

JANUARY WEINER

*Instytut Nauk o Środowisku
Uniwersytet Jagielloński
Gronostajowa 7, 30-387 Kraków
e-mail: january.weiner@uj.edu.pl*

To zwykła bzdura, zastanawiać się teraz nad pochodzeniem życia; równie dobrze można by się zastanawiać nad pochodzeniem materii.

Karol Darwin¹

HIPOTEZY O POWSTANIU I WCZESNEJ EWOLUCJI ŻYCIA

HISTORIA DOCIEKAŃ (OD DARWINA DO MILLERA)

Teoria ewolucji Darwina wyjaśniła wiele spraw przedtem niezrozumiałych, ale postawiła równocześnie szereg pytań, na które ówczesna nauka nie potrafiła dać odpowiedzi, część do dziś pozostaje otwarta. Jednym z nich jest zagadka pochodzenia życia. Teoria ewolucji jednoznacznie sugerowała pochodzenie wszystkich gatunków z jednego pnia, a ten musiał być gdzieś zakorzeniony: jakiś organizm musiał być pierwszy. Pytanie, skąd się ten pierwszy organizm wziął, przewijało się w emocjonalnych debatach, polemici usiłowali sprowokować Darwina do zajęcia stanowiska w sprawie pochodzenia (kreacji?) życia na Ziemi. Darwin, ze zwykłym u niego trzeźwym dystansem, unikał ideologicznych sporów i nie chciał się wdawać w jałowe spekulacje na tematy, co do których brak było jakichkolwiek danych empirycznych. W prywatnych listach pozwalał sobie czasem na szyderstwa pod adresem ówczesnych kreacjonistów i ubolewał, iż sam nieostrożnie

użył biblijnego terminu „stworzenie”, chociaż miał na myśli tylko „pojawienie się w drodze jakiegoś nieznanego procesu”.

Tylko raz, zupełnie marginalnie, w prywatnym liście², pozwolił sobie na fantastyczną spekulację dotyczącą warunków powstania życia, jednak wyłącznie po to, by pokazać, iż powstanie prymitywnych form życia z martwej materii dzisiaj, w obecności licznych zaawansowanych organizmów, z góry jest skazane na niepowodzenie; w ten sposób chciał wyjaśnić rzekomą sprzeczność między jego teorią, a przyjętą już wówczas powszechnie, dzięki Pasteurowi, zasadą „*omne vivum ex vivo*”. Ten fragment jest nader często cytowany jako rzekome świadectwo, iż Darwin miejsce powstania życia upatrywał w nasyconej solami mineralnymi wodzie niewielkiego, ciepłego bajorka. Ale w innym miejscu Darwin wyraźnie pisał, iż samego procesu powstania żywego organizmu z substancji nieorganicznej, pod działaniem znanych sił

¹Z listu Darwina do Josepha D. Hookera z 29 marca 1863 r.

²Z listu Darwina do Josepha D. Hookera z 1 lutego 1871 r.: [...] „Mówi się często, że obecnie są wszystkie warunki do powstania żywego organizmu, jakie mogły istnieć kiedykolwiek. Ale jeśli (i to – ach! – jakże wielkie jeśli!) możemy sobie wyobrazić, że gdzieś w małym ciepłym bajorku, ze wszystkimi możliwymi solami amonowymi i fosforowymi, światłem, ciepłem, elektrycznością, itd., uformował się chemicznie związek białkowy, gotów do jeszcze bardziej skomplikowanych przemian, dzisiaj taka substancja zostałaby natychmiast pożarta lub pochłonięta, do czego by nie doszło zanim powstały żywe istoty.”

przyrody, wyobrazić sobie w ogóle nie potrafimy, nawet zakładając, że kiedyś „cuchnąca atmosfera była nasycona kwasem węglowym, związkami azotu i fosforu”³, chociaż – tego był pewien – takie wydarzenie musiało mieć miejsce. Darwin, który interesował się chemią, musiał wiedzieć o syntezie związków organicznych: mocznika przez Wheelera w 1828 r., alaniny przez Streckera w 1850 r., cukrów z formaldehydu przez Butlerowa w 1861 r.

Badacze mniej powściągliwi niż Darwin chętnie wdawali się w spekulacje. Na przykład, według Thomasa Huxleya organizmy powstały z bliżej nieokreślonej, amorficznej substancji, którą nazwał „protoplazmą”; odkrycie enzymów zainspirowało Leonarda Trolanda do poszukiwań początków życia w takich układach, zaś odkrycie wirusów skierowało uwagę na te tajemnicze wówczas istoty. Do kategorii luźnych spekulacji zaliczyć też należy koncepcję panspermii Svante Arrheniusa, zakładającą, że życie jest wieczne i rozprzestrzenia się w przestrzeni kosmicznej za pomocą zarodników. Wszystkie te domysły niewiele wyjaśniały. W 1880 r., w słynnym wykładzie przed Berlińską Akademią Nauk, Emil Du Bois-Reymond utrwalił powszechne przekonanie o nierozwiązywalności tego problemu, wymieniając pytanie o pochodzenie życia jako jedną z transcendentnych zagadek świata („*ignoramus et ignorabimus*”). Minęło pół wieku, zanim racjonalne próby odpowiedzi jednak podjęto.

Możliwy do przyjęcia przez naukę scenariusz powstania życia na Ziemi przedstawili dopiero rosyjski biochemik Aleksander Oparin (1924) i – niezależnie, pięć lat później – brytyjski biolog John B. S. Haldane. Obaj zakładali, iż związki węgla i azotu, a także wodór, w beztlenowej, redukującej atmosferze, w obecności ultrafioletu i wyładowań elektrycznych, mogły utworzyć znaczną ilość mono- i polimerów organicznych. Oparin spekulował, iż związki te mogły utworzyć koloidalną zawiesinę pęcherzykowatych struktur („koacerwat”), które były prekursorami komórek. Sam eksperymentował z koacerwatami wytwarzanymi w środowisku wodnym z gumy arabskiej i żelatyny. Również Haldane zakładał, iż mieszanina związków chemicznych (którą nazwał „cienką zupką”) została podzielona na kropelki, odizolowane błonami lipidowymi. Te hipotezy oparte były na

dobrze ugruntowanej wiedzy fizyko-chemicznej i zostały dość szeroko zaakceptowane, a termin „zupa pierwotna” wszedł nawet do języka potocznego. Ważnym postulatem Oparina było założenie, iż pierwsze organizmy były heterotrofami.

Hipoteza Oparina-Haldane’a była znacznie bardziej rygorystyczna metodologicznie niż poprzednie spekulacje i nadawała się do eksperymentalnej weryfikacji. W przełomowych dla biologii latach 50. XX w. (Tabela 1) Stanley L. Miller, wówczas doktorant w laboratorium Harolda C. Ureya, postanowił sprawdzić hipotezę Oparina-Haldane’a. Eksperyment polegał na przepuszczaniu iskier elektrycznych przez mieszaninę gazów: pary wodnej, metanu, amoniaku i wodoru. Wyniki opublikowane w dwustronicowym artykule w *Science* (MILLER 1953) były rewelacyjne. Po tygodniowym eksperymencie w retorcie powstała mieszanina związków organicznych, zawierająca m. in. 20 aminokwasów, mocznik, proste kwasy tłuszczowe i inne (LAZCANO i BADA 2003).

Hipoteza Oparina-Haldane’a i eksperyment Millera zapoczątkowały systematyczne badania naukowe, które polegają na proponowaniu spójnych logicznie hipotez i próbie ich eksperymentalnej falsyfikacji. Ten program badawczy zapewne nigdy nie doprowadzi do bezspornego ustalenia, jak rzeczy miały się w rzeczywistości. Ogólnie sformułowana hipoteza, że życie powstało w drodze spontanicznych procesów, w sposób nienaruszający znanych praw fizyki, chemii i biologii, w ogóle nie jest podatna na rygorystyczną falsyfikację; można natomiast testować konkretne hipotezy szczegółowe dotyczące poszczególnych etapów przemian prebiotycznych i na ich podstawie konstruować jeden lub więcej alternatywnych scenariuszy wydarzeń. Niektórzy badacze za cel stawiają sobie skonstruowanie sztucznego organizmu (SZOSTAK i współaut. 2001), co miałoby być ostateczną weryfikacją takich modeli. Poszczególne ośrodki koncentrują się na wybranych zagadnieniach (czasem bardzo jednostronnie) – liczba zaangażowanych badaczy, a co za tym idzie, liczba publikacji, książek, międzynarodowych sympozjów, a nawet tytułów wyspecjalizowanych czasopism rosną w tempie przyspieszonym, a ostatnie lata przyniosły szereg ważnych wyników (Tabela 1). Mimo to zagadka powstania i wczesnego

³W liście do redakcji „*Athenaeum*” z 18 kwietnia 1863 r.

Tabela 1. Kluczowe wydarzenia w historii badań nad pochodzeniem i wczesną ewolucją życia na Ziemi.

Rok publikacji	Autor(-zy)	Temat
1828	F. Wohler	Synteza mocznika
1850	A. Strecker	Synteza aminokwasu alaniny
1859	C. Darwin	„O powstawaniu gatunków”
1861	A. M. Butlerow	Synteza cukrów z formaldehydu (reakcja formozowa)
1861	L. Pasteur	Ostateczne obalenie teorii samoródtwa
1871	C. Darwin	List do J.B. Hookera z frazą o „małym ciepłym stawku”
1924, 1929	A. I. Oparin, J. B. S. Haldane	Pierwsza teoria biogenezy
1953	J. D. Watson, F. Crick	Struktura DNA
1953	S. L. Miller	Przełomowy eksperyment, synteza „zupy pierwotnej”
od 1957	S. W. Fox	Synteza peptydowych mikrosfer
1960	Oró i wsp.	Synteza zasady purynowej (adeniny) z HCN
od 1966	A. G. Cairns-Smith	Hipoteza „mineralnego genu”
od 1968	J. P. Ferris i inni	Synteza zasad pirymidynowych z różnych prekursorów
1969–1972	NASA	Program „Apollo” – badania geologiczne Księżyca
1977 (1990)	C. R. Woese i wsp.	Ustalenie pokrewieństw 3 głównych domen (Archea, Bacteria, Eukarya)
1979	P. Lonsdale	Odkrycie źródeł hydrotermalnych (batyskaf „ALVIN”)
1979	M. Eigen	Hipoteza „hypercykli” i „quasispecies”
1986	T. R. Cech, S. Altman	Odkrycie katalitycznych właściwości RNA
od 1986	W. Gilbert, L. E. Orgel i współaut.	Hipoteza „Świata RNA”
1988, 1990	G. Wächtershäuser	Autotroficzna hipoteza siarczkowo-żelazowa
1992, 1993	W. Schopf	Odkrycie skamieniałości mikroorganizmów sprzed ok. 3,46 mld lat
1996	S. J. Mojzsis i współaut.	Odkrycie geochemicznych śladów życia sprzed 3,85 mld lat
2001	J. W. Valley i współaut.	Ustalenie, że Ziemia nadaje się dla życia od 4,4 mld lat
2009	J. D. Sutherland i współaut.	Synteza aktywnego rybonukleotydu pirymidynowego
2009	T. A. Lincoln, G. F. Joyce	Trwale działająca samoreplikacja i ewolucja rybozemu <i>in vitro</i>
????	J. W. Szostak i wsp. (?)	Synteza sztucznej komórki złożonej z samopowielającego się genomu i dzielącej się błony

rozwoju życia na Ziemi wciąż jest daleka od pełnego wyjaśnienia, co przyznawali nawet

najbardziej zasłużeni w tej dziedzinie uczeni (np. ORGEL 2004).

HISTORIA I POCHODZENIE ŻYCIA NA ZIEMI: DANE EMPIRYCZNE

Powstanie i wczesny rozwój życia na Ziemi długo jeszcze pozostaną domeną spekulacji, które jednak opierają się na faktach, dostarczanych przez wyspecjalizowane dziedziny nauki.

- Badania geologiczne i paleo-geochemiczne pozwalają odtworzyć warunki, jakie istniały na Ziemi od jej powstania, w szczególności w najstarszym okresie, kiedy życie mogło pojawić się na Ziemi.

- Badania paleontologiczne, paleo-bio-geochemiczne (w tym izotopowe) odnajdujące, identyfikujące i interpretujące pozostałości organizmów i ślady ich działalności.

- Badania astrobiologiczne – chociaż na razie nie wiadomo, czy w ogóle istnieje ich przedmiot – mogą rzucić światło na powstanie życia na Ziemi; analizowanie warunków panujących na innych ciałach niebieskich oraz w przestrzeni międzygwiazdnej i

tworzenie hipotetycznych scenariuszy może przynieść ważne wskazówki.

