
Історія науки і техніки

Л. О. Клименко

Еволюція поглядів щодо походження життя на Землі

Розглядаються питання біохімічної еволюції початкового етапу розвитку життя. Окреслено історію розвитку поглядів щодо походження життя, висвітлено концепції сучасних вчених.

*Матери имя Земля, ибо все из земли породилось
Много еще и теперь из нее выходит животных,
Влагой дождей воплощенных и жаром горящего
солнца*

Тит Лукреций

*Жизнь – это вечность в миниатюре
Ральф Эмерсон*

Походження життя, як і походження Всесвіту і розуму, визначення сутності життя становлять собою одну з фундаментальних проблем науки. На сьогоднішній день ми не маємо єдиного і вичерпного визначення сутності життя. Наведемо визначення, яке дав російський фізико-хімік і біофізик М.В. Волькенштейн: “Живі тіла, існуючі на Землі, являють собою відкриті системи, що саморегулюються та самовідновлюються, які побудовані з біополімерів – білків і нуклеїнових кислот” [1, с.11]. Дане визначення не виключає можливості існування життя й на інших планетах Всесвіту. Тому на сучасний момент панують дві групи гіпотез про походження життя на Землі: **космічна** (вічності життя в космосі – **панспермії**) і **самостійного розвитку** життя на Землі (**біогенез**).

І в одному, і в другому випадку вчені наштовкуються на питання про перехід від переджиття до життя. Жодна із численних теорій ще не може дати вичерпного пояснення початкового етапу життя на Землі. Все ж сучасні дослідники, з погляду доцільності експериментально і теоретично намагаючись відтворити історію життя, висунули досить аргументовані гіпотези. Послідкуємо еволюцію поглядів щодо цього питання.

До середини XVII століття ідея самозародження життя на Землі (спонтанна теорія, висунута Арістотелем) не підлягала сумніву. Зокрема, нідерландський природознавець *ван Гельмонт* описав дослід, в якому він за три тижні нібито створив мишей. Для цього йому потрібні були брудна сорочка, темний шарф і жменя пшениці. Активним по-

© Л.О.Клименко, 2006

чатком в процесі зародження мишей ван Гельмонт вважав людський піт. У 1688 році італійський природознавець і лікар *Франческо Реді* в науковій праці “Досліди з розмноження комах” піддав сумніву спонтанну теорію зародження життя. Він довів, що маленькі черв'ячки, які з'являються в гниючому м'ясі, не що інше, як личинки мух. Реді висунув **концепцію біогенеза** – життя може виникнути тільки з попереднього життя.

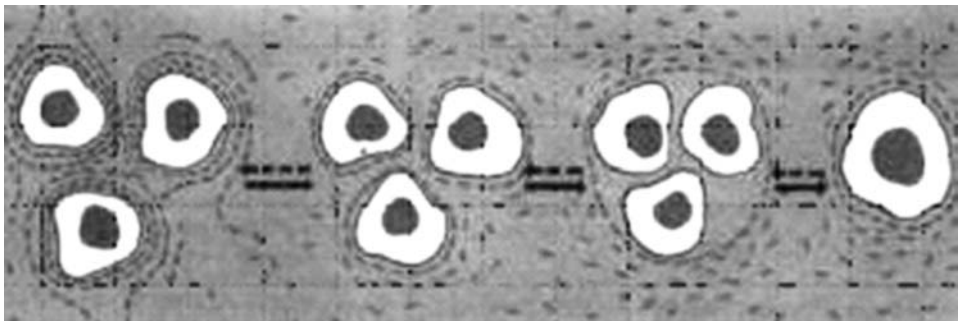
Гіпотезу біогенеза підтримав й італійський натураліст *Ладзаро Спалланцані*. Він експериментально довів неможливість самозародження мікроорганізмів. Спалланцані проводив досліді на м'ясних та овочевих бульйонах. Спостереження показали, що в щільно закритій колбі з бульйоном через деякий час виявляються мікроорганізми. Але після кип'ятіння і запаювання шийки колби у ній нічого не виникало. Віталісти стверджували, що тривале кип'ятіння вбиває “життєву силу”, яка в змозі вдихнути життя в мертвий бульйон.

