ у многоклеточных организмов. Как мы видели выше, даже у наиболее примитивных из них (например, у губок) существует известная дифференциация отдельных клеток, несущих те или иные физиологические функции. Но такая дифференциация возможна только в том случае, если в исходных, первоначально одинаковых клетках каким-то образом произойдут закономерные из-

менения обмена, причем в разных клетках эти изменения должны протекать по-разному.

Указанное явление даже в такой его простой начальной форме развития остается по существу еще далеко не изученным. Понятно, что несравненно еще более сложными являются закономерности изменения обмена веществ при индивидуальном развитии организмов, стоящих уже на более высокой ступени эволюционной лестницы.

Каждое современное высшее растение обязательно проходит в своем развитии через определенные стадии, необходимые этапы его онтогенеза, сменяющие друг друга в строго закономерной последовательности, причем для осуществления каждой из этих стадий требуется свой особый комплекс условий внешней среды. Существо этих стадий состоит в качественно переломных сдвигах обмена веществ, что создает «готовность» растения к наступлению (при подходящих внешних условиях) видимых фаз формообразования (кущения, цветения и т. д.).

Аналогично этому есть основания считать, что и при эмбриональном развитии высших животных видимой дифференциации вначале однородных клеток делящегося оплодотворенного яйца должны предшествовать глубокие изменения в их обмене в своей совокупности и составляющие то, что обычно обозначается как «детерминация».

К сожалению, современное состояние знаний позволяет нам в основном только скользить по поверхности указанных явлений, лишь регистрируя порядок формирования возникающих в процессе эмбриогенеза морфологических структур. Поразительным в этом порядке является то, что он до известной степени как бы повторяет те формы развития, через которые проходил данный организм в процессе своей филогенетической эволюции.

Как иногда принято говорить, высшие живые существа как бы «сохраняют память» о своем отдаленном прошлом и поэтому воспроизводят его в своем онтогенезе. Но такое хотя и очень образное выражение, конечно, по существу ничего не объясняет. Вместе с тем и при чисто физическом подходе к «механике эмбрионального развития» остается совершенно непонятным, почему высший организм при своем образовании из яйца идет именно этими прежними путями, хотя с точки зрения общих законов механики это совершенно не обязательно.

Мне кажется, что мы до известной степени можем приблизиться к разрешению этой проблемы, если попытаемся использовать те же биологические закономерности, о которых упоминалось в начале предыдущей главы.

Высшие животные и человек осуществляют то или иное звено своего обмена, например гликолитический распад сахара, соблюдая строго определенный порядок составляющих это звено химических реакций. Это происходит не потому, что высшие живые

существа «повторяют» те явления, которые были свойственны примитивным микробам миллиард лет тому назад, а в силу исторически сложившейся необходимости, в силу того, что для биологической формы организации нет и быть не может другого порядка данного звена обмена, хотя с точки зрения общих химических законов можно представить себе множество иных приводящих к тем же результатам химических комбинаций.

Конечно, когда мы говорим о явлениях, происходящих при эмбриональном развитии высших организмов, речь идет уже не о простом порядке реакций в определенной сетке обмена веществ, а о порядке изменения этого порядка, так сказать о порядке второго рода, о строго постоянной последовательности обязательных сдвигов в обмене веществ, сдвигов, лежащих в основе дифференциации клеток развивающегося из яйца эмбриона. Однако может быть и на этом уже очень высоком уровне организации жизни высшие организмы осуществляют ту же последовательность явлений, что и их отдаленные предки только потому, что иной порядок является биологически невозможным, хотя, конечно, с чисто физической или механической точки зрения можно представить себе бесчисленное множество иных путей развития.

Вслед за эмбриональным периодом индивидуального развития любой высокоразвитый многоклеточный организм закономерно проходит через так называемый период роста, затем период зрелости, связанный с воспроизведением потомства, и, наконец, период старения, постепенного нарушения обмена веществ, неизбежно приводящего к полной его декомпенсации — смерти. В течение всех этих периодов у высших живых существ выявляется поразительное совершенство взаимосогласованности роста и развития как всего организма в целом, так и его отдельных органов, тканей и клеток. Эта взаимосогласованность регулируется сложнейшим комплексом механизмов, которые у растений носят главным образом гуморальный характер, а у животных, кроме того, тесно связаны с деятельностью нервной системы.

До некоторой степени мы можем судить о значении этих механизмов, искусственно высвобождая из-под их влияния клетки в так называемых тканевых культурах. При удовлетворении всех потребностей (питания, удаления отходов и т. д.) такие клетки, по-видимому, способны к неограниченному росту и делению, но нормальные соотношения развития, специфическая дифференциация клеток здесь обычно бывает нарушена, хотя и далеко не всегда в одинаковой степени.

Бесконтрольное размножение недифференцированных клеток может иметь место и внутри целого, неповрежденного организма. Таким путем, в частности, возникают раковые опухоли. В связи с этим в научной литературе высказывается мнение, что для нахождения способов предупреждения или излечения рака необходимо вскрыть основные закономерности и природу роста клетки,

а также тот механизм, при помощи которого живое тело нормально удерживает под своим контролем рост и развитие клеток.

Итак, мы видим, что аналогично способности к восприятию и выделению веществ, способность живых существ к росту и развитию в своем первоначальном примитивном виде может быть непосредственно выведена из закономерностей обмена веществ. Но при дальнейшей эволюции организмов и эта способность проходит длинный ряд все более и более усложняющихся форм организации, которые не могут быть непосредственно поняты на основании одних только законов, царящих в неорганической природе.

С ростом и развитием непосредственно связано третье названное нами выше основное свойство организмов — их способность к размножению. В том биологическом аспекте, в каком мы его будем далее рассматривать, под понятие «размножение» нельзя подводить (как это иногда делается) всякое увеличение числа наличных систем. В частности, мы не считаем рациональным применять это слово для обозначения увеличения числа молекул в ходе какого-либо химического процесса, все равно будет ли это одна химическая реакция, совершающаяся в газе и растворе, или целая серия взаимосогласованных между собой реакций в какой-либо сложной системе, как, например, образование молочной кислоты в процессе гликолиза. Само собой понятно, что в этом случае происходит не «размножение» молекул молочной кислоты, а их непрерывно повторяющееся новообразование.

