

Теория эволюции  
(введение в эволюционную  
биологию)  
Лекция №10

# История жизни на Земле

## 1. Абиогенез



По результатам работы экспертных советов в экзобиологических программах НАСА было принято такое рабочее определение:

**жизнь — это химическая система, способная к Дарвиновской эволюции**

(“The Limits of Organic Life in Planetary Systems», 2007, The National Academic Press, Washington. <http://www.nap.edu/read/11919/chapter/1>)

# Невероятные события становятся неизбежными, если попыток очень много

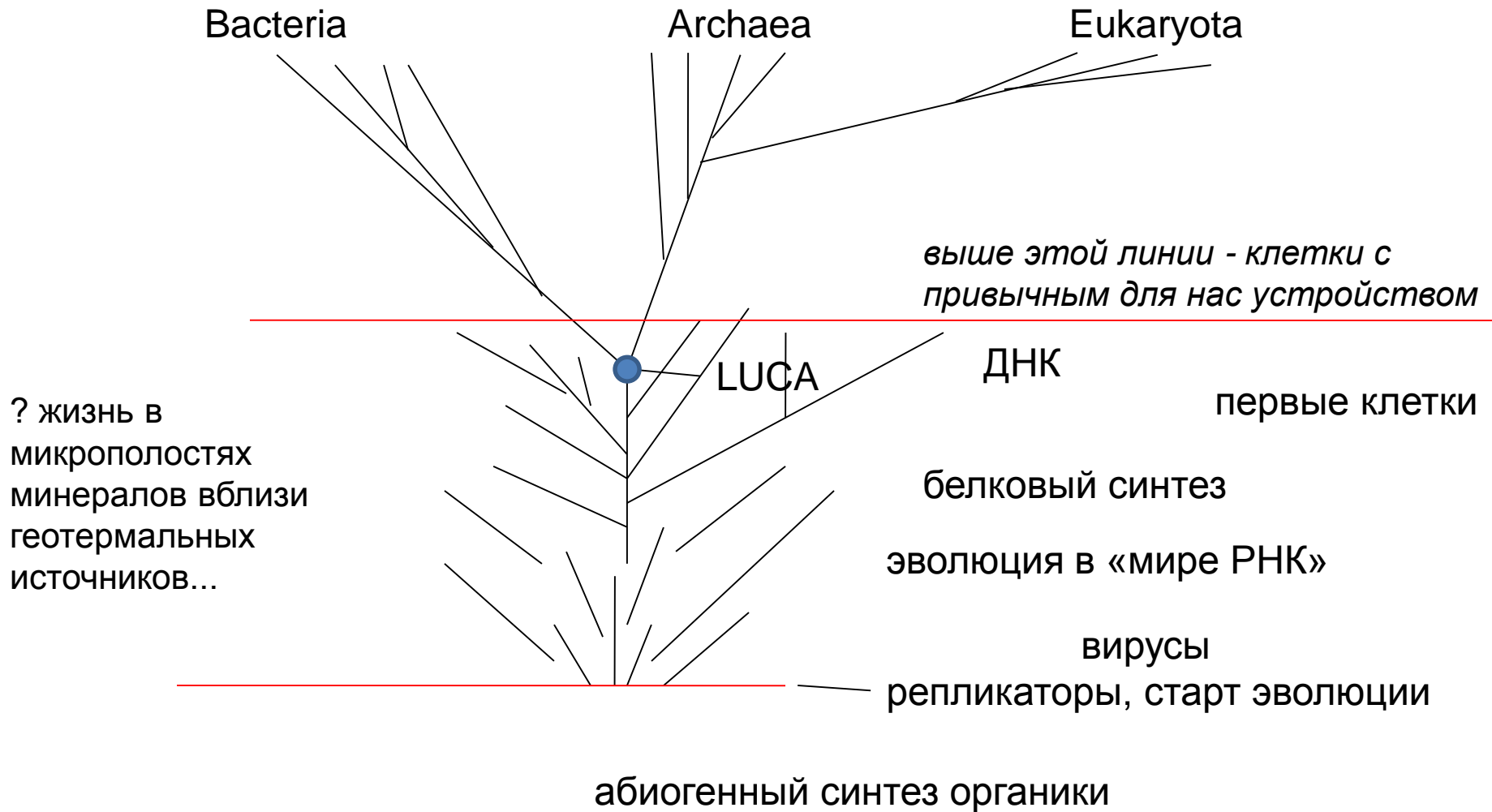
- В Галактике  $2-4 \cdot 10^{11}$  звезд. По оценкам, 10-20% из них могут иметь планеты, пригодные для жизни. В видимой Вселенной  $2 \cdot 10^{12}$  галактик. Итого, получаем не менее  $4 \cdot 10^{22}$  (40 миллиардов триллионов) пригодных для жизни планет.
- Даже если вероятность зарождения жизни на «подходящей» планете составляет всего лишь 0,000000000000000000000001 ( $10^{-20}$ , одну стоквинтиллионную), то во Вселенной почти наверняка будет хотя бы одна планета с жизнью.
- Мы, разумеется, как раз на ней и живем («антропный принцип») (только в мире, где все условия подходят для появления разумного наблюдателя, появится такой наблюдатель, который начнет удивляться, почему все условия здесь так замечательно для этого подходят. Во всех остальных мирах удивляться некому)
- В обыденной жизни события с такой низкой вероятностью воспринимаются как **абсолютно невозможные**. Однако в масштабах Вселенной такое событие является **практически неизбежным!**
- Поэтому, в отличие от многих других биологических проблем, для решения проблемы происхождения жизни достаточно обнаружить даже крайне маловероятный механизм.

- Чем меньше похожа истории жизни на Земле на цепочку невероятных чудес, тем больше шансов найти жизнь на других планетах.
- Открывая всё более простые (высоковероятные) пути абиогенного синтеза органики, развития белкового синтеза и т.п., ученые не столько доказывают возможность абиогенеза, сколько повышают оценку вероятности встречи с инопланетянами.

# Этапы зарождения жизни

- Абиогенный синтез простых органических соединений *(нет проблем)*
- Абиогенный синтез сложных органических соединений – «кирпичиков» жизни *(основные проблемы почти решены)*
- Появление **репликаторов** (РНК?) *(проблем еще много, но они постепенно решаются)*
- После этого все уже намного проще, потому что начинает работать дарвиновский эволюционный механизм (наследственность, изменчивость, отбор)
- Появление универсального механизма точного синтеза полипептидов (генетического кода и механизма трансляции), ДНК, липидных мембран и первых клеток.
- LUCA – Last Universal Common Ancestor

# ПОЛОЖЕНИЕ LUCA НА ДРЕВЕ ЖИЗНИ



эта схема крайне упрощена! не отражает симбиогенез и ГПГ, которые играли важнейшую роль!

# Установлено, что абиогенный синтез простой органики возможен:



**1) В протопланетном облаке** из водорода, азота, угарного газа, цианистого водорода и других простых молекул, обычных в космосе.

Катализаторы – твердые частицы, содержащие железо, никель, кремний.

Органику находят в метеоритах. Доказано ее наличие в составе комет.

Т.о., молодая Земля могла иметь в своем составе большое количество органики с самого начала своего существования.

Абиогенный синтез органики продолжался уже на Земле.



# В частицах межзвездной пыли под действием УФ

- Одна из фабрик по производству органики в космосе – ледяные «мантии», покрывающие силикатные или углеродные частицы космической пыли.
- Такие «мантии» состоят в осн. из водяного льда, метанола и аммиака.
- В них под действием УФ излучения синтезируются: 1) аминокислоты, 2) моносахариды, включая рибозу.



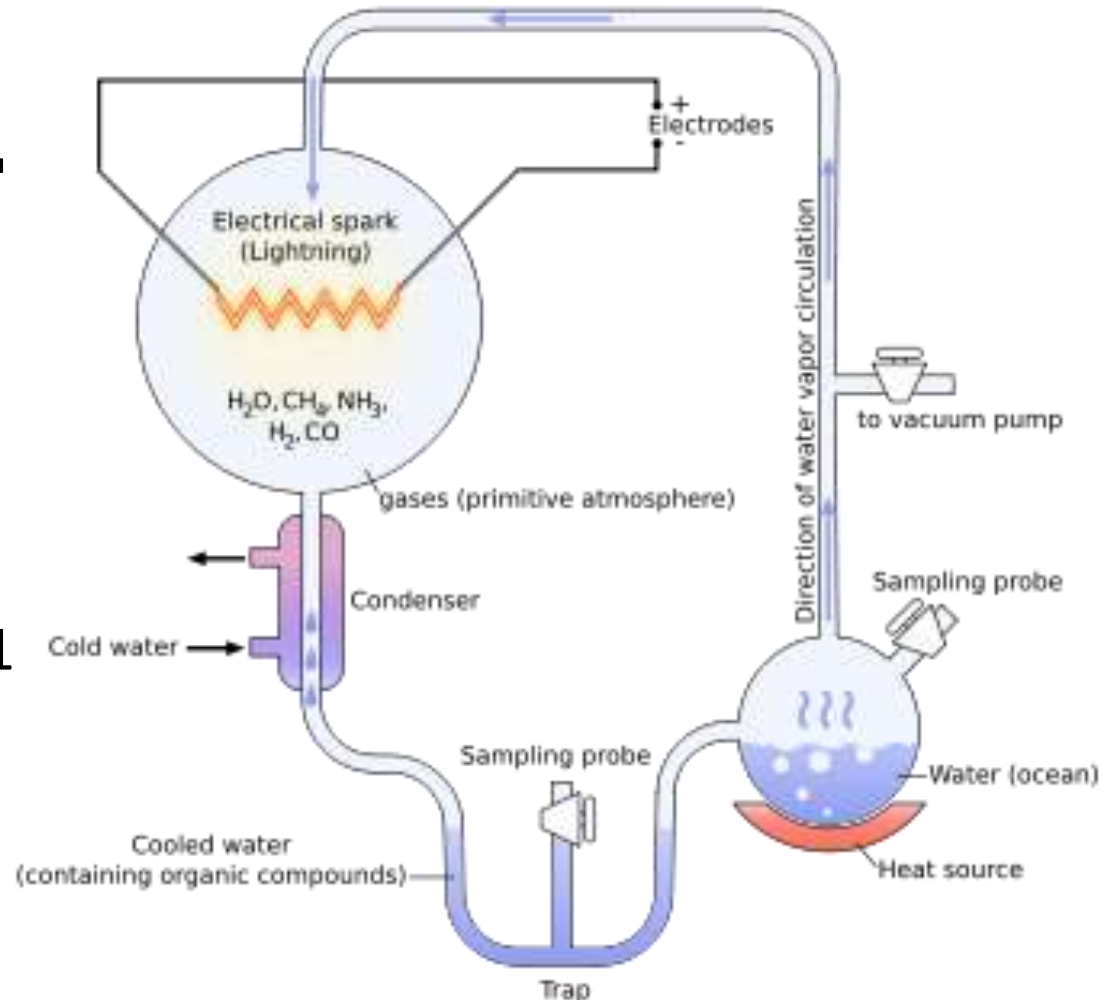
*Протопланетный диск глазами художника (NASA)*

# Установлено, что абиогенный синтез простой органики возможен:

2) В атмосфере древней Земли и в вулканических газах под действием электрических разрядов (молний). Смеси  $H_2$ ,  $CH_4$ ,  $CO$ ,  $NH_3$ ,  $H_2S$ ,  $HCN$ .

Эксперимент Стэнли Миллера – 1953, аминокислоты ( $H_2$ ,  $CH_4$ ,  $CO$ ,  $NH_3$ ). Хуан Оро в 1961 г. добавил в смесь  $HCN$  и получил аденин.

Без  $CO_2$  синтез идет легко. Если в смеси есть  $CO_2$  – сложнее, требуется восстановитель.

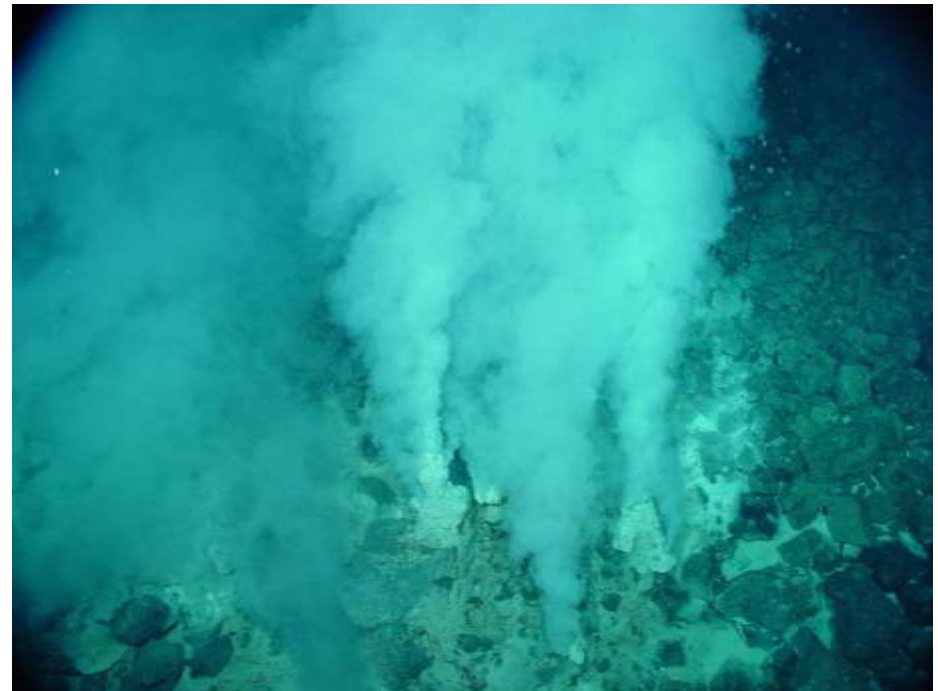
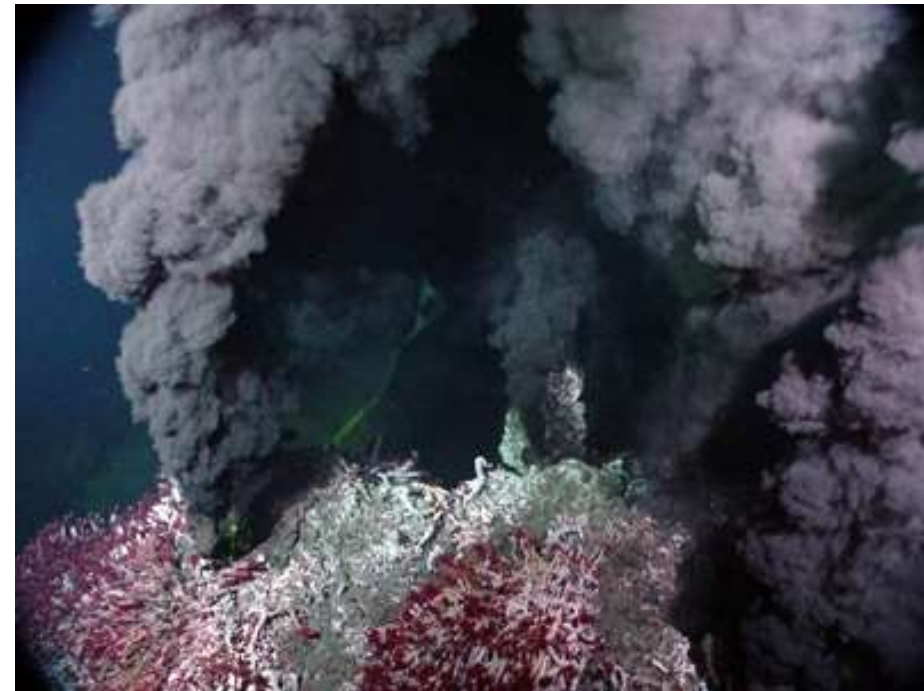


# Установлено, что абиогенный синтез простой органики возможен:

**3) В гидротермальных источниках** из  $\text{CO}$ ,  $\text{HCN}$ ; катализаторы – железо, никель. Реакции хорошо идут при температуре 80–120 градусов. Такие условия могли существовать в подводных вулканических источниках на молодой Земле. Осн. продукт – гидроксикислоты и аминокислоты. В небольших количествах – в-ва, из которых в иных условиях могут синтезироваться сахара и липиды (альфа-гидрокси-*n*-валериановая кислота, этиленгликоль) (С. Huber, G. Wächtershäuser.  *$\alpha$ -Hydroxy and  $\alpha$ -Amino Acids Under Possible Hadean, Volcanic Origin-of-Life Conditions* // Science. 2006. V. 314. P. 630–632.)

**4) Абиогенный фотосинтез (фиксация  $\text{CO}_2$ ) на поверхности частиц сульфида цинка** при наличии ультрафиолетового излучения. Теория «цинкового мира».

На поверхности сульфида цинка, помимо синтеза разнообразной органики, может идти полимеризация РНК из рибонуклеотидов (Mulkiđjanian, A.Y., 2009. *On the origin of life in the zinc world*)



Черный и белый курильщики. Очень горячие, много металлов.