У 1859 р. Французька академія наук заснувала премію тому, хто раз і назавжди покінчить із суперечками про можливість чи неможливість самозародження. Цю премію в 1862 році отримав французький хімік і мікробіолог *Луї Пастер*. Він повторив досліді Спалланцані, але живильне середовище змістив в S-подібну колбу з відкритою шийкою, щоб був доступ міфічній “життєвій силі”. Завдяки вигинам шийки спори мікроорганізмів осідали

у ній і не потрапляли в бульйон. Саме тому в живильному середовищі не було ніяких ознак життя. Своїми експериментами Луї Пастер довів справедливості теорії біогенезу і остаточно відкинув теорію спонтанного зародження [2].

Однак ці відкриття породили іншу проблему. **Якщо все живе виникає з живого, то звідки взявся перший живий організм?**

Найбільш аргументованою виявилась **білково-коацерватна** теорія російського біохіміка *О.І. Опаріна*. Вершина досягнень Опаріна і його школи припадає на 1950–1970-ті роки, хоча ще в 1924 році в своїй генеральній праці “Походження життя” він виклав ідеї, які склали основу його гіпотези: зародження життя на Землі – довготривалий еволюційний процес становлення живої матерії в надрах неживої, тобто **хімічна еволюція** привела до утворення простих органічних сполук з неорганічних. Енергію для цих реакцій синтезу постачали сильнодіючі фізико-хімічні фактори (температура, інтенсивна сонячна радіація, могутні електричні розряди, атмосферний тиск). Появі життя на Землі передували абіогенний синтез органічних сполук в океані з простих неорганічних сполук (H_2O , CO_2 , CO , NH_3 , CH_4 та ін.). В океані поступово накопичувались органічні речовини – основа живих організмів. Таким був перший етап виникнення життя на Землі. Правомірність цього припущення була доведена багатьма експериментами. У лабораторії Опарі-



на були синтезовані амінокислоти в суміші формальдегіду і солей амонію під дією ультрафіолетового випромінювання, рослинні пігменти, зокрема порфірин із піролу і формальдегіду [3,4].

Теорія Опаріна завоювала широке визнання. Але дискусійним залишилось питання: *який характер передбіологічної системи, яка могла передувати появі живих організмів?* Опарін вирішальну роль віддавав білкам. З них утворились колоїдні гідрофільні комплекси, які в свою чергу об'єднувались в **коацервати**. Ці комплекси могли обмінюватись із середовищем речовинами і мали здатність до самовідтворення. Так виникли примітивні, здатні до самовідтворення гетеротрофні організми. Це було вирішальною подією, яка передувала початку біосинтезу, тобто біологічній еволюції на рівні первинної клітинної структури. Таким чином, перевага віддавалась первинним структурам, схожим на клітину, яка має здатність до елементарного метаболізму при участі ферментів, але не здатна передавати інформацію. Що слугує на користь гіпотези О.І. Опаріна? По-перше, вона відповідає гіпотезі хімічної еволюції, тобто добіологічна еволюція матерії є закономірним процесом. По-друге, вона експериментально підтверджена. Але в рамках гіпотези Опаріна не вдалося пояснити таїну переходу неживої матерії у живу. У жодному з експериментів не пощастило синтезувати в “первинному бульйоні” коацервати, готові біологічні блоки (наприклад ферментів, коферментів). Крім того, поява найпримітивніших організмів за схемою **колоїди** → **коацервати** → **клітини** суперечить універсальному характеру генетичного коду.

Англійським вченим *Джоном Берналом* була сформульована теорія **біопоезу**. Він виділив три стадії біопоезу: 1) абіогенне виникнення біологічних мономерів; 2) утворення біологічних полімерів; 3) формування мембранних

структур і первинних організмів (пробіонтів) [5].

Подібні досліди в 50–60-х роках минулого століття широко проводились і в інших лабораторіях світу. Моделюючи процеси синтезу в уявній протоатмосфері, вчені використовували найрізноманітніші джерела енергії (електричні розряди, жорстке ультрафіолетове, рентгенівське, радіоактивне випромінювання) і каталізатори (кварц та інші форми кремнезему, каолінит, магnezіальні силікати, різні перехідні метали, різноманітні комбіновані каталітичні системи). Це дало змогу одержати різні органічні сполуки. Так, в 1953 році *Стенлі Міллер*, моделюючи умови, які, можливо, існували на Землі 4000 млн. років тому, відтворив в спеціальному пристрої газовий склад первинної атмосфери Землі й за допомогою електричних розрядів, що імітують грози, синтезував в ній низку органічних сполук – амінокислоти, прості вуглеводи, зокрема рибозу з метану, аміаку і води [6]. *Д. Оро* з колегами абіогенним шляхом отримали аденін, гуанін, рибозу, дезоксирибозу [7]. Але спроби абіогенного синтезу білка в умовах “первісного бульйону” не увінчались успіхом.