Расходясь в указанном отношении с очень многими современными авторами, мы весьма сомневаемся и в правильности обозначения термином «размножение» (в биологическом понимании этого слова) явления постоянного новообразования вирусного нуклеопротеида в процессе согласованных реакций обмена живых клеток табачного листа.

С размножением это явление очень сближается тем, что оно требует для своего осуществления наличия готовой нуклеиновой молекулы. Но процесс обмена, лежащий в основе всякого биологического размножения, принадлежит здесь не вирусу, а живой многомолекулярной системе табачного листа. Вирус только несколько изменяет характер этого обмена веществ.

В свете изучения того пути эволюции, который привел к возникновению жизни, правильнее принять за неорганический прообраз биологического размножения процесс механического дробления многомолекулярных систем, аналогичный процессу образования капель эмульсии при ее встряхивании. Подобно этому в результате удара волн или берегового прибоя могли делиться на части и капли первичных коацерватов еще до того, как они в результате эволюции превратились в живые существа. Однако с возникновением жизни указанный пассивный процесс дробления исходных систем должен был смениться у первичных организмов на активное деление растущих живых тел.

Это произошло в основном только тогда, когда в живых системах сформировался хотя бы самый примитивный обмен веществ. Схематически можно себе представить указанный процесс активного деления следующим образом. В живой системе в результате синтетических процессов накапливался за счет веществ внешней среды какой-либо полимер, например белок или даже просто крахмал. Затем в системе происходил закономерный сдвиг в обмене веществ, усиливающий в ней процессы гидролиза. В результате этого осуществлялся распад полимера, приводивший к быстрому образованию в системе осмотически активного вещества (например, сахара). Если скорость образования этого вещества превышала скорость его диффузии во внешнюю среду, создавалось высокое осмотическое давление внутри системы, которое в конечном итоге разрывало систему на части. При обратном сдвиге обмена веществ эти части вновь росли и накапливали полимеры, потом вновь делились на части и т. д.

При формировании поверхностной мембраны и после возникновения сопрягающих энергию механизмов явление активного деления живых систем должно было приобрести еще более сложные формы, связанные с периодически совершающимися структурными изменениями белков мембраны при их взаимодействии с АТФ.

На примере современных живых тел удалось показать, что в результате такого взаимодействия происходит дефосфорилирование АТФ, а освобождающаяся при этом энергия используется в процессе активного деления клетки, которое носит определенно выраженный эндотермический характер.

Внутреннее строение коацерватной капли более или менее однородно, и поэтому возникающие при ее дроблении части в основном сходны между собой. Однако с появлением жизни все более и более нарастала внутренняя дифференциация живых систем, поэтому основная трудность, создававшаяся при их размножении, заключалась в необходимости сохранения у дочерних систем исходного химического состава и структуры, в осуществлении такого деления, при котором образовывались бы части, отличающиеся от исходной системы только величиной и массой, но не своей организацией. По мере формирования протоплазматических органоидов решение этой задачи делалось все сложнее и могло быть достигнуто только путем создания в процессе эволюции качественно новых, отсутствовавших у примитивных живых систем механизмов.

Исключительной сложности и совершенства эти механизмы достигли в связи с формированием клеточного ядра. Как мы видели выше, у синезеленых водорослей и у некоторых видов бактерий еще нет строго дифференцированного ядра. Ядерное вещество у этих организмов просто располагается в центре протопласта в виде отдельных форменных образований, состоящих из ДНК. Но уже здесь можно обнаружить характерные изменения этих обра-

зований, связанные с перестройкой ядерного вещества при подготовке протопласта к делению.

На более высокой ступени эволюционного развития общему делению клетки всегда предшествует закономерно протекающий процесс ядерного деления. Особого совершенства достиг этот процесс при митозе, путем которого осуществляется поразительно точное распределение ядерного материала между возникающими при делении дочерними клетками.

Точное распределение ядерного материала приобрело особенно большое значение в связи с возникновением полового процесса, который в норме возможен лишь при строгом соответствии компонентов сливающихся между собой гамет. Поэтому образованию гамет всегда предшествует так называемое редукционное деление, при котором каждая половая клетка получает лишь половинный набор хромосом с тем, чтобы полный, свойственный данному виду набор, вновь восстановился при слиянии гамет в зиготу. Следовательно, формирование митоза можно рассматривать как необходимую предпосылку для развития полового размножения.

Подробное описание процесса митоза можно найти в любом учебнике цитологии. Его основные сменяющие друг друга фазы изучены с внешней стороны детальнейшим образом. Однако природа факторов, обуславливающих этот процесс, и лежащие в его основе механизмы остаются для нас все еще «книгой за семью печатями». Очевидно, что эта свойственная большинству современных клеток форма размножения уже находится на очень высокой ступени сложности своей организации. Поэтому и не удастся просто свести ее к общим физическим и химическим закономерностям, минуя путь исследования ее эволюционного формирования, как это обычно пытаются сделать многие современные авторы.

Тем в большей мере сказанное относится к еще более сложной, качественно отличной от простого клеточного деления форме размножения, которая присуща многоклеточным организмам. В основе этой формы размножения лежат не только процессы роста, деления и дифференциации клеток, но и процесс онтогенетического развития всего организма как единой целостной системы.

С ростом и размножением живых тел тесно связана и их способность к самовоспроизведению, которая, как мы видели выше, в своем первоначальном примитивном виде также непосредственно вытекает из обмена веществ. В основе этого явления лежит то, что организмы, воспринимая из внешней среды посторонние чуждые им по своей химической природе соединения, превращают их в вещества, тождественные тем, которые находились в них ранее. При этом постоянство образования веществ, свойственных данному живому телу, отображает собой лишь некоторый установившийся для него порядок реакций обмена, ведущих к новообразованию этих веществ.

Как мы указывали выше, некоторое постоянство порядка обмена веществ должно было возникнуть уже на самых ранних стадиях формирования жизни, на основе постоянства поглощения системами определенных простейших катализаторов из внешней среды. Но так как легко изменяющиеся, сильно неуравновешенные исходные системы постоянно были подвержены риску потери своей динамической устойчивости, риску исчезновения, для дальнейшей эволюции в процессе отбора сохранялись только те из них, в которых реакции сетки обмена сочетались между собой в стационарные, постоянно повторяющиеся цепи и циклы.

Уже на этой примитивной основе первичные организмы приобретали способность к постоянному синтезу таких сравнительно сложно построенных соединений, как, например, необходимых им коэнзимов или АТФ. Наряду с этим происходила и постепенная стабилизация порядка построения белковоподобных полимеров.

Значение последнего обстоятельства особенно сильно возросло тогда, когда удлинение и усложнение цепей обмена создало необходимость очень точного согласования скоростей отдельных составляющих многозвенные цепи реакций. Это могло быть осуществлено только на основе возникновения ферментов, т. е. белков, обладавших строго определенным и постоянным взаиморасположением некоторых атомных группировок в их полипептидной цепи, а также постоянством закручивания этой цепи в белковую глобулу.

С точки зрения изложенных представлений, способностью к самовоспроизведению обладает весь метаболический комплекс, вся живая система в целом. Эта способность возникла с самого начала формирования обмена веществ вне какой-либо связи с ДНК, задолго до ее возникновения. Однако возникновение ДНК явилось очень важным этапом эволюции разбираемого свойства организмов. Оно подняло способность к самовоспроизведению на очень высокую ступень организации, обеспечив известный консерватизм, постоянство состава, структуры и обмена веществ при размножении все усложняющихся живых систем. Но, конечно, ни в коем случае на этом основании нельзя сводить все сложное явление биологического самовоспроизведения к одному только «размножению» молекул ДНК.

Способность к самовоспроизведению лежит в основе явления наследственности, но это последнее понятие гораздо шире, чем первое. В наследственности закреплен опыт истории всех предшествующих поколений.

Поэтому чем длиннее пройденный организмом путь филогенетического развития, чем выше стоит живое существо на эволюционной лестнице, тем все более сложные формы принимает его наследственность.

Наследственность у наиболее примитивных одноклеточных в основном сводится к сохранению постоянным свойственного им



порядка обмена веществ при непрерывно совершающемся росте и размножении. Поэтому на этой ступени эволюции явление самовоспроизведения играет в наследственности доминирующую роль.

Однако по мере усложнения организации живых существ все большее значение для их наследственности приобретает процесс развития, процесс коренных сдвигов обмена веществ. В цикле развития многоклеточных устанавливается определенный порядок изменения порядка обмена веществ, то, что можно обозначить как порядок второго рода. С ним-то в основном и связана наследственность у высокоразвитых живых существ. Здесь она уже не сводится только к сохранению постоянной последовательности реакций в обмене веществ, а направлена главным образом к поддержанию неизменности порядка закономерных сдвигов в обмене веществ онтогенетически развивающегося организма. Основа этого порядка сохраняется постоянной в том виде, как она сложилась в процессе филогенетического развития в длинном ряду всех предшествующих поколений. Она не может зависеть от одного какого-либо единичного фактора, а отражает всю исторически сложившуюся организацию живого существа.

Конечно, все сказанное еще далеко не может в достаточной степени охарактеризовать явление наследственности во всей его полноте, но во всяком случае оно показывает, насколько это свойство у высокоразвитых организмов сложнее, чем первично возникшая с появлением жизни способность к самовоспроизведению. Вместе с тем нужно иметь в виду, что из всех возможностей, сосредоточенных в наследственном основании организма, осуществляются в процессе его развития лишь те, для реализации которых имеются необходимые условия в окружающей среде. Поэтому наследственность могла возникнуть на определенной ступени развития живой материи только лишь на основе единства организма с условиями внешней среды.

Как мы видели выше, энергия, возникающая в результате совершающихся в живых телах экзотермических реакций, используется здесь в ряде разнообразных направлений: при активном восприятии веществ из внешней среды, при новообразовании составных ингредиентов протоплазмы, при росте и размножении организмов, при возникающих в них осмотических, электрических и даже световых явлениях. Но особенно яркое выражение находит это превращение химической энергии обмена в ее другие формы в механическом движении, в способности организмов активно перемещаться в пространстве.

Эта способность возникла в самые начальные периоды существования жизни и поэтому ее можно рассматривать как одно из основных свойств всего живого. Правда, многие современные организмы лишены способности видимым образом перемещаться в пространстве, но и в этом случае протоплазма их клеток движется, совершает довольно активное круговое течение. Кроме того, мед-

ленные движения живых тел постоянно совершаются при росте и размножении организмов.

Активное перемещение живых тел по отношению к окружающей среде может происходить в форме следующих четырех типов движения: амебoidalного, ресничного, жгутикового и мышечного. Последний тип — мышечное сокращение — является наиболее совершенной формой движения, свойственной наиболее высоко развитым организмам, обладающим специфически приспособленными для осуществления этой функции глубоко дифференцированными тканями. Конечно, здесь это явление представлено в своем наиболее усложненном виде.

Но в истории науки дело сложилось так, что именно эта форма биологического движения изучалась давно и подробно, тогда как более примитивные формы почти не подвергались сколько-либо глубокому исследованию.

Только за последнее время этот пробел восполняется, при этом нередко для суждения о более примитивных формах движения используются данные, полученные хотя бы и на более изученных, но несравненно гораздо более сложных системах.

По-видимому, элементарным актом любого биологического движения является обратимое изменение формы водоудерживающей способности и других свойств белковых частиц, а в дальнейшем изменение взаиморасположения этих частиц в белковых агрегатах. Все эти явления непосредственно связаны с химическим взаимодействием белков и АТФ, которая при этом дефосфорилируется и служит источником энергии для механического движения.

Такого рода непосредственное превращение химической энергии в механическую могло возникнуть уже в исходных открытых белковых системах, когда энергия, образующаяся в них вследствие реакции переноса водорода, перестала рассеиваться просто в виде тепла, а стала конденсироваться в макроэргических связях АТФ. Дальнейшее эволюционное совершенствование указанного процесса состояло, во-первых, в ускорении темпов реакций, связанных с накоплением и превращением энергии и, во-вторых, со структурным упорядочиванием взаиморасположения белковых мицелл в их агрегатах.

В простейшем виде энергия, освобождающаяся при разложении АТФ, используется в процессе перехода белков протоплазмы (в особенности ее поверхностного слоя) в гелеобразное состояние. Согласно современным данным, поверхностный слой цитоплазмы содержит белок, способный взаимодействовать с АТФ. Освобождающаяся при этом энергия используется для поддержания состояния напряжения кортикального слоя, отчего зависит форма и тонус клетки. Изменение этого напряжения может приводить к движению. По-видимому, такого рода явления лежат в основе ряда примитивных движений, в частности движения некоторых растений.





Есть основание считать, что переход протоплазменных белков из состояния геля в золь и обратно обуславливает и так называемое амебоидальное движение, характерное для плазмодия слизистых грибов — миксомицетов, для амёб и других аналогичных биологических объектов. При амебоидальном движении происходит выпячивание по направлению движения более или менее значительных выступов протоплазмы (псевдоподий), после чего остальная живая масса постепенно перетекает в этот выступ и таким образом перемещается в отношении своего субстрата. Показано, что плазмодий грибов содержит в себе специфический белок — так называемый миксомиозин, способный взаимодействовать с АТФ. При этом АТФ дефосфорилируется, а миксомиозин сильно снижает свою вязкость, чтобы затем вновь ее медленно восстанавливать до прежней величины. Обычно образование псевдоподия трактуется так, что на движущемся конце живого тела протоплазменные гели разжижаются, тогда как на «хвосте» клетки происходит сокращение кортикального геля, который гонит жидкую протоплазму в псевдоподий.

Таким образом, при амебоидальной форме движения еще нет дифференцированных участков живого тела, специфически выполняющих функцию перемещения организма в пространстве. Такая дифференциация обозначается уже при ресничном и жгутиковом движении. Реснички, многочисленные подвижные отростки клеток, чрезвычайно широко распространены у самых разнообразных представителей живого мира, как у одноклеточных, так и многоклеточных. Жгутики представляют собой специфические клеточные органеллы, встречающиеся у некоторых одноклеточных, у сперматозоидов большинства животных и низших растений, у зооспор водорослей и т. д.

Указанные образования во многом сходны между собой, но все же движение жгутиков является более высокоорганизованным и более сложным. В частности, жгутики могут двигаться не только как весло (что свойственно ресничкам), но и как пропеллер.

Несмотря на многочисленные экспериментальные и описательные данные, механизм движения ресничек и жгутиков остается все еще далеко не ясным. С уверенностью можно только сказать, что и здесь источником энергии для механического движения является дефосфорилирование АТФ специфическими белками протоплазмы. Обычно реснички и жгутики ведут себя как независимые эффекторы, но в процессе эволюционного усложнения организмов они все более и более подпадают под контроль нервной системы.

Таким образом, и с точки зрения наличия специфически дифференцированных органелл, и с точки зрения возникновения некоторой регулируемости ресничное и жгутиковое движения, несомненно, являются значительным шагом вперед по сравнению с амебоидальным движением. Но исключительного совершенства

достигла способность организмов к движению при возникновении мышечного сокращения. И по своей скорости и по своей мощи оно настолько превосходит все другие формы движения, что с полным правом может рассматриваться как новое свойство, возникшее лишь на сравнительно высокой ступени эволюционного развития животного мира. При этом присущая протоплазме сократимости стала основной функцией глубоко дифференцированных клеток или многоядерных комплексов — мышечных волокон, наделенных очень сложным специфическим строением. Это строение мышцы приобрели не сразу, и сравнительная анатомия и гистология позволяют нам судить, как изменялись в процессе эволюции их структурные элементы, постепенно все более совершенствуясь и приспособляясь к выполнению свойственной им функции.

Относительно простое строение имеют висцеральные мышцы, которые состоят из небольших удлинённых веретенообразных клеток с одним ядром в каждой. Для них характерно ритмически повторяющееся сокращение, которое может быть и совершенно независимым от нервной системы, но у высших организмов управляется системой двойной иннервации.

У низших беспозвоночных, например, у кишечнополостных, туловищные мышцы в значительной степени похожи на висцеральные мышцы с характерными для них ритмическими пульсациями. По мере подъема по эволюционной лестнице это строение усложняется, но даже у червей и низших моллюсков оно еще остается относительно простым. Только у высших беспозвоночных, например у головоногих моллюсков или у насекомых, оно по своей сложности приближается к строению туловищных и скелетных мышц позвоночных животных. Эти так называемые поперечно-полосатые мышцы представляют собой исключительно высокоспециализированные структуры, некоторые свойства сократимости у них достигли поразительного совершенства. Это в особенности относится к скорости и мощи мышечного сокращения.

Есть основание думать, что такого рода функциональное совершенство не может быть достигнуто на основании одних только изменений, происходящих на мономолекулярном уровне. Несомненно, что в работе мышц очень большое значение имеют пространственные взаимоперемещения белков, агрегированных в структуре мышечного волокна.

Главнейшими из этих белков являются актин и миозин, которые, согласно В. Энгельгардту и М. Любимовой, являются ферментами, дефосфорилирующими АТФ. В своей совокупности эти белки образуют комплекс — актомиозин, обладающий определенной пространственной взаимориентацией составляющих его молекул. Были осуществлены многочисленные попытки воспроизвести работу мышц на специфически построенных из актомиозина моделях. Актомиозиновые нити при добавлении АТФ сокращаются и совершают работу, причем АТФ расходуется. Затем нить расслаб-

ляется, и можно снова вызвать ее сокращение путем добавления АТФ. Таким образом, в этой модели актомиозин играет роль аденозинтрифосфатазы, освобождая энергию АТФ и тем обеспечивая сокращение нити.

Тем не менее даже наиболее совершенная из построенных в настоящее время актомиозиновых моделей еще не может служить полным аналогом мышечной фибриллы. Очевидно, строение последней является гораздо более сложно организованным, и ее сокращение связано с закономерно совершающимся перемещением молекул миозина и актина или их комплексов. Исключительно сложной и совершенной является также регуловка сокращения скелетных мышц, осуществляемая нервной системой.

Механическое движение в ряде случаев служит наиболее наглядным выражением раздражимости — этого общего для всего живого свойства. Обычно под раздражимостью понимают способность организмов отвечать на воздействия среды такой реакцией, которая по своей силе, месту и характеру не соответствует силе, месту и характеру самого воздействия. Эта реакция организмов коренным образом отличается своей обратимостью от аналогичных явлений в неживой природе. Разряд энергии в неорганической системе (например, взрыв пороха) не сопровождается самопроизвольным восстановлением исходного положения системы. Напротив, в организмах происходит это восстановление, поэтому, как правило, реакция на раздражение может многократно повторяться.

Трудно сказать, насколько правомочны попытки некоторых современных авторов обнаружить уже на мономолекулярном уровне эволюции материи явления, аналогичные биологической раздражимости. Но можно думать, что те многомoleкулярные открытые системы, которые мы приняли как исходные для возникновения жизни, после того как в них сформировались хотя бы самые примитивные формы обмена веществ, уже обладали способностью специфически реагировать на воздействие окружающей их внешней среды. Как только в указанных системах возникли процессы, приводящие к аккумуляции энергии (например, в форме АТФ), так сейчас же в них создалась возможность разряда этой энергии в ответ на то или иное внешнее воздействие. При этом должны были происходить коллоидно-химические изменения коацерватной системы, в частности, например, изменения степени дисперсности входящих в нее белковоподобных комплексов, увеличение их вязкости, адсорбционной способности, т. е. все те явления, которые мы наблюдаем и сейчас при раздражении клеточной протоплазмы. Однако аналогично этой последней и в исходных системах в результате непрерывно совершавшихся в них реакций обмена происходило новое накопление энергии, и вследствие этого система должна была возвращаться к своему первоначальному состоянию.

В противном случае исходные системы постоянно подвергались

бы риску исчезновения, и поэтому естественный отбор получил здесь особенно яркое выражение. Вследствие его действия дальнейшее эволюционное развитие раздражимости как первичного элементарного свойства всего живого приобрело совершенно определенную направленность, и на его основе сформировалось новое особое состояние первичных организмов, которое носило уже явно выраженный приспособительный характер, — их возбудимость, обеспечивающая возможность выполнения организмами определенных актов в ответ на воздействие внешней среды.

Способность живых тел переходить под влиянием внешних и внутренних раздражителей в возбужденное состояние проявляется прежде всего в активном (т. е. происходящем за счет внутренних энергетических запасов) и обратном изменении порядка и интенсивности обмена веществ. Однако это изменение обмена тесно связано с рядом характерных для возбужденной протоплазмы структурных, физических и физико-химических изменений. Среди них в особенности нужно отметить возникновение биоэлектрических явлений (биоэлектрических потенциалов или токов действия). Ранее токи действия считались явлением, присущим только нервной и мышечной ткани, где им принадлежит особая роль в функционировании этих глубоко дифференцированных образований. Однако сейчас доказано, что биоэлектрические потенциалы возникают и в любой недифференцированной протоплазме (например, у миксомицетов, амёб, водорослей и т. д.).

Для наиболее примитивных, одноклеточных организмов характерно то, что возбуждение возникает в них только в ответ на непосредственное, прямое действие среды. Зона возбуждения соответствует области действия раздражителя, причем само возбуждение развивается очень медленно и не имеет заметной тенденции к распространению.

Однако эволюционное развитие живых существ было направлено на возникновение и совершенствование процесса распространения возбуждения, так как это способствовало усилению связи между организмом и средой. Особенно большое значение распространение возбуждения приобрело при возникновении многоклеточности. Данные сравнительной физиологии вскрывают пути постепенного совершенствования этого явления в процессе эволюции жизни. У лишенных нервной системы организмов, например у растений, распространение возбуждения происходит по принципу передачи от клетки к клетке, в частности передачи возникающих при раздражении специфических продуктов обмена веществ. Таким путем на этой стадии эволюционного развития достигается возбуждение участков тела, находящихся вдали от места раздражения.

В своем начальном виде такая форма передачи возбуждения еще весьма несовершенна, так как она осуществляется с относительно малой скоростью. В процессе эволюции и на этой основе



могло быть достигнуто значительное увеличение скорости передачи возбуждения, однако коренной перелом в этом отношении был достигнут лишь на пути возникновения и развития нервной системы с ее специализированной функцией восприятия раздражений и передачи возбуждений, что явилось исключительно важным событием в эволюции жизни. Оно определило собою все дальнейшее развитие животного мира, для которого нервная система сделалась ведущим звеном взаимоотношения организмов с окружающей средой.

Как мы указывали выше, примитивные организмы, у которых раздражимость и возникающая из нее возбудимость еще не дифференцированы, пространственно не локализованы, а в более или менее равной степени присущи любому участку их тела, могут реагировать на воздействие из внешнего мира в основном только при непосредственном соприкосновении с источником этого воздействия. Морфологическая и физиологическая дифференциация нервной системы создает несравненно большие возможности реагирования на расстоянии. На этой основе организм приобретает способность ориентироваться во времени и пространстве, что неизмеримо расширяет его «район жизни», сферу его возможного существования.

Сравнительная физиология учит нас, как постепенно происходило развитие нервной системы в процессе эволюции животного царства. Уже на сравнительно ранней стадии этого развития взаимодействие между организмом и средой привело прежде всего к известному расчленению первоначальной общей возбудимости живых тел и возникновению локализованных в определенных участках этих тел специализированных образований, дифференцированно воспринимающих различного рода внешние воздействия. Возникновение этих так называемых рецепторов (или органов чувств) тесно связано в процессе эволюции жизни, с одной стороны, с образованием специализированных нервных путей, по которым распространяется возбуждение, и с другой — с формированием особых скоплений нервных клеток внутри организма, к которым направляются указанные нервные пути. Эти скопления представляют собой элементы центральной нервной системы. Функциональное значение этой системы определяется ее двусторонней связью. При помощи центростремительных нервов она соединена с рецепторами, а следовательно с воспринимаемыми ими воздействиями внешней и внутренней среды. С другой стороны, при помощи так называемых центробежных нервов центральная система воздействует на различные рабочие органы или эффекторы живого тела, как, например, на мышцы, различного рода железы и т. д., деятельность которых таким образом подпадает под ее контроль, регулируется центральной нервной системой.