**Черные:**  $\text{FeS}$ ,  $\text{CuS}$ ,  $\text{NiS}$  («железный мир» Гюнтера Вехтерсхойзера)

Реакция  $\text{Fe}^{2+}$  с  $\text{H}_2\text{S}$  с обр. пирита  $\text{FeS}_2$  с выдел. энергии, фиксация  $\text{CO}$ ,  $\text{CO}_2$

**Белые:**  $\text{ZnS}$ ,  $\text{MnS}$  («цинковый мир» Армена Мулкиджаняна)

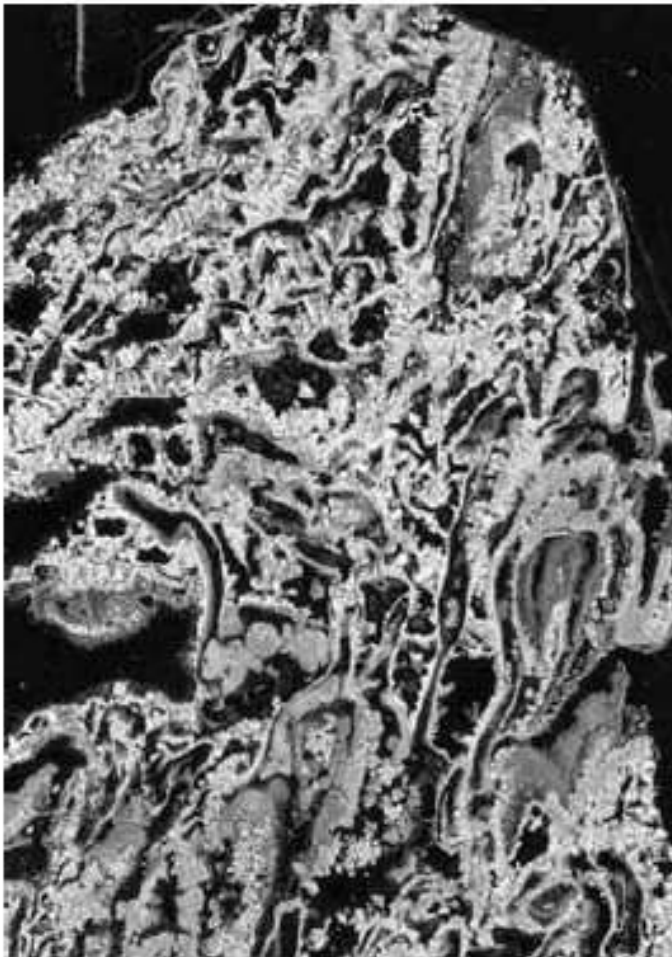
Абиогенный фотосинтез на  $\text{ZnS}$ ; д.б. высокое атмосферное давление, чтобы сульфид цинка не выпадал в осадок до того, как поднимется до освещенных верхних слоев воды.



# “Lost City” hydrothermal field (третий тип подводных вулканических источников)



40-70<sup>0</sup>С. Щелочные, а не кислые. Мало металлов. Много Н<sub>2</sub>. Восстанавливается СО<sub>2</sub>, образуется метан. Минеральные постройки – пористые. Микрополости, по размеру близкие к живым клеткам, с полупроницаемыми стенками, могли стать местами первых квази-живых систем (гипотеза Майкла Рассела).



Микроскопическое строение щелочного источника, показанное на срезе шириной 1 см и толщиной 30 мкм. Видны связанные друг с другом полости, образующие идеальный инкубатор для возникновения жизни.

В моделях Вехтерсхойзера, Мулкиджаняна и Рассела много общего.

Жизнь зародилась в специфических местообитаниях, где были:

- 1) неорганические компартменты (микроролости), в которых могли накапливаться орг. вещества;
- 2) минеральные поверхности с каталитическими свойствами;

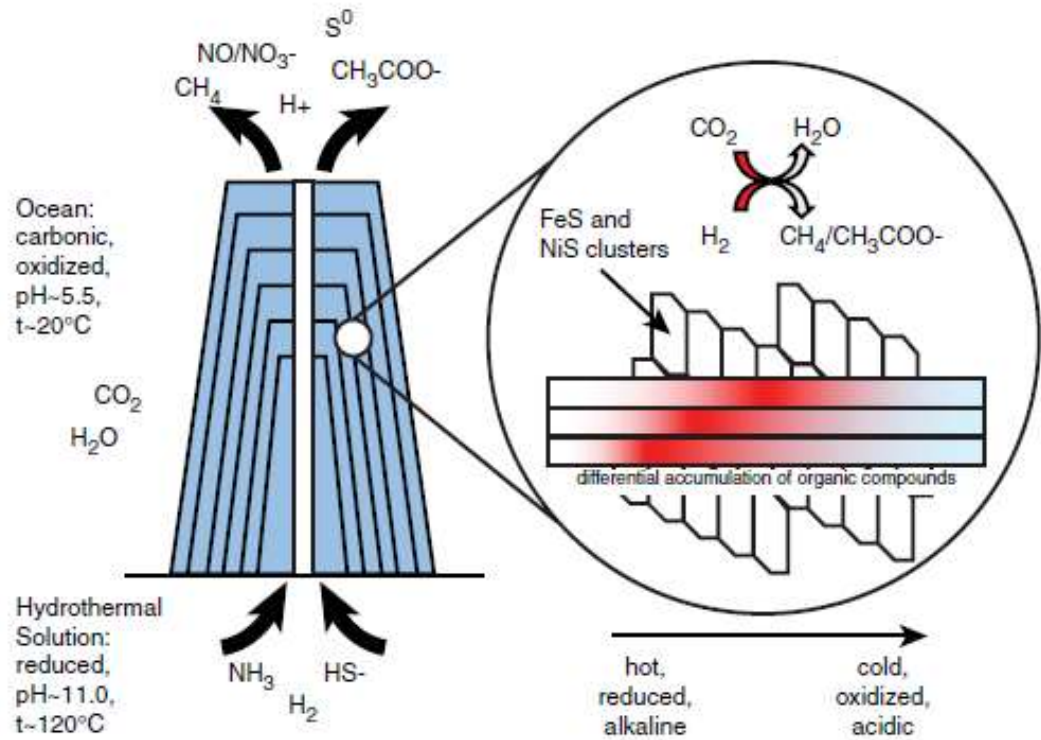


Figure 12-5 Networks of inorganic compartments: flow reactors for primordial chemistry and biochemistry. The data primarily comes from Martin and Russell, 2007.

(E. Koonin, The Logic of Chance)

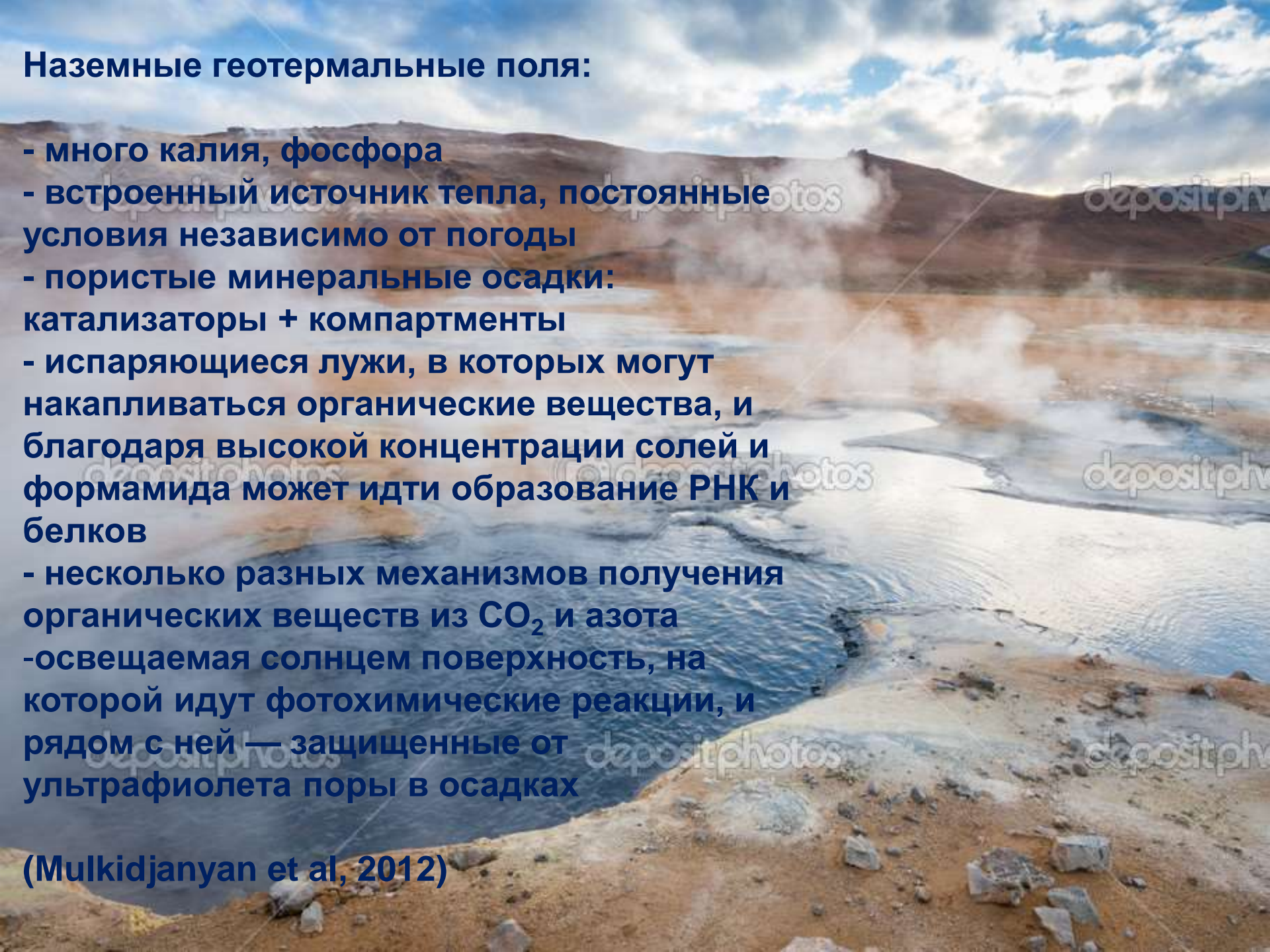
- 3) энергетические и химические градиенты, которые поддерживались благодаря постоянному притоку гидротермальных растворов из недр и позволяли идти реакциям абиогенного синтеза органики и др. (в спокойном океане первичного бульона, находящемся в состоянии термодинамического равновесия, жизнь никогда не зародилась бы)



## Наземные геотермальные поля:

- много калия, фосфора
- встроенный источник тепла, постоянные условия независимо от погоды
- пористые минеральные осадки: катализаторы + компартменты
- испаряющиеся лужи, в которых могут накапливаться органические вещества, и благодаря высокой концентрации солей и формамида может идти образование РНК и белков
- несколько разных механизмов получения органических веществ из  $\text{CO}_2$  и азота
- освещаемая солнцем поверхность, на которой идут фотохимические реакции, и рядом с ней — защищенные от ультрафиолета поры в осадках

(Mulkidjanyan et al, 2012)





# Теория РНК-мира

- Две ключевые функции живых организмов: 1) хранение, размножение и передача **наследственной информации**, 2) активная **работа** по получению энергии, синтезу необходимых молекул, построению и поддержанию всех структур организма.
- Три основных класса биополимеров: белки, ДНК, РНК
- Белки выполняют почти всю «работу», но не могут хранить наследственную информацию
- ДНК хранит наследственную информацию, но не может выполнять «работу»

# Теория РНК-мира

- Только РНК может выполнять обе ключевые функции в одиночку. Именно с нее могла начаться жизнь.
- Уже в 1967-1968 гг Френсис Крик, Лесли Орджел, Карл Вёзе предполагали, что РНК была «первой молекулой жизни»
- Открытие рибозимов (включая каталитическую функцию рРНК) немедленно привело к появлению и быстрому развитию теории РНК-мира (в середине 1980-х).

Методом искусственной эволюции легко выводятся рибозимы:

- лигазы (сшивают НК)
- нуклеазы (режут НК)
- транспептидазы (присоединяют аминокислоту, напр., к другой аминокислоте)
- аптамеры (избирательно связываются с какой-то молекулой)

Труднее (но можно) вывести:

- катализаторы о-в р-ций (нужны кофакторы, ионы металлов или поверхности минералов)
- полимеразы
- мн. др.



рибозим - лигаза

# Как решаются проблемы теории РНК-мира

Пример 1: абиогенный синтез нуклеотидов

# Проблема абиогенного синтеза нуклеотидов

- Азотистые основания и рибоза могут синтезироваться из простейшей органики в реалистичных условиях.
- Но вот объединяться вместе, чтобы образовать рибонуклеотид, они не хотят (точнее, А и Г синтезируются, хоть и с низкой эффективностью, а Ц и У не получаются совсем).
- Трудно получить рибозу и «правильные» азотистые основания в достаточно чистом виде.



# Ключевые особенности найденного способа абиогенного синтеза пиримидиновых нуклеотидов

- Фосфат присутствует в смеси с самого начала. Выполняет роль буфера, резко повышает выход «нужных» продуктов.
- В смеси сразу присутствуют и азотистые соединения, и простейшие углеводы.
- Побочный продукт (мочевина) играет роль катализатора на последующих этапах.
- Ультрафиолет превращает часть Ц в У и «отбирает» из всей массы получившихся разнообразных пиримидиновых нуклеотидов именно Ц и У (только они устойчивы к УФ).



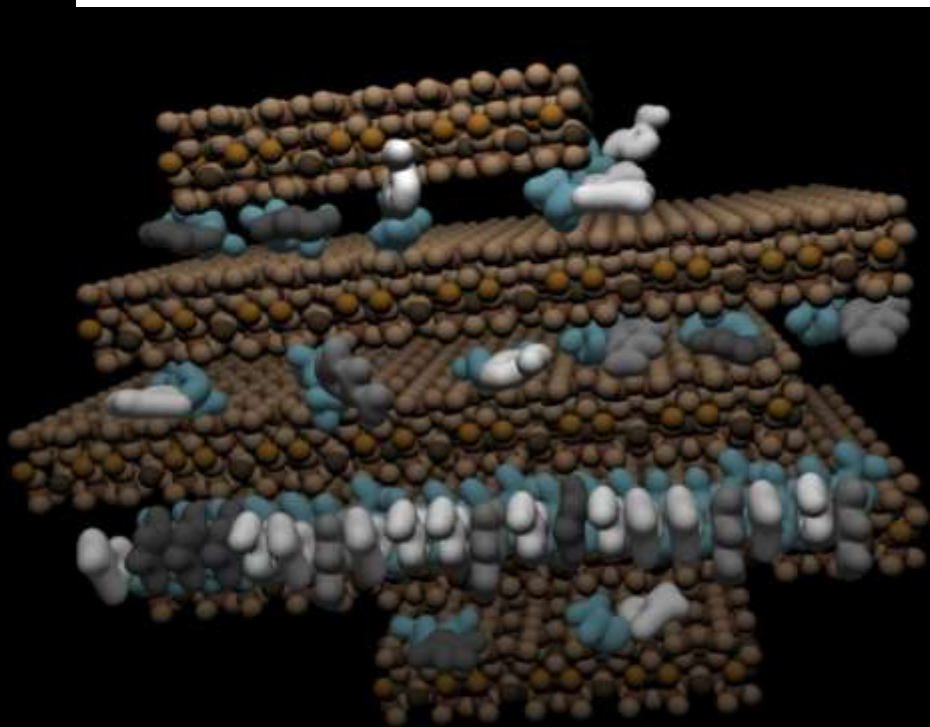
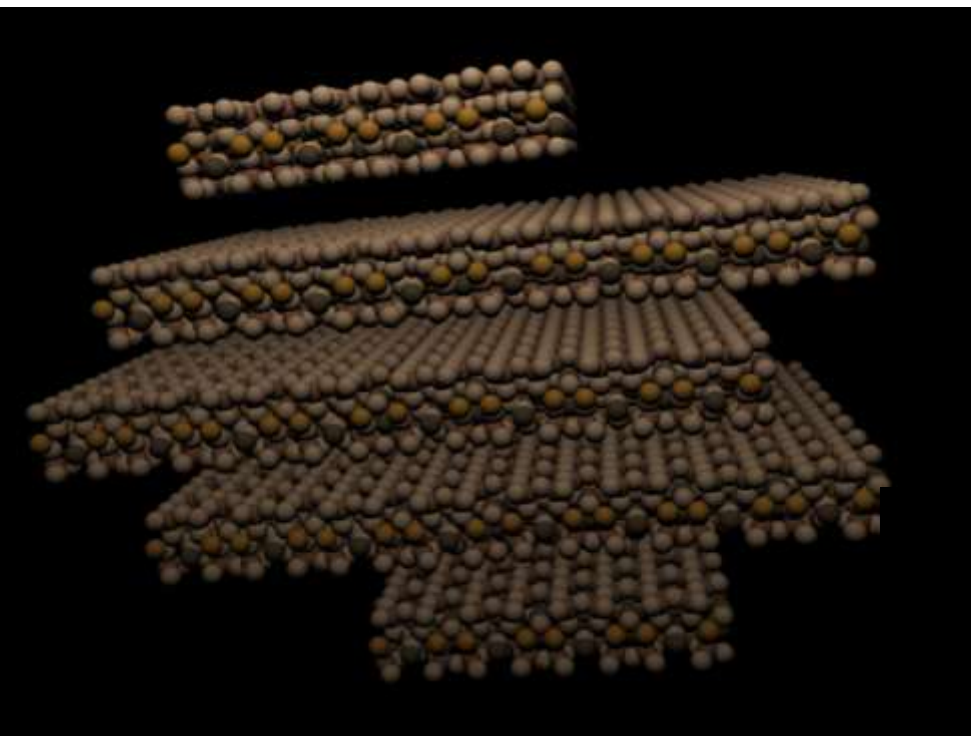
Путь абиогенного синтеза нуклеотидов, открытый Сазерлендом и его коллегами, хорошо идет при температурах и рН, встречающихся в небольших водоемах.

В письме своему другу Джозефу Хукеру Дарвин осторожно предположил, что жизнь могла зародиться из неживой материи в «маленьком теплом пруду». Вполне возможно, что он и на этот раз оказался прав.

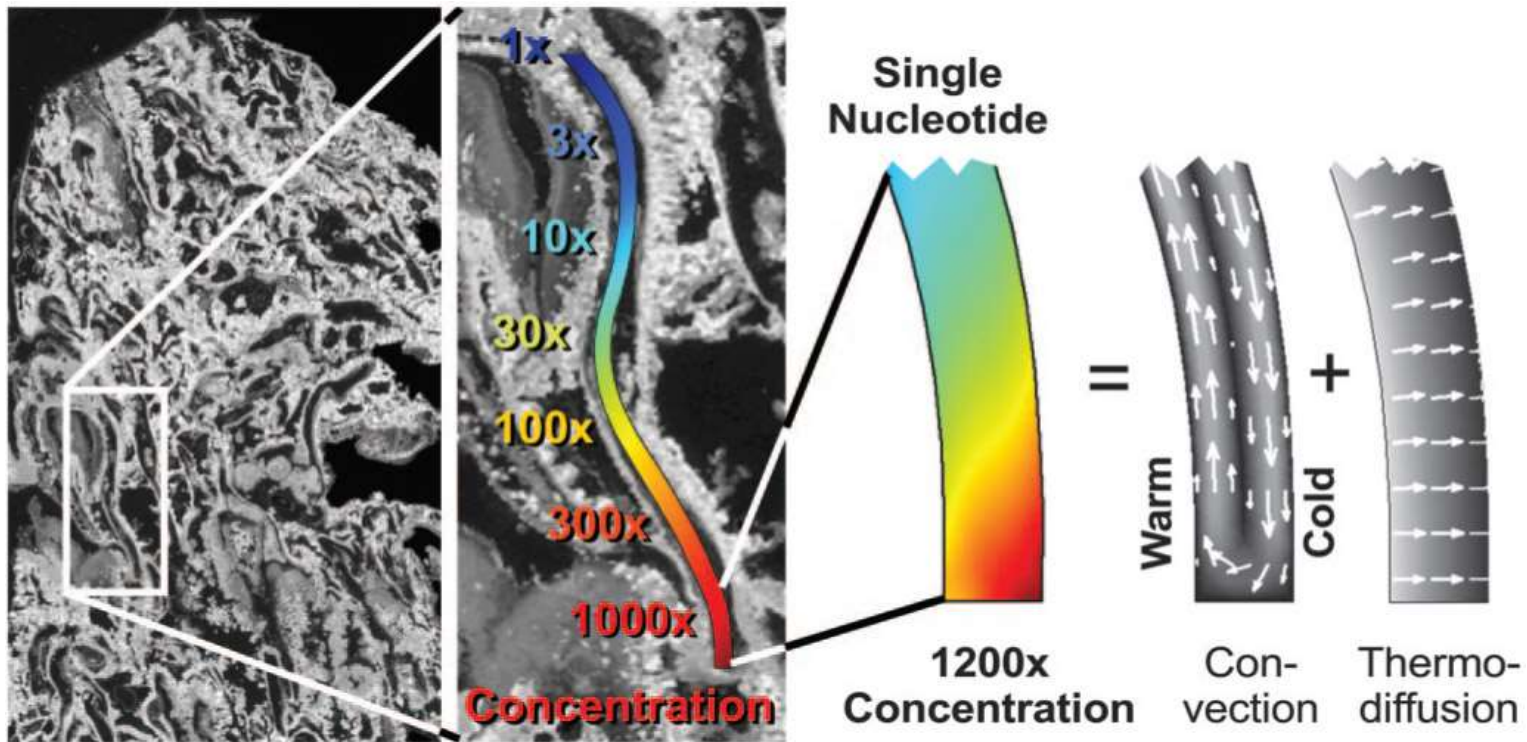
*"It is often said that all the conditions for the first production of a living organism are now present, which could ever have been present. But if (and oh what a big if) we could conceive **in some warm little pond with all sorts of ammonia and phosphoric salts, - light, heat, electricity etc.** present, that a protein compound was chemically formed, ready to undergo still more complex changes, at the present day such matter wd be instantly devoured, or absorbed, which would not have been the case before living creatures were formed." Darwin, 1871*



От нуклеотидов к коротким РНК (олигонуклеотидам):  
полимеризация на глинистых минералах



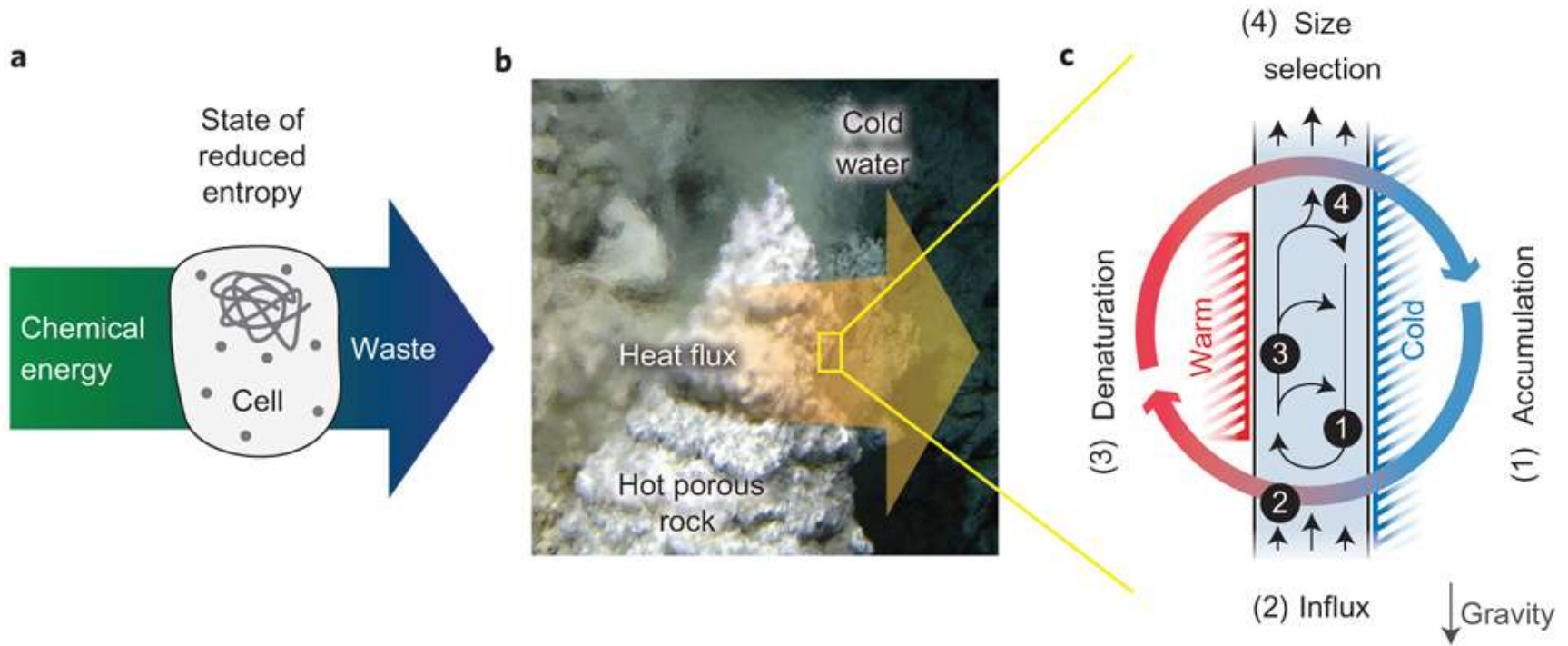
Нуклеотиды могут концентрироваться в порах минералов термальных источников за счет конвекции и термофореза



Поры в отложениях карбонатов из щелочных источников Lost City (слева) и накопление нуклеотидов путем термофореза в закрытой снизу поре (справа) (Baaske et al, 2007)

**Термофорез:** в зоне нагрева молекулы движутся быстрее и «расталкивают» друг друга. Поэтому поток частиц устремляется в более холодные области, и их концентрация в зоне нагрева снижается

# Избирательное накопление длинных молекул РНК в порах минералов



Если есть проток жидкости снизу вверх и нагрев с одной стороны, то в поре тоже происходит конвекция и термофорез, молекулы РНК накапливаются на нижнем конце холодной стенки, но их поведение сильно зависит от длины. Нуклеотиды и короткие РНК слабее увлекаются термофорезом в нисходящий холодный поток и в итоге вымываются из поры, а РНК длиннее определенного порога (зависит от скорости потока и размеров поры) накапливаются в ней. Это избирательное удержание длинных РНК может противостоять быстрому размножению коротких РНК и сохранять длинные молекулы в ряду поколений, несмотря на то, что они копируются медленнее.

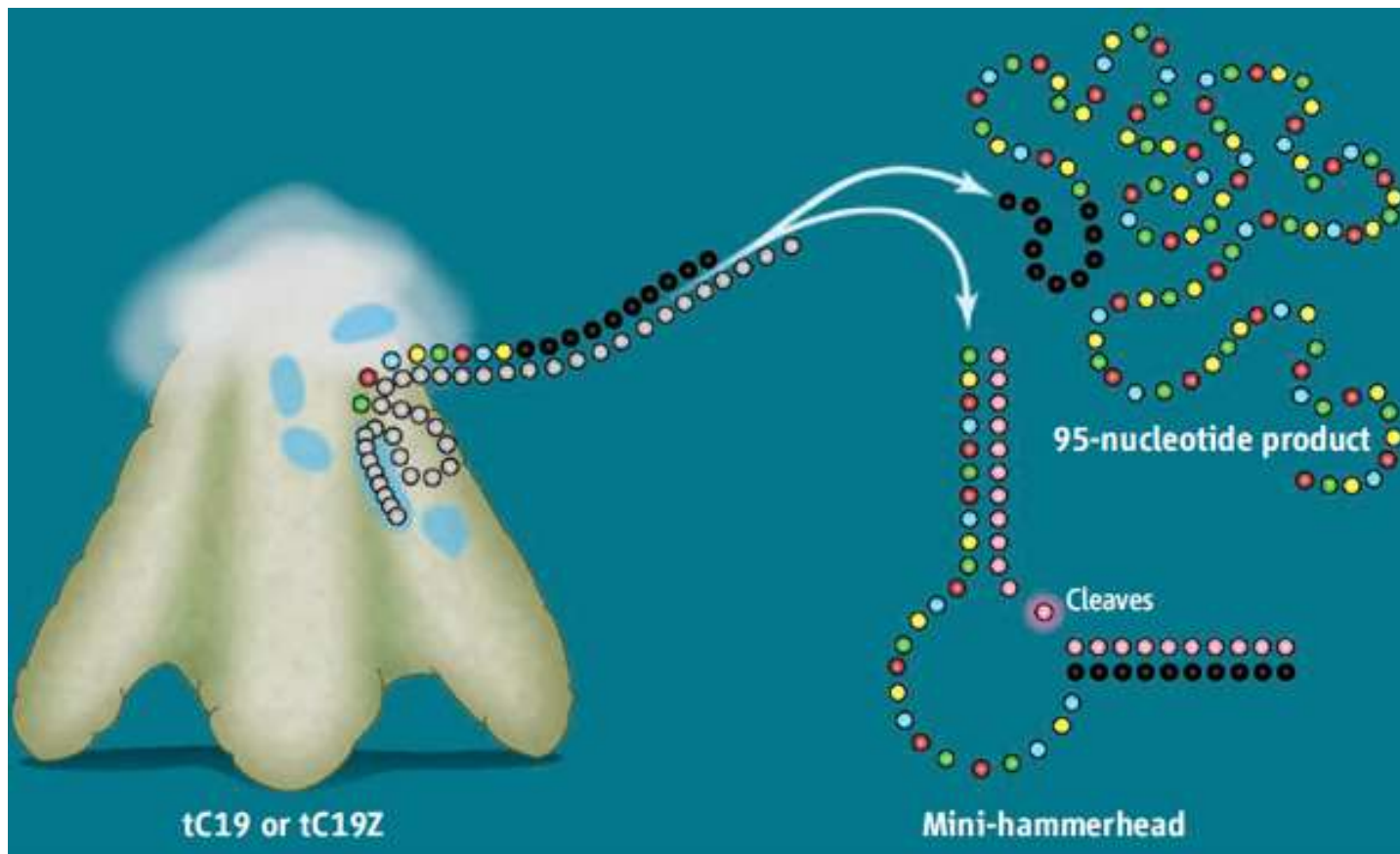
(Kreysing et al., 2015. Heatflux across an open pore enables the continuous replication and selection of oligonucleotides towards increasing length. // Nature Chemistry).

# Как решаются проблемы теории РНК-мира

Рибозимы – РНК-полимеразы

- Ключевым компонентом РНК-мира предположительно были молекулы РНК с РНК-полимеразной активностью (рибозимы, катализирующие репликацию РНК).
- Их появление обеспечило бы наследственность и старт «дарвиновской» эволюции.
- У современных организмов таких рибозимов нет (они были вытеснены более эффективными белковыми ферментами-полимеразами)
- Пытаются получить искусственно (разумное проектирование + искусственная эволюция)





Рибозим tC19Z и его «достижений». Рибозим работает с матрицей (молекулой РНК, которую нужно копировать; *серые шарики*) с заранее приделанным праймером (*черные шарики*). Начиная от праймера, рибозим синтезирует на матрице комплементарную ей цепочку РНК, присоединяя нужные нуклеотиды по одному (*разноцветные шарики*). В результате могут быть скопированы молекулы РНК длиной до **95 нуклеотидов** (*справа вверху*), в том числе **активный рибозим Mini-hammerhead** (*справа внизу*), который умеет разрезать в определенном месте молекулы РНК с определенной последовательностью нуклеотидов (*розовые шарики*)

ВПЕРВЫЕ ПРОДЕМОНСТРИРОВАНА РЕПЛИКАЦИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОЛЕКУЛЫ РНК ПРИ ПОМОЩИ РИБОЗИМА – РНК-ПОЛИМЕРАЗЫ. (Wochner et al., 2011)

# Simple peptides derived from the ribosomal core potentiate RNA polymerase ribozyme function

Shunsuke Tagami<sup>†</sup>, James Attwater and Philipp Holliger<sup>★</sup>

**The emergence of functional interactions between nucleic acids and polypeptides was a key transition in the origin of life and remains at the heart of all biology. However, how and why simple non-coded peptides could have become critical for RNA function is unclear. Here, we show that putative ancient peptide segments from the cores of both ribosomal subunits enhance RNA polymerase ribozyme (RPR) function, as do derived homopolymeric peptides comprising lysine or the non-proteinogenic lysine analogues ornithine or, to a lesser extent, diaminobutyric acid, irrespective of chirality or chiral purity. Lysine decapeptides enhance RPR function by promoting holoenzyme assembly through primer-template docking, accelerate RPR evolution, and allow RPR-catalysed RNA synthesis at near physiological ( $\geq 1$  mM)  $Mg^{2+}$  concentrations, enabling templated RNA synthesis within membranous protocells. Our results outline how compositionally simple, mixed-chirality peptides may have augmented the functional potential of early RNAs and promoted the emergence of the first protocells.**

Предполагаемые древние пептиды из центральных областей обеих рибосомных субъединиц, равно как и гомополимерные пептиды из лизина или орнитина, независимо от хиральности и хиральной чистоты, резко улучшают работу рибозимов-РНК-полимераз.

Репликация РНК в «протоклетках» при умеренных концентрациях  $Mg^{2+}$

- Таким образом, в «РНК-вселенной» уже найдены рибозимы, способные размножать другие рибозимы.
- Пока нет рибозимов, способных размножать самих себя.
- Но это и не обязательно! Могло быть «содружество» размножающихся рибозимов. **Одни** молекулы (рибозимы с РНК-полимеразной активностью) размножали короткие молекулы РНК, а **другие** (лигазы) собирали из коротких молекул более длинные, в том числе: 1) копии самих себя, 2) копии рибозимов-полимераз.
- Иными словами, возможна система поэтапной взаимной репликации.



# Взаимное размножение двух рибозимов (в качестве «пищи» используются олигонуклеотиды).

Это не полимеразы, а лигазы (сборка из фрагментов)

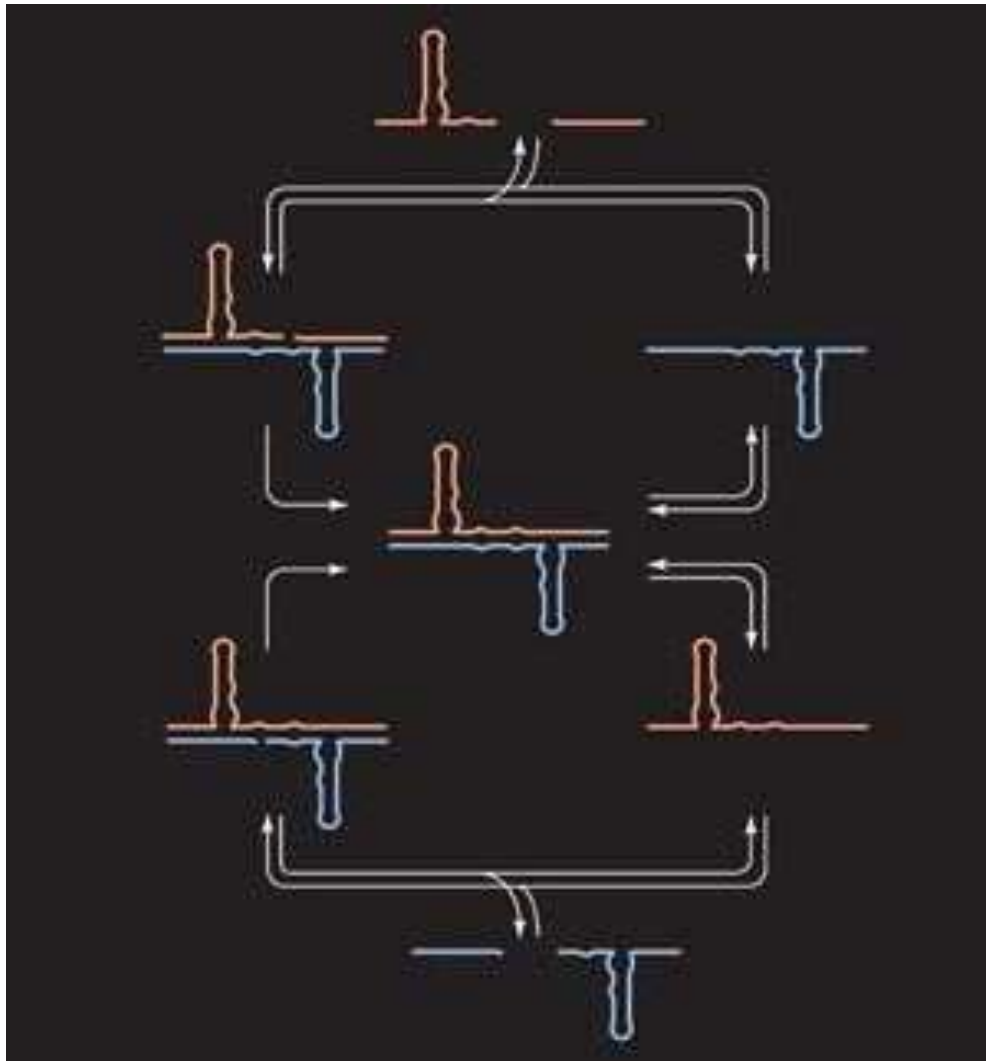


Схема репликации рибозимов в опыте Линкольн и Джойса (2009). Исходными субстратами служат 4 олигонуклеотида (два розовых и два голубых). Голубой рибозим служит матрицей для сборки розового рибозима из двух розовых олигонуклеотидов, а розовый рибозим — матрицей для сборки голубого рибозима из двух голубых олигонуклеотидов.

Это направление быстро развивается. Уже получены сообщества из 3-4 «помогающих» друг другу рибозимов, которые вместе размножаются эффективнее, чем рибозимы - «эгоисты», которые размножают только сами себя.

- T.A. Lincoln, G.F. Joyce. Self-Sustained Replication of an RNA Enzyme // Science, 2009
- Vaidya et al., 2012. Spontaneous network formation among cooperative RNA replicators // Nature 491 (7422): 72-7

## Получается, что все этапы в общих чертах уже расшифрованы:

- Проблема абиогенного синтеза простой органики решена;
- Найден правдоподобный путь абиогенного синтеза рибонуклеотидов из простой органики;
- Есть успехи в поиске простеньких рибозимов-РНК-полимераз;
- Показано, что рибозимы-лигазы могут размножать друг друга, используя олигонуклеотиды в качестве исходного субстрата.
- Таким образом, **весь путь от неорганических веществ до первого репликатора** (сообщества рибозимов, размножающих друг друга, с наследственностью и изменчивостью) практически разгадан. Осталось доработать «стыки».
- Как только появляется репликатор, дальше дело «само пойдёт», потому что включится дарвиновский эволюционный механизм.

# Неферментативная репликация РНК

- Путь от абиогенной органики до первого репликатора в рассмотренных моделях все-таки должен быть пройден (почти) без помощи дарвиновского механизма.
- Однако имеется процесс, привлечение которого позволяет **отодвинуть старт дарвиновской эволюции на более ранние этапы абиогенеза**. Это неферментативный матричный синтез (*неферментативная репликация*) РНК (или, возможно, другого полимера, который был предшественником РНК – например, ПНК, пептидо-нуклеиновые кислоты).

# Почему неферментативная репликация (НР) крайне важна для оценки вероятности абиогенеза

	НР ВОЗМОЖНА	НР НЕВОЗМОЖНА	
ВРЕМЯ ↑	Эволюция сложных РНК-организмов	Эволюция сложных РНК-организмов	} ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ЭТАПЫ С ОЧЕНЬ НИЗКОЙ ВЕРОЯТНОСТЬЮ
	Эволюция лигаз и полимераз, ускоряющих размножение комплекса рибозимов	<b>Старт дарвиновской эволюции</b>	
	Эволюция первых рибозимов	Случайное формирование комплекса лигаз и полимераз, способного к размножению	
	<b>Старт дарвиновской эволюции</b>	Случайное формирование первых рибозимов, в т.ч. лигаз и полимераз	
	Полимеризация случайных коротких РНК на минеральных матрицах ( <b>не обязательно в большом количестве!</b> )	Полимеризация случайных коротких РНК на минеральных матрицах ( <b>в огромном количестве!</b> )	
	Абиогенный синтез нуклеотидов	Абиогенный синтез нуклеотидов	

Свойство комплементарности – не случайность, а **причина** того, что молекулы РНК стали множиться в числе. Комплементарность работает с самого начала.

Полимеры, **случайно** синтезировавшиеся в громадном количестве на древней Земле, **случайно** обладали свойством комплементарности, которое «пригодилось» много позже.

## Неферментативная репликация РНК (НР РНК)

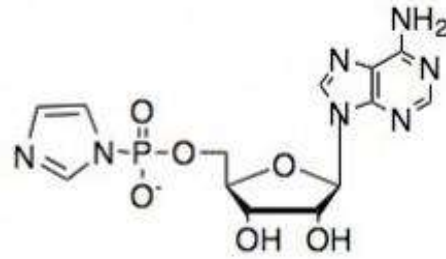
В 1980-е годы активно изучал Лесли Оргел (напр.: Inoue, Orgel, 1983). Он добился немалых успехов; в частности, удалось реплицировать матрицу из 14 нуклеотидов G и C (Acevedo, Orgel, 1987).

К концу жизни Оргел почти разочаровался в идее из-за многочисленных неразрешенных трудностей (Orgel, 2004).

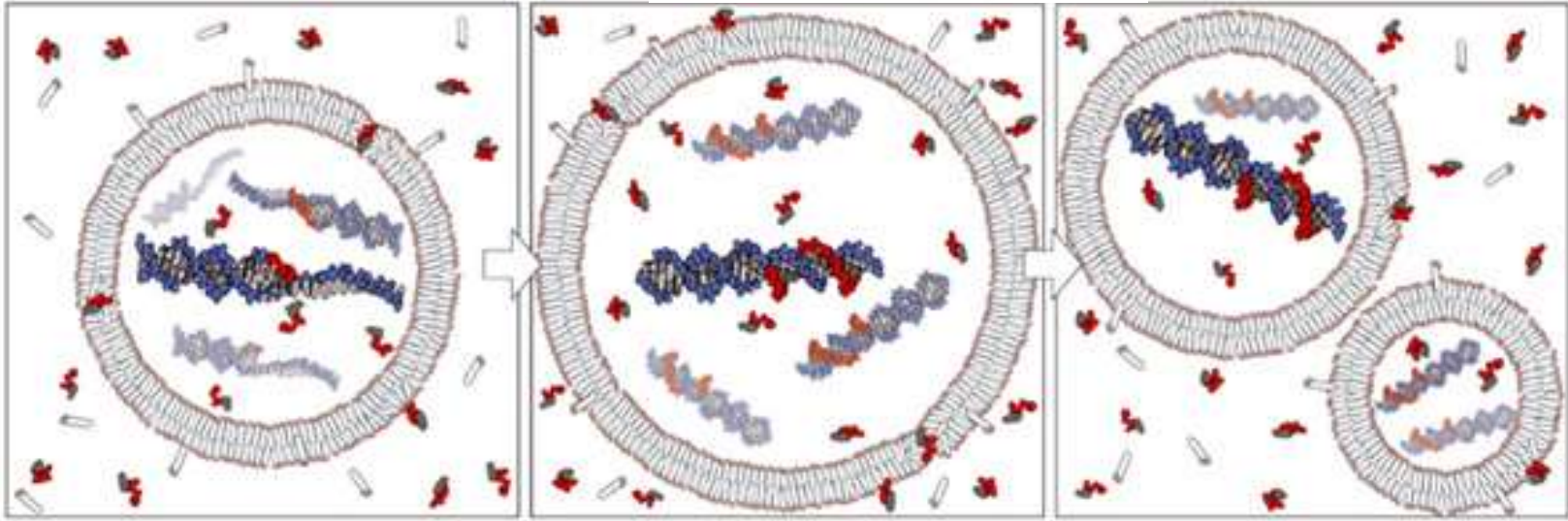
Однако в наши дни дело Оргела продолжил Нобелевский лауреат Джек Шостак (Harvard Medical School & Massachusetts General Hospital).

Особенностью его подхода является уверенность в том, что дело происходило внутри «протоклеток», окруженных липидными мембранами, а не в микрополостях минералов, как считают многие другие авторы (Adamala, Szostak, 2013).

# «Протоклетка»

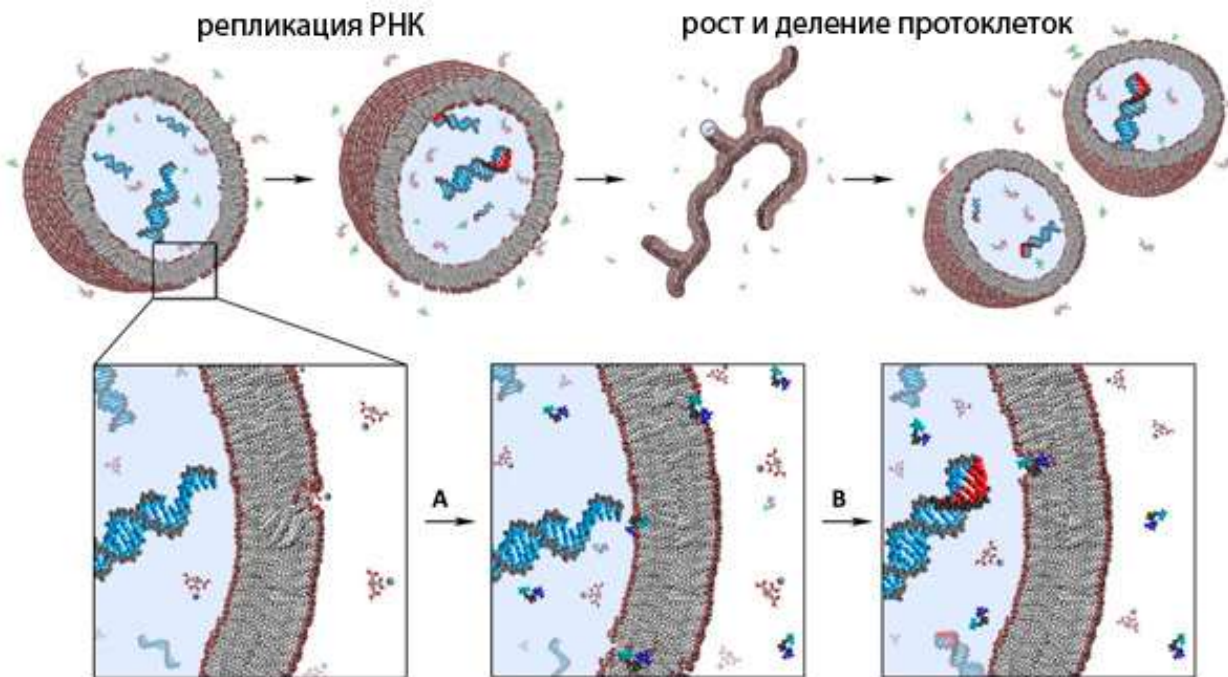


Нуклеотид А,  
активированный  
имидазолом  
(решение проблемы заряда)



Искусственная протоклетка, питающаяся готовой органикой (активир. нуклеотидами).

Мембрана растёт за счёт включения подходящих молекул из внешней среды. Делится протоклетка простым «разваливанием пополам». «Пищу» её составляют активированные нуклеотиды. Они просачиваются сквозь мембрану и используются для **самопроизвольной (неферментативной) репликации ДНК.**



«Протоклетку», в которой идет неферментативная репликация РНК, оказалось трудно сделать, т.к. ионы магния, катализирующие репликацию РНК, разрушают липидные мембраны и способствуют распаду однонитевых молекул РНК.

Джек Шостак (Jack W. Szostak) и его ученики в 2013 г. преодолели это препятствие, добавив в среду хелатирующий агент — **цитрат**.

Ионы магния в комплексе с цитратом по-прежнему катализируют репликацию РНК, но уже не повреждают мембраны и однонитевые РНК. Это позволило получить протоклетки, внутри которых идет неферментативный синтез РНК.

Katarzyna Adamala and Jack W. Szostak. Nonenzymatic Template-Directed RNA Synthesis Inside Model Protocells // Science. 2013. V. 342. P. 1098–1100.



# Заключительное замечание по вероятности абиогенеза

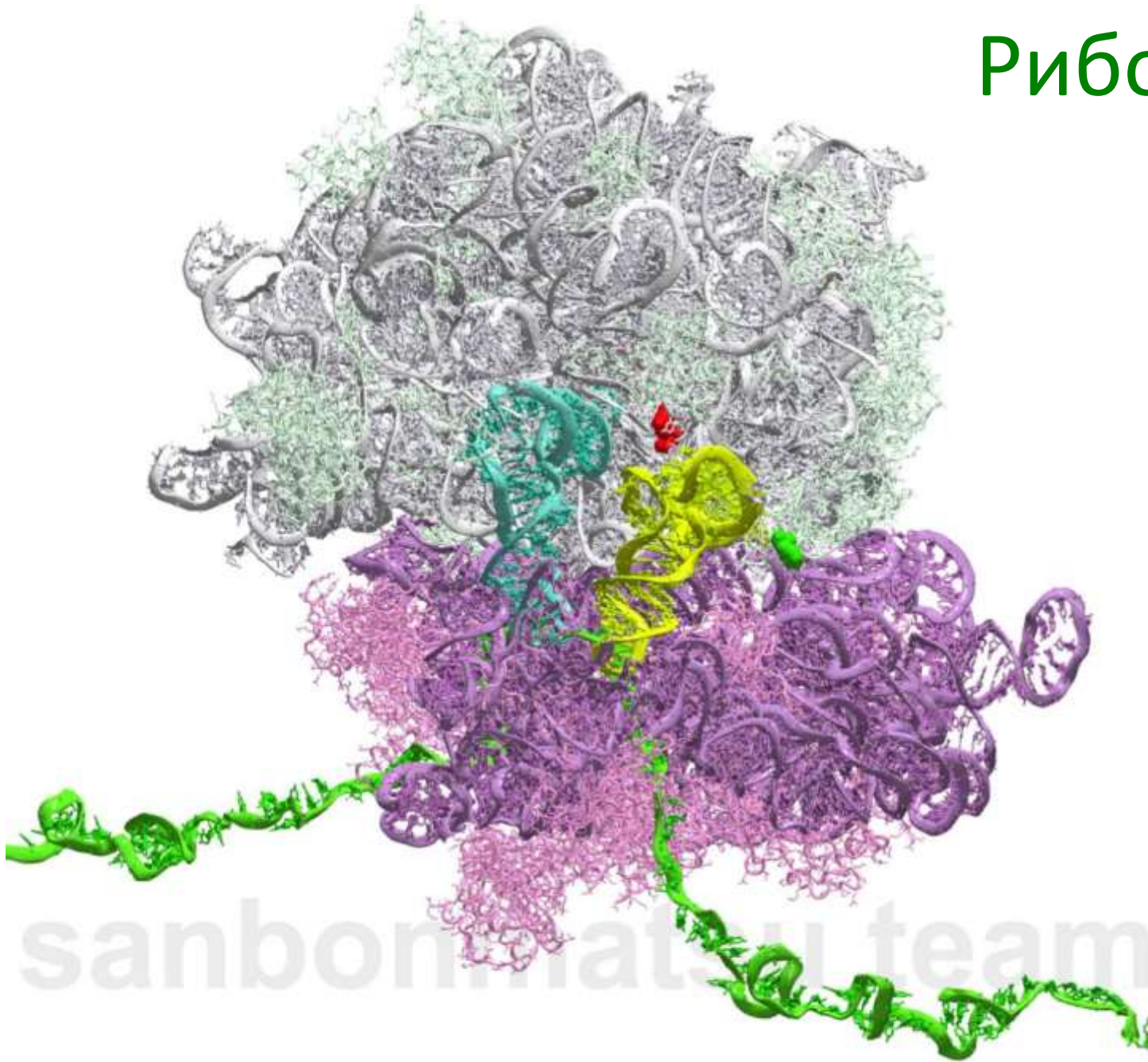
- Если прав Дж. Шостак и неферментативная репликация (НР) возможна (будут найдены реалистичные условия, в которых она идет быстро и эффективно), то в обозримом Космосе, скорее всего, есть и другие живые планеты, кроме нашей.
- Если эффективная НР РНК (или каких-то других полимеров, которые могли быть предшественниками РНК) невозможна, то, скорее всего, прав Е. Кунин и мы одиноки во Вселенной (в среднем одна живая планета на огромное количество вселенных).
- Я бы поставил на Шостака, т.к. в противном случае приходится допускать еще и то, что свойство комплементарности (способность полимеров, расплодившихся в огромном количестве на древней Земле, направлять синтез собственных копий, то есть быть репликаторами) тоже чистая случайность и не имеет никакого отношения к тому факту, что они так размножились.



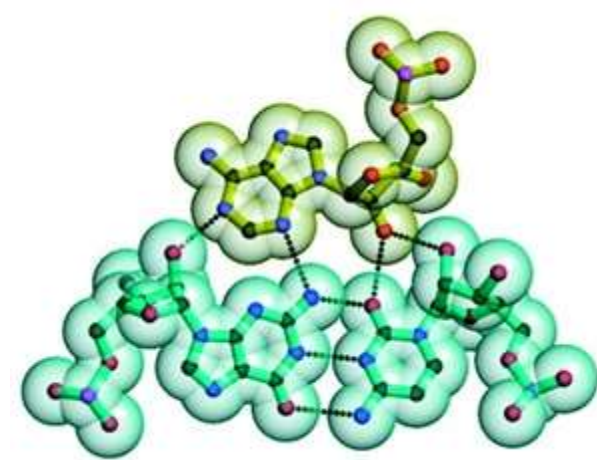
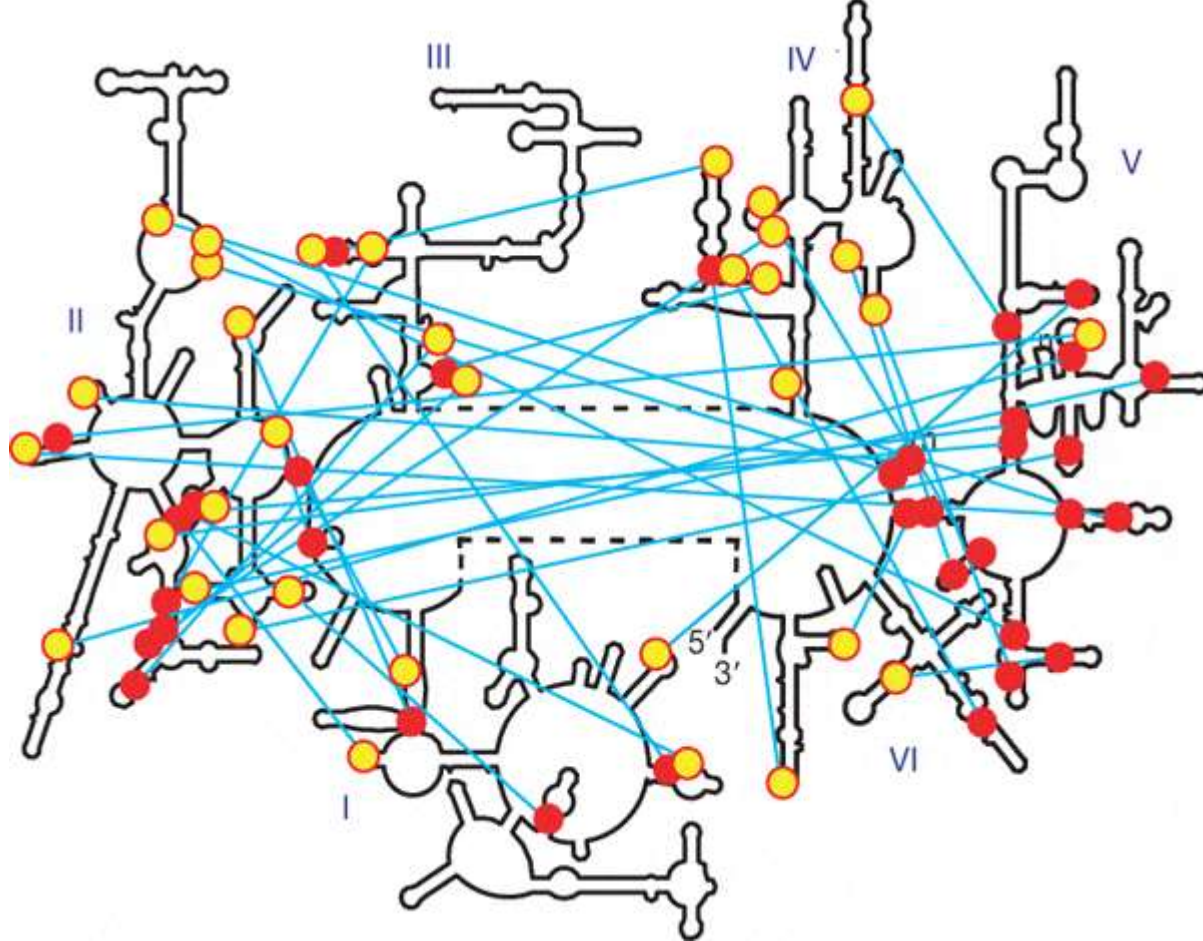
В дальнейшем РНК-организмы последовательно приобрели два важных усовершенствования:

- Сначала: специфический синтез пептидов (генетический код, механизм трансляции)
- Позже: ДНК (преимущества: 1) не режет сама себя – поэтому молекула может быть очень длинной, 2) спонтанное дезаминирование Ц сразу заметно, 3) устойчивее к гидролизу – т.к. нет 2' –ОН группы, это слабое место РНК

# Рибосома



sanbonnatsu team

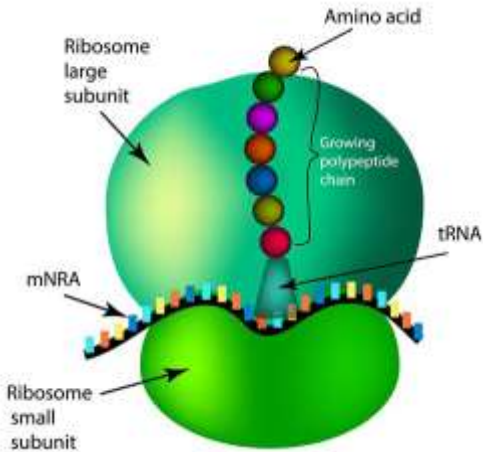


«А-минорное»  
взаимодействие: аденозин  
укладывается в малый  
желобок двойной спирали  
с образованием четырех  
водородных связей.

Вторичная структура молекулы 23S-рРНК. Голубыми линиями показаны А-минорные связи, желтыми кружками — «стопки» аденозинов, красными — двойные спирали, участвующие в А-минорных связях. Домены с первого по шестой обозначены римскими цифрами. 5', 3' — концы молекулы. Видно, что в домене V много красных кружков и почти нет желтых.

Konstantin Bokov, Sergey V. Steinberg. A hierarchical model for evolution of 23S ribosomal RNA // Nature. 2009. V. 457. P. 977–980.

- Исходной «проторибосомой», с которой началась эволюция рибосомы, был каталитический центр молекулы 23S-рРНК, ответственный за соединение аминокислот.
- Рибозимы, похожие на «теоретически вычисленную» проторибосому, действительно способны соединять друг с другом аминокислоты.



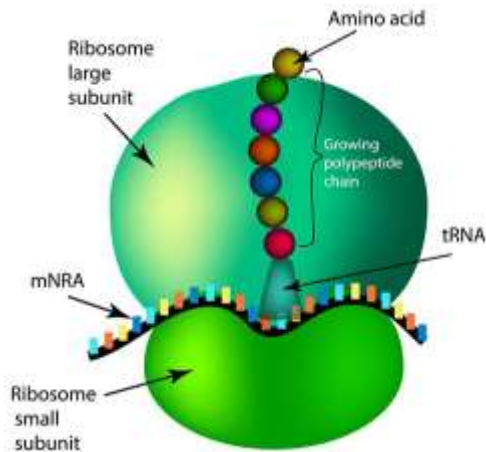
Малая субъединица рибосомы:

- организует взаимодействие тРНК с мРНК,
- контролирует соответствие кодона антикодону,
- садится на мРНК, ищет место начала синтеза белка, двигает мРНК через рибосому.

тРНК одним концом связываются с большой субъединицей, а другим — с малой.

Малая субъединица тоже устроена как разбирающийся пазл. **Древнейшей ее частью оказался декодирующий центр, который контролирует точность связывания антикодоновой петли тРНК с мРНК (Harish & Caetano-Anolles, 2012)**



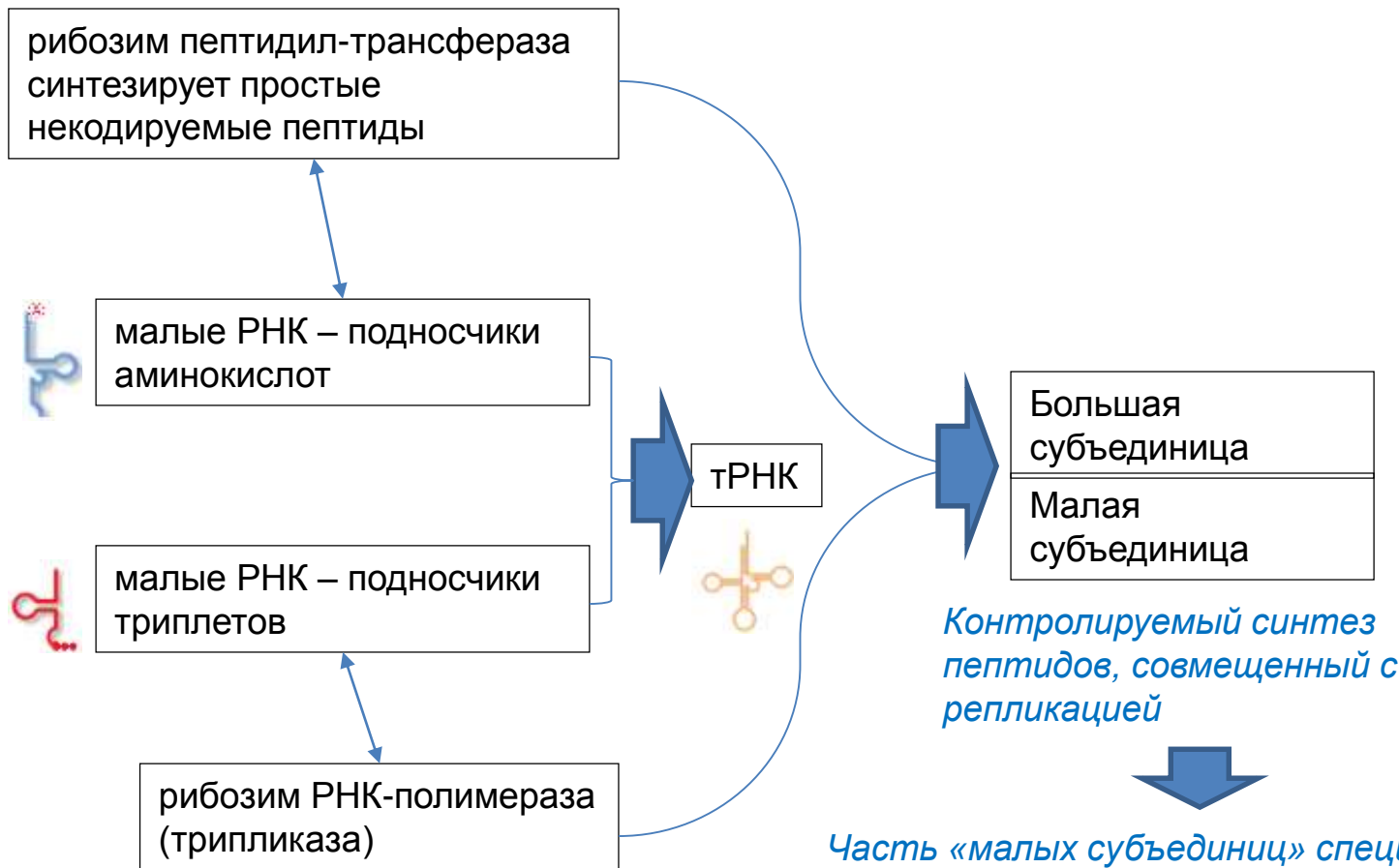


Похоже, рРНК малой субъединицы тоже вела какую-то свою жизнь до того, как войти в состав рибосомы.

Возможно, она была РНК-полимеразой или лигазой.

- 1) ее совр. ф-ции — движение по мРНК и контроль комплементарности кодона с антикодоном — близки к функциям полимераз;
- 2) ее стр-ра сходна с синтетическими рибозимами-полимеразами и лигазами (Noller, 2010).

Объединение малой и большой субъединиц ----- переход от случайных или периодических пептидов к кодируемым.



*Контролируемый синтез пептидов, совмещенный с репликацией*

*Часть «малых субъединиц» специализируется на белковом синтезе --> рибосома. Часть РНК в сообществе специализируется на кодировании белков. Эволюция белков. Появление белковой полимеразы.*

*Рибозимы-полимеразы исчезают за ненадобностью*

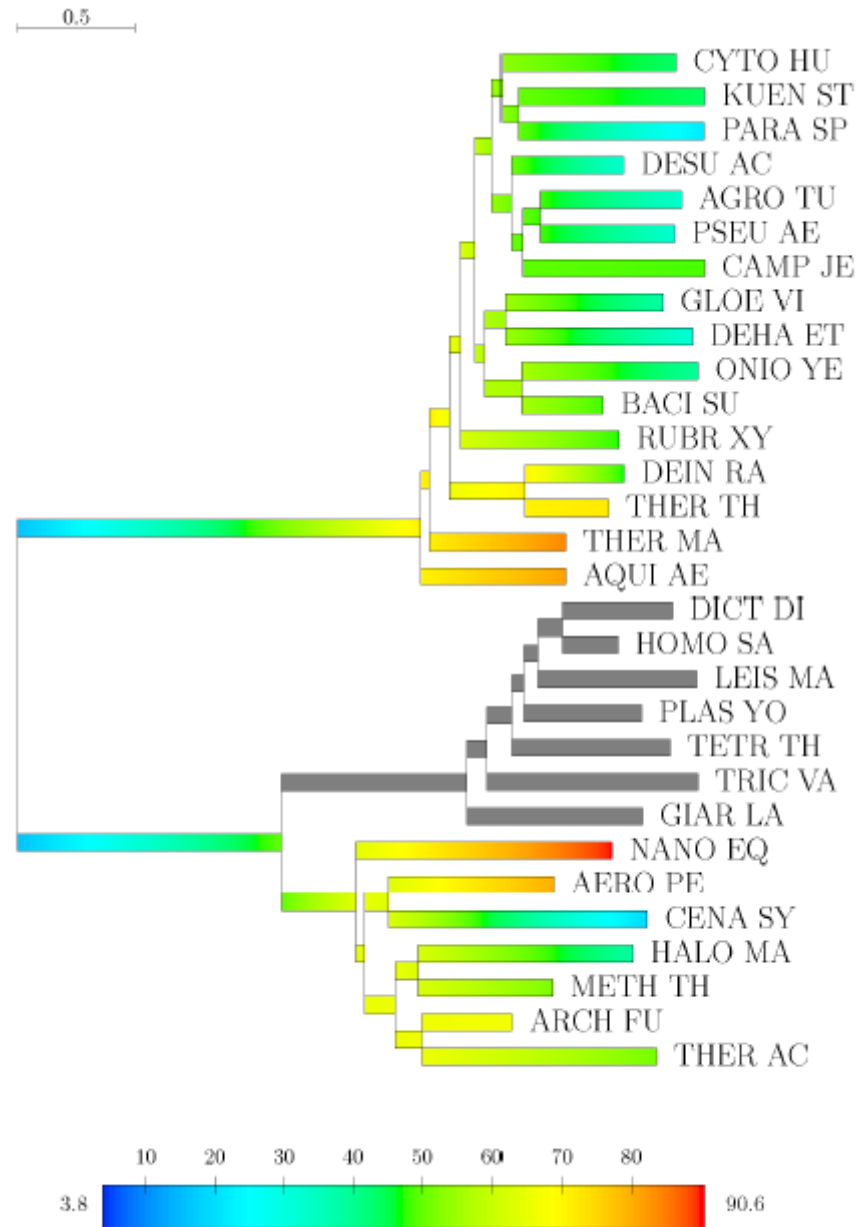
# LUCA

- Реконструируется на основе сравнения геномов современных организмов.
- Имел ДНК, транскрипцию. Но не имел репликации ДНК. Т.к. ДНК-полимеразы у бактерий и архей не родственны друг другу, а другие ферменты для работы с ДНК – родственны. Ферменты для синтеза тимина тоже неродственны, т.е. ДНК у LUCA была еще с урацилом.
- Имел мембрану, но какую-то другую. Возм., мембраны изначально служили для расселения плоских РНК-организмов, распластанных на поверхности минералов.
- Имел не менее 1300 белковых семейств (как у современных прокариот; многовато для такого древнего примитивного существа).
- Очень много биохим. путей, в т.ч. таких, которые у совр. организмов не встречаются вместе.
- Скорее всего, он был не одним организмом, а целым сообществом, в котором шел активный ГПГ.
- Из-за активного ГПГ отдельные компоненты этого сообщества для нас уже неразличимы, и LUCA реконструируется как нечто цельное.



Реконструкция белков и рРНК LUCA и последних общих предков бактерий и архей показало, что LUCA был мезофилом, а последние общие предки бактерий и архей – термофилами.

Boussau et al., 2008. Parallel adaptations to high temperatures in the Archaean eon // Nature. V. 456. P. 942-945





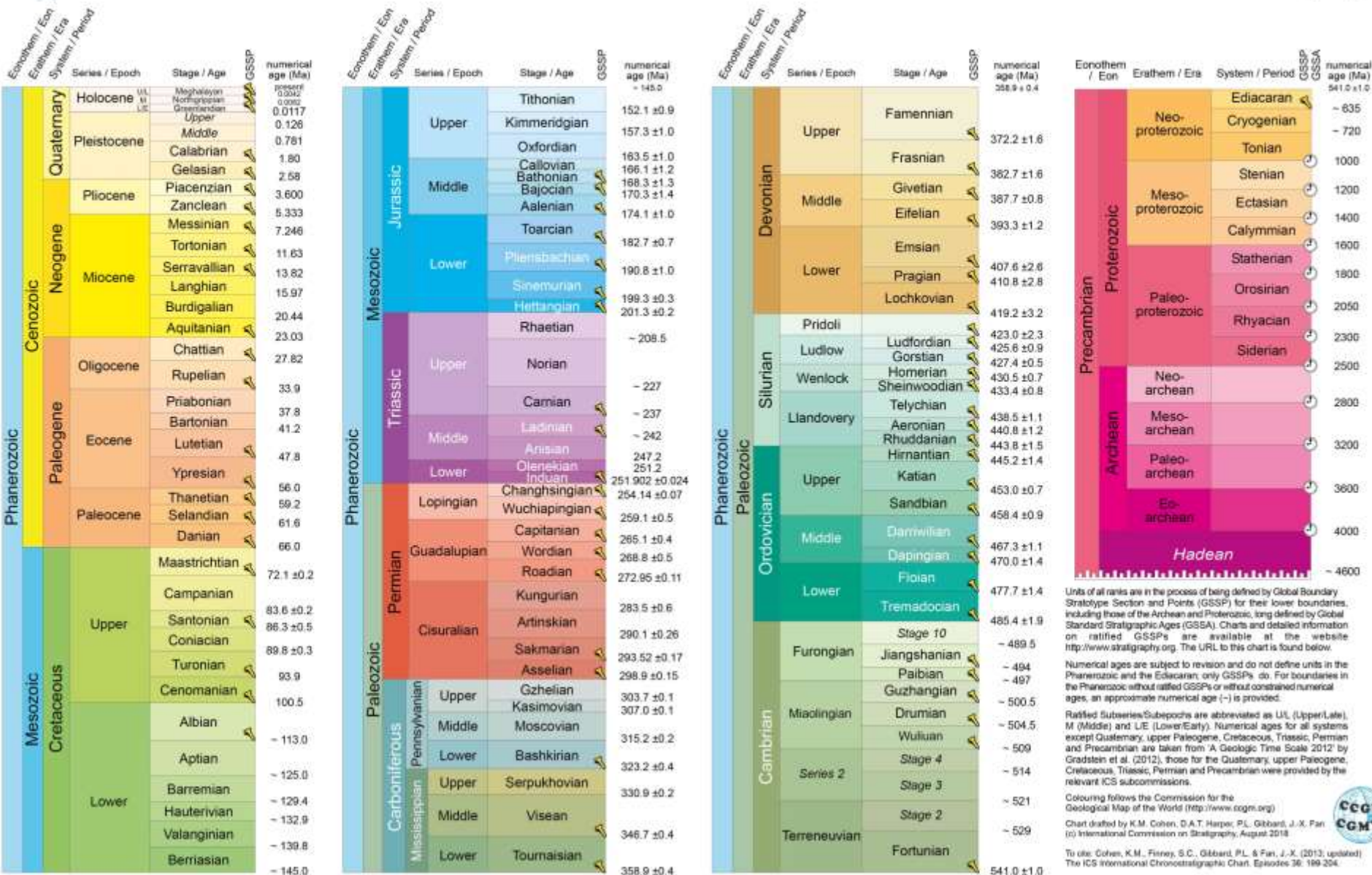
IUGS

# INTERNATIONAL CHRONOSTRATIGRAPHIC CHART

www.stratigraphy.org

International Commission on Stratigraphy

v 2018/08



Units of all ranks are in the process of being defined by Global Boundary Stratotype Section and Points (GSSP) for their lower boundaries, including those of the Archean and Proterozoic, long defined by Global Standard Stratigraphic Ages (GSSA). Charts and detailed information on ratified GSSPs are available at the website <http://www.stratigraphy.org>. The URL to this chart is found below.

Numerical ages are subject to revision and do not define units in the Phanerozoic and the Ediacaran; only GSSPs do. For boundaries in the Phanerozoic without ratified GSSPs or without constrained numerical ages, an approximate numerical age (–) is provided.

Ratified Subseries/Subepochs are abbreviated as UL (Upper/Late), M (Middle) and LE (Lower/Early). Numerical ages for all systems except Quaternary, upper Paleogene, Cretaceous, Triassic, Permian and Precambrian are taken from 'A Geologic Time Scale 2012' by Gradstein et al. (2012); those for the Quaternary, upper Paleogene, Cretaceous, Triassic, Permian and Precambrian were provided by the relevant ICS subcommissions.

Colouring follows the Commission for the Geological Map of the World (<http://www.cgmw.org>)

Chart drafted by K.M. Cohen, D.A.T. Harper, P.L. Gibbard, J.-X. Fan (c) International Commission on Stratigraphy, August 2018

To cite: Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. & Fan, J.-X. (2013) (updated) The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes 36, 189-204.

URL: <http://www.stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2018-08.pdf>



## ДОКЕМБРИЙ (=КРИПТОЗОЙ)

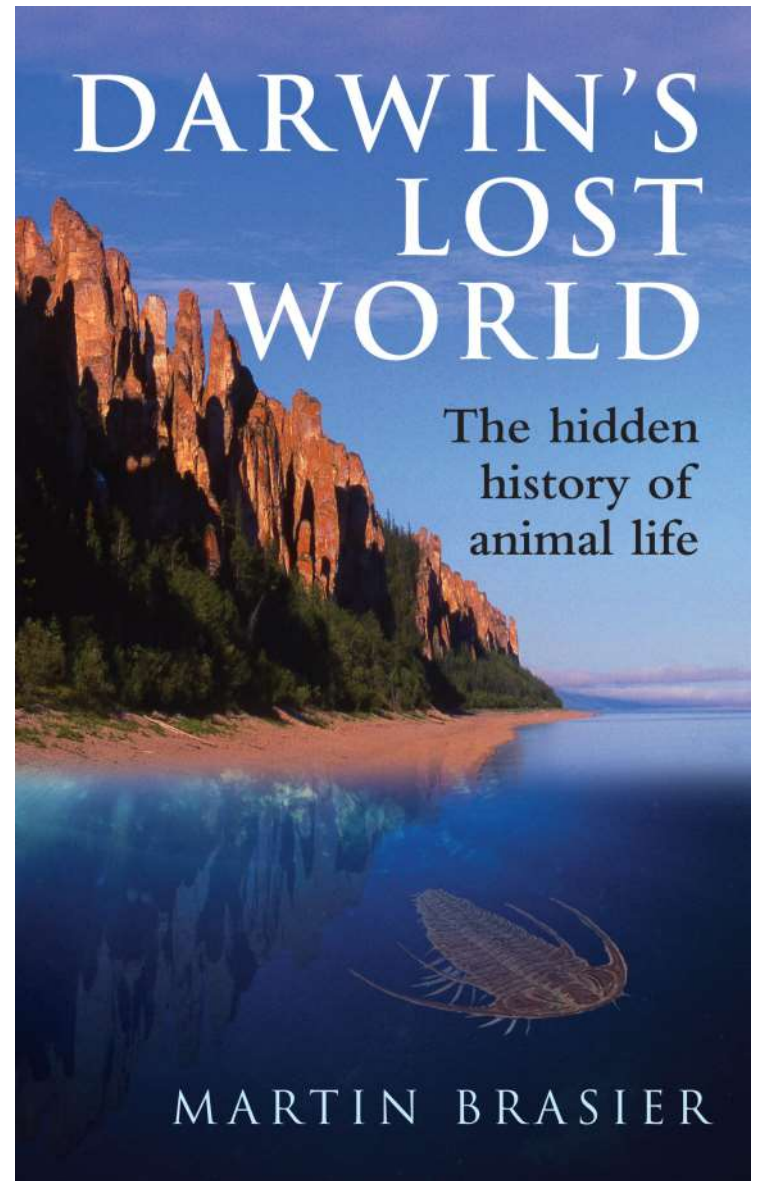
Три зона: Катархей, Архей, Протерозой

4600 – 541 млн лет назад

## «Darwin's lost world»

Отсутствие ископаемых в докембрийских породах представлялось Дарвину и его современникам одним из главных аргументов против эволюции.

Их обнаружение – одно из сбывшихся предсказаний эволюционной теории.



# Рекомендуемая литература по криптозою:

- А.Ю.Журавлев. «Сотворение Земли» (части 1 и 2)
- Михаил Никитин. «Происхождение жизни»
- К.Ю.Еськов. «История Земли и жизни на ней», главы 5-6
- А.В.Марков. «Рождение сложности», главы 2-3 (до стр. 156).



# Катархей (4600-4000)

Англ. **Hadean** (от Hades «Аид», т.е. «адская эра»).  
Иногда и по-русски говорят «Гадей»



# Катархей: основные факты (1)

- Формирование Земли 4.6 млрд лет назад
- Гравитационная стратификация (расслоение)
- Формирование Луны (в рез-те импакта; поэтому Луна содержит мало железа) – 4.5 млрд.
- Раньше думали, что вся Земля в катархее была расплавлена (потому что нет таких древних пород).
- Сейчас считается, что не была, потому что: 1) кое-какие породы нашли, 2) нашлось другое объяснение редкости катархейских пород в земной коре.

# Метеориты



Внешний вид и срезы метеоритов:  
хондритный (слева), железный (в  
середине), каменный (справа).

(с) М. НИКИТИН

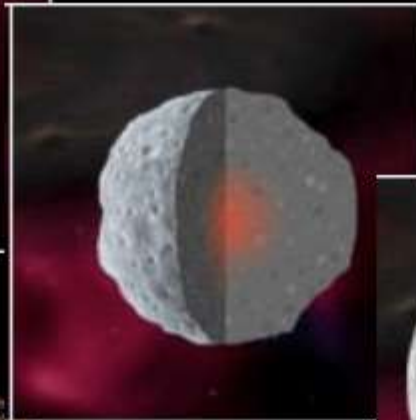


# Meteorites

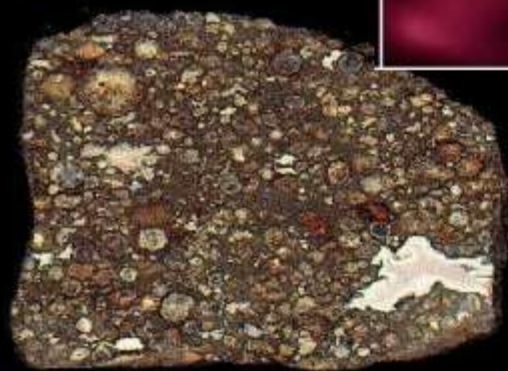
Undifferentiated

Differentiated

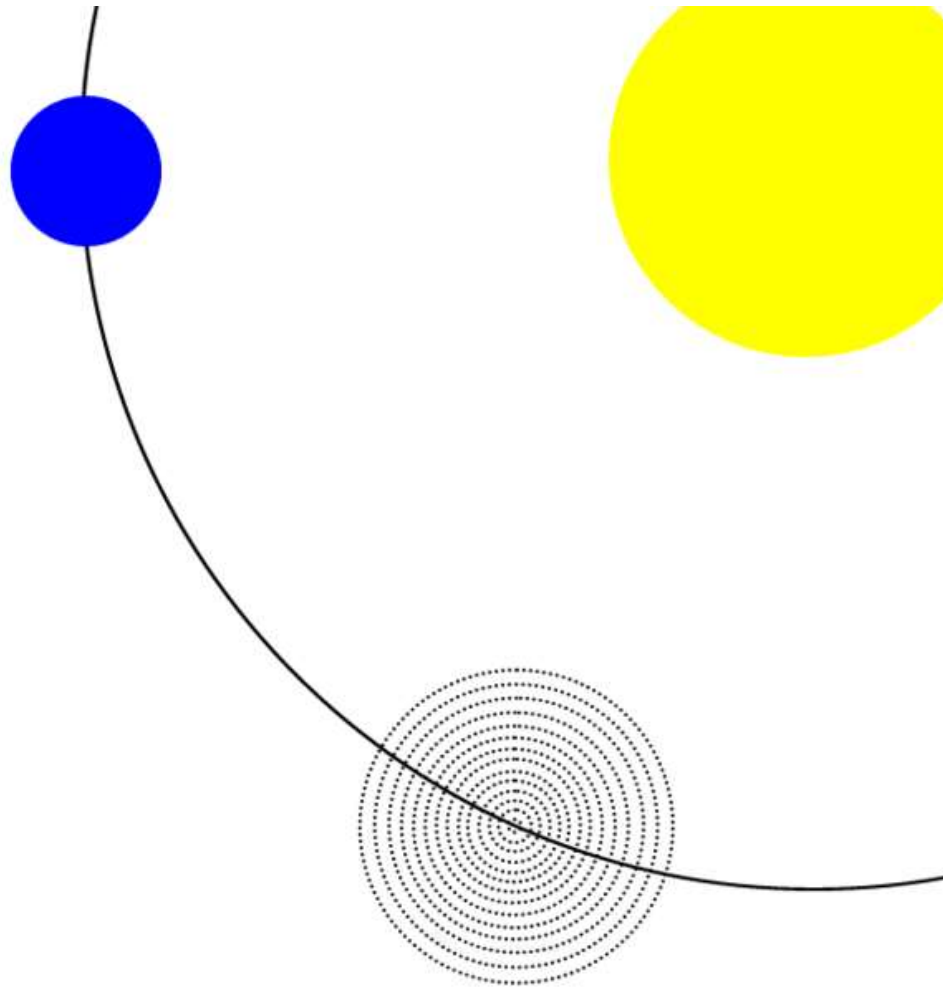
(Non-chondritic meteorites)



ALH 77005 (Mars)



Allende (CC)



Модель формирования Луны в результате столкновения Земли с протопланетой Тейей (ок. 4500 млн лет назад)

- Выброшенный в космос материал происходит в основном из мантий Земли и Тейи, что соответствует малому содержанию железа в Луне.
- Энергия удара разогревает Землю настолько, что вся ее поверхность представляет собой океан магмы, окутанный плотной атмосферой силикатных паров,  $\text{CO}_2$  и водяного пара.
- Материал будущей Луны тоже был весь расплавлен при ударе.
- Обломки на околоземной орбите собираются в Луну в течение всего нескольких лет.
- Начальная высота ее орбиты составляет 25-30 тысяч км (примерно в 15 раз меньше современной).
- Через 1-2 млн. лет поверхность Земли охлаждается достаточно для появления первых твердых пород земной коры. *(это нижняя граница возможного времени появления земной жизни)*

## Катархей: основные факты (2)

- В Австралии и Канаде найдены катархейские магматические породы (4.28 Sm-Nd age) и кристаллы циркона возрастом до 4.4
- Значит, литосфера в катархее не была полностью расплавлена



Hadean ultramafic rocks near Inukjuak (Nunavik, Quebec, Canada)





## Hadean metabasalts and tonalites in the Nain Province (Nunatsiavut, Labrador, Canada)

Guillaume Caro. Differentiation of the Early Silicate Earth <http://www.crpq.cnrs-nancy.fr/spip.php?article1437>

# Катархей: основные факты (3)

- В кристаллах циркона возрастом 4.25 – графитовые и алмазные включения с **облегченным изотопным составом углерода** (возможный признак присутствия жизни уже в то время!)
- Рубиско фракционирует углерод, предпочитая  $\text{CO}_2$  с обычным, легким изотопом  $^{12}\text{C}$ , тяжелому изотопу  $^{13}\text{C}$ . Другие ферменты, катализирующие фиксацию углерода, тоже фракционируют, но **иначе** (напр., PEP-carboxylase фракционирует гораздо слабее; обратный цикл Кребса тоже дает лишь слабое фракционирование).
- К сожалению, фракционирование происходит и при некоторых геохимических процессах.

# Циркон – древнейший минерал

## $ZrSiO_4$



Кристаллы циркона возрастом до 4400 млн лет свидетельствуют в пользу того, что:

- 1) Земля имела твердую (не расплавленную) литосферу уже в катархее,
- 2) В катархее уже существовала гидросфера (океан?), т.к. эти кристаллы, по мнению большинства геологов, формировались в водной среде (об этом судят по изотопному составу кислорода).



Рубеж катархея и архея:  
«Поздняя тяжелая бомбардировка»  
(ок. 4.1 – 3.8 млрд лет назад, пик 3.9 – 3.85)

- Теория основана на датировках проб из лунных кратеров (impact melts): все импактные расплавы застыли в интервале от ~ 4.1 до 3.8 млрд лет.





# Рубеж катархея и архея:

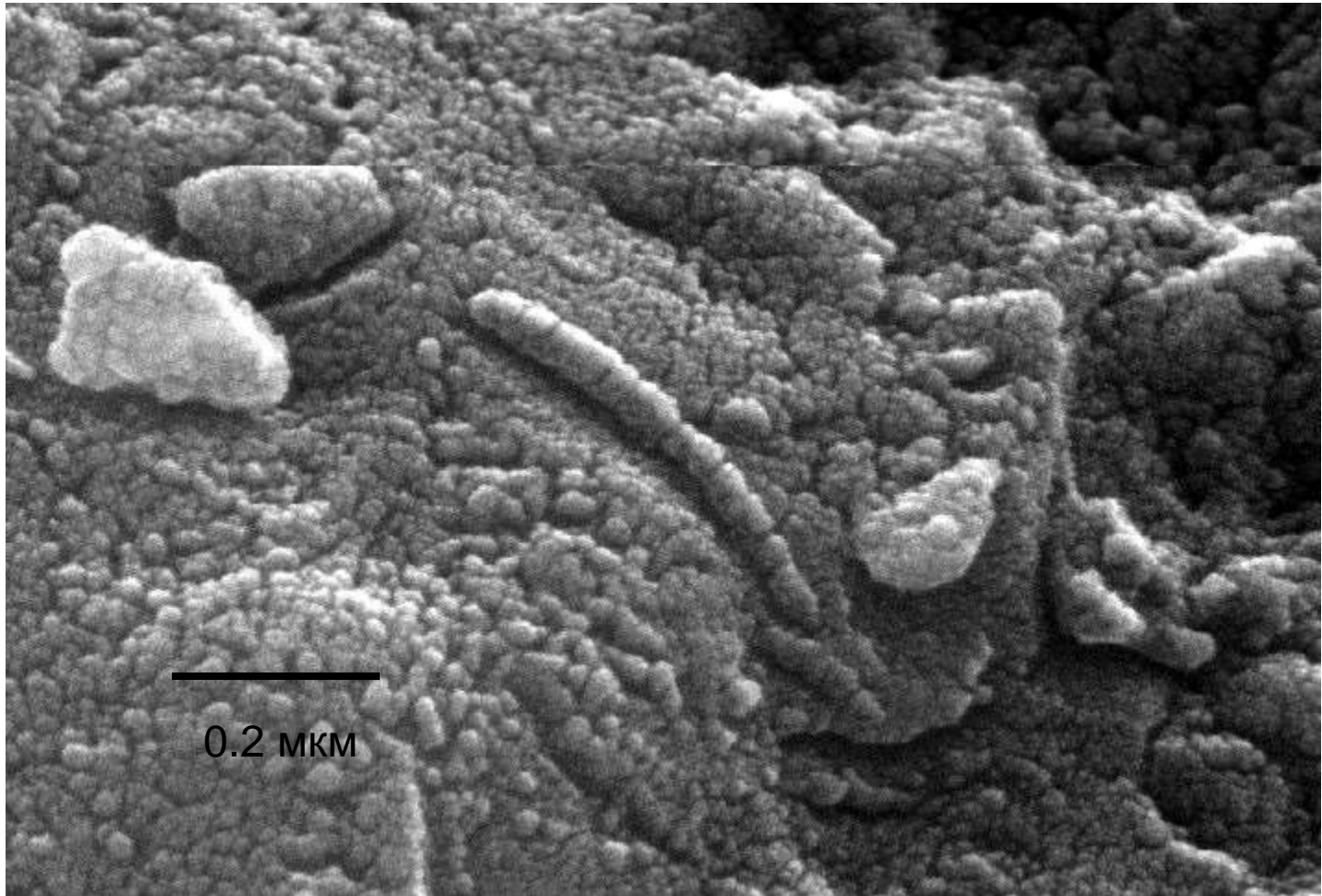
## «Поздняя тяжелая бомбардировка»

(ок. 4.1 – 3.8 млрд лет назад, пик 3.9 – 3.85)

- Если на Луну (а также Марс, Венеру, Меркурий) сыпались астероиды (в осн. планетезимали диаметром 1 – 50 км), то и Земле должно было достаться (хотя прямых свидетельств пока не нашли).
- Переплавилась почти вся древняя (катархейская) кора.
- До появления теории «поздней тяжелой бомбардировки» думали, что Земля пребывала в расплавленном состоянии с самого начала и до 3.8 млрд лет. Теперь склоняются к версии, что в катархее (до бомбардировки) условия на планете были более гостеприимными, была твердая литосфера и мелководные океаны.

# Жизнь могла:

1. Зародиться в катархее, погибнуть в бомбардировке и зародиться снова уже в архее;
  2. Зародиться в катархее и пережить бомбардировку;
  3. Впервые зародиться в архее, вскоре после бомбардировки;
  4. Зародиться на какой-то другой (прото)планете и попасть на Землю с метеоритами в какой-то момент ближе к концу бомбардировки.
- Тот факт, что LUCA был приспособлен к невысоким температурам, а предковые бактерии и археи были термофилами, согласуется со второй версией. Впрочем, и с четвертой тоже.



**«Микрофоссилия» из марсианского метеорита ALH84001.**

Возраст породы: >3.5 млрд лет (тогда на Марсе еще была вода на поверхности, возможно, был океан);

Выбит с поверхности Марса 16 млн лет назад;

Упал в Антарктиде 13 000 лет назад.



# Архей (4000 – 2500)

Бескислородный мир  
прокариот и прокариотных  
сообществ

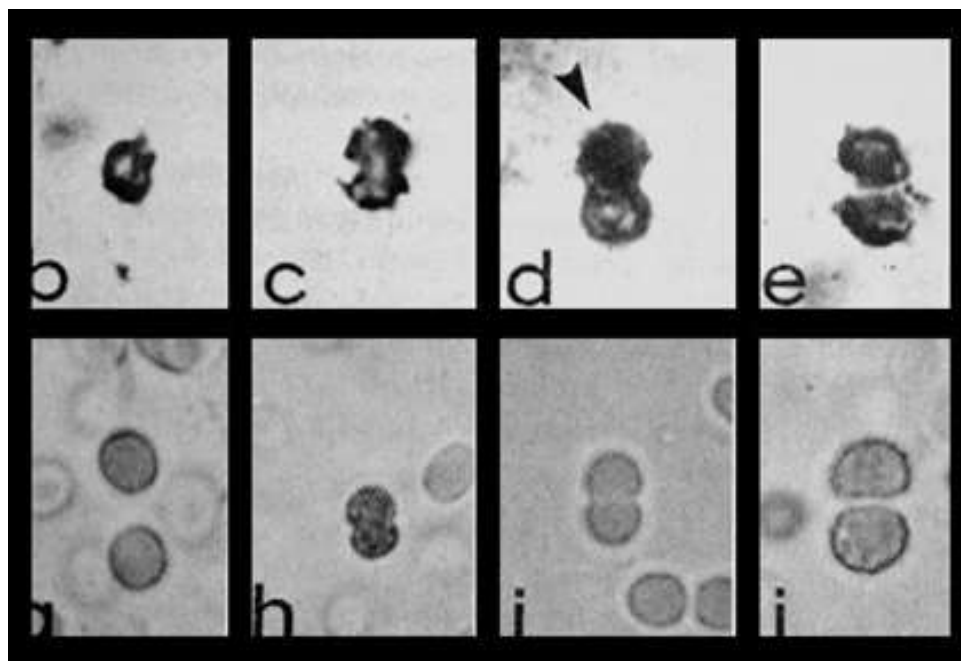




# Древнейшие бесспорные следы жизни. Начало палеонтологической летописи

- **Геологическая** летопись начинается «всерьез» около 3.8 млрд лет назад, по окончании бомбардировки. Древнейшие осадочные породы.
- 3.8 – 3.6: признаки жизни ограничиваются облегченным изотопным составом углерода в графитовых включениях в кристаллах апатита, циркона и др. В 2017 г. обнаружили то же в древнейших породах континентальной коры возрастом до 3.95 млрд лет (Лабрадор).
- Около 3.5: старт настоящей **палеонтологической** летописи. Первые фоссилизированные (окаменевшие) микроорганизмы и бесспорные следы их жизнедеятельности: строматолиты. В 2016 г. описаны строматолиты возрастом 3.7 млрд лет.

Древнейшие находки палеоархейских микрофоссилий  
(старше 3,5 млрд лет) – спорны  
(не исключено абиогенное происхождение этих структур)





Древнейшие беспорные микрофоссилии:  
~ 3.465 млрд лет, зап. Австралия (Warrawoona group)



FIGURE 2.5 *Primaevifilum amoenum* (Warrawoona Group). Bar = 10  $\mu\text{m}$ . (Courtesy J. W. Schopf.)



FIGURE 2.7 Film-like microstructures with small sphere (arrow) (Warrawoona Group). Bar = 50  $\mu\text{m}$ . (Courtesy K. Sugitani.)

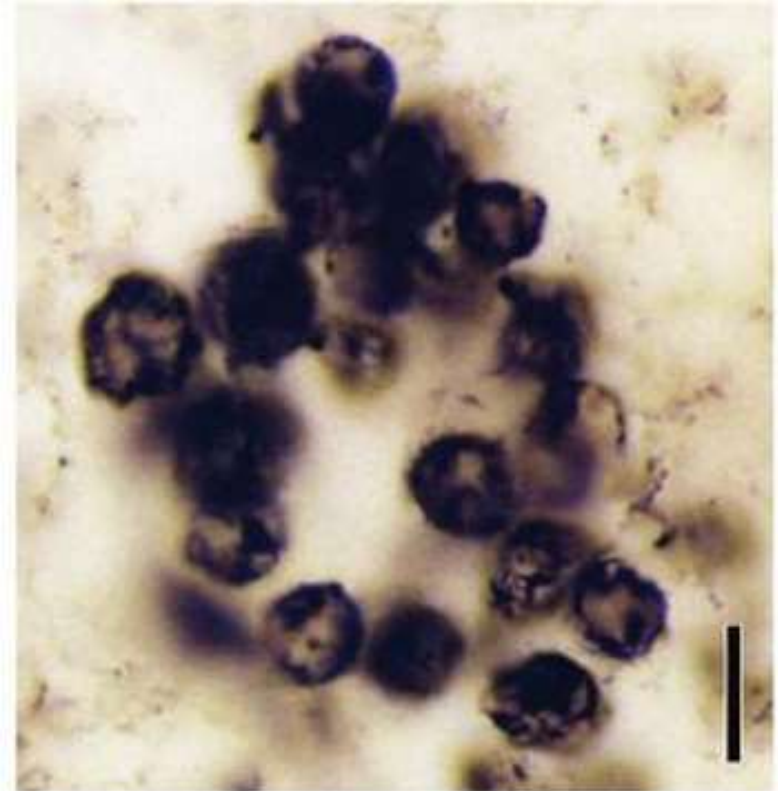


FIGURE 2.6 Colony-like aggregation of small spheroidal microstructures (Warrawoona Group). Bar = 10  $\mu\text{m}$ . (Courtesy K. Sugitani.)

# Древнейшие беспорные микрофоссилии: ~ 3.465 млрд лет, зап. Австралия

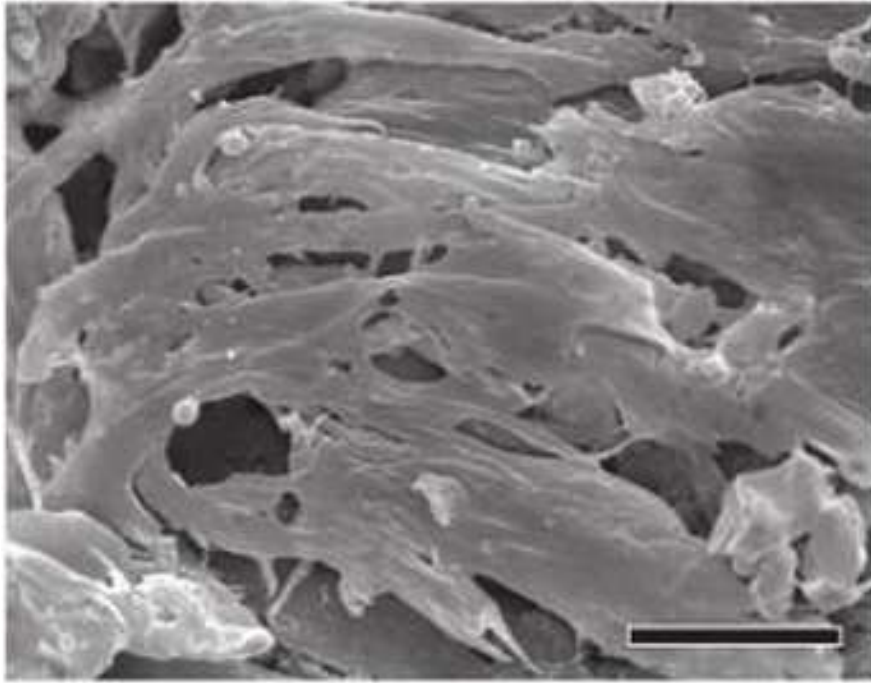


FIGURE 2.9 Parallel and overturned filaments in a microbial mat (Warrawoona Group). Bar = 10  $\mu\text{m}$ . (From Westall et al., 2006b.)

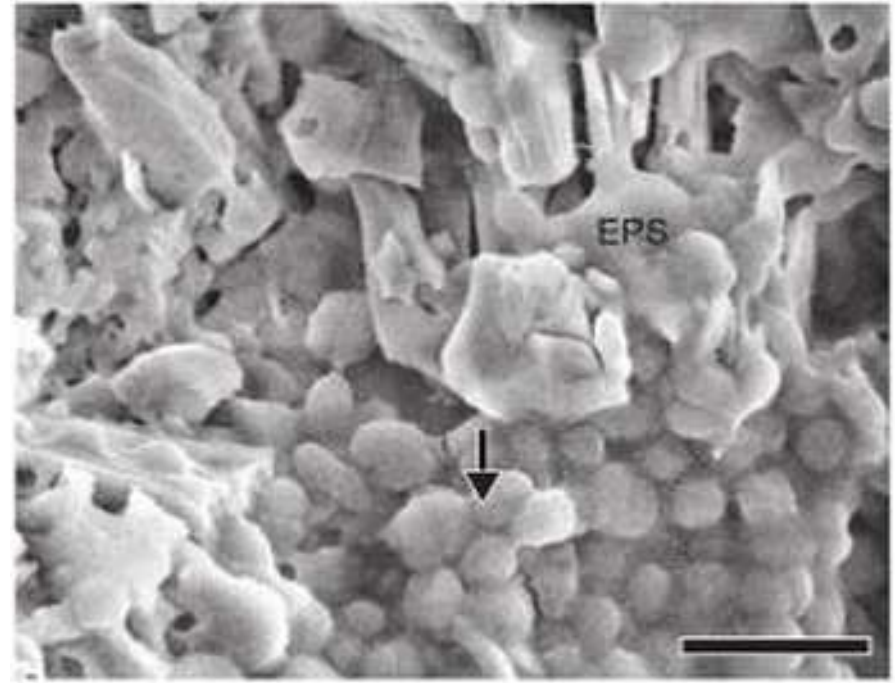
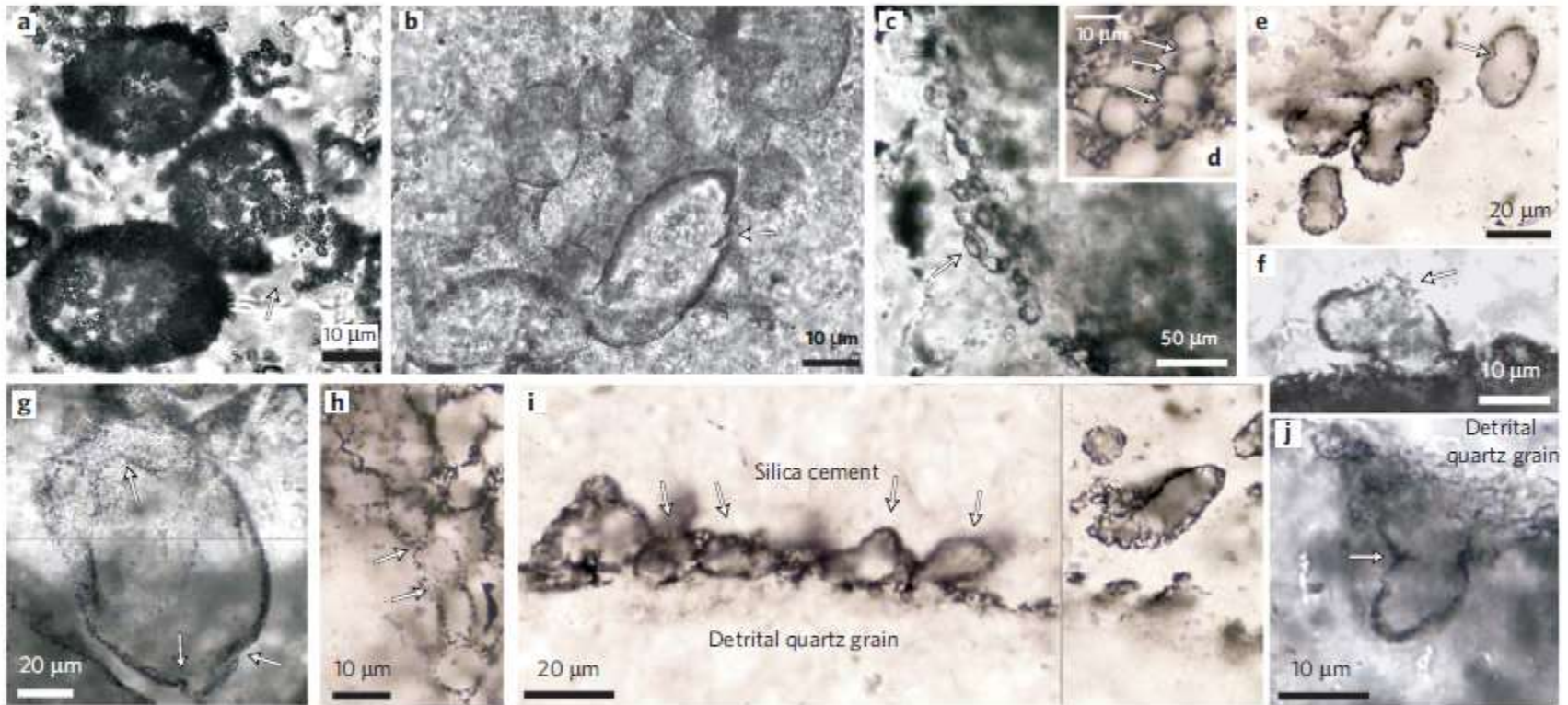


FIGURE 2.8 Colony of coccoidal microfossils and extracellular polymeric substances (EPS). Arrow indicates small coccoid (Warrawoona Group). Bar = 2  $\mu\text{m}$ . (From Westall et al., 2006a.)



В 2011 г в Австралии найдены беспорные ископаемые бактерии возрастом 3.4 млрд лет. Скорее всего, сульфат-редукторы (соотношение изотопов серы указывает на существование сульфат-редукторов начиная с 3.5 млрд лет, хотя этот вывод был недавно оспорен)



**Figure 1 | Examples of spheroidal/ellipsoidal microfossils from the SPF (samples SP9D2, SPE1, SPV3a-c).** a,b,e, Clusters of cells, some showing cell wall rupturing (arrows in a,b), folding or invagination (arrow in e). c,d,h, Chains of cells with cellular divisions (arrows). f,i-j, Cells attached to detrital quartz grains, exhibiting cell wall rupturing and putative escape of cell contents (arrow in f), preferred alignment of cells parallel to the surface of the quartz grain (arrows in i), and constriction or folding between two compartments (arrow in j). g, Large cellular compartment with folded walls (arrows).

Wacey et al., 2011. Microfossils of sulphur-metabolizing cells in 3.4-billion-year-old rocks of Western Australia // Nature geoscience

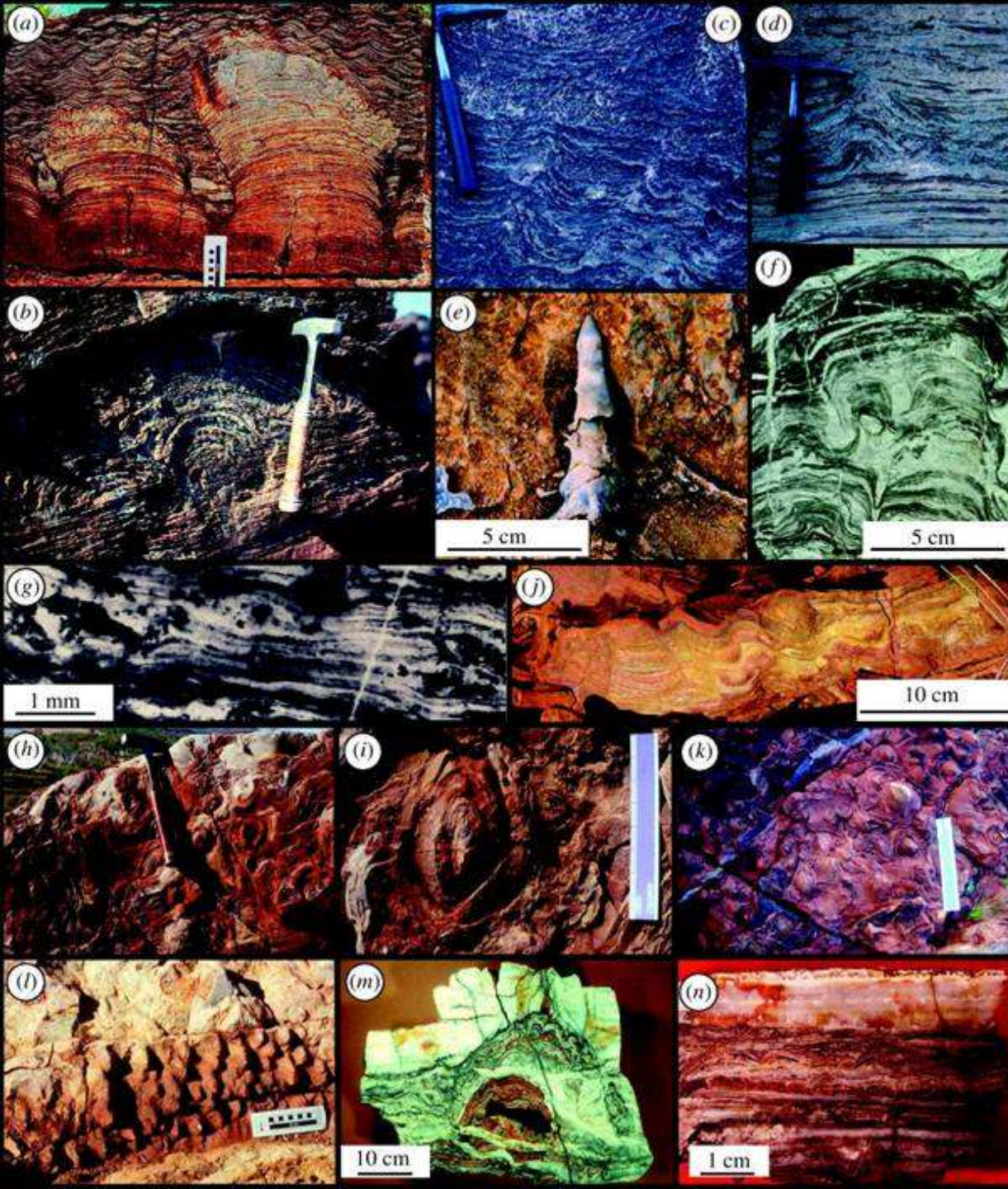
Древнейшие осадочные породы формации Исуа, Гренландия (3,8 млрд лет)  
- облегченный изотопный состав углерода  
- BIF: предположительно образовывались в результате жизнедеятельности фотосинтезирующих бактерий, окислявших двухвалентное железо.



Graphitic BIF (meta-BIF) (Eoarchean, 3.8 Ga; Isua Supracrustal Belt, southwestern Greenland)  
Графитовые джеспилиты (banded iron formation, BIF) из формации Исуа, Гренландия, 3.8 млрд лет.

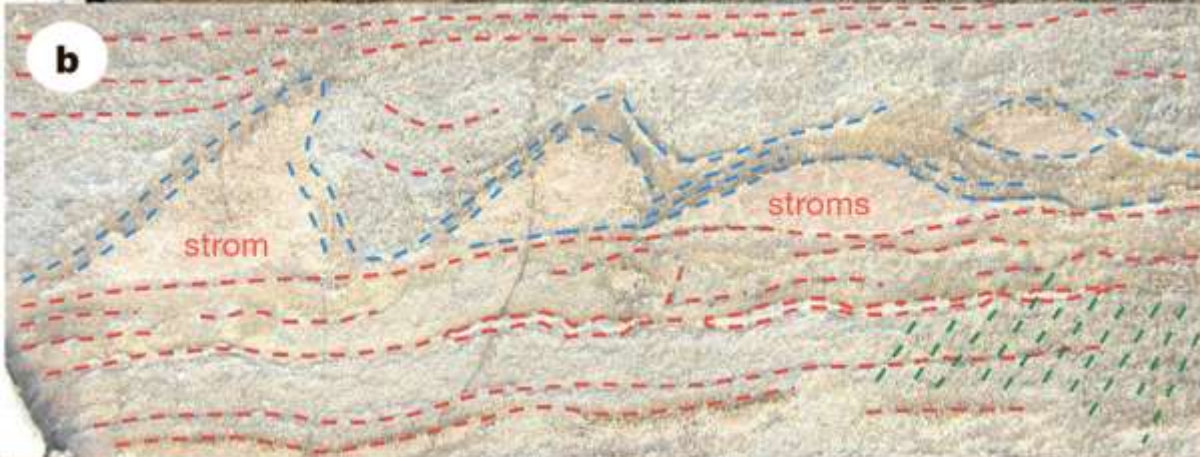
**Предполагают, что главными продуцентами в архее были бактерии, осуществлявшие «железный» фотосинтез.**





Архейские  
строматолиты  
(начиная с 3.55  
млрд лет назад их  
много и сомнений  
нет)





В 2016 г. описаны строматолиты из формации Исуа (ок. 3,7 млрд лет!)

Nutman et al., 2016. Rapid emergence of life shown by discovery of 3,700-million-year-old microbial structures // Nature.

Но вскоре другие исследователи поставили под сомнение: по-видимому, это всё-таки не строматолиты, а складки, возникшие при сжатии/деформации породы.





**Fig. 4** Photomicrograph in transmitted plain light of fine (20–100  $\mu\text{m}$ ) stromatolitic laminae composed of ferruginous dolomitic chert. Scale bar, 5 mm.

Одна из древнейших достоверных находок строматолитов.  
Австралия, 3.4-3.5 млрд лет.

It seems that there was a benthic microbiota 3,400–3,500 Myr ago, but its biological affinities are unknown. The common opinion in the literature is that the presence of stromatolites establishes the former presence of cyanobacteria, but that is an unwarranted interpretation, especially for Archean stromatolites<sup>3,31</sup>. There are living examples of bacterial stromatolites built by other than cyanobacteria, for example, by *Chloroflexus*, a green, photosynthetic, filamentous bacterium which presently constructs stromatolites in hot springs<sup>31-33</sup>. Furthermore, it is reasonable to suggest that there was a time, before the advent of the appropriate cyanobacteria, when the dominant stromatolite-builders were organisms such as *Chloroflexus*. This is significant because among the bacteria only the cyanobacteria release oxygen during photosynthesis; so at

MR Walter, R Buick, JSR Dunlop. 1980. Stromatolites 3,400–3,500 Myr old from the North Pole area, Western Australia // Nature





Позднепротерозойские  
строматолиты (Таймыр,  
Анабарское плато)

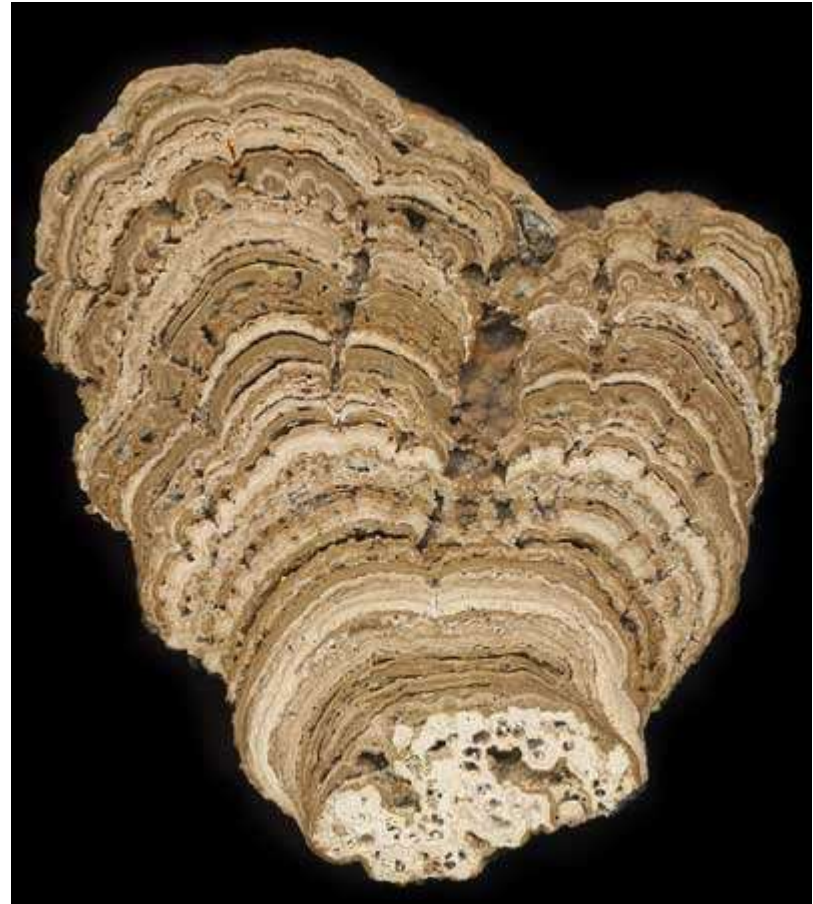


# Современные строматолиты

- Залив Шарк-Бей (Австралия), Багамские острова



Живые строматолиты в заливе Шарк-Бей



Строматолит в разрезе







FIGURE 2.11 Modern stromatolites from Laguna Mormona, Mexico. (Courtesy J. W. Schopf.)



FIGURE 2.12 Modern stromatolite from Laguna Mormona, Mexico, showing lamellae of cyanobacterial colonies. Bar = 3.5 mm (Courtesy J. W. Schopf.)



# Бактериальные маты