З гіпотезою Опаріна багато спільного мала ідея **протеїно-мікросферної** структури пробіологічних систем американських біохіміків *С.Фокса і К.Дозе* (середина 70-х років). Їм вдалось з'єднати амінокислоти в короткі регулярні ланцюги: здійснити безматричний синтез поліпептидів; подібні поліпептидні ланцюги були пізніше реально знайдені серед іншої простої органіки в метеоритній речовині. Ізольовані від оточуючого середовища білкові біополімери, здатні до метаболізму, *Фокс* назвав мікросферами і вважав, що вони є прямими структурно-функціональними попередниками живої клітини [8].

Ці та інші гіпотези об'єднує загальний постулат хімічної передбіологічної еволюції та утворення білкових струк-

тур, які наділені здатністю до елементарного обміну речовин. Хімічному аспекту проблеми приділяли велику увагу хіміки *М.Кальвін* [9], *М.Руттен* [10], *С. Поннамперума* [11] та ін. Хоча гіпотези Опаріна, Фокса, Дозе підтримують більшість вчених, найскладнішим в них є питання, яким чином з'явилась здатність живих систем до самовідтворення, адже первинна клітинна структура позбавлена системи, що служить для передачі генетичної інформації. ***Найбільш загадковими аспектами зародження життя на Землі все ж таки залишаються генетичне кодування та визначення часу його виникнення.***

Перше припущення про зв'язок процесу зародження життя з появою механізмів передачі спадкової інформації висловив англійський біолог *Дж. Холдейн*. У 1928 році, незалежно від Опаріна, у своїй класичній праці "The Origin of Life" він висловив думку про можливість появи життя у ранньоархейському "первісному бульйоні" (саме Дж. Холдейн — автор цього популярного терміну) й писав про абіогенне утворення органічних сполук. Але погляди Холдейна щодо передбіологічної системи були іншими, він віддавав перевагу не коацерватам, а макромолекулам з властивостями генетичного коду, здатним до самовідновлення. Первинною була не система, здатна до обміну речовин, а макромолекулярна система, подібна до гену і здатна до самокопіювання, а тому названа ним голим геном. Ці позиції зміцнилися в 1970-ті роки, а у 1980-ті з новими досягненнями в молекулярній біології стали домінуючими в уявленнях про доклітинних предків.

Протистояння двох гіпотез набуло форму дискусії: що старіше – "ген" чи "білковий пробіонт"? Друге питання: коли пройшло об'єднання цих біополімерів у систему, здатну до передачі генетичної інформації і регуляції біосинтезу білка? Як розв'язалися ці протиріччя? У 80-х роках дискусія проходила у вигляді протистояння

двох концепцій – генетичної і обмінно-метаболічної.

Подальший розвиток ідей щодо походження життя на Землі пов'язаний з досягненнями в генетиці та розвитком молекулярної біології. У 1953 р. *Дж. Уотсон і Ф. Крік* відкрили принцип структурної (молекулярної) організації генної речовини – дезоксирибонуклеїнової кислоти (ДНК) [12]. Структура ДНК дала ключ до механізму точного відтворення – редуплікації ДНК [13]. Була сформульована так звана центральна догма молекулярної біології: генетична інформація йде у напрямку ДНК → РНК → білок. У 1970 р. американський вірусолог *Х.М.Темін* [14] знайшов фермент, який забезпечує зворотну транскрипцію, тобто перенесення генетичної інформації з РНК на ДНК. Одночасно незалежно від Теміна подібне відкриття зробив і американський вірусолог *Д. Балтимор* [14]. У 1975 році Х.М.Темін та Д. Балтимор отримали Нобелівську премію по фізіології та медицині. Пізніше було досліджено, що генетична інформація може передаватись від РНК до ДНК у клітинах різних організмів від бактерій до ссавців. Здійснюється це за рахунок фермента ревертази. Цей термін був запропонований радянським біохіміком *В. О. Енгельгардтом* наприкінці 70-х років ХХ століття. Накопичення знань про генетичний код, нуклеїнові кислоти, біосинтез білків привело до **нової ідеї** щодо походження життя на Землі: **все починалося не з білків, а з нуклеїнових кислот.** Макромолекулярна структура нуклеїнових кислот побудована за принципом комплементарності, що дає змогу забезпечити копіювання власної лінійної послідовності мономерних ланок, тобто можливість відтворення (реплікації) полімера, його мікроструктури. Провідною стає гіпотеза **генетичної еволюції (генобіоз).** У рамках гіпотези генобіозу загальне визнання отримала ідея, згідно якої

субстратом для зародження живого були макромолекули ДНК чи РНК. *Але яка з цих двох нуклеїнових кислот могла відіграти первинну роль матриці для первинної комплексної полімеризації?* Ще Холдейн висловив думку щодо первинності РНК: "...життя, яке я розглядаю як реплікацію сукупностей макромолекул, може базуватись лише на РНК, без ДНК. Питання полягає в тому, яка кількість РНК необхідна для цього" [15, с.19].

Важливим етапом розвитку молекулярно-еволюційного напряму досліджень біопоезу стали відкриття, зроблені на початку 80-х років ХХ століття групою вчених під керівництвом *Т.Цеха*. Експериментально було встановлено, що РНК як форма генетичної інформації здатна розривати і з'єднувати власні нуклеотидні зв'язки, тобто була встановлена здатність РНК до саморегуляції при відсутності білкових ферментів та ферментативна активність РНК [16]. *С. Альтман* теж показав, що РНК може мати каталітичні властивості як білок [17]. У 1982–1983 рр. також були відкриті високоспецифічні РНК-каталізатори – **рибозими** [18,19]. Цей фермент каталізує вирізання інтронів із попередників тРНК і сприяє тим самим її дозріванню в ході сплайсигну. Виявилось, що РНКаз-Р, яку назвали рибозимом, є і в прокариот, і в еукариот. Отже, з трьох РНК – рибосомальної, інформаційної (матричної) та транспортної – остання є найдавнішою. Відкриття самозшивання РНК і ферментативної активності відродило гіпотезу відносно первинності РНК, хоча це і суперечило загальному правилу молекулярної генетики: ДНК→РНК→білок. Ідея первинності РНК в походженні життя закріпилась і була сформульована концепція **самодостатнього біологічного світу РНК**, в якому РНК функціонувала і як генетичний матеріал, і як ензимоподібні каталізатори [20,21]. Саме така макромолекулярна система здатна до саморепродуції і еволюціонування.

У процесі еволюції молекулярна система на основі РНК була витіснена системою на основі ДНК, оскільки С–Н-зв'язки дезоксирибози міцніші, ніж С–ОН-зв'язки рибози.

Історія розвитку уявлень щодо походження життя на Землі має й **ідеї симбіозу** білкових систем з інформаційним субстратом. Так, *М.Ейген* (70–80-ті рр. ХХ ст.) висунув гіпотезу **гіперциклів**. Згідно цієї гіпотези формувався симбіоз між білковими автокаталітичними системами та нуклеїновими кислотами, названими ним "спаяними циклами". За Ейгеном "спаяні цикли" мають низку унікальних властивостей, що породжують дарвіністську поведінку системи – здатність до внутрішньої стабілізації, безмежного росту, еволюції. Тобто ці структури мали властивості живої системи [22]. Прикладом гіперциклів може слугувати розмноження РНК-віруса в бактеріальній клітині. Гіперцикл конкурує з будь-якою самовідтворюваною одиницею. Складаючись із самостійних одиниць, що самовідновлюються, він здатний й до інтеграції. Таким чином, гіперцикл здатний до погодженої еволюції.

Конструктивний синтез існуючих концепцій, експериментальних даних, теоретичних моделей в галузі теорії виникнення життя на Землі здійснив російський біолог *В. А. Ратнер* (1985). Він вважав, що одночасно йшов розвиток двома шляхами: включення РНК і ДНК в білкові агрегати і, навпаки, синтез білка на базі цих кислот. Усвідомлюючи важливий аспект генетичного контролю, він запропонував поняття **„молекулярно-генетичні системи управління”** (МГСУ). "Можливо припускати, що питання про виникнення життя на Землі у головній своїй частині співпадає з питанням про виникнення первинних систем генетичного кодування" [23,с.55]. Ратнер поділяє думку щодо абіогенного походження мономерів макромолекул – нуклеоти-

дів, амінокислот. Це добіологічна еволюція, її результат – поява первинних макромолекулярних систем самовідтворення. Він виділив такі етапи так званого еволюційного сценарію добіологічної еволюції, в основі якого використано базу даних Фокса та Ейгена:

1. Виникнення протеїноїдів і мікросфер.

2. Неактивні кислоти і нейтральні протеїноїди в холодній воді утворили протеїноїдні мікросфери.

3. Зв'язок пептидів і олігонуклеотидів.

4. Блочне нарощування полімерів.

5. Виникнення систем трансляції, реплікації.

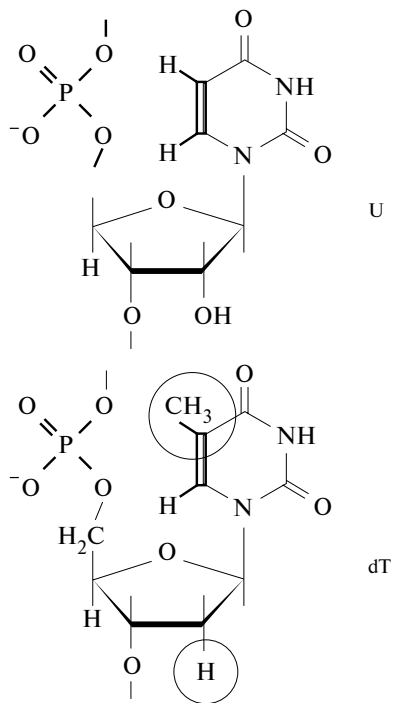
6. Поява і еволюція особливого генетичного коду.

Ратнер усвідомлював, що його гіпотетична схема подій не може бути надійно обґрунтована або відкинута, але вона необхідна для пошуку теоретичної моделі. Але цей компромісний варіант не закріпився в думках вчених, оскільки білкові та нуклеїнові макромолекули структурно і функціонально досить різні й не могли з'явитись одночасно протягом хімічної еволюції.

Нині широко розповсюджений біогенетичний підхід в природознавстві до вирішення сутності життя відкрив раціональні шляхи до вивчення його походження. Так, поєднуючи отримані дані щодо структури і функцій РНК, академік О.С. Спірін репрезентує наступну схему уявного шляху походження життя: **абіогенні рибонуклеотиди** → **олігорибонуклеотиди**, **трансеїрифікація** → **полірибонуклеотиди** → **каталітична активність (рибозими)** → **самопроцесуючі самореплікуючі молекули РНК** → **біосинтез білка** → **коацервати** → **клітина** [24]. Мається на увазі, що абіогенний синтез рибонуклеотидів та їх ковалентне об'єднання в олігомери та полімери РНК могли проходити в хімічних умовах, які необхідні для синтезу амінокислот та поліпептидів. Рибонуклеотиди передують дезоксирибону-

клеотидам, останні є продуктами рибонуклеотидів (рисунок). В еволюційному аспекті пурини виявились поліфункціональними сполуками. Реплікація РНК проходить без участі ДНК, а для реплікації ДНК потрібна РНК-затравка в ініціації синтезу ДНК. Крім властивостей, притаманних нуклеїновим кислотам, РНК може виконувати функції, притаманні білкам, – структурну, розпізнавальну, каталітичну. Все це говорить на користь первинності РНК. ДНК була більш пізньою структурою в процесі еволюції. *Але “камінь спотикання” в механізмі переходу від давнього світу РНК до сучасної блоксинтезуючої системи.* О.С. Спірін висуває свою концепцію процесу еволюції і спеціалізації РНК, який привів до виникнення апарату біосинтезу білка. Згідно його версії олігорибонуклеотиди, що абіогенно синтезувались, активно рекомбінували шляхом спонтанної неензиматичної трансестерифікації, утворюючи довгі ланцюги РНК. Таким шляхом могли утворитись різноманітні види РНК зі специфічними функціями, серед них – каталітично активні РНК. Саме неензиматична рекомбінація олігонуклеотидів, які комплементарно зв'язуються з полінуклеотидною матрицею, могла забезпечити сплайсинг (зшивання фрагментів). Тобто первинне копіювання здійснювалось без участі каталізаторів. Каталітична РНК виникла пізніше й забезпечила більш ефективну і точну полімеризацію мононуклеотидів на комплементарній матриці. Крім сказаного, принциповим моментом гіпотези Спіріна є те, що первинний апарат біосинтезу білка виник на базі декількох видів специфічних РНК до появи апарату ензиматичної реплікації генетичного матеріалу – РНК і ДНК. Даний первинний апарат включав каталітично активну прорибосомальну РНК, протранспортну РНК, іншу прорибосомальну РНК, яка здатна взаємодіяти одночасно з каталітичною прорибосо-

мальною РНК, проматричною РНК і протранспортною РНК. Ця система в змозі синтезувати поліпептидні ланцюги за рахунок реакції транспептидації. Так з'явилися каталітичні білки: білки-ферменти (ензими), реплікази (РНК-полімерази). Все ж Спирін вважає, що і його гіпотетична схема “не претендує на завершеність” [24].



Хімічні формули залишків уридинового нуклеотиду РНК (U) та гомологічного тимідинового нуклеотиду ДНК (dT)

Нашою метою було показати біологічний та хімічний аспекти проблеми походження життя. Але слід згадати і про геохімічний підхід до розв'язання цих питань. Виявлення в метеоритах амінокислот, вуглеводів та інших вуглецевих сполук, які пов'язані з життєвими процесами, слугувало розвитку ідей про те, що органічні сполуки, доставлені кометами з космосу, стали будівельним матеріалом для земної біосфери [25,26]. Виникла концепція **панспермії** – занесення життя на Землю з космосу як альтернатива абіогенезу.

Вперше це припущення було сформульовано в 1908 р. С. Арреніусом. Ф. Крік та Л. Оргел запропонували модель спрямованої панспермії, яка пояснює походження життя на Землі ціленаправленою діяльністю цивілізацій, вік яких більше віку Сонця. Вчені відмовились вирішувати проблему в умовах Землі та припускають наявність екзотичних умов в космосі з наступним занесенням життя на Землю. Погляди Кріка та Оргела ґрунтуються на тому, що задовго до утворення Землі могли існувати інші планети, де були присутні мінерали, яких немає на Землі. Вони мали високу каталітичну активність, необхідну для виникнення живих систем. Однак всі спроби виявити живі істоти (або їх викопні рештки) поза Землею, і перш за все в складі метеоритної речовини, так і не дали позитивного результату [27,28]. Ця ідея не вирішує проблеми виникнення життя в цілому.

Гіпотеза панспермії тісно переплітається з поглядами про **“вічність життя”**. Цю думку розвивали видатні вчені Г. Гельмгольц, У. Томпсон, В. І. Вернадський та ін. Дослідники вважали, що життя настільки ж вічне й повсюдне, як матерія, й зародки її постійно подорожують в космосі. Концепція панспермії і гіпотеза вічності життя не дають принципової відповіді на питання про шляхи походження життя, а лише переносять проблему в невідому точку Всесвіту.

Досягнення останніх років геології, мінералогії [29–31] відродили ідеї про “вічність життя” і панспермії. Нині російською школою палеонтологів розвивається концепція про сліди бактеріального життя в метеоритах.

Резюмуючи все сказане, погодимось з думкою доктора геолого-мінералогічних наук Резанова: “Проблема походження життя може бути вирішена лише спільними зусиллями представників усіх природничих наук” [32,с.362].

1. *Волькенштейн М.В.* Молекулы и жизнь. – М.: Наука, 1965. – 504 с.
2. *Грин Н., Стаут, Тейлор Д.* Биология: В 3 т. – М.: Мир, 1990. – Т.3. – 376 с.
3. *Опарин А.М.* Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. – М.: Наука, 1968. – 173 с.
4. *Опарин А.М.* Материя. Жизнь. Интеллект. – М.: Наука, 1977. – 207 с.
5. *Бернал Дж.* Возникновение жизни. – М.: Мир, 1969. – 391 с.
6. *Miller S.L.* Production of Amino Acids under Possible Primitive Earth Conditions // Science. – 1953. – Vol. 117. – P. 528.
7. *Hydrocarbons of Biological Origin in Sediments about Two Billion Years Old / J.Oro, D.W.Nooner, A.Zlatkis, S.A.Wikstrom, E.S.Barqhoorn // Science. – 1965. – Vol. 148. – P. 77.*
8. *Фокс С., Дозе Е.* Молекулярная эволюция и возникновение жизни. – М.: Мир, 1975. – 374 с.
9. *Кальвин М.* Химическая эволюция. – М.: Мир, 1971. – 240 с.
10. *Руттен М.Г.* Происхождение жизни (естественным путем). – М.: Мир, 1973. – 411 с.
11. *Поннамперума С.* Происхождение жизни. – М.: Мир, 1977. – 174 с.
12. *Watson J.D., Crick F.H.C.* Molecular Structure of Nucleic Acids // Nature. – 1953. – Vol. 171. – P. 738–740.
13. *Watson J.D., Crick F.H.C.* Genetic Implications of the Structure of Deoxyribose Nucleic Acid // Ibid. – P. 964–967.
14. *Чолаков В.* Ученые и открытия. – М.: Мир, 1987. – 370 с.
15. *Происхождение предбиологических систем.* – М.: Мир, 1966. – 464 с.
16. *Цех Т.* Ферментативная активность РНК // Химия. – 1991. – № 1. – С.14–29.
17. *Альтман С.* Ферментативное расщепление посредством РНК // Химия. – 1991. – № 1. – С.3–14.
18. *Self-splicing RNA: Autoexcision and Autocyclization of the Ribosomal RNA Intervening Sequence of Tetrahymena / K.Kruger, P. J. Grabowski, A.J.Zaug et al. // Cell. – 1982. – Vol. 31. – P. 147–157.*
19. *The RNA Moiety of Ribonucleases P is the Catalytic Subunit of the Enzyme / C.Guerrier-Takada, K.Gardiner, T.Marsh et al. // Cell. – 1983. – Vol. 35. – P. 849–857.*
20. *Gilbert W.* The RNA World // Nature. – 1986. – Vol. 319. – P. 618.
21. *Joyce G.F., Orgel L.E.* Prospects for Understanding the Origin of the RNA World // The RNA World / Eds. Gesteland R.F. and Atkins J.F. – New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, 1993. – P. 1–25.
22. *Эйген М., Шустер П.* Гиперцикл, принципы саморегуляции макромолекул. – М.: Мир, 1982. – 270 с.
23. *Проблемы теории молекулярной эволюции / В.А.Ратнер, А.А.Жарких, И.А.Колчанов и др.* – Новосибирск: Наука, 1985.
24. *Спирин А.С.* Биосинтез белков, мир РНК и происхождение жизни // Вестник РАН. – 2001. – Т.71, № 4. – С.320–328.
25. *Кометы и происхождение жизни / Под. ред. С. Поннамперумы.* – М.: Мир, 1984. – 228 с.
26. *Путлин И.И.* Малые планеты. – М., 1953. – 412 с.
27. *Crick F.N.* The Origin of the Genetic Code // J.Mol. Biol. – 1968. – Vol. 38. – P. 367–379.
28. *Orgel L.E.* Evolution in the Genetic Apparatus // Ibid. – P. 381–392.
29. *Вдовыкин Г.П.* Проблемы астрофизики в свете результатов исследований метеоритных форм углерода. – М.: Нисса-Сервис, 2000.
30. *Заварзин Г.А.* Недарвиновская область эволюции // Вестник РАН. – 2000. – № 5.
31. *Розанов А.Ю.* Бактериально-палеонтологический подход к изучению метеоритов // Там же. – 2000. – № 3.
32. *Резанов И.А.* Условия возникновения жизни в солнечной системе // Там же. – 2001. – Т. 71, № 4. – С.356–363.

Одержано 17.12.2005

Л.А. Клименко

Эволюция взглядов на происхождение жизни на Земле

Рассматриваются вопросы биохимической эволюции начального этапа развития жизни. Очерчена история развития взглядов относительно происхождения жизни, освещены концепции современных ученых.