Такого рода организация нервной системы обусловила возникновение качественно новой формы отражения организмом падаю-

щих на него воздействий внешнего мира. В отличие от суммарной реакции организмов на раздражения в допервый период после возникновения нервной системы происходит дифференцированное восприятие воздействий внешней среды специализированными рецепторами (органами слуха, зрения, осязания и т. д.), передача возбуждения нервным центром и ответная реакция организма, осуществляемая специализированными эффекторами по сигналам, поступающим к ним из центра по центробежным проводящим путям. Этот важнейший для физиологии животных процесс носит название рефлекса.

В своем наиболее примитивном виде он представляет собой строго постоянную безусловную ответную реакцию организма на внешнее раздражение, при которой полученные воздействия автоматически передаются через нервные центры исполнительным органам. Однако в процессе эволюции животных происходит не только дальнейшее далеко идущее приспособление рецепторов и эффекторов к дифференцированному восприятию внешних и внутренних раздражений и к соответствующему ответу на них, но достигается и исключительное совершенство преобразования многочисленных и различных форм возбуждения в центральных областях нервной системы, вследствие чего сигнал, поступающий отсюда к эффекторам, носит глубоко опосредствованный характер. Это обуславливает возможность дробного анализа и синтеза разнообразных явлений внешней среды и непрерывно изменяющихся условий внутри самого организма.

В силу этого особенно большое значение для совершенствования дифференцированных связей организма с внешним миром имело развитие центральных областей первой системы, развитие мозга.

Именно на этой основе возникла высшая нервная деятельность животных и человека.

Согласно учению И. П. Павлова, в основе высшей нервной деятельности высокоорганизованных животных лежат условные рефлексы, т. е. рефлексы высокого порядка и качественно особого рода. Они вырабатываются в процессе индивидуальной жизни, на базе врожденных, или безусловных рефлексов. В отличие от последних условные рефлексы носят временный характер. Они весьма чувствительны ко всякого рода изменениям во внешней и внутренней среде организма и всецело обусловлены ими. Благодаря этим особенностям они являются чрезвычайно глубокими, лабильными и точными средствами приспособления организма к постоянно изменяющейся окружающей среде. «Животный организм,— писал И. П. Павлов,— как система существует среди окружающей природы только благодаря непрерывному уравниванию этой системы с внешней средой, т. е. благодаря определенным реакциям живой системы на падающие на нее извне раздражения, что у более высших животных осуществляется преимущественно при по-

мощи первой системы в виде рефлексов»<sup>2</sup>. И еще: «...постоянную связь внешнего агента с ответной на него деятельностью организма законно назвать безусловным рефлексом, а временную — условным рефлексом». Павлов считает, что достигаемое при помощи безусловных рефлексов приспособление организма к внешней среде «было бы совершенно только при абсолютном постоянстве внешней среды. А так как внешняя среда при своем чрезвычайном разнообразии вместе с тем находится в постоянном колебании, то безусловных связей как связей постоянных недостаточно и необходимо дополнение их условными рефлексам, временными связями»<sup>3</sup>.

В процессе исторического развития животных соотношение между безусловными и условными рефлексам все время изменялось в пользу последних. В поведении беспозвоночных и низших позвоночных животных врожденные формы деятельности преобладают над условными рефлексам. У высших животных возрастает значение условных рефлексов, которые непрерывно усложняются и совершенствуются.

Высшая нервная деятельность животных представляет собой совокупность многообразных и разнородных условных рефлексов, образующихся в процессе индивидуального развития. К условнорефлекторной деятельности Павлов относит, в частности, интуиция, представления и впечатления человека от окружающей внешней среды. Таким образом, условнорефлекторная деятельность — первая сигнальная система действительности — является общей у человека и животных.

Однако у человека в связи с развитием трудовой деятельности и социальной жизни «появились, развились и чрезвычайно усовершенствовались сигналы второй степени, сигналы этих первичных сигналов — в виде слов, произносимых, слышимых и видимых»<sup>4</sup>. Это качественно новая, вторая сигнальная система в действительности присуща только человеку. По Павлову, эти сигналы сигналов являются как бы обобщенными и абстрагированными образами действительности. «Они представляют собой отвлечение от действительности и допускают обобщение, что и составляет наше лишнее, специально человеческое, высшее мышление, создающее сперва общечеловеческий эмпиризм, а наконец и науку — орудие высшей ориентировки человека в окружающем мире и в себе самом»<sup>5</sup>.

Но здесь область биологического развития материи сменяется новой формой ее движения — общественной жизнью людей.

---

<sup>2</sup> И. П. Павлов. Полн. собр. соч., 2-е изд., т. 3, кн. 2. М.—Л. Изд-во АН СССР, 1951, стр. 324.

<sup>3</sup> Там же.

<sup>4</sup> Там же, стр. 345.

<sup>5</sup> Там же, стр. 232—233.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

К каким выводам можно прийти на основании всего изложенного нами материала?

Жизнь — это особая, очень сложная форма движения материи. Она возникла как нечто новое лишь в определенный период существования нашей планеты в результате ее закономерного развития.

Жизнь представлена у нас на Земле громадным разнообразием отдельных индивидуальных систем — организмов. Она присуща только им одним, а все остальные объекты нашего земного мира ею не обладают. Поэтому жизнь нельзя мыслить вне организмов как какую-то независимую от живых тел абстракцию.

Весьма вероятно, что большинству космических образований нашего звездного мира жизнь не свойственна, ведь даже и наша Земля в течение длительного периода своего существования была лишена жизни. Можно думать, что в беспредельных пространствах Вселенной существует множество весьма совершенных и сложных форм движения материи, о которых сейчас мы не имеем никакого представления. Однако отнюдь не обязательно, чтобы все эти высшие формы развития материи были идентичны жизни, так как самые процессы развития на разных небесных телах совершались и совершаются, конечно, далеко не одинаково. Вместе с тем, несомненно, что среди бесчисленного множества этих тел хотя бы некоторые из них должны были следовать примерно по тем же путям эволюции, что и наша планета. Поэтому мы не вправе рассматривать нашу Землю как единственное обиталище жизни. Идентичные формы движения материи должны существовать и на других планетах ближних или дальних. Но только космические полеты и путешествия смогут дать непосредственный ответ на этот вопрос.

Познание жизни не может быть осуществлено на основании одного только изучения свойств отдельных организмов в том виде, как они существуют сейчас, без учета их предшествующей истории. В частности, и подробный анализ совершающихся в живых телах физических и химических явлений оказывается еще недо-

статочным для достижения указанной цели. Действительное понимание сущности жизни возможно только в свете познания ее возникновения и развития.

Изучение этого вопроса показывает, что в первые периоды существования нашей планеты совершавшиеся на ней процессы эволюционного развития полностью определялись одними только физическими и химическими закономерностями. Происходившее на этой основе постепенное усложнение первичных органических веществ привело к тому, что воды тогдашних морей и океанов превратились как бы в «питательный бульон», в раствор белковоподобных и других аналогичных высокомолекулярных соединений.

Однако, когда эти соединения выделились из общего раствора в виде отграниченных от него коллоидных высокомолекулярных систем (например, коацерватных капель), возникли предпосылки для взаимодействия этих систем с окружающей их внешней средой. Дальнейшая эволюция указанных индивидуальных органических систем стала при этом контролироваться естественным отбором, новой отсутствовавшей ранее в природе закономерностью, которая возникла в самом процессе становления жизни и поэтому носила уже биологический характер.

Вследствие действия естественного отбора для дальнейшего существования и развития сохранялись только те исходные системы, внутренняя организация которых делалась все более и более приспособленной к постоянному самосохранению и самовоспроизведению в данных условиях внешней среды. Таким путем возникла ярко выраженная специфика взаимодействия окружающей среды и живых тел, та их приспособленность, так называемая «целесообразность» строения, которая так характерна для всех без исключения живых объектов и которая красной нитью проходит через все развитие жизни, от ее истоков и до наших дней.

Пути этого дальнейшего развития жизни уже не могут быть поняты просто на основе одних только физических и химических закономерностей, так как в широчайшем поле возможностей, открываемых этими закономерностями, жизнь избирает только строго определенные направления, которые диктуются какой-то специфической, исторически сложившейся необходимостью.

Поэтому формирование свойственной всем современным живым существам организации как в пространстве, так и во времени, формирование основ биологического обмена веществ и клеточной структуры может быть понято только путем изучения истории эволюции жизни и установления специфических для этой эволюции биологических закономерностей.

Для формирования указанных основ в процессе развития жизни потребовались многие и многие сотни миллионов лет, может быть, половина всего того времени, в течение которого жизнь существует на Земле. Поэтому попытки непосредственно искусственно воспроизвести, синтезировать хотя бы самое примитивное

современное живое существо все еще выглядят сейчас весьма наивными. По-видимому, синтез жизни должен быть начат с тех же систем, которые являлись исходными для развития жизни у нас на Земле.

Из обмена веществ живых тел и свойственной им тончайшей структуры непосредственно вытекает ряд свойств, обязательных для любого известного нам сейчас живого существа, свойств, в своей совокупности качественно отличающих организмы от объектов неорганического мира. Это способность живых тел к активному, избирательному поглощению веществ из окружающей среды и к обратной экскреции продуктов обмена в эту среду, далее, это способность к росту, размножению, самовоспроизведению, перемещению в пространстве и, наконец, это характерная для всего живого ответная реакция организмов на внешнее воздействие — их раздражимость.

Каждое из этих свойств в процессе дальнейшего развития организмов не только все более и более усложнялось, но и превращалось в качественно новые формы проявления жизни. Так как теперь эволюция жизни уже протекала не по единому руслу, а совершалась по многочисленным разветвляющимся путям, эти новые проявления оказались присущими не всему живому миру, а только той или иной его части. Однако мы не должны их игнорировать, если хотим получить действительно исчерпывающее представление о жизни.

Чем дальше шла эволюция живых существ, тем все более эти новые проявления жизни приобретали комплексный, биологически опосредствованный характер. Поэтому они не могут быть механически сведены к элементарным процессам неорганической природы, минуя эволюционный путь развития живой материи. Их действительное понимание достижимо только на этом пути, когда мы изучаем историю их возникновения из более примитивных форм биологической организации.

К сожалению, нужно признаться, что наши успехи в области познания жизни все еще очень ограничены, причина чего главным образом связана с широко распространенным и сейчас в естествознании метафизическим подходом к разбираемой проблеме, с игнорированием эволюционного пути ее разрешения.

Для эволюционного развития материи характерно то, что оно совершается во все убыстряющихся темпах, как бы по круто поднимающейся вверх кривой (рис. 24). Абиогенная эволюция органических веществ потребовала для своего осуществления миллиарды лет. С возникновением жизни развитие пошло гораздо скорее.

Существенные сдвиги на пути эволюции жизни совершались уже на протяжении сотен и десятков миллионов лет. На возникновение и биологическое развитие человека потребовался лишь один миллион лет. Социальные преобразования совершались в течение тысячелетий и веков. А сейчас мы легко подмечаем крупные

события в развитии человеческого общества за периоды, исчисляемые десятилетиями.

Эту закономерность развития мы всегда должны иметь в виду как при анализе событий отдаленного прошлого, так и при наших прогнозах на будущее.

При возникновении любой новой формы движения материи старые формы, конечно, сохраняются, но их роль в дальнейшем прогрессе оказывается ничтожно малой, так как темпы их развития на несколько порядков ниже темпов развития новой формы движения. Это мы видели на примере возникновения жизни, когда старые, абиогенные методы синтеза органических веществ отошли на задний план по отношению к более быстрым биологическим синтезам. Это справедливо и при переходе от биологической формы движения к социальной.

Вряд ли за последнее тысячелетие человек существенно изменился в биологическом отношении, но он за это время приобрел невиданную доселе власть над окружающей его природой. И это его могущество есть результат общественного, социального, а не индивидуального биологического развития.

Широкая столбовая дорога человеческого прогресса проходит сейчас уже не через биологическое развитие индивидуальной человеческой личности, а через совершенствование его общественной жизни, через прогресс социальной формы движения материи.

## ЛИТЕРАТУРА

- Ленин В. И. Материализм и эмпириокритицизм. Соч., т. 14. М., Госполитиздат, 1954.
- Энгельс Ф. Диалектика природы. М., Госполитиздат, 1955.
- Аристотель. О возникновении животных. Пер. с греческ. В. Карпова. Изд-во АН СССР, 1940.
- Вилнер Н. Кибернетика или управление и связь в животном и машине. М., ИЛ, 1958.
- Возникновение жизни на Земле. Труды Международного симпозиума, 19—24 августа 1957 г. М., Изд-во АН СССР, 1959.
- Вологдин А. Древнейшие водоросли СССР. Изд-во АН СССР, 1962.
- Горизонты биохимии. М., Изд-во «Мир», 1964.
- Дарвин Ч. Сочинения. М., Изд-во АН СССР, 1951.
- Еврейнова Т. Коацерваты. М., Изд-во «Наука», 1966.
- Клюйвер А., Ван-Ниль К. Вклад микробов в биологию. М., ИЛ, 1959.
- Кондратьева Е. Фотосинтезирующие бактерии. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- Кребс Г., Корнберг Г. Превращение энергии в живых системах. М., ИЛ, 1959.
- Коптояц Х. Основы сравнительной физиологии. М., Изд-во АН СССР, 1957.
- Михлин Д. Биохимия клеточного дыхания. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Опарин А. Возникновение жизни на Земле. М., Изд-во АН СССР, 1957.
- Павлов И. Собрание сочинений. М., Изд-во АН СССР, 1951—1952.
- Проблемы эволюционной и технической биохимии. М., Изд-во «Наука» 1964.
- Сеченов И. Избранные произведения. М., Учпедгиз, 1958.
- Структура и функции клетки. М., Изд-во «Мир», 1964.
- Флоркин М. Биохимическая эволюция. М., ИЛ, 1947.
- Труды V-го Международного биохимического конгресса. Симпозиум III. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Шредингер Е. Что такое жизнь с точки зрения физики. М., ИЛ, 1947.
- Bernal J. The physical basis of Life. London, 1951.
- Blum H. Times arrow and evolution. Princeton, N. Y., 1951.
- Brachet J. Biochemical cytology. Acad. Press, 1957.
- Bungenberg de Jong H. La coacervation les coacervats et leur importance en biology. Paris, 1936.
- Calvin M. Chemical Evolution. London Lectures, 1961.
- Dixon M., Webb E. Enzymes. London, 1958.
- Miller S. J. Amer. Chem. Soc., 77, 2351, 1955.
- Proceedings National Acad. Sci, USA, 52, 1964.
- Proceedings of the Conference of the Origin of Prebiological Systems, Acad. Press, 1965.
- Опарин А. The chemical origin of Life. Thomas Publ. 1964.
- Prigogine I. Introduction to thermodynamic of irreversible processes. Thomas Publ. Chicago, 1955.
- Pullman B., Pullman A. Molecular orbitals in chemistry physics and biology. Acad. Press, 1964.
- Urey H. The planets, their origin and development. New Haven Conn, 1952.



# ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие . . . . .	3
Глава I. Природа жизни . . . . .	5
<i>Объем жизни. Борьба между идеализмом и материализмом по вопросу о сущности жизни. Механистическое и диалектическое понимание жизни. Попытки сформулировать определение жизни. Специфика взаимодействия организма и внешней среды. Их диалектическое единство. «Целесообразность» организации живых тел. Попытки познать организм как машину. Кибернетика. Критика современных механистических представлений. Познание жизни возможно только на основе изучения ее возникновения и развития.</i>	
Глава II. Предбиологическая эволюция углеродистых соединений . . . . .	31
<i>Современные космогонические теории. Возникновение солнечной системы. Формирование земной коры. Эволюция первичной земной атмосферы и гидросферы. Образование углеводородов и их ближайших производных в процессе формирования Земли на первых стадиях ее существования. Дальнейшая эволюция органических веществ. Возникновение аминокислот. Асимметрия органических веществ. Возникновение белковоподобных веществ и других сложных полимеров. Образование коацерватов. Их преращение в открытые системы. Эволюция исходных коацерватных систем на пути к возникновению жизни. Отбор исходных систем. Возникновение «протобионтов».</i>	
Глава III. Эволюция протобионтов и возникновение первичных организмов . . . . .	75
<i>«Естественный отбор» «протобионтов». Эволюция их каталитического аппарата. Неорганические катализаторы. Коферменты. Возникновение упорядоченности полипептидных и полинуклеотидных цепей. Современный аппарат белкового синтеза. Возникновение ферментов, РНК и ДНК.</i>	
Глава IV. Начальный период развития жизни . . . . .	96
<i>История Земли. Абиогенный период эволюции Земли. Период развития жизни от ее возникновения до образования клетки. Первичные живые существа — гетеротрофы и анаэробы. Различные формы обмена веществ. Фотохимические реакции. Образование свободного кислорода. Хемосинтез. Фотосинтез. Возникновение дыхания. Эволюция клеточных структур.</i>	
Глава V. Дальнейшая эволюция жизни . . . . .	135
<i>Общие тенденции дальнейшей эволюции жизни. Последовательное усиление единства организма и среды. Дифференциация клеточной организации. Возникновение многоклеточности и основанная на ней дальнейшая дифференциация организации живых существ. Основные непосредственно вытекающие из обмена веществ свойства организмов. Возникновение новых свойств в процессе дальнейшего развития живых существ. Поглощение живыми телами веществ из внешней среды и экскреция или продуктов обмена. Активный перенос веществ. Питание. Рост и развитие. Эмбриональный период развития, периоды роста, зрелости и старения. Смерть организма. Деление клетки. Размножение многоклеточных организмов. Самовоспроизведение. Наследственность. Движение. Раздражимость, восприятие, ощущение, чувство, сознание.</i>	
Заключение . . . . .	168
Литература . . . . .	172

*Александр Иванович Опарин*

**Жизнь, ее природа, происхождение и развитие**

*Утверждено к печати*

*Ордена Ленина Институтом биохимии им. А. Н. Баха  
Академии наук СССР*

*Редактор Л. Н. Кузьмина*

*Художник А. Д. Смеляков*

*Технический редактор В. Д. Прилепская*

*Корректор В. Г. Богословский*

Сдано в набор 5/XI-1967 г. Подписано к печати 20/II-1968 г.  
Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Усл. печ. л. 11,0 + 1 вкл. Уч.-изд.  
л. 11,0 (10,8+0,2 вкл.) Тираж 20 000 экз. Тип. зак. 3666.  
Бумага № 1. Т-00064

*Цена 81 к.*

Издательство «Наука»

Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

---

2-я типография издательства «Наука»

Москва, Г-99, Шубинский пер., 10