

УДК 577.151

МЕТАБОЛИЗМ ПРОТОКЛЕТОК – ПЕРЕХОДНАЯ СТАДИЯ ОТ ХИМИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ К КЛЕТОЧНОМУ МЕТАБОЛИЗМУ

© 1996 г.

А.Е. ЛЮБАРЕВ*, Б.И. КУРГАНОВ

Институт биохимии им. А.Н. Баха, 117071 Москва, Ленинский пр., 33;
факс: (095)954-27-32, электронная почта: inbio@glas.apc.org

Ключевые слова: предбиологическая эволюция, метаболизм, протоклетка.

Обсуждается проблема происхождения метаболизма в ходе предбиологической эволюции. В основу концепции авторов положено представление о преемственности химической эволюции и примитивного метаболизма. Предполагается, что исходными субстратами метаболизма протоклеток были двух- и трехуглеродные соединения (уксусная и молочная кислоты, глицин и аланин), образующиеся в ходе химической эволюции. Источником энергии служило УФ-излучение Солнца, источником восстановительных эквивалентов – сероводород и муравьиная кислота. Предложена схема биосинтетических процессов, лежащих в основе метаболизма протоклеток. Обсуждаются механизм саморазвития каталитических систем протоклетки и дальнейшее развитие системы метаболизма.

Современная теория происхождения жизни на Земле ведет начало от работ А.И. Опарина в 1924 г. [1] и Дж. Холдейна в 1929 г. [2]. В этих работах постулировалось, что появлению жизни предшествовал этап химической эволюции, в ходе которого были синтезированы все необходимые для возникновения жизни органические соединения. Кроме того, согласно концепции А.И. Опарина за химической эволюцией должны были последовать образование и естественный отбор фазовообособленных систем (протоклеток, протобионтов, пробионтов). Этот этап должен был завершиться появлением первичных организмов, после чего развитие материи вступало в новый этап – этап биологической эволюции [1, 3–9].

Химическая эволюция активно изучается в модельных экспериментах, начиная с первых работ группы М. Кальвина в 1951 г. (см. [10]) и классического опыта С. Миллера в 1953 г. по воздействию электрического разряда на смесь метана, аммиака и воды [11]. Показано, что практически все биологически важные низкомолекулярные соединения могут образовываться при определенных условиях из неорганических веществ, содержащих биогенные элементы (см. обзоры [5, 7, 10, 12–17]). Однако остаются сомнения в том, все ли эти соединения действительно могли образоваться в достаточных количествах в ходе химической эволюции. Например, сахара могут быть синтезированы в концентрированных щелочных растворах формальдегида, при этом образуется около тридцати различных моносахаридов и нет предпочтения для биологически важных изомеров. В то же время сахара не удается обнаружить в экспериментах, имитирующих химическую эволюцию [12–15, 18]. Поскольку рибоза и дезоксирибоза входят в состав нуклеотидов, проблема абиогенного синтеза последних также остается нерешенной [18].

*Адресат для корреспонденции и запросов оттисков.

Нет ясности и относительно абиогенного образования полимеров. Основные трудности, с которыми столкнулись исследователи, моделировавшие абиогенный синтез олигопептидов и олигонуклеотидов, – это низкая степень полимеризации, малый выход продуктов реакции, образование связей, не характерных для биополимеров [7].

Биологическая эволюция активно изучается еще со времен Ч. Дарвина и в этой области достигнут значительный прогресс. Однако ранние стадии биологической эволюции – эволюция прокариот и переход к эукариотам – по-прежнему прояснены в очень малой степени [19, 20]. Но наименее изученной остается стадия предбиологической эволюции, включающая возникновение и развитие протоклеток до их превращения в полноценные клетки, обладающие механизмами самовоспроизведения.

Одним из важнейших аспектов предбиологической эволюции является биохимическая эволюция – возникновение и развитие систем метаболизма [21]. Этой проблеме уделялось много внимания, начиная с первой работы А.И. Опарина [1], но она по-прежнему далека от разрешения. В данной статье делается попытка на основании анализа литературы изложить новый взгляд на проблему эволюции метаболизма.

Были ли первичные организмы гетеротрофами? В конце XIX и начале XX века среди биологов господствовало представление, что первичными организмами были автотрофные микробы [20, 22]. А.И. Опарин [1] и Дж. Холдейн [2] первыми постулировали, что гетеротрофный способ питания – более древний. Они аргументировали это предположение тем, что первичные организмы не должны были испытывать недостаток в органических веществах, которыми их обеспечивали процессы химической эволюции, а также тем, что автотрофное питание более совершенное и требует более сложного аппарата. При этом Опарин [1] первоначально допускал, что первичные организмы могли использовать как брожение, так и дыхание, в то время как Холдейн [2] постулировал наличие в тот период бескислородной атмосферы и поэтому предполагал в качестве источника энергии исключительно брожение. Впоследствии Опарин также рассматривал брожение как наиболее древний механизм энергетического обмена [3–5].

В основе большинства современных типов брожения лежит гликолитическое расщепление сахаров [23–25]. Однако представление о первичности гликолитического пути трудно принять. Даже сторонники этой точки зрения признавали, что пребиотический «бульон» не мог быть богат углеводами [5, 23], скорее он вообще не содержал сахаров (см. ранее). Известно, что брожение энергетически малоэффективно и для использования того небольшого количества энергии, которое освобождается при превращении гексозы в лактат, спирт, бутират и т.п., требуется хорошо организованная последовательность реакций, при этом перерабатывается огромное количество субстрата. Неудивительно, что современные анаэробные гетеротрофы либо являются паразитами, либо их среда обитания богата растительными остатками [26].

Другие типы брожения характерны для ряда бактерий из рода *Clostridium*. Среди субстратов, которые способны сбраживать клостридии, – аминокислоты, пурины и пиримидины, кротонат, этанол и др. [27]. Такая способность рассматривается как аргумент в пользу древности этого рода бактерий [23]. Однако по данным, полученным на основе анализа последовательностей рРНК, клостридии являются отнюдь не самыми древними организмами [19]. Большинство субстратов, которые способны сбраживаться клостридиями, так же как и сахара, не могли быть в избытке в пребиотическом «бульоне». Кроме того, реакции, лежащие в основе таких типов брожения, не получили широкого распространения.

В последние десятилетия неоднократно высказывались предположения в пользу первичности автотрофного питания [28–32]. Однако авторам подо-

бных предположений не удастся объяснить, как возникли гетеротрофы. А.И. Опарин [3, 4] отмечал, что у гетеротрофов нет «даже следов, рудиментарных остатков тех специфических ферментных комплексов и сочетаний реакций, которые необходимы для осуществления автотрофного образа жизни». В то же время Э. Брода [23], считая гетеротрофный обмен первичным, все же предполагал, что аэробные гетеротрофы произошли от фотосинтезирующих бактерий. По данным К. Вуза [19] фотосинтетические бактерии генеалогически не отделены от нефотосинтетических.

М.М. Камшилов [22] предположил, что «жизнь с самого начала развивалась как круговорот веществ, основанный на взаимодействии фотоавтотрофии и гетеротрофии». Такой взгляд может быть истолкован как предположение о независимом возникновении фотоавтотрофов и гетеротрофов, т.е. о полифилетическом происхождении жизни. Однако современные данные о сходстве в организации генетического аппарата у всех организмов свидетельствуют в пользу монофилетической схемы [19, 20].

На наш взгляд ответ на вопрос, какой тип обмена является первичным, должен дать подход, предполагающий преемственность химической эволюции и примитивного метаболизма. Этот подход будет изложен в последующих разделах.

Метаболизм протоклеток. В начале своего развития метаболизм протоклеток не должен был сильно отличаться от абиогенных химических процессов, протекавших в окружающей их гидросфере [33]. Однако в протоклетках эти процессы должны были протекать более эффективно благодаря концентрированию реагентов, более гидрофобной среде и наличию катализаторов.

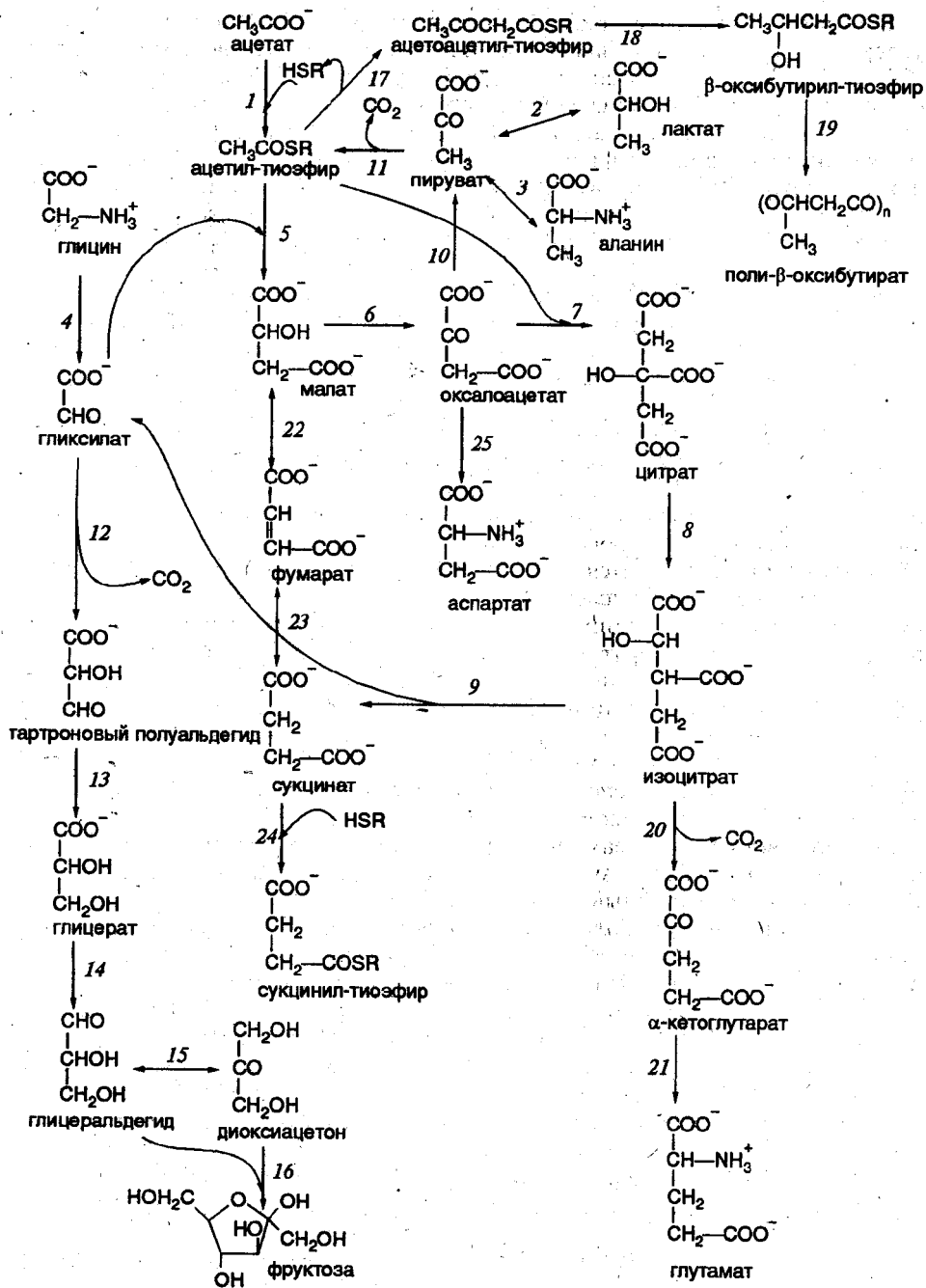
В литературе не раз высказывалось предположение, что протоклетки возникли на минеральной основе еще до того, как появились биополимеры [30, 34–37]. В качестве основы предлагались, в частности, пористые пылевидные частицы (реголиты), покрытые слоем амфифильных органических молекул – предшественников липидов [34, 36–41]. Такие системы мы предложили называть регосомами [37]. Достоинства регосомной модели заключаются в том, что, с одной стороны, липидная оболочка обеспечивает барьерную функцию и гидрофобную среду для процессов полимеризации, а с другой, минеральный каркас обладает большой адсорбционной емкостью, содержит множество каталитических центров и, кроме того, стабилизирует протоклетку.

Главным итогом биохимической эволюции должно было стать возникновение анаболических путей. Протоклетка могла черпать из пребиотического «бульона» лишь небольшую часть необходимых ей структурных соединений. Большая часть аминокислот, сахара, длинноцепочечные жирные кислоты, нуклеотиды и, наконец, полипептиды, полинуклеотиды и полисахариды – все эти вещества, которые не могли возникнуть в ходе химической эволюции или могли возникнуть в крайне незначительных количествах, протоклетка должна была научиться синтезировать. Без этого не мог возникнуть биополимерный каркас, не могли развиваться процессы самовоспроизведения, т.е. не мог произойти переход от протоклетки к полноценной клетке.

Анализ метаболизма различных организмов [24, 25] показывает, что анаболические пути отличаются меньшим разнообразием, чем катаболические, что также свидетельствует в пользу большей древности анаболических путей.

Для того чтобы осуществить биосинтетические процессы, необходимы источник углерода, источник энергии, катализаторы, а также во многих случаях доноры и акцепторы электронов.

Есть основания полагать, что органический материал, синтезированный в ходе химической эволюции, представлял собой главным образом одно-, двух- и трехуглеродные соединения. Так, в классическом опыте С. Миллера большую часть продуктов по весу составляли муравьиная кислота, глицин,



Предполагаемая схема раннего метаболизма протоклетки. HSR – тиол, предшественник CoA

аланин, молочная, уксусная и пропионовая кислоты [11]. Эти и подобные им вещества и должны были стать исходными субстратами для метаболизма протоклеток. Таким образом, мы, как и Опарин, предполагаем, что первичный способ питания был гетеротрофным.

В водах первобытного океана должна была присутствовать и двуокись углерода (в равновесии с бикарбонат-ионом). На этом основании ряд авторов [29, 31, 32, 42] предполагает, что первобытные синтезы могли осуществляться на основе CO_2 . Однако считается, что концентрация углекислоты оставалась на низком уровне благодаря реакции с силикатами [23]. Кроме того, современные механизмы фиксации CO_2 требуют участия органических молекул (ацетил-СоА, пирувата, рибулозо-бис-фосфата и т.п.). Анализ метаболизма современных организмов показывает, что главными узловыми соединениями (лежащими на пересечении катаболических и анаболических путей) являются C_2 - и C_3 -соединения – ацетил-СоА, пируват, а во многих случаях и глиоксилат. Эти вещества легко могут образовываться из основных продуктов опыта Миллера – уксусной и молочной кислот, глицина и аланина (см. рисунок, реакции 1–4). Поэтому мы предполагаем, что исходный метаболизм протоклеток строился на основе C_2 - и C_3 -соединений, а механизмы фиксации углекислоты возникли позднее.

Хотя наибольшее распространение получили метаболические пути, в которых используются реакции карбоксилирования (синтез оксалоацетата из пирувата или фосфоенолпирувата, образование малонил-СоА из ацетил-СоА и др.), существуют пути, в которых карбоксилирование не используется. Так, ацетил-СоА может реагировать с глиоксилатом, образуя малат. Эта реакция (5 на рисунке) используется как в глиоксилатном пути (реакции 5–9), так и в цикле дикарбоновых кислот (реакции 5, 6, 10, 11) [24]. Известен также глицератный путь (реакции 12, 13), в котором две молекулы глиоксилата превращаются в глицерат [24]. Последний может фосфорилироваться и образующийся 3-фосфоглицерат служит предшественником для биосинтеза углеводов через цепь реакций, общих для глюконеогенеза и цикла Кальвина (и частично для окислительного пентозофосфатного цикла).

Вероятно, первоначально синтез углеводов проходил без участия фосфопронизводных: глицерат непосредственно восстанавливался до глицеральдегида (14), глицеральдегид изомеризовался в диоксиацетон (15) и два последних соединения вступали в реакцию, образуя фруктозу (16). Далее в реакциях, аналогичных транскетолазной и альдолазной реакциям, входящим в цикл Кальвина, могли образовываться другие сахара, включая рибозу.

Предшественниками СоА могли быть более простые тиолы, образовавшиеся в ходе химической эволюции [42, 43]. Тиоэфиры были, по-видимому, первыми макроэргическими соединениями, используемыми протоклетками. В этом смысле можно говорить о «мире тиоэфиров» [43]. Главную роль должен был играть ацетил-тиоэфир – предшественник ацетил-СоА. Конденсация двух молекул ацетил-тиоэфира приводила к образованию ацетоацетил-тиоэфира (17), восстановление последнего – к β -оксибутирил-тиоэфиру (18), из которого мог образовываться поли- β -оксибутират (19). Это соединение известно как основное запасное вещество для большого числа прокариот. Обратный процесс – тиолиз ацетоацетил-СоА с образованием двух молекул ацетил-СоА – лежит в основе нескольких типов брожения, осуществляемых кластридиями [27].

Ряд авторов [29, 31, 42] предполагает, что в основе первобытного метаболизма мог лежать восстановительный цикл трикарбоновых кислот, который, по-видимому, функционирует у некоторых современных автотрофов [44]. Окислительный цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса), лежащий в основе аэробного метаболизма, обычно не функционирует у анаэробов, однако большинство анаэробных организмов содержит все ферменты цикла за исключением α -кетоглутаратдегидрогеназного комплекса [44]. Фермент, катализирующий обратную реакцию – ферредоксинзависимая α -кетоглутаратсинтаза – обнаружена у небольшого числа организмов. Х. Джест [44] предполагает, что цикл трикарбоновых кислот возник в результате объединения двух биосинтетических ветвей: первая ветвь – синтез глутамата из

оксалоацетата и ацетил-СоА через цитрат и α -кетоглутарат (реакции 7, 8, 20, 21), вторая – образование из оксалоацетата сукцинил-СоА (6, 22–24), необходимого для биосинтеза лизина, а также порфиринов. Это предположение согласуется с нашей концепцией.

Источники энергии и доноры электронов. C_2 - и C_3 -Соединения, которые рассматриваются нами как источники углерода для метаболизма протоклеток, при отсутствии кислорода не могли служить источником энергии. Мы, однако, предполагаем, что протоклетки для биосинтетических процессов могли использовать те же источники энергии, которые обеспечивали абиогенные синтезы (или некоторые из них).

Ряд авторов [22, 32, 33, 42] предполагает возможность использования протоклетками УФ-света. Механизм, с помощью которого протоклетки могли бы использовать энергию УФ-излучения, должен был существенно отличаться от современного фотосинтеза. Так, хлорофиллы приспособлены для поглощения видимого света, однако при отсутствии озонового экрана большая часть солнечной энергии достигала Земли в составе УФ-части спектра. Пигментами, чувствительными к этой части спектра, являются флавины, птерины, меланоидины и другие N-содержащие гетероциклические структуры [45, 46]. Эти соединения могли играть определенную роль в примитивных фотосинтетических системах. Однако еще ранее (до того, как протоклетки смогли наработать достаточное количество пигментов) фотосинтетические процессы могли осуществляться при помощи неорганических фотокатализаторов [46, 47].

А.С. Ерохин [42] предполагает, что главным источником энергии в начальный период предбиологической эволюции могла служить реакция фотокаталитического окисления сероводорода ионами железа, в ходе которой образуется высокореакционная частица – гидратированный электрон. Энергия гидратированного электрона может быть использована для химического синтеза. Например, при его взаимодействии с сероводородом может образовываться атомарный водород или анион-радикал серы [48]. Последний способен взаимодействовать с органическими соединениями, образуя тиолы. Взаимодействие гидратированного электрона с карбоновой кислотой приводит к образованию ацильного радикала [48], который может реагировать с тиолами с образованием макроэргической связи. Таким образом, благодаря этим реакциям энергия света могла быть использована для синтеза макроэргических соединений.

Одними из наиболее древних белков считаются ферредоксины [23]. Эти негемовые железосерные белки характеризуются сильно отрицательными стандартными электрохимическими потенциалами и участвуют во многих процессах переноса электронов. По-видимому, предшественники ферредоксинов играли ключевую роль в окислительно-восстановительных реакциях протоклеток. Стандартные потенциалы ферредоксинов позволяют им использовать в качестве доноров электронов водород и формиат [24]. Первый должен был образовываться при фотоокислении сероводорода [42], второй является одним из основных продуктов химической эволюции. Таким образом, источниками восстановительных эквивалентов для анаболизма протоклетки могли быть сероводород и формиат.

Катализаторы. Первоначально катализаторами были ионы металлов и их комплексы с простыми органическими молекулами. В результате биосинтетических процессов накапливались вещества, усиливавшие действие той или иной реакции (олигопептиды, коферменты или их предшественники). Катализаторы могли и далее усложняться, например путем удлинения пептидной цепи. Наиболее активные катализаторы получали преимущества и долее сохранялись в ходе естественного отбора. Такое явление, родственное автокатализу [10], получило название «эволюционного катализа» [42, 49].

Неорганические катализаторы обычно обладают низкой специфичностью. Одни и те же ионы металлов могли ускорять разные реакции. По мере

самоусложнения каталитические системы становились все более специфичными. Их набор и распределение внутри протоклетки вначале были случайными. Однако в ходе естественного отбора преимущества получали те протоклетки, у которых катализаторы оказывались подогнанными друг к другу, образуя единую метаболическую сеть. Такие протоклетки могли успешно развиваться, синтезируя все большее количество органических соединений и тем самым увеличивая активность своих катализаторов. В данном случае можно говорить о саморазвитии метаболических систем.

Мы полагаем, что компартиментализация играла важную роль в организации протоклеток [36, 37]. Регосомная модель вполне соответствует этому представлению, так как реголиты должны были обладать высокой степенью пористости [38]. Поры реголита представляли собой компартменты, в которых катализаторы реакций одного метаболического пути могли оказаться сближенными. Это давало определенные кинетические преимущества и могло закрепляться в ходе отбора. По мере совершенствования катализаторов и их превращения в полипептидные структуры у катализаторов-ферментов соседних реакций должны были возникнуть комплементарные участки, позволяющие им образовывать комплексы между собой. Так могли возникнуть мультиферментные комплексы и метаболонны, которые играют важную роль в метаболических системах современных клеток [37, 50].

Дальнейшее развитие системы метаболизма. Система метаболизма, представленная на рисунке, в ходе биохимической эволюции должна была претерпеть изменения, приближающие ее к системам современного клеточного метаболизма. По-видимому, одним из первых усовершенствований было использование макроэргических фосфатов в качестве переносчиков энергии. Предполагается, что до появления АТФ для этой цели использовались пирофосфат и неорганические полифосфаты [51, 52].

Синтез углеводов и поли- β -оксибутирата позволил использовать эти вещества как запасные источники энергии. Так возникли процессы брожения, в которых использовалось в основном обращение соответствующих биосинтетических путей.

Другим важнейшим приобретением протоклетки была способность связывать углекислоту. По-видимому, в первую очередь появились наиболее универсальные реакции карбоксилирования: образование карбамоилфосфата, необходимого для биосинтеза аргинина и пиримидинов, карбоксилирование ацетил-СоА (или другого ацетил-тиоэфира) – путь эффективного синтеза жирных кислот, образование оксалоацетата из пирувата. Эти приобретения позволили протоклетке осуществлять синтез всех необходимых для жизнедеятельности веществ, что впоследствии привело к развитию процессов репликации, транскрипции и трансляции.

Одной из наиболее сложных проблем биохимической эволюции остается проблема происхождения дыхания. Предполагается либо независимое возникновение дыхательной цепи у гетеротрофов и фототрофов, либо происхождение дышащих бактерий от фотосинтезирующих [23]. Однако известно, что некоторые анаэробные бактерии способны создавать протонный градиент и синтезировать АТФ при переносе электронов от NADH, лактата, формиата или водорода на фумарат. Восстановление фумарата, катализируемое фумаратредуктазой (реакция 23 на рисунке), широко распространено среди прокариот. Таким образом, цепь переноса электронов могла возникнуть в анаэробных условиях [44, 53].

Итак, мы полагаем, что общий предшественник всех современных организмов должен был обладать способностью к биосинтезу всех необходимых веществ из двух- и трехуглеродных соединений при ограниченном использовании в биосинтетических процессах углекислого газа, способностью использовать энергию УФ-излучения для биосинтеза и получать энергию путем брожения и обладать элементами («зачатками») дыхательной цепи. Дальней-

шая эволюция привела к дивергенции систем метаболизма – появились различные типы фототрофного, хемотрофного и гетеротрофного питания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Опарин А.И. (1969) *Происхождение жизни*. В кн. *Возникновение жизни* (под ред. Бернала Дж.), Мир, Москва, с. 250–287.
2. Холдейн Дж. (1969) *Возникновение жизни*. В кн. *Возникновение жизни* (под ред. Бернала Дж.), Мир, Москва, с. 295–303.
3. Опарин А.И. (1957) *Возникновение жизни на Земле*, Изд-во АН СССР, Москва.
4. Опарин А.И. (1968) *Жизнь, ее природа, происхождение и развитие*, Наука, Москва.
5. Опарин А.И. (1977) *Материя → жизнь → интеллект*, Наука, Москва.
6. Oparin, A.I., and Gladilin, K.L. (1980) *BioSystems*, 12, 133–145.
7. Гладилин К.Л. (1991) *Итоги науки и техники. Сер. Общие проблемы физико-химической биологии и биотехнологии*, Т. 19, ВИНТИ, Москва.
8. Гладилин К.Л., Суворов А.Н. (1994) *Успехи биол. химии*, 34, 3–39.
9. Gladilin, K.L., and Suvorov, A.N. (1995) in *Evolutionary Biochemistry and Related Areas of Physicochemical Biology* (Poglazov, V.F., Kurganov, V.I., Kritsky, M.S., and Gladilin, K.L., eds), Bach Institute of Biochemistry and ANKO, Moscow, pp. 93–104.
10. Кальвин М. (1971) *Химическая эволюция*, Мир, Москва.
11. Miller, S.L. (1953) *Science*, 117, 528–529.
12. Фокс С., Дозе К. (1975) *Молекулярная эволюция и возникновение жизни*, Мир, Москва.
13. Поннамперума С. (1977) *Происхождение жизни*, Мир, Москва.
14. Фолсом К. (1982) *Происхождение жизни. Маленький теплый водоем*, Мир, Москва.
15. Choughuley, A.S.U. (1984) in *Molecular Evolution and Protobiology* (Matsuno, K., Dose, K., Harada, K., and Rohlfing, D.L., eds), Plenum Press, New York, pp. 63–81.
16. Miller, S.L. (1986) *Chem. Scr.*, 26B, 5–11.
17. Oro, J. (1995) in *Evolutionary Biochemistry and Related Areas of Physicochemical Biology* (Poglazov, V.F., Kurganov, V.I., Kritsky, M.S., and Gladilin, K.L., eds), Bach Institute of Biochemistry and ANKO, Moscow, pp. 63–92.
18. Shapiro, R. (1988) *Orig. Life*, 18, 71–85.
19. Woese, C.R. (1987) *Microbiol. Rev.*, 51, 221–271.
20. Lazcano, A., and Ortega, R. (1995) in *Evolutionary Biochemistry and Related Areas of Physicochemical Biology* (Poglazov, V.F., Kurganov, V.I., Kritsky, M.S., and Gladilin, K.L., eds), Bach Institute of Biochemistry and ANKO, Moscow, pp. 177–189.
21. Кляйвер А., Ван-Ниль К. (1959) *Вклад микробов в биологию*, Изд-во иностр. лит., Москва, с. 171–194.
22. Камшилов М.М. (1979) *Эволюция биосферы*, Наука, Москва.
23. Брода Э. (1978) *Эволюция биоэнергетических процессов*, Мир, Москва.
24. Мецлер Д. (1980) *Биохимия*, Т. 1–3, Мир, Москва.
25. Готтшалк Г. (1982) *Метаболизм бактерий*, Мир, Москва.
26. Заварзин Г.А. (1974) *Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей*, Наука, Москва.
27. Thauer, R.T., Jungermann, K., and Decker, K. (1977) *Bacteriol. Rev.*, 41, 100–180.
28. Granick, S. (1957) *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 69, 292–308.
29. Hartman, H. (1975) *J. Mol. Evol.*, 4, 359–370.
30. Woese, C.R. (1979) *J. Mol. Evol.*, 13, 95–101.
31. Wächtershauser, G. (1990) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 87, 200–204.
32. Hartman, H. (1992) *Photosynth. Res.*, 33, 171–176.
33. Кеосян Дж. (1975) В кн. *Происхождение жизни и эволюционная биохимия* (под ред. Г. Деборина, Т. Павловской, К. Дозе, С. Фокса), Наука, Москва, с. 118–127.
34. Меклер Л.Б. (1980) *Журн. ВХО им. Д.И. Менделеева*, 25, 460–473.
35. Кернс-Смит А.Дж. (1985) *В мире науки*, №8, 46–56.
36. Любарев А.Е., Курганов Б.И. (1994) *Журн. эвол. биох. физиол.*, 30, 126–133.
37. Lyubarev, A.E., and Kurganov, V.I. (1995) in *Evolutionary Biochemistry and Related Areas of Physicochemical Biology* (Poglazov, V.F., Kurganov, V.I., Kritsky, M.S., and Gladilin, K.L., eds), Bach Institute of Biochemistry and ANKO, Moscow, pp. 127–150.
38. Nussinov, M.D., and Vekhov, A.A. (1978) *Nature*, 275, 19–21.
39. Нуссинов М.Д., Серебровская К.Б. (1986) В кн. *Проблема поиска жизни во Вселенной* (под ред. В.А. Амбарцумяна, Н.С. Кардашева, В.С. Троицкого), Наука, Москва, с. 98–104.
40. Гольдфельд М.Г., Гончарова Н.В. (1989) *Журн. ВХО им. Д.И. Менделеева*, 34, 386–394.
41. Nussinov, M.D., and Maron, V.I. (1990) *J. Brit. Interplanet. Soc.*, 43, 3–10.
42. Ерохин А.С. (1994) *Российск. хим. журн.*, 38, 79–92.
43. De Duve, C. (1991) *Blueprint for a Cell*, Neil Patterson Publ., Burlington.
44. Gest, H. (1987) *Biochem. Soc. Symp.*, 54, 3–16.
45. Kritsky, M.S. (1994) *J. Biol. Phys.*, 20, 171–177.

46. Telegina, T.A., and Pavlovskaya, T.E. (1995) in *Evolutionary Biochemistry and Related Areas of Physicochemical Biology* (Poglazov, V.F., Kurganov, B.I., Kritsky, M.S., and Gladilin, K.L., eds), Bach Institute of Biochemistry and ANKO, Moscow, pp. 201–218.
47. Красновский А.А. (1975) В кн. *Происхождение жизни и эволюционная биохимия* (под ред. Г. Деборина, Т. Павловской, К. Дозе, С. Фокса), Наука, Москва, с. 133–144.
48. Харт Э., Анбар М. (1973) *Гидратированный электрон*, Атомиздат, Москва.
49. Руденко А.П. (1969) *Теория саморазвития открытых каталитических систем*, Изд-во МГУ, Москва.
50. Курганов Б.И., Любарев А.Е. (1991) *Биохимия*, 56, 19–32.
51. Кулаев И.С. (1975) В кн. *Происхождение жизни и эволюционная биохимия* (под ред. Г. Деборина, Т. Павловской, К. Дозе, С. Фокса), Наука, Москва, с. 165–176.
52. Baltscheffsky, H., and Baltscheffsky, M. (1995) in *Evolutionary Biochemistry and Related Areas of Physicochemical Biology* (Poglazov, V.F., Kurganov, B.I., Kritsky, M.S., and Gladilin, K.L., eds), Bach Institute of Biochemistry and ANKO, Moscow, pp. 191–199.
53. Гусев М.В., Минеева Л.А. (1992) *Микробиология*, Изд-во МГУ, Москва.

Поступила в редакцию

10.10.95

После доработки

04.01.96

PROTOCELL METABOLISM: A TRANSITION FROM CHEMICAL EVOLUTION TO CELLULAR METABOLISM

A.E. LYUBAREV, B.I. KURGANOV

*A.N. Bakh Institute of Biochemistry, Russian Academy of Sciences, 117071 Moscow,
Leninsky Prospekt, 33; fax: (095)954-27-32, E-mail: inbio@glas.apc.org*

Key words: prebiotic evolution, metabolism, protocell.

The origin of metabolism in the course of prebiotic evolution is discussed. The idea of succession in chemical evolution and primitive metabolism has made the basis for the authors' concept. It is suggested that two- and three-carbon compounds (acetic and lactic acids, glycine and alanine) formed via chemical evolution were initial substrates for protocell metabolism. UV-light of the Sun was a source of energy, while hydrogen sulphide and formic acid were sources of reducing equivalents. A chart for biosynthetic processes of protocell metabolism has been proposed. A mechanism of self-development of catalytic systems of the protocell and further development of the metabolic system are discussed.