- Badania porównawcze współczesnych organizmów: rekonstrukcja filogenezy na podstawie pokrewieństw ustalanych w drodze badań molekularnych, datowanie dywergencji linii rozwojowych – doprowadzają do ostatniego wspólnego przodka; identyfikacja wspólnych cech żywych organizmów (w zakresie cytologii, biochemii, genetyki molekularnej) pozwala odtworzyć warunki, w jakich życie mogło powstać.

Odrębny metodologicznie zakres dociekań, polegających na cząstkowych weryfikacjach rozmaitych spekulacji, stanowią:

- Eksperymenty laboratoryjne, testujące szczegółowe hipotezy, które składają się na prowizoryczne scenariusze etapów rozwoju życia na Ziemi; jest to domena chemii, biochemii i biologii molekularnej.

BADANIA GEOLOGICZNE I PALEONTOLOGICZNE

Według współczesnych poglądów, Ziemia powstała ok. 4,56 miliarda lat temu, w wyniku grawitacyjnego skupienia się materii (akrecji) w ciągu około 100 mln lat. Roztopiona kula stopniowo stygła, uwolnione gazy utworzyły atmosferę, ze skroplonej pary wodnej powstały oceany. Do niedawna sądzono, że miało to miejsce około 4 miliardów lat temu. Nie zachowały się żadne skały z tamtej epoki, jedyną po nich pozostałością są kryształy cyrkonu, znajdujące w młodszych materiałach. Ich zbadanie w ostatnich latach przyniosło rewelacyjne wyniki, z których wynika, iż Ziemia znacznie wcześniej niż przypuszczano, bo co najmniej już przed 4,5-4,4 miliardami lat miała stałą skorupę, a nawet płynną hydrosferę (VALLEY i współaut. 2002, HARRISON 2009), co więcej, już wtedy miał miejsce dryf kontynentalny (HOPKINS i współaut. 2008). Wynika z tego, że środowisko Ziemi było dostępne dla życia o kilkaset milionów lat wcześniej, niż sądzono. Jak się wydaje, przez pół miliarda lat na Ziemi panował względny spokój, właśnie w tym okresie, z którego nie pozostały żadne ślady, można domyślać się trwania procesu powstawania i wczesnej ewolucji życia, a w każdym razie, gromadzenia się prebiotycznych związków organicznych. Około 3,9 miliarda lat temu nastąpiło kolejne, tzw. „późne ciężkie bombardowanie” meteoroidami. Z tego okresu też nie ma żadnych dokumentów geologicznych, bo cała litosfera przeszła przez cykle tektoniczne. Dane o natężeniu bombardowania wydedukowano jednak z jego śladów na

powierzchni Księżyca i Marsa. Nie wiadomo, jak długo trwało (oceny wahają się od 20 do 200 mln lat), ani jaka mogła być jego intensywność. Niektórzy autorzy twierdzą, że energia wyzwolona w czasie tego bombardowania mogła spowodować wzrost temperatury na całej planecie, która wysterylizowałaby jej powierzchnię (ORGEL 1998, FORTERRE i GRIBALDO 2007). Jednak ABRAMOV i MOJZSIS (2009) przeprowadzili modelowe obliczenia, z których wynika, że mimo tych katastrof na powierzchni Ziemi zawsze gdzieś istniały spore obszary (objętości) środowisk dostępnych dla organizmów, a więc hipotetyczny proces rozwoju życia nie został wówczas przerwany. COCKEL (2006) twierdzi nawet, że uderzeniowe kratery na powierzchni Ziemi stanowiły szczególnie dogodne środowisko do rozwoju życia.

Nie wiadomo jaki był klimat, a szczególnie, temperatura na powierzchni Ziemi w czasie, kiedy mogło rozwijać się życie (KASTING i ONO 2006). Według przyjętego modelu ewolucji gwiazd, młode Słońce miało tylko 71% tej mocy co obecnie, chociaż w zakresie promieniowania rentgenowskiego, UV i wiatru słonecznego było znacznie aktywniejsze niż teraz (ZAHNLE 2006). Po ustaniu pierwotnego bombardowania temperatura na powierzchni powinna być tak niska, że oceany powinny zamrznąć, tymczasem o obecności płynnych mórz świadczy obecność skał osadowych sprzed 3,5 miliarda lat. Przywołuje się różne hipotezy, tłumaczące występowanie w tym okresie ciekłej wody. KASTING i ONO (2006) zwracają uwagę, że ciekła woda, zależnie od zasolenia, może się utrzymać w dość szerokim zakresie temperatur; BADA i współaut. (1994) zwrócili uwagę, że nadal zdarzały się zderzenia z planetoidami o średnicy rzędu 100 km, które dostarczały dość energii, aby stopić lokalnie litosferę i spowodować takie ocieplenie, że lody topniały. KASTING (2005) sugeruje, że mimo słabego Słońca woda pozostawała ciekła dzięki efektowi cieplarnianemu, spowodowanemu obecnością metanu: w hadeiku miałyby to być niewielkie ilości uwalniane przy zderzeniach z meteoroidami i w procesach geochemicznych, w archaiku i wczesnym proterozoiku – znacznie większe ilości dzięki metanogenezie biologicznej; hipotezę występowania metanogenów już 3,5 miliarda lat temu na podstawie badań paleo-geochemicznych umocnili UENO i współaut. (2006). Dopiero znacznie później, 2,4 mld lat temu, po rozpowszechnieniu się fotosyntezy, nastąpiło utlenienie atmosfery (HOLLAND

2006). Jego skutkiem było wyeliminowanie metanu, a w rezultacie prawie natychmiastowe ochłodzenie, co doprowadziło do potężnych proterozoicznych zlodowaceń (Ziemia w stanie „kuli śniegowej”, KOPP i współaut. 2005).

Skład chemiczny atmosfery w hadeiku i archaiku jest przedmiotem kontrowersji i poglądy na ten temat ulegają zmianom (SHAW 2008). Początkowo skład wczesnej atmosfery Ziemi dedukowano na podstawie spektralnych pomiarów atmosfer wielkich planet (Jowisza, Saturna); Oparin, Haldane, Urey i Miller zakładali, że w atmosferze Ziemi były warunki redukujące, występował wodór, metan i amoniak, dlatego przewidywali stosunkowo łatwą syntezę związków organicznych. Dokładniejsza analiza warunków i uwzględnienie takich czynników jak geneza ziemskiej atmosfery w procesie akrecji i późniejszego odgazowania, skład ekshalacji wulkanicznych, ucieczka gazów, przede wszystkim wodoru, poza Ziemię, dysocjacja cząsteczek wody pod wpływem UV itp., doprowadziła do wniosku, że najprawdopodobniej wczesna atmosfera Ziemi składała się z ditlenku węgla, azotu i pary wodnej, ze śladową domieszką tlenu węgla i wodoru. Jest to obecnie pogląd dominujący (SHAW 2008), ale w swoim czasie był źródłem sporu o warunki, w jakich powstawało życie na Ziemi (MILLER 1992). Teraz znów nowe obliczenia dotyczące tempa ucieczki wodoru z wczesnej atmosfery Ziemi dają oszacowania o 2 rzędy wielkości niższe niż poprzednie (TIAN i współaut. 2005), KASTING (2005) postuluje stałą obecność pewnej ilości metanu w hadeiku, zaś SCHAEFER i FEGLEY (2007) dowodzą, iż odgazowanie meteorytów chondrytowych w czasie ich masowego przechodzenia przez atmosferę powinno było dostarczyć dużych ilości gazów redukujących: metanu, amoniaku i wodoru. Wskazywałoby to na możliwość lekko redukujących właściwości atmosfery. Nie są to jednak poglądy powszechnie przyjęte (SHAW 2008).

Jeszcze więcej kontrowersji budzą hipotezy na temat chemizmu wczesnego oceanu. Jedna z hipotez mówi, że na początku był ocean „sodowy”, o zasadowym odczynie, a dopiero u schyłku proterozoiku, wskutek stopniowego wzrostu stężenia jonów wapnia i siarczanu, przekształcił się w słony ocean podobny do dzisiejszego (KAŻMIERCZAK i KEMPE 2004). Hipoteza ta zakłada początkowo niski poziom atmosferycznego CO₂, co również sprzyjałoby utrzymaniu niskiej temperatury, a to z kolei, według niektórych mo-

deli, jest warunkiem syntezy makromolekuł tworzących struktury komórkowe (KAŻMIERCZAK i KEMPE 2004). Większość autorów, jak się wydaje, skłania się jednak ku hipotezie, iż wczesny ocean miał odczyn kwaśny w związku z obfitością ditlenku węgla w atmosferze (DZIK 2003, RUSSEL 2007 i cytowania tam zawarte).

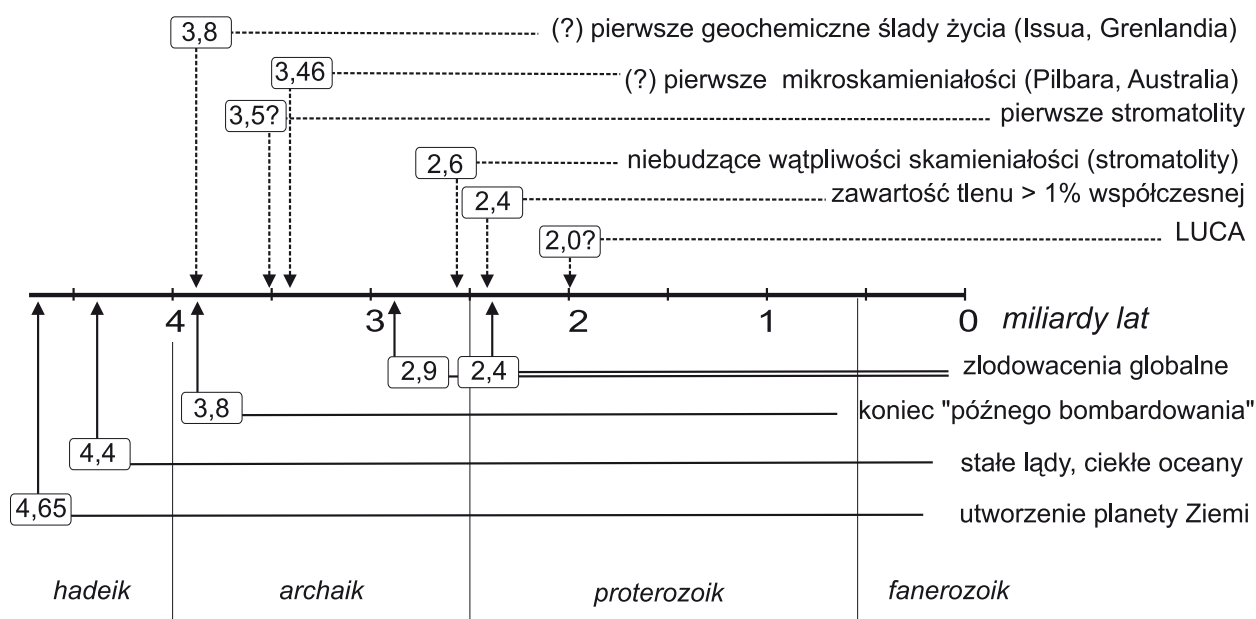
Dokumentacja śladów życia we wczesnych epokach geologicznych składa się z kilku rodzajów danych: szczątków samych organizmów lub ich odcisków (skamieniałości) oraz pośrednich śladów ich działalności, w formie danych biogeochemicznych, w tym biomarkerów (związków chemicznych pochodzenia biologicznego) i sygnałów izotopowych (występowania pierwiastków chemicznych o składzie izotopowym charakterystycznie zmienionym przez organizmy). Ślady biogeochemiczne, w tym biomarkery takie jak hopanoidy i sterole, pojawiają się w późnym archaiku i dolnym proterozoiku (SUMMONS i współaut. 2006). Obfite dane paleontologiczne, występują dopiero w fanerozoiku, od czasu pojawienia się zwierząt z różnymi, trwałymi szkieletami przed około 550 mln lat. Starsze epoki („prekambr”) charakteryzuje znaczne ubóstwo skamieniałości, z których wiele ma sporny charakter, ponieważ żyjące wówczas organizmy nie wytwarzały żadnych trwałych struktur morfologicznych. Dokumentacja paleobiologiczna prekambru w znacznej mierze opiera się na danych biogeochemicznych i izotopowych. Niemniej, w ciągu ostatnich 20 lat dokonano szeregu ważnych odkryć, również dotyczących mikroskamieniałości, znacznie przesuwających granicę udokumentowanego występowania życia na Ziemi. W 1993 r. William SCHOPF opublikował wyniki badania archaicznych czertów formacji Apex z kratonu Pilbara w Australii, z których opisał jedenaście taksonów nitkowatych mikroorganizmów, zbliżonych do współczesnych sinic, datowanych na 3465 ± 5 mln lat. Odkrycie to nie od razu spotkało się z uznaniem i nadal pozostaje przedmiotem krytyki (BRASIER i współaut. 2006); obecnie nagromadziło się więcej takich znalezisk (m.in. z Afryki Południowej), do badania mikroskamieniałości wprowadzono nowe metody instrumentalne (m.in. spektroskopię ramanowską), w rezultacie szala zdaje się przechylać na korzyść interpretacji Schopfa (KAŻMIERCZAK i KREMER 2002, ALTERMAN i KAŻMIERCZAK 2003, SCHOPF 2006),

ale debata trwa (PASTERIS i WOPENKA 2002, FORTERRE i GRIBALDO 2007).

Nie budzą już takich wątpliwości dokumenty paleontologiczne o występowaniu mikroorganizmów zaliczonych do sinic w archaicznych skałach sprzed 2,7–2,5 miliarda lat (również z kratonu Pilbara). Fosyliom towarzyszą biomarkery, sugerujące istnienie już wówczas fotosyntezy tlenorodnej (BROCKS i współaut. 1999). Sinice są zaawansowanymi organizmami. Skoro występowały 3,5 miliarda lat temu, to musiały mieć wielu poprzedników, jednak prawdopodobieństwo znalezienia starszych, niezmetamorfizowanych skał ze skamieniałościami jest znikome. Już wcześniej postulowano istnienie geochemicznych śladów życia sprzed 3800 mln lat, jednak dowody nie były jednoznaczne (HOLLAND 1997). W 1996 r. MOJZSIS i współaut. opublikowali wyniki badań drobin węgla zachowanego w ziarnach apatytu w jednych z najstarszych skał osadowych na Ziemi – wstęgowych formacji żelazistych Issua i Akilia w zachodniej Grenlandii, datowanych na 3800–3850 mln lat. Analiza izotopowa wykazała znaczne zubożenie węgla w stabilny izotop ^{13}C w stosunku do ^{12}C , co jest charakterystyczne dla próbek węgla pochodzenia organicznego. W procesach metabolicznych organizmy dyskrimują cięższe izotopy, w efekcie dokonując ich frakcjonowa-

nia (niezużyty substrat jest wzbogacony, a przetworzona materia organiczna zubożona w cięższy izotop). Wiadomo również, że morskie organizmy uczestniczą w tworzeniu osadów fosforanowych. Nie jest znany żaden abiotyczny proces, który prowadziłby do podobnego frakcjonowania izotopów węgla i deponowania go w ziarnach apatytu (MOJZSIS i współaut. 1996, ALTERMAN i KAZMIERCZAK 2003). Interpretacja tych znalezisk jest jednak przedmiotem sporów (patrz np. LOPEZ-GARCIA i współaut. 2006), niektórzy badacze wątpią, czy są to w ogóle ślady życia (FORTERRE i GRIBALDO 2007).

Z wczesnego archaiku znane są również liczne stromatolity, formy osadowe, głównie wapienne, nie zawierające wyraźnych skamieniałości, ale interpretowane jako pozostałość wielowarstwowych mat bakteryjnych; ich występowanie stało się znacznie częstsze pod koniec archaiku, 2,5 miliarda lat temu (DES MARAIS 1990; SCHOPF 2006). Po ogłoszeniu tych odkryć pojawiły się wątpliwości, czy było dość czasu na rozwój życia na Ziemi: 3,8 mld lat temu dopiero zakończyło się „ciężkie bombardowanie”, a oceany, jak wówczas sądzono, powstały zaledwie 200 milionów lat wcześniej (HOLLAND 1997). Jeżeli jednak, jak obecnie się przypuszcza, warunki na Ziemi stały się przyjazne życiu już około 4,4 mld lat temu, to na powstanie i rozwój życia pozostawało 500–600 milionów lat (Ryc. 1).



Ryc. 1. Kalendarz najważniejszych wydarzeń geologicznych i biologicznych, od powstania planety Ziemia, do dziś, według współczesnych poglądów.

Strzałki wskazują momenty na osi czasowej; etykiety podają czas, który upłynął, w miliardach lat.

BADANIA PORÓWNAWCZE WSPÓŁCZESNYCH ORGANIZMÓW

Rzeczywiste związki charakterystyczne dla organizmów (białka, lipidy, kwasy nukleinowe) mają niski stopień utlenienia – dla ich wyprodukowania trzeba dysponować substratami redoks, które dostarczają elektronów i energii. Białka różnych organizmów są złożone zawsze z tych samych, wybranych aminokwasów, i to wyłącznie L-enantiomorfów; z kolei kwasy nukleinowe, o jednakowej u wszystkich organizmów strukturze, mają cząsteczkę rybozy zawsze w konfiguracji D. Wszystkie organizmy mają praktycznie identycznie zorganizowany kod genetyczny, działający w oparciu o ten sam fizyczny mechanizm. Mimo głębokich różnic w budowie komórek prokariotycznych i eukariotycznych, ich wspólną cechą jest istnienie błon lipidowych. Katalog wspólnych cech jest bardzo długi. Ta jedność wskazuje na wspólne pochodzenie.

Hierarchiczny układ podobieństw przejawia się w molekularnej strukturze białek i kwasów nukleinowych, na tym opiera się możliwość badania pokrewieństw pomiędzy taksonami. Przełomowe znaczenie miały analizy SSU rRNA (ang. small subunit ribosomal RNA – małej podjednostki rybosomalnego RNA). Od połowy lat 70. XX w. Carl Woese i współpracownicy rozpoczęli na szeroką skalę gromadzić bazę danych o rybosomalnym RNA (rRNA). Na tej podstawie opracowano najbardziej ogólny schemat filogenetycznych pokrewieństw między wszystkimi organizmami, z wyodrębnieniem trzech głównych domen: Archaea, Bacteria i Eucarya, odgałęziających się od wspólnego pnia przy samym jego korzeniu (WOESE i FOX 1977; WOESE i współaut. 1990); można to interpretować jako rekonstrukcję historii ewolucyjnej wszystkich organizmów, ze wskazaniem na ich jednego, wspólnego przodka (WOESE 1998, 2000), nazywanego obecnie najczęściej LUCA (ang. Last Universal Common Ancestor), albo bardziej wykwinicie „cenancestor” (DOOLITTLE i BROWN 1994).

Chociaż analiza filogenetyczna Woese’a jednoznacznie wskazuje na wspólne pocho-

dzenie wszystkich organizmów komórkowych, to umiejscowienie „korzenia” drzewa filogenetycznego, gdzie zbiegają się trzy domeny, sprawia trudności, bo z definicji brakuje do porównań grupy zewnętrznej, nie objętej klasyfikacją (ang. Outgroup) (patrz artykuł SPALIKA i PIWCZYŃSKIEGO w tym zeszycie KOSMOSU). Pośrednie metody analizy, służące ominięciu tej przeszkody, prowadzą do wniosku, że Archaea i Eucarya są sobie bliższe, niż każde z nich bakteriom. Jest to jednak problem wciąż daleki od rozstrzygnięcia. Rzutuje to naturalnie na możliwość wyobrażenia sobie, jaki był ostatni wspólny przodek.

Przy rekonstruowaniu ewolucji wczesnych form życia na podstawie analiz genomów współczesnych organizmów, rozumowanie według schematu „drzewa filogenetycznego”, z bifurkacjami linii rozwojowych i jednoznacznymi, wertykalnymi relacjami pochodzenia, zawodzi w odniesieniu do systemów prokariotycznych. W okresie wczesnego rozwoju życia mechanizmy horyzontalnego przenoszenia genów musiały mieć ogromny wpływ na ewolucję wielu różnorodnych form, o genomach w znacznym stopniu chimerycznych (BAPTESTE i współaut. 2009). Graficzne przedstawienie historii ewolucji i stosunków pokrewieństw pomiędzy taksonami, gdyby w ogóle było możliwe, zamiast „drzewa” musiałoby mieć formę splątanych krzaczastych zarośli bądź lasu (DOOLITTLE 1999, GRIBALDO i BROCHIER 2009). Drzewa filogenetyczne zrekonstruowane w oparciu o wybrane geny niekoniecznie reprezentują rzeczywiste związki pokrewieństwa między ich nosicielami, ale raczej historię ewolucyjną owych genów (DOOLITTLE 2000). WOESE (1998, 2002) sugeruje zatem, że przez LUCA należy rozumieć zespół różnorodnych genetycznie populacji mikroorganizmów, z bardzo intensywnym poziomym transferem genów, a współczesne trzy domeny wywodzą się ze wspólnej puli genowej tego zespołu. KOONIN (2009) oraz BAPTESTE i współaut. (2009) twierdzą wręcz, że samo pojęcie „drzewa życia” nie ma sensu, przynajmniej w odniesieniu do ewolucji Prokaryota.

Skutki poziomego transferu genów utrudniły interpretację analizy filogenetycznej opartej na samym tylko SSU rRNA (DELSUC i współaut. 2005, GRIBALDO i BROCHIER 2009). Propozycja filogenetyczna Woese’a była również początkowo kwestionowana w sposób fundamentalny (MARGULIS 1996). Mimo tych zastrzeżeń, ogólne wnioski z analiz Woese-

'a uzyskały mocne wsparcie. Nowe analizy, uwzględniające po kilkadziesiąt ortologowych genów z całych zsekwencjonowanych już genomów licznych gatunków, reprezentujących wszystkie grupy organizmów (CICCARELLI i współaut. 2006), a także oparte o ekstensywne dane proteomiczne na temat organizacji domen białkowych (FUKAMI-KOBAYASHI i współaut. 2007) potwierdzają główny podział na 3 domeny życia oraz większość wniosków szczegółowych, w tym także sugestię o termofilnym charakterze wspólnego przodka (CICCARELLI i współaut. 2006). Analiza filogenetyczna całych genomów daje nieco inne wyniki, niż pierwotne ustalenia Woese'a: geny, które dotyczą białek zaangażowanych w gromadzenie i przetwarzanie informacji genetycznej dają wyniki podobne, jak te osiągnięte na podstawie SSU rRNA, ale geny białek związanych z metabolizmem sugerują bliższe podobieństwo między bakteriami i archeonami, niż każdej z tych grup z eukariontami (BROWN i DOOLITTLE 1999); świadczy to o istotnym wpływie poziomego transferu genów. Nie znaczy to jednak, iż skutek poziomego transferu genów ustalenie stosunków filogenetycznych między domenami jest w ogóle niemożliwe (GLANSDORFF i współaut. 2009, GRIBALDO i BROCHIER 2009).

Jaki był LUCA? Na temat cech hipotetycznego ostatniego wspólnego przodka wciąż trwają spory (GLANSDORFF i współaut. 2008). Czy LUCA dysponował systemem genetycznym opartym na DNA, czy był to wciąż jeszcze prymitywny układ z RNA? Niektórzy uważają, że LUCA był organizmem jeszcze bardzo prymitywnym, może nawet bezkomórkowym (WOESE 1998, RUSSEL i MARTIN 2004), inni – że był zbliżony do współczesnych bakterii (CAVALIER-SMITH 2001), a nawet eukariontów (FUERST 2005). Wydaje się przeważać pogląd, iż LUCA był organizmem wysoko rozwiniętym (RUNNEGAR 1995, GLANSDORFF i współaut. 2008) i to już na etapie poprzedzającym najbardziej spektakularny, horyzontalny transfer genów, jakim było utworzenie komórki eukariotycznej, z odrębnymi genomami mitochondriów i chloroplastów. O tym, że wspólny przodek był ewolucyjnie zaawansowany świadczy m.in. lista 31 białek, które występują u wszystkich badanych grup (CICCARELLI i współaut. 2006), a zatem rybosomy LUCA musiały ich zawierać co najmniej tyle. Prawdopodobnie LUCA miał już rozwinięty kod genetyczny (identyczny jak wszystkie współczesne formy).

Wyodrębnienie przez WOESĘ (1998) domeny Archaea przyczyniło się do zwiększe-

nia zainteresowania tą grupą i zasadniczego wzbogacenia wiedzy na jej temat. Mikroorganizmy te trudno hodować, bo żyją zazwyczaj w skrajnie nieprzyjaznych środowiskach (hypertermofile, halofile, beztlenowce) i bardzo długo uchodziły pilniejszej uwadze badaczy. Dopiero masowe zastosowanie metagenomiki (analizowania DNA z próbek substratów z różnych środowisk) ukazało ogromną różnorodność, a przy tym pospolitość tej domeny życia na Ziemi. Znajomość osobliwej biologii archeonów, w tym także wirusów pasożytujących u tej grupy (PRANGISHVILI i współaut. 2001), wzbogaca wyobraźnię potrzebną do generowania hipotez o początkach życia na Ziemi (GRIBALDO i BROCHIER-ARMANET 2006). DI GIULIO (2007) zanalizował hipotetyczny genom LUCA pod kątem proporcji zawartości poszczególnych aminokwasów w białkach – jest to indeks pozwalający wnioskować na temat środowiska życia danego organizmu. W świetle tych badań wydaje się, że LUCA był anaerobem, chociaż przodkowie eukariontów byli tlenowcami. Ten sam autor doszedł do wniosku, że LUCA był termofilem lub hypertermofilem. Jedną ze wskazówek jest to, że przy korzeniu uniwersalnego drzewa Woese'a usytuowały się współczesne termofile i hypertermofile, zarówno bakterie jak archeony (STETTER 2006). Dało to asumpt do wniosku, że współczesne organizmy wywodzą się od termofili (DI GIULIO 2003 a, b), a nawet, że życie powstało w warunkach wysokiej temperatury. Takie wnioski należy uznać za zbyt pochopne. Termofilność bakterii i archeonów jest konwergencją, a nie homologią (BOUSSAU i współaut. 2008). Co więcej, nawet gdyby chodziło o homologię, znaczyłoby to jedynie, że LUCA w którymś etapie był termofilem, ale nie mówi nic o warunkach, w jakich powstawało życie na Ziemi – co najmniej o miliard lat wcześniej.

Kiedy żył ostatni wspólny przodek? DOOLITTLE i współaut. (1996) dokonali analizy pokrewieństw pomiędzy przedstawicielami trzech domen (Archaea, Bacteria i Eucaria) na podstawie sekwencji aminokwasów w 57 enzymach. W ten sposób uzyskano informację nie tylko o pokrewieństwach, ale również o czasie rozejścia się dawniej wspólnych dróg ewolucyjnych. Według tych autorów najstarszy, wspólny przodek wszystkich organizmów występował około 2 miliardy lat temu, a zatem, we wczesnym proterozoiku, kiedy życie było już bujnie reprezentowane w oceanach, o czym świadczą znaleziska stromatolitów, mikroskamieniałości i dane bioge-

ochemiczne. Jednak zarówno czas, kiedy żył, jak i sama natura tego wspólnego przodka, są przedmiotem kontrowersji (HASEGAWA i współaut. 1996). Niektórzy autorzy plasują ostatniego wspólnego przodka wszystkich organizmów w znacznie wcześniejszym okresie, u samego zarania życia – 3,5 do 3,8 miliarda lat temu, inni zaledwie 1,8 miliarda lat temu.

Co było przedtem? Co się działo, pomiędzy prebiotyczną mieszaniną monomerów organicznych a wysoce uorganizowanym LUCA? Nie mamy żadnych materialnych śladów tego rozwoju i różnicowania szlaków metabolicznych, możemy tylko snuć spekulacje na temat dróg ich ewolucji (LOPEZ-GARCIA i współaut. 2006, GLANSDORF i współaut. 2008, FANI i FONDI 2009). Przez prawie miliard lat, od hipotetycznego powstania życia po pojawienie się LUCA, wydedukowanego na podstawie podobieństwa genomów współczesnych organizmów, dobór mógł równocześnie popierać rozmaite kierunki rozwoju. Zapewne istniała duża różnorodność praorganizmów o rozmaitych strategiach metabolicznych, być może znacznie różniących się genetycznie i fizjologicznie od organizmów dzisiejszych i ich bezpośrednich przodków. Nie ma na to żadnych dowodów paleontologicznych, nawet gdyby natrafiono na takie ślady, nie można by na ich podstawie rozpoznać różnic genetycznych czy fizjologicznych pomiędzy mikroorganizmami sprzed ponad dwóch miliardów lat. Przetrwanie tylko jednej linii rodowej (lub stosunkowo wąskiej puli genowej, jeżeli przyjąć, że LUCA był zbiorem populacji) oznacza, iż w początkach proteozoiku życie przeszło przez bardzo wąskie gardło (ang. bottleneck) (FORTERRE i GRIBALDO 2007). Jedyna, jaka przetrwała, linia rozwojowa prowadząca do trzech domen organizmów komórkowych, w równym stopniu może zawdzięczać swój sukces lepszym przystosowaniom do warunków 2 mld lat temu, co łutowi szczęścia.

W analizach filogenetycznych Woese'a i następców, brak wirusów, przede wszystkim dlatego, że nie posiadając rybosomów, nie mogły być włączone do analiz rybosomalnego RNA. Ich relacja w stosunku do drzewa rodowego pozostałych organizmów ma jednak znaczenie dla odtworzenia wczesnej ewolucji życia. Pochodzenie wirusów nie jest jasne i wciąż stanowi przedmiot kontrowersji. Dotychczas brane są pod uwagę 3 hipotezy (FORTERRE 2006, BARTON i współaut. 2007):

1. redukcyjna, według której wirusy są zredukowanymi organizmami komórkowymi,

które przeszły ewolucję regresyjną jako pasożyty innych komórek;

2. komórkowa (albo hipoteza ucieczki), traktująca wirusy jako usamodzielnione fragmenty DNA lub RNA, które „uciekły” spod kontroli genomu organizmów komórkowych;

3. reliktowa.

Ta ostatnia hipoteza zakłada, że wirusy są relikdami z wczesnego okresu rozwoju życia, ewoluowały jako osobne organizmy, od początku pasożytując też na równoległe ewoluujących organizmach komórkowych. Żadna z tych hipotez nie jest zadowalająca, podobnie jak założenie o polifiletyczności tej grupy. Wirusy atakujące komórki organizmów ze wszystkich trzech domen mają wiele cech homologicznych, co świadczyłoby o ich wspólnym, bardzo wczesnym pochodzeniu. Do tego samego wniosku skłania fakt, iż większość białek wirusów nie ma bliskich homologów wśród białek organizmów komórkowych, od których miałyby się wywodzić, co przemawia przeciw najpopularniejszej obecnie hipotezie (2). FORTERRE (2006), RAOULT i FORTERRE (2008), FORTERRE i PRANGISHVILI (2009) i BRÜSSOW (2009) wystąpili z tezą, iż wirusy powinny być włączone do uniwersalnego drzewa rodowego organizmów, jako jedna z dwóch superdomen: organizmy wyposażone w geny kodujące białka kapsydowe (wirusy), obok drugiej – organizmów posiadających geny kodujące białka rybosomów (tu należałyby pozostałe domeny organizmów komórkowych). Ta propozycja natychmiast spotkała się ze sprzeciwem innych badaczy (MOREIRA i LÓPEZ-GARCIA 2009, zob. też debatę w *Nature Reviews Microbiology* 7 (8), 2009, która na pewno nie zamyka kontrowersji), ale niektóre świadectwa zdają się przemawiać za trzecią z wymienionych hipotez pochodzenia wirusów (PRANGISHVILI i współaut. 2001). Zdaniem FORTERRE'A (2006) i jego zwolenników (p. wyżej), a także V.E. Koonina i badaczy skupionych wokół niego (KOONIN i współaut. 2006), „świat wirusów” mógł stanowić etap w rozwoju życia, poprzedzający rozwój form komórkowych i ich ostatniego wspólnego przodka (już nie „common”, tylko „last universal cellular ancestor”) (BRÜSSOW 2009).

Podsumowując, znany kalendarz najważniejszych wydarzeń geologicznych, wiemy ile czasu było na rozwój życia na Ziemi, kiedy przypuszczalnie mogły, a kiedy z dużą pewnością pojawiły się mikroorganizmy, mamy dobrą orientację w kierunkach ich ewolucji od chwili podziału na trzy główne domeny

życia, co – jak możemy przypuszczać – nastąpiło nie później niż ok. 2 miliardy lat temu. Na tym wyczerpują się możliwości standardowego podejścia badawczego. Nie mamy, jak dotąd, żadnych empirycznych danych, ani geologiczno-paleontologicznych, ani dających się wyprowadzić z badań współczesnych organizmów, na temat tego, jak rozwijało się życie od minerałów i małowcząsteczkowych związków organicznych w hadeiku, do wysoce już zorganizowanych mikroorganizmów

z początków ery proterozoicznej – ostatnich wspólnych przodków organizmów współczesnych, a więc dla pierwszych mniej więcej 2 miliardów lat. Zadziwiający proces ewolucji, od pierwszego mikroorganizmu do ssaków naczelnych, obejmuje przemiany o znacznie mniejszym zakresie, i znacznie mniej tajemnicze, niż wydarzenia z wcześniejszego okresu, bo różnica między bakterią a człowiekiem jest niczym, w porównaniu z przepaścią, jaka dzieli matę sinicową od „zupy pierwotnej”.

OD MINERAŁÓW DO PRAORGANIZMU

W jaki sposób mieszanina minerałów i niskocząsteczkowych związków organicznych mogła się przekształcić w zaawansowany organizm, jakim już 2 miliardy lat temu był LUCA? DEGENS (1989) wymienia trzy szlaki, jakimi musiała iść ewolucja prebiotyczna: szlak białkowo-enzymatyczny (od aminokwasów do funkcjonalnych enzymów), szlak lipidowo-metaboliczny (struktura komórkowa, od prostych związków amfifilowych po błonę komórkową) oraz szlak nukleinowo-genetyczny (od zasad purynowych, prostych cukrów i fosforanu po kwasy nukleinowe RNA i DNA). Nie ma powodu zakładać, że są to osobne ścieżki, które zbiegły się dopiero na końcu – mogły się przeplatać, niektóre etapy mogły się realizować w tym samym szeregu przemian, ale niewątpliwie takie trzy grupy przekształceń musiały zostać zrealizowane. We wszystkich trzech szlakach można wyróżnić podobne etapy: najpierw synteza prostych związków organicznych (aminokwasy, zasady purynowe, proste cukry, kwasy tłuszczowe), następnie związków o większych i bardziej złożonych cząsteczkach (peptydów, nukleotydów, lipidów), wreszcie makromolekuł powstających w drodze uporządkowanej polimeryzacji (białka, kwasy nukleinowe) lub struktur ponadcząsteczkowych (błony, pęcherzyki itp.). Porządkując te etapy według warsztatu badawczego mamy więc przejścia od chemii nieorganicznej do organicznej, od chemii organicznej do biochemii, od biochemii do biologii molekularnej.

Od czasu hipotezy Oparina-Haldane'a i eksperymentów Millera zaproponowano wiele szczegółowych scenariuszy dotyczących różnych etapów, bądź całości; część z nich poddano skrupulatnym weryfikacjom eksperymentalnym. Jednak wciąż jest za wcześnie, by mówić o spójnej teorii pochodzenia życia na Ziemi.

Obecny stan badań znacznie odbiega od obrazu, jaki można uzyskać na podstawie literatury popularnonaukowej, dość niefrasobliwie przedstawiającej scenariusze i przykłady chemicznych eksperymentów, jako gotową teorię powstania życia na Ziemi (ADAMALA I PIKUŁA 2004). Trzeba przyznać, że popularyzatorów inspirowa samymi badaczami, równie bezkrytycznie przedstawiając wycinkowe osiągnięcia lub własny punkt widzenia w taki sposób, jakby stanowiły one obiektywne rozwiązanie zagadki życia (np. MAYNARD SMITH I SZATHMÁRY 1995, 1999; BADA 2004, WÄCHTERSHÄUSER 2006, ZIMMER 2009). Nie wszystkim stać na dystans i autoironię, z jaką Leslie E. ORGEL (2004) podsumował stan wyobrażeń na temat ewolucji świata RNA, gdzie sen biologa molekularnego („... pewnego razu był sobie staw pełen β -D nukleotydów...”) zamienia się w koszmar prebiotycznego chemika. Bo, jak dotąd, mamy niewiele hipotez szczegółowych potwierdzonych empirycznie, które skonkretyzowałyby te wyobrażenia, a miejscami trudności wydają się nie do pokonania. Prześledźmy je po kolei.

OD CHEMII NIEORGANICZNEJ DO ORGANICZNEJ

Na pozór nie ma kłopotu, jeżeli chodzi o powstawanie mieszaniny związków organicznych w rodzaju zupy pierwotnej z eksperymentów Millera i następców. Takich związków jest pełno w przestrzeni pozaziemskiej, skąd mogły być dostarczone na Ziemię. Liczne związki organiczne powstają już w obrębie mgławic protoplanetarnych, otaczających ewoluujące gwiazdy, co najmniej 126 różnych molekuł organicznych zidentyfikowano w obłokach materii międzygwiazdnej; donoszono nawet o wykryciu glicyny w przestrzeni międzygwiazdnej, ale tej obserwacji nie potwierdzono. Wiele związków organicznych (w tym węglowodory alifatycz-

ne i aromatyczne, aldehydy, kwasy karboksylowe, hydroksykwas, aminokwasy: glicyna, alanina, walina, prolina, kwas glutaminowy, sarkozyna, kwas alfa-aminoizomasłowy, dalej cyjanki, aminy, zasady purynowe i pirymidynowe i inne), znajduje się w meteoroidach, na pewno są też składnikami komet (FERRIS 2006, JORTNER 2006, THADDEUS 2006). W meteoroidach ilość materii organicznej może być znaczna, np. w chondrytach węglowych stanowi 0,5–5% masy. Biorąc pod uwagę intensywność bombardowania Ziemi we wczesnym hadeiku, dowóz związków węgla pochodzenia pozaziemskiego mógł mieć wpływ na chemizm atmosfery i hydrosfery ziemskiej u zarania życia, dostarczając – jak się ocenia – nie mniej niż 10^7 – 10^9 kg różnych związków węgla rocznie, przez miliony lat. Trudną do oceny frakcję stanowiły drobiny pyłu międzygwiezdnego, również zawierającego węgiel (CHYBA i współaut. 1990, IRVINE 1998, FERRIS 2006, BERNSTEIN 2006, PASEK I LAURETTA 2008). Związki organiczne przynoszone na Ziemię z meteoroidami i kometami mogły ulec destrukcji i ewaporacji przy wyzwoleniu ogromnej energii w czasie zderzenia. Z drugiej strony, to samo źródło energii mogło przyczynić się do syntezy ważnych dla biogenezy związków organicznych (MCKAY i BORUCKI, 1997).

Doświadczenie MILLERA (1953) pokazało, jak łatwo mogą powstawać związki chemiczne uważane za niezbędne substraty do powstania życia; jak się miało okazać, był to sygnał zbyt optymistyczny, ale zainicjował wieloletni, trwający do dziś, program badawczy, polegający na rozwijaniu i umacnianiu teorii powstania życia nazywanej „teorią zupy pierwotnej”, „chłodnej zupy” lub „teorią heterotroficzną” (BADA 2004), wywodzącej się w prostej linii od hipotezy Oparina-Haldane’a. Stanley Miller, aż do śmierci w 2007 r, był sztandarowym przedstawicielem tej szkoły. Twardym rdzeniem tej teorii, otaczanym stopniowo wieńcem hipotez *ad hoc*, jest założenie, że do syntezy prekursorów chemicznych, a następnie biologicznych makromolekuł, doszło na powierzchni Ziemi, w atmosferze obojętnej lub lekko redukującej, oraz w oceanie, przy stosunkowo niskiej temperaturze i niewysokim ciśnieniu atmosferycznym. Zapas materii organicznej nagromadzony w długim czasie stanowił substrat zasilający pierwsze organizmy, które były heterotrofami (autotrofia miała pojawić się później). Prebiotyczne reakcje syntezy, wymagające dostarczenia wolnej ener-

gii, zasilane miały być z fizycznych źródeł zewnętrznych: promieniowania, wyładowań elektrycznych.

W prostych eksperymentach, w warunkach redukcyjnych, udało się wytworzyć większość aminokwasów obecnie wchodzących w skład białek. Kilka aminokwasów udało się też otrzymać w reakcjach pirolizy prostych węglowodorów z amoniakiem i siarkowodorem. Do tej pory nie dało się jednak uzyskać trzech podstawowych aminokwasów: lizyny, argininy i histydyny (MILLER 1992). W eksperymentach tego typu nie powstają cukry ani wielkocząsteczkowe kwasy tłuszczowe o nierozgałęzionych łańcuchach. Nie udaje się to również, jeżeli zamiast CH_4 używa się CO lub CO_2 , a zamiast NH_3 – NO_2 ; warunkiem powodzenia jest obecność wodoru cząsteczkowego (STRIBLING i MILLER 1987, MILLER 1992).

Biorąc pod uwagę nowsze ustalenia na temat składu wczesnej atmosfery, w 1983 r. SCHLEZINGER i MILLER powtórzyli eksperymenty sprzed 30 lat, używając mieszaniny gazów obojętnych (N_2 , CO_2 , para wodna) w zmodyfikowanym aparacie z wyładowaniami elektrycznymi jako źródłem energii. Dwadzieścia pięć lat później zespół badaczy z udziałem samego Millera (CLEAVES i współaut. 2008) dokonał ponownego eksperymentalnego sprawdzenia możliwości prebiotycznej syntezy organicznej w atmosferze i oceanie wczesnej Ziemi, uwzględniając najnowsze poglądy na możliwy lekko redukujący skład prebiotycznej atmosfery i stosując metody analityczne, jakie obecnie są do dyspozycji. W międzyczasie japoński zespół (również z udziałem Millera) sprawdził, jak mogła przebiegać synteza prebiotyczna w mieszaninie tlenu węgla (CO) i azotu, jeżeli źródłem energii było promieniowanie kosmiczne, symulowane tu przez strumień protonów z akceleratora (MIYAKAWA i współaut. 2002).

Wyniki są dość jednoznaczne: w atmosferze zupełnie obojętnej, bez wodoru, metanu i amoniaku, synteza w praktyce nie zachodzi – uzyskiwane stężenia są śladowe, a jedynym powstającym aminokwasem jest glicyna. W doświadczeniu z protonami uzyskano wprawdzie rozmaitość związków organicznych jednak w bardzo niskich stężeniach, stabilnych tylko w niskich temperaturach. Sytuacja zmienia się przy buforowaniu środowiska, by zapobiec zakwaszeniu oraz w obecności inhibitorów utleniania, np. Fe^{2+} . Uzyskuje się wtedy znaczące ilości aminokwasów i innych związków, zwłaszcza w warunkach atmosferycznych.

ry lekko redukującej, z dodatkiem CH_4 i/lub NH_3 (CLEAVES i współaut. 2008).

MILLER (1953) wyjaśniając przebieg reakcji w swoim eksperymencie zaproponował, iż prekursorem glicyny był formaldehyd (HCHO), jak w reakcji Streckera, która polega na kondensacji aldehydów lub ketonów z aminami i aminokwasami w obecności cyjanków. Ten sam związek był brany pod uwagę jako ważny etap w syntezie kwasów nukleinowych, ponieważ mógł stanowić substrat dla reakcji, w których powstają cukry. Na wczesnej Ziemi źródłem formaldehydu mogła być redukcja CO_2 wodorem pochodzącym z fotodysocjacji wody lub innych reakcji fotochemicznych z udziałem CH_4 i CO . Formaldehyd mógł też powstawać w środowiskach geotermalnych (FERRIS 1994). Jednakże w warunkach wczesnej Ziemi tempo powstawania formaldehydu i tempo jego dekompozycji równoważą się przy bardzo niskich stężeniach, nie pozwalających na zapoczątkowanie reakcji, których produktem mogłyby być cukry albo aminokwasy (CLAVES II 2008). Reakcje takie musiałyby więc poprzedzać koncentracja aldehydu w jakichś szczególnych procesach, np. adsorpcji na minerałach. Innym mechanizmem wzrostu koncentracji mogłoby być wymrażanie eutektyczne⁴. Czy tak było i czy formaldehyd w ogóle mógł odegrać rolę jako substrat w syntezie cukrów, niezbędnych do powstania nukleotydów – nie wiadomo (CLAVES II 2008).

Drugim ważnym substratem prebiotycznym, zdaniem Millera, miał być cyjanowodór (HCN), potrzebny również w reakcji Streckera. Co więcej, jak wykazali ÓRO i KIMBALL (1961) adenina może powstawać w warunkach abiotycznych w drodze oligomeryzacji HCN .

Inne zasady purynowe i pirymidynowe również udało się zsyntetyzować w warunkach, które zdaniem autorów publikacji odpowiadają warunkom prebiotycznym (FERRIS i współaut. 1968, FERRIS 2006). ORGEL (2000, 2004), który sam prowadził takie badania, z rezerwą odnosi się do wielu laboratoryjnych syntez „prebiotycznych”, bowiem trudno orzec, które z nich są „bardziej prebiotyczne niż inne” i jak warunki eksperymentu mają się do warunków środowiska sprzed czterech miliardów lat.

Jeden z najpoważniejszych problemów polega na tym, że stężenia reaktantów w at-

mosferze i oceanie pierwotnym według rozmaitych ocen były o rzędy wielkości niższe niż te, które stosuje się w warunkach laboratoryjnych (DE DUVE 1995). Powstaje zatem pytanie o skalę przestrzeni, w jakiej miało powstać życie. Jeżeli nawet miałby to być proces globalny, to na pewno ograniczony do lokalnych centrów, gdzie następowałoby skupienie substratów w większych stężeniach. Ten sam problem dotyczy dostępności związków fosforu: gdyby cały dostępny fosfor był równomiernie rozpuszczony w oceanie, to mikromolowe stężenie nigdzie nie pozwalałoby na wydajne reakcje fosforylacji (SCHWARTZ 2006).

BADA i współaut. (1994) proponują hipotezę „zimnej zupy”: klimat Ziemi w hadeiku był chłodny, ocean zamarzał, więc roztwory substratów mogły się lokalnie zagęszczać. Innym argumentem na rzecz tezy o niskiej temperaturze zupy pierwotnej jest nietrwałość wielu złożonych związków organicznych w temperaturach powyżej 25–35°C (MILLER 1992). Niska temperatura sprzyja stabilności produktów, ale spowalnia reakcje, dlatego znacznie trudno naśladować w laboratorium takie warunki. Ale i tego próbowano. Najdłuższy eksperyment wykonany w grupie Millera polegał na zamknięciu reagentów (NH_4CN) w zamrażarce (–78°C), na 27 lat (LEVY i współaut. 2000); w rezultacie otrzymano m.in. zasady purynowe i pirymidynowe. Wykonywano również doświadczenia mniej spektakularne, otrzymując po długiej ekspozycji w niskich temperaturach m.in. karboksy-, hydroksy- i aminokwasy (BERNSTEIN 2006). Wyniki te można również odnieść do warunków pozaziemskich, np. do księżycy Jowisza – Europy, posiadającego skutylodem, ale prawdopodobnie w głębi ciekły ocean (LEVY i współaut. 2000). Również w warunkach niskiej temperatury (cykliczne zmiany od –7 do –27°C, przez jeden rok) udało się doprowadzić do polimeryzacji nukleotydów, uzyskując łańcuch z 400 monomerów (TRINKS i współaut. 2005).

W asortymencie substratów dla ewolucji prebiotycznej brak odpowiednich cukrów (rybozy, deoksyrybozy). Reakcja Butlerowa, proponowana jako możliwe źródło tych cukrów nie dość, że mało wydajna w warunkach chłodniej i rozcieńczonej zupy pierwotnej, to nieodmiennie jako produktu dostarcza racematu, czyli mieszaniny enantiomerów L i

⁴Poprzez chłodzenie można wydzielać z roztworu poszczególne fazy zawartych w nim substancji.

D. To samo dotyczy aminokwasów, które powstają w obfitości w różnych środowiskach, ale zawsze jako mieszanina enantiomerów L i D. Tymczasem w biomolekułach występują wyłącznie czyste odmiany chiralne (L-aminokwasy w białkach i D-cukry w kwasach nukleinowych). Zagadnienie to frapowało wielu badaczy, zaproponowano szereg wyjaśnień, w jaki sposób doszło do utrwalenia się homochiralności u organizmów (zob. n.p. NOYES i współaut. 1977, BADA i MILLER 1987, BAILEY 2001, HAZEN i SCHOLL 2003, BRESLOW i CHENG 2009, BADA 2009), nie wiadomo nawet czy była to już cecha mieszaniny prebiotycznych substratów, czy została nabyta dopiero w trakcie wczesnej ewolucji (BADA i MILLER 1987). Debata trwa (JORTNER 2006), ale być może problem sprowadza się do przypadkowego odchylenia od równowagi enantiomerów, utrwalonego następnie przez dobór, gdyż homochiralność umożliwia wydajną polimeryzację.

Teoria alternatywna w stosunku do „zupy pierwotnej” powstała dzięki nieoczekiwanemu odkryciu: w 1977 r. i 1979 r., w czasie nurkowań batyskafu Alvin, na głębokościach ok. 2000 m, natrafiono na głębokowe źródła hydrotermalne, które okazały się oazami życia (CORLISS i współaut. 1979, HEKINIAN i współaut. 1984, BAROSS i HOFFMAN 1985). Ciepłote wydzielają przegrzaną wodę (temperatura dochodzi do 400°C, ale woda nie wrze wskutek wysokiego ciśnienia na tej głębokości), nasyconą związkami mineralnymi i gazami; środowisko jest silnie kwaśne (pH około 2,8); oprócz wody wydzielają się metan i siarkowodor, z wody wytrącają się siarczki metali (żelaza, niklu i in.) tworząc kilkumetrowe, czarne, „dymiące kominy” (ang. black smokers) – jest to więc środowisko silnie redukujące. Powstający gradient redoks pomiędzy strumieniem wypływającym ze źródła a otaczającą chłodną wodą wykorzystywany jest przez bakterie siarkowe. Biomasa wytwarzana w tej chemo-syntezie jest podstawą utrzymania całych chemoautotroficznych ekosystemów, złożonych z licznych bezkręgowców w dużych zagęszczeniach. Ten typ źródeł hydrotermalnych okazał się bardzo rozpowszechniony w miejscach, gdzie procesy tektoniczne (rozszerzanie się dna oceanu) doprowadzają do kontaktu magmy z wodą morską.

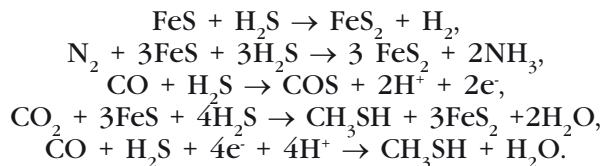
W grudniu 2000 r. odkryto inny rodzaj głębokich gorących źródeł, których przykładem jest „Zagubione Miasto” (ang. Lost City) na Atlantyku (FRÜH-GREEN i współaut.

2003, KELLEY i współaut. 2005). Źródła te różnią się znacznie od „czarnych kominów”: mają niższą temperaturę (40 do 90 C), silnie zasadowy odczyn (pH 9-10), obficie wydzielają metan, wodór cząsteczkowy i węglowodory, natomiast nie ma tam wiele ditlenku węgla, siarkowodoru ani siarczków metali. Z wytrącającego się węglanu wapnia powstają tam białe jak alabaster kominy o wysokości 30-60 m. Dane izotopowe świadczą, iż „Zagubione Miasto” funkcjonuje na swoim miejscu nie mniej niż od 30 000 lat, co setki razy przewyższa lokalną żywotność „czarnych kominów”. Stwierdzono, iż w warunkach zasadowych źródeł hydrotermalnych dochodzi do abiotycznej produkcji węglowodorów (PROSKUROWSKI i współaut. 2008). Podstawą ekosystemów rozwijających się przy źródłach tego typu są metanotroficzne Archea i inne mikroorganizmy, występują też liczne bezkręgowce, których różnorodność nie ustępuje zespołom z wulkanicznych czarnych kominów, ale biomasa jest niższa.

Oba te odkrycia natychmiast zwróciły uwagę badaczy pochodzenia życia na Ziemi na środowiska, gdzie mogły zachodzić najważniejsze procesy biogenezy. Warunki do powstawania takich źródeł istniały na Ziemi od czasu powstania oceanów i występował dryf kontynentów (MARTIN i współaut. 2008). Występuje tam obfitość substratów do syntez organicznych i potencjał redoks, dostarczający wolnej energii. Środowiska hydrotermalne odznaczają się również ostrym gradientem przestrzennym ważnych parametrów, przede wszystkim temperatury, co sprzyja optymalizacji przebiegu reakcji i stabilizacji produktów (BERNSTEIN 2006). W następstwie tych odkryć powstał szereg hipotez powstania życia na Ziemi, dotyczących zarówno fazy prebiotycznej, jak wczesnobiologicznej, tworzących propozycję alternatywną w stosunku do teorii zupy pierwotnej.

Podjęcie to reprezentowane jest przez szereg grup badawczych, z których każda ma nieco inne założenia i program. Najbardziej prominentnym przedstawicielem, pierwszym, który zaproponował zupełnie oryginalną i rozbudowaną teorię, jest Günther Wächtershäuser. „Hipoteza chemo-autotroficznego pochodzenia życia w świecie żelaza i siarki”, jak nazwał ją sam autor (WÄCHTERSCHÄUSER 1990, 2006, 2007), a która bywa nazywana również „teorią gorącej pizzy”, zakłada, iż podstawą dla rozwoju życia były reakcje redoks, dostarczające wolnej energii i elektronów do syntezy związków organicznych przez reduk-

cję CO i CO₂. Wächtershäuser przyjmuje, że źródłem potencjału redoks były podwodne zjawiska wulkaniczne, gdzie występuje siarkowodór i siarczek żelaza, a także tlenek i ditlenek węgla oraz azot. Związki te mogą reagować, dostarczając zredukowanych substratów, które umożliwiają dalsze przemiany, na przykład:



W dalszej kolejności powstawać mogą rozmaite związki organiczne, takie jak kwas tiooctowy, jabłczan i α -aminokwasy. Szczególną rolę, według Wächtershäusera, ma tu do odegrania piryt (FeS₂), nie tylko jako stabilny produkt reakcji redoks, ale także jako minerał o ujemnie naładowanej powierzchni, na której zatem mogą się koncentrować dodatkowo naładowane cząstki. W ten sposób na powierzchni pirytu mogły być katalizowane, a także zasilane w energię i elektrony, reakcje kondensacji i polimeryzacji, dzięki którym powstają makromolekuły biologiczne. Środowisko wulkaniczne może również dostarczyć aktywnych związków fosforu. Wächtershäuser przewiduje, iż na powierzchni pirytu mógł samoczynnie ukonstytuować się odwrócony (redukcyjny) cykl kwasu cytrynowego, o sumarycznym wzorze:



Jest to radykalna wersja ogólnikowego postulatu, o który od dawna toczą się spory, że metabolizm poprzedzał dziedziczenie. W reakcjach tych obok żelaza funkcje katalizatora i substratu redoks mogą również pełnić związki niklu, także występujące w hydrotermalnym środowisku. Wiele z przewidywanych przez Wächtershäusera procesów znalazło potwierdzenie w eksperymentach laboratoryjnych, stwierdzono też powstawanie wiązań amino-peptydowych i potwierdzono możliwość redukcji związków azotu do amoniaku (patrz WÄCHTERSCHÄUSER 2006, 2007). Lista prebiotycznych związków organicznych, których z dużą wydajnością mogą dostarczać źródła hydrotermalne, jak świadczą o tym laboratoryjne symulacje, jest już dość długa (patrz HOLM i ANDERSSON 2005, BERNSTEIN 2006, FERRIS 2006). Są to między innymi lipidy i ich pochodne, aminokwasy i ich oligomery, kwasy karboksylowe, alkohole i ketony, oligomery nukleotydów i jabłczan,

co jest ważne ze względu na postulowane znacznie abiotycznej realizacji odwróconego cyklu kwasu cytrynowego. LAROWE i REGNIER (2008) szczegółowo zanalizowali możliwość syntezy pięciu podstawowych zasad azotowych, a także rybozy i deoksyrybozy z formaldehydu i cyjanowodoru w warunkach hydrotermalnych. Posługiwali się wynikami eksperymentów laboratoryjnych oraz danymi o warunkach fizycznych i chemicznych środowiska ze współczesnych źródeł hydrotermalnych. Wnioskują, że istotnie cieplice głębinowe mogły dostarczać substratów organicznych w istotnych stężeniach, wszakże jedynie źródła o stosunkowo niskiej temperaturze (nie przekraczającej 200°C, jak w „Lost City”, albo marginalne obszary źródeł tak gorących jak dzisiejsze „black smokers”). Znaczenie tych środowisk mogło być jeszcze większe, jeżeli – jak się przypuszcza – stężenia CO i H₂ w ujściach hydrotermalnych były w hadeiku wyższe niż obecnie.

Jednak zarówno reakcje redukcji ditlenku węgla na pirycie, jak i spontaniczne uorganizowanie się zamkniętego odwróconego cyklu kwasu cytrynowego nadal pozostają tylko na papierze (ORGEL 2000), a nawet, jak stwierdził ORGEL (2008) w swojej ostatniej publikacji, wydanej już *post mortem*, nie ma żadnych przesłanek, aby zakładać, że takie wydarzenie mogłoby zajść, podobnie jak samoorganizacja jakiegokolwiek innego autokatalitycznego cyklu biogeochemicznego.

Wächtershäuser postuluje jednak, że na bazie takiego trwałego zasilania energetycznego nie tylko mogą powstawać coraz bardziej złożone cząstki organiczne, ale nawet twory, które nazwał „pionierskimi organizmami”, powstałe w kolejnych etapach: wytworzenie związków amfifilowych („lipofilizacja”), z których powstałyby błoniaste struktury i pęcherzykowate komórki („celluryzacja”), rolę nieorganicznych ligandów w reakcjach stopniowo miałyby przejąć białka, które w końcu kontrolowałyby całość metabolizmu („enzymatyzacja”; WÄCHTERSCHÄUSER 2006, 2007).

Wächtershäuser jest outsiderem, co nie pozostaje bez wpływu na akceptację jego poglądów. Każdy, kto o nim pisze, podkreśla, że Wächtershäuser ma co prawda doktorat z chemii, ale pracuje jako rzecznik patentowy – jedni czynią w ten sposób aluzję do Einsteina, który też tak zaczynał (MAYNARD SMITH i SZATHMÁRY 1995), inni dają do zrozumienia, że to dyletant. Nie mając zaplecza instytucjonalnego, Wächtershäuser cieszył się poparciem wybitnej osobistości w

świecie nauki, samego Karla Poppera, który wprowadził dwie najważniejsze jego publikacje na łamy prestiżowego *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* (WÄCHTERSÄUSER 1988, 1990), a nawet wziął jego stronę w krytycznej debacie na łamach *Nature* (POPPER 1990). Choć Wächtershäuser zakładał postępowanie zgodne z ortodoksyjną popperowską metodologią, z naciskiem na formułowanie i testowanie falsyfikowalnych hipotez (WÄCHTERSÄUSER 1990, 1997), to jednak w miarę jak się jego teoria rozwijała i wzbogacała, przekształcała się w coraz bardziej fantastyczny scenariusz, którego szczegóły umykają empirycznej weryfikacji. Propozycje Wächtershäusera spotykają się więc z ostrą krytyką, a adwersarze zauważają błędy teoretyczne w rozważaniach chemicznych, a także nierealistyczne warunki, a nawet niewłaściwą interpretację przeprowadzonych doświadczeń (DE DUVE i MILLER 1991; KEEFE i współaut. 1995; PERETO 2005; BADA i współaut. 2007; ORGEL 2000, 2008). Mimo tej krytyki, Wächtershäuser wciąż inspirował badaczy, bowiem jeżeli idzie o szereg prebiotycznych syntez o kluczowym znaczeniu, dla jego propozycji umiejscowienia ich w warunkach hydrotermalnych trudno znaleźć lepszą alternatywę. Zwolennicy teorii „zimnej zupy” dopuszczają więc *ad hoc* hipotezę, iż część prebiotycznych procesów chemicznych mogła się odbywać jednak w środowiskach związanych z wulkanizmem podmorskim lub lądowym (BADA 2004).

W heterotroficznej teorii „zimnej zupy pierwotnej” zakłada się, że wolnej energii początkowo dostarczać miały źródła natury fizycznej – wyładowania elektryczne czy promieniowanie słoneczne, zaś w dalszych procesach, już biochemicznych i molekularnych, aż do wyewoluowania fotosyntezy, miałyby to być energia chemiczna np. fermentacji nagromadzonych zapasów substancji organicznej (LAZCANO i MILLER 1994), jednak zagadnienie metabolizmu wczesnych praorganizmów na ogół nie jest szerzej analizowane. Zupełnie wyjątkowo zwolennicy tej teorii przyjmują bioenergetyczną perspektywę (DE DUVE 1995, DEAMER 1997), a rozważając możliwe scenariusze lub eksperymentując w laboratorium zwykle biorą „z półki” gotowe substraty wysokoenergetyczne. Natomiast autotroficzna koncepcja Wächtershäusera zakłada, iż w procesie biogenezy od samego początku wykorzystany był strumień energii uwalnianej przy reakcjach redoks substratów mineralnych (pirytu), do biosyntezy zwią-

ków organicznych z dwutlenku węgla (FORTERRE i GRIBALDO 2007).

Modyfikacją chemoautotroficznej hipotezy Wächtershäusera jest propozycja Russela i współpracowników (RUSSEL i współaut. 1989, RUSSEL i HALL 2002, MARTIN i RUSSEL 2003, 2007). Również ci badacze plasują początki życia w głębokomorskich źródłach hydrotermalnych, ale innego rodzaju. Zasadnicza różnica polega na tym, iż o ile Wächtershäuser sugeruje, iż redukcja CO_2 przebiega w odwróconym cyklu kwasu cytrynowego, a reakcje odbywają się na dwuwymiarowej płaszczyźnie powierzchni minerału, to w hipotezie Russela i współpracowników miejscem reakcji są trójwymiarowe drobiny pirytu, takie, jakie tworzą się w osadach źródeł hydrotermalnych (RUSSEL i MARTIN 2004). Ma to istotne znaczenie, gdyż w dwuwymiarowym świecie Wächtershäusera nie można sobie wyobrazić zintegrowanych obiektów, oddzielonych od środowiska i od siebie nawzajem, zaś trójwymiarowe struktury Russela i Martina doskonale się do tego nadają. Posługując się modelem teoretycznym autorzy ci przewidują, iż w „hydrotermalnym reaktorze” mógł powstawać acetylo-koenzym A, cząsteczka o fundamentalnym znaczeniu dla cyklu biochemicznego, który realizuje redukcję CO_2 – jak u dzisiejszych mikroorganizmów cykl Wooda-Ljungdahla (inaczej: redukcyjny szlak acetylo-CoA).

Obie główne teorie przewidują abiotyczną syntezę lipidów, odpowiednio w warunkach zupy pierwotnej (jak w eksperymentach Millera) i w środowisku hydrotermalnym, gdzie zidentyfikowano szereg możliwych dróg, prowadzących do powstania lipidów i fosfolipidów. MCCOLLOM i współaut. (1999) oraz RUSHDI i SIMONETT (2001) wykazali możliwość syntezy lipidów z CO i H_2 w procesie zbliżonym do reakcji Fischera-Tropscha. Według WÄCHTERSÄUSERA (2003) pierwotna produkcja lipidów mogła się zacząć od kondensacji tioestrów (ich powstawanie w hydrotermach wykazali HUBER i WÄCHTERSÄUSER 1997). Lipidy i inne związki amfifilowe wykrywano też w dużej ilości w meteoroidach.

Wysoka temperatura i środowisko chemiczne nieco podobne do źródeł hydrotermalnych występuje również w wulkanicznych źródłach na powierzchni. DEAMER i współaut. (2006) sprawdzili, czy i jakie reakcje syntezy i polimeryzacji zachodziłyby, gdyby w warunkach fizycznych prebiotycznych gorących źródeł na lądach były obecne odpowiednie związki organiczne. W tym celu podali sub-

straty: cztery aminokwasy, cztery zasady azotowe, fosforan i kwasy tłuszczowe oraz glicerol wprost do gorących, kwaśnych źródeł wulkanicznych na Kamczatce i w Kalifornii. W odstępach czasowych pobierali do analizy próbki wody i osadu, zawierającego naturalne minerały ilaste. Okazało się, że w warunkach takich źródeł struktury lipidowe nie powstają, dodane substraty wprawdzie adsorbowały na powierzchni minerałów ilastych, ale nie doprowadziło to do żadnych syntez lub polimeryzacji. Daje to pewien wgląd w to, jakie warunki zapewne nie sprzyjały powstawaniu życia, co ważniejsze jednak, pokazuje różnicę między jakimkolwiek układem rzeczywistym, a sztuczną sytuacją laboratoryjną.

Zwolennicy alternatywnych teorii ewolucji prebiotycznej: heterotroficznej i autotroficznej, spierają się zaciekle (BADA i współaut. 2007, WÄCHTERSCHÄUSER i HUBER 2007), ale szereg trudności niewątpliwie łączy oba stanowiska. Po pierwsze, żadne z nich nie reprezentuje teorii *sensu stricto*, chociaż tak są nazywane; są to raczej grupy hipotez, stanowiących wyraziste programy badawcze. Oba usiłują dać odpowiedź na te same zasadnicze pytania i oba dają odpowiedzi częściowe, a czasem nieprzekonujące. Oba obozy ciągną swoje odrębne scenariusze do podobnego momentu: powstania struktur, które mogłyby zacząć ewoluować w drodze doboru, i ostatecznie osiągnąć poziom funkcjonalnej jednostki, której nie zawahalibyśmy się nazwać żywym organizmem. Do tego miejsca królowali chemicy, teraz przejmują inicjatywę biolodzy molekularni ze swoim programem „świata RNA”, ale, jak się wydaje, pomiędzy tymi programami istnieje nieciągłość, z którą ani jedni, ani drudzy nie potrafili się uporać.

OD CHEMII ORGANICZNEJ DO BIOCHEMII

Dociekaniom o pochodzeniu życia od początku towarzyszy dylemat: które z funkcjonalnych biomolekuł jako pierwsze powstały spontanicznie, by następnie umożliwić syntezę pozostałych. Od początku też rozważane są dwie główne opcje: „najpierw metabolizm” (czyli: białka), albo „najpierw replikacja” – czyli kwasy nukleinowe. Dylemat „metabolizm czy replikacja” zaostrza się, kiedy przechodzimy na poziom wielkich molekuł. Każda z tych opcji wymaga, aby w środowisku były już potrzebne prekursorzy: polipeptydy dla świata białek, nukleotydy i ich oligomery w przypadku świata kwasów nukleinowych, albo też jedne i drugie. Tymczasem przejście od prostych związków organicznych, któ-

rych, zależnie od przyjętej teorii, dostarczyć miały procesy abiotyczne w chłodnej zupie pierwotnej lub w gorących źródłach hydrotermalnych, nie jest łatwe. Reakcje prowadzące do powstania polimerów nie przebiegają spontanicznie w środowisku wodnym. Do ich wydajnego przeprowadzenia potrzebne są odpowiednie stężenia, katalizatory i wolna energia. Nawet zwolennicy teorii zupy pierwotnej przyznają, że takie środowisko nie zapewnia odpowiednich warunków.

Jedną z najwcześniejszych propozycji ominięcia tej trudności dotyczy udziału minerałów ilastych. Minerały takie jak illit czy montmorillonit występują pospolicie jako produkt wietrzenia skał magmowych i wulkanicznych. W warunkach laboratoryjnych wykazano, iż rozwinięta powierzchnia ich kryształów wydajnie katalizuje wiele reakcji organicznych (DEGENS 1989, FERRIS 2006). Pierwszym badaczem, który zwrócił uwagę na możliwą rolę minerałów ilastych w biogenezie był Nägeli jeszcze w XIX w. (WÄCHTERSCHÄUSER 2007), w sposób nowoczesny przedstawił tę koncepcję BERNAL (1951) i od tego czasu często była brana pod uwagę zarówno w teoretycznych koncepcjach powstawania życia, jak w eksperymentalnych próbach prowadzenia prebiotycznych syntez polimerów organicznych (patrz ORGEL 1998, 2004; WÄCHTERSCHÄUSER 2007). Rozwinięta powierzchnia drobnokryształiczna tych minerałów jest naładowana elektrycznie, dlatego mogą na niej adsorbować odpowiednio naładowane cząsteczki. Układając się obok siebie gęsto i w sposób uporządkowany łatwiej mogą ze sobą reagować. Jak dowodzą zarówno teoretyczne rozważania, jak liczne przeprowadzone eksperymenty, minerały ilaste skutecznie wspomagają procesy syntezy i polimeryzacji najważniejszych związków chemicznych ze wszystkich trzech szlaków: białkowego, nukleotydowego i lipidowego.

Polimeryzacja aminokwasów – polipeptydy

Łączenie się aminokwasów wiązaniami peptydowymi jest reakcją kondensacji, która nie przebiega spontanicznie w środowisku wodnym. U współczesnych organizmów proces ten jest katalizowany enzymatycznie. W warunkach prebiotycznych musiał istnieć inny mechanizm. Poszukując możliwej drogi, w latach 50. XX w. Sidney Fox prowadził eksperymenty polegające na ogrzewaniu (do około 160°C), suszeniu, a następnie ponownym zwilżaniu mieszaniny aminokwasów. W

efekcie otrzymywał polimery złożone z kilkunastu aminokwasów, które nazywał „protenoidami”, gdyż tylko niektóre wiązania były istotnie peptydowe. Proporcje aminokwasów wchodzących w skład tych cząsteczek były powtarzalne i odbiegały od losowości, co świadczy o istnieniu swoistego powinowactwa pomiędzy poszczególnymi aminokwasami do łączenia się w ten sposób. Związki te wykazywały też pewne zdolności katalityczne (NAKASHIMA i FOX 1980). Co ciekawsze, protenoidy umieszczone w środowisku wodnym tworzyły pęcherzykowate, zamknięte struktury, które Fox nazwał „mikrosferami” (FOX i HARADA 1958, 1960; FOX i współaut. 1974). Fox postulował, iż zaobserwowane zjawiska naśladują procesy prebiotyczne, a mikrosfery wręcz stanowią prekursorów komórek i trwał uparcie na tym stanowisku (FOX 1984, 1991, 1995), chociaż hipotezy te nie wytrzymały krytyki (patrz MILLER 1992, DE DUVE 1995, DEAMER 1997).

Próby abiotycznej syntezy polipeptydów, z wykorzystaniem różnych wysokoenergetycznych związków (cyjanamid, ATP i fosforan, imidazol), których obecność w prebiotycznym środowisku jest wątpliwa, prowadzi do powstania wiązań peptydowych, ale wydajność reakcji jest bardzo niska (MILLER 1992). Te wyniki mogą być argumentem dla tezy, że polimeryzacja aminokwasów w polipeptydy możliwa była dopiero po tym, jak ukształtował się system replikacji i translacji RNA. Jednak według VAN DER GULICKA i współaut. (2009) krótkołańcuchowe oligopeptydy obecne były przed lub równocześnie z nastaniem świata RNA i mogły powstawać poprzez kondensację aminokwasów katalizowaną przez same oligopeptydy oraz w obecności soli. RODE i współaut. (1999) eksperymentalnie uzyskali polimeryzację dipeptydów i aminokwasów używając jako katalizatora montmorillonitu. Ostatnio FENG i współaut. (2008) oraz LEMKE i współaut. (2009) donieśli o pozytywnych wynikach eksperymentów z produkcją aminokwasów i polipeptydów w warunkach hydrotermalnych.

Polimeryzacja nukleotydów – świat RNA

Centralną hipotezą większości teorii o pochodzeniu i wczesnej ewolucji życia jest obecnie „świat RNA” – autokatalityczny system zdolny do samopowielania oraz ewolucji, obywający się bez białek i DNA (GESTELAND i współaut. 1999). Pomysł powstał zanim były ku temu jakiegokolwiek przesłanki empiryczne, propozycję zgłosili (bez proponowania chwy-

tliwej nazwy) już w latach 60. XX w. WOESE (1967), CRICK (1968) i ORGEL (1968). Skłonił ich do tego dylemat „jaja i kury”: niemożność wyjaśnienia, w jaki sposób powstał zaawansowany tandem białek i DNA. Tymczasem budowa cząsteczki RNA pozwalała przewidzieć jej dwoiste właściwości: dzięki linearnej sekwencji nukleotydów nadaje się do kodowania informacji, więc może stanowić podstawę systemu replikacji, a równocześnie jej pojedyncza nić może przyjmować strukturę przestrzenną (trzeciorzędową), dzięki czemu może działać jak aktywny katalizator reakcji. Innymi słowy, nić RNA stanowi genotyp i fenotyp równocześnie. A zatem RNA może funkcjonować i podlegać doborowi naturalnemu, jak kompletny organizm. Doświadczalne potwierdzenie, że RNA ma dokładnie takie własności nastąpiło dopiero w latach 80., gdy odkryto rybozymy (CECH i BASS 1986, GUERIER-TAKADA i współaut. 1983), za co Thomas Cech i Sidney Altman otrzymali nagrodę Nobla.

Głównym elementem tej hipotezy jest postulowana zdolność RNA do pełnienia roli współczesnej polimerazy RNA, tj. enzymu dokonującego replikacji; jak dotąd badacze nie specjalnie interesowały inne możliwe enzymatyczne funkcje RNA, np. związane z metabolizmem, dzięki którym świat RNA mógłby być samowystarczalny (ORGEL 2004). Rybozymy działające u współczesnych organizmów (patrz ADAMALA i PIKULA 2004) takich funkcji nie pełnią, ale wykazano ponad wszelką wątpliwość, że rybozymem jest rybosom, a powstawanie wiązań peptydowych między aminokwasami tworzonych białek katalizowane jest właśnie przez RNA, bez udziału enzymów białkowych (STEITZ i MOORE 2003). Odkrycie to jest uważane za najwyraźniejszy ślad po istniejącym kiedyś świecie RNA, ale dotyczy ono syntezy białek, a nie samoreplikacji RNA (ORGEL 2004). Obecnie udaje się już w laboratorium wytworzyć rybozymy zdolne do tworzenia komplementarnych nici na matrycy RNA, chociaż są to polimery o długości zaledwie kilkunastu nukleotydów.

Zasadniczy przełom i zarazem silne wsparcie dla hipotezy świata RNA stanowią opublikowane ostatnio wyniki eksperymentu, w którym osiągnięto trwałą, przyspieszającą wykładniczo samoreplikację enzymu RNA, przy czym układ eksperymentalny osiągnął swoją sprawność przez spontaniczną ewolucję w drodze doboru (LINCOLN i JOYCE 2009). Autorzy przerobili rybozym „R3C” w taki sposób, by uzyskać układ dwóch cząsteczek enzymu

RNA wzajemnie katalizujących swoją replikację. Następnie sporządzili populacje różnych odmian tych rybozymów i pozwolili im konkurować o tę samą pulę czterech prostych substratów. W efekcie doszło do ewolucji w drodze doboru i do zdominowania układu przez odmiany najszybciej przerabiające substrat na swoje kopie; ich liczba wzrastała wykładniczo, dopóki starczało substratów.

Wydaje się, że dla hipotezy „świata RNA” nie ma alternatywy – trudno sobie wyobrazić, by od mieszaniny związków organicznych do ewoluujących organizmów życie mogło dojść pomijając ten etap. Jednak nie ma obecnie klarownego scenariusza, potwierdzonego eksperymentalnie, w jaki sposób taki świat mógł powstać. Chociaż stosunkowo łatwo, już na etapie „zupy pierwotnej”, powstawać mogą wszystkie potrzebne zasady azotowe, to już synteza rybozy, a potem połączenie jej z zasadami, czyli prebiotyczna synteza nukleozydów i ich fosforylacja do nukleotydów stwarza kolosalne trudności (ZUBAY i MUY 2001). Jeszcze w 2004 r., w kompetentnym przeglądzie, ORGEL przyznawał, że nie wiadomo, jak wyjść z tego impasu. Szczególnie synteza nukleotydów pirymidynowych wydawała się niemożliwa.

Przełomowym osiągnięciem było niedawne zsyntetyzowanie aktywnego (a więc zdolnego do polimeryzacji) rybonukleotydu pirymidynowego w warunkach imitujących prebiotyczne przez grupę J. D. Sutherlanda (POWNER i współaut. 2009). Sukces polegał na tym, że zamiast w stereotypowy sposób użyć jako substratów gotowej rybozy i zasady pirymidynowej (na później pozostawiając fosforylację), badacze z Manchesteru połączyli prostsze związki, które mogły występować w warunkach prebiotycznych: cyjanamid, cyjanoacetylen, aldehyd glikolowy, aldehyd glicerynowy i nieorganiczny fosforan, od razu uzyskując aktywny nukleotyd, zawierający zarówno zasadę pirymidynową, jak i rybozę. Być może odkrycie to otworzy nowe możliwości i pozwoli teorię „świata RNA” usytuować w bardziej niż dotąd realistycznym kontekście. Najnowsza teoretyczna propozycja dotyczy możliwości abiotycznej syntezy nukleozydów i nukleotydów z amidu kwasu mrówkowego (formamidu), którego spontaniczne powstawanie w warunkach abiotycznych jest prawdopodobne (SALADINO i współaut. 2009).

Następny etap – polimeryzacja nukleotydów w nić RNA – okazuje się również bardzo trudna do pokonania, ponieważ reakcja

taka w środowisku wodnym też nie przebiega spontanicznie. Trzeba znaleźć specyficzne warunki, aby ten kluczowy proces mógł zachodzić bez udziału białkowych enzymów, a nawet, na początku, bez rybozimu.

Eksperymenty z katalizatorem w postaci jonów metali ciężkich, a także polimeryzacja na powierzchni minerałów ilastych dają w wyniku krótkołańcuchowe oligonukleotydy oraz łut nadziei, że idąc tą drogą uda się odnaleźć odpowiednie warunki, odpowiadające tym, jakie mogły w swoim czasie panować na Ziemi. Badania prowadzone w grupie J. P. Ferrisa i współpracowników wykazały, że polimeryzację ułatwia obecność montmorillonitu. Działa on jak swoisty katalizator, a tempo oligomeryzacji na powierzchni minerału o trzy rzędy wielkości przekracza tempo hydrolizy. Dzięki temu uzyskano nawet oligomery 70-nukleotydowe i to o uporządkowanej strukturze (liczba izomerów znacznie mniejsza, niż wynikałoby z losowego układania monomerów), a nawet o chiralności odbiegającej od rozkładu losowego (FERRIS 2006).

Katalityczny efekt w oligomeryzacji nukleotydów wykazywały również jony metali ciężkich, ale w takich próbach osiągnano krótsze molekuly, niż w doświadczeniach z minerałami ilastymi (patrz FERRIS 2006). Inną badaną drogą jest oligomeryzacja nukleotydów na matrycach RNA, jak dotąd uwieńczona miernym powodzeniem (ORGEL 2004). Skuteczność syntezy oligomerów często osiągnano stosując w miejsce monomerów RNA inne substraty (np. ich aktywowane pochodne). Co więcej, warunkiem powodzenia jest też zastosowanie czystych, homochiralnych substratów (L-enantiomery działają jak inhibitory), a przecież prebiotyczna synteza nukleotydów prowadzi do powstania racematu. Zatem nie wiadomo, czy substraty najlepiej sprawdzające się w eksperymentach mogły w ogóle występować w warunkach prebiotycznych (ORGEL 2004).

Jak dotąd, nie jest jasne (i nie jest to nawet przedmiotem głębszego zainteresowania badaczy), jak ten świat mógłby się utrzymać, tzn. w jaki sposób zaopatrywany był w substraty i wolną energię. W zasadzie zakłada się jego heterotroficzny charakter (BADA 2004), ale brak nawet prowizorycznych scenariuszy odnawiania substratów, choćby w drodze naturalnych procesów nieorganicznych.

Ważnym ograniczeniem „świata RNA” jest brak mechanizmów kontroli i korekty replikacji, jakimi dysponuje świat DNA i białek, z czym wiąże się niebezpieczeństwo

całkowite dezintegracji systemu wskutek kumulacji błędów (EIGEN I SCHUSTER 1979). Replikacja jakiejś sekwencji, np. nici RNA, odbywa się z określonym prawdopodobieństwem wystąpienia błędu przy kopiowaniu każdego fragmentu, zatem prawdopodobieństwo, że chociaż jedna kopia całości będzie identyczna z oryginałem jest odwrotnie proporcjonalne do długości tej sekwencji. Wiadomo jednak, że ryzyko błędu przy czysto mechanicznym samopowielaniu makrocząsteczek jest znacznie większe, niż w przypadku reakcji kontrolowanej enzymatycznie. Można określić próg wielkości genomu, po przekroczeniu którego, przy danym prawdopodobieństwie błędu kopiowania, genom nie będzie już stabilny. Wykazano doświadczalnie, że częstość błędów przy podstawianiu zasad azotowych do nici RNA bez udziału enzymów jest tak duża, że stabilna mogłaby być co najwyżej sekwencja 20 nukleotydów (MAYNARD SMITH i SZATHMÁRY 1995). Udział enzymów białkowych zwiększa tę krytyczną wielkość o 3 rzędy wielkości (10^3 – 10^4), ale dopiero użycie do replikacji podwójnej helisy DNA, dzięki której możliwe jest skontrolowanie wierności kopiowania przez porównanie z oryginałem i dokonanie napraw, podnosi próg stabilności genomu do rzędu 10^9 – 10^{10} zasad. Paradoxs prebiotycznej ewolucji polega więc na tym, że stabilna replikacja dużego genomu wymaga udziału białkowych enzymów, a białkowe enzymy mogą powstać tylko za sprawą odpowiednio dużego genomu. Powstaje zatem pytanie, w jaki sposób spontanicznie takie wydajne układy mogłyby powstać i się utrzymać?

Próbą rozwiązania tego dylematu był taki oto model „hipercyklu” (EIGEN I SCHUSTER 1979): populacje obiektów A, B, C i D mają tę własność, że tempo wzrostu B zależy od ilości A, tempo wzrostu C od ilości B, D od C, a tempo wzrostu A — od ilości D. W takiej sytuacji, jeżeli nawet obiekty te konkurują między sobą o zasoby, to wszystkie populacje rosną w tempie przyspieszonym, a cały system jest stabilny. Problem polega na tym, że jeżeli owe obiekty powielają się z błędami i podlegają doborowi naturalnemu, to u każdego preferowane będą cechy przyspieszające tempo wzrostu jego samego, a nie pozostałych partnerów, i cały system ulega destrukcji. Jednak gdyby takie hipercykle zamknięte były w odrębnych przedziałach (jak układy białek i kwasów nukleinowych w komórkach), wówczas mogłby nastąpić do-

bór między całymi hipercykłami. Hipercykle Eigena miały stanowić model ewoluującego układu RNA+białko, jednak nie udało się znaleźć realnej egzemplifikacji takiego cyklu (poza jednym przykładem, zaawansowanego biochemicznie cyklu u pewnego bakteriofaga), ani też w rozważaniach o początku życia wyjść poza czysto abstrakcyjne modele.

Trudności z odtworzeniem dróg syntezy wielkocząsteczkowych łańcuchów RNA, bez których koncepcja świata RNA nie może się obejść, daje asumpt do poszukiwania innych systemów chemicznych, zdolnych do samoreplikacji i ewolucji, które mogły łatwiej powstać spontanicznie i stworzyć warunki do syntezy RNA, a ten w końcu „przejąłby władzę”. Otwiera to drogę do bardzo śmiałych i nieraz fantastycznych spekulacji, ale także inspirację do badań empirycznych. Badania doświadczalne polegają na poszukiwaniu takich układów molekularnych, które miałyby podobne cechy do RNA, ale których spontaniczne powstawanie w warunkach prebiotycznych byłoby łatwiejsze. Znalaziono kilka klas takich związków. ESCHENMOSER (1999) ze współpracownikami badał rozmaite analogi kwasów nukleinowych, np. kwasu piranozylnukleinowego (p-RNA) i kwasu treozonukleinowego (TNA; SCHÖNING i współaut. 2000); ten ostatni nie tylko jest analogiem RNA o podobnych właściwościach, ale monomery, z których się składa, dają się znacznie łatwiej syntetyzować. Alternatywą RNA są również kwasy peptydonukleinowe (PNA) — syntetyczne poliamidy złożone z aminokwasów i zasad azotowych, połączonych wiązaniami peptydowymi, ale bez reszt fosforanowych; poliamidy te mogą tworzyć komplementarne podwójne helisy i trwałe hybrydy z kwasami nukleinowymi, na ich matrycy mogą tworzyć się komplementarne łańcuchy z monomerów (WITTUNG i współaut. 1994). Układ chemiczny przejawiający właściwości podobne do DNA można też zbudować w formie polipeptydu złożonego z zasad azotowych i aminokwasów o różnej chiralności (L i D) ułożonych naprzemian (ang. Alanyl peptide Nucleic Acid, ANA). Takie łańcuchy łączą się w komplementarne pary i tworzą stabilne podwójne helisy (DIEDERICHSEN 1996). Jest mało prawdopodobne, by którykolwiek z tych systemów rzeczywiście poprzedzał świat RNA, ale fakt, że istnieją rozmaite molekuly posiadające podobne cechy jak RNA i DNA, być może otwiera drogi do dalszych poszukiwań, tyle że zupełnie po omacku, bo nie ma żadnego materialnego śladu po tym

świecie, ani żadnego tropu, który wskazałby właściwy kierunek.

Można w ogóle odejść od analogów kwasów nukleinowych i wyobrazić sobie system, w którym nie występowałyby żadne nukleotydy zawierające zasady azotowe, albo w ogóle inną materialną domenę. Taką próbą ominięcia trudności z polimeryzacją nukleotydów przez wyjście poza chemię organiczną była hipoteza Grahama CAIRNS-SMITHA (1982), który szczególne znaczenie przypisał minerałom ilastym: nie poprzestając na ich katalitycznym wpływie na przebieg reakcji prebiotycznych, krystaliczną strukturę tych minerałów uznał za nośnik informacji genetycznej, który mógł poprzedzić molekuly organiczne. Kryształy minerałów ilastych rosną, powielając swoje struktury na wzorcowej matrycy istniejących minerałów, kopiując również defekty sieci krystalicznej („mutacje”). Takie struktury mogą kodować informacje. Jeżeli na powierzchni kryształów adsorbowałyby cząsteczki związków organicznych (np. aminokwasy lub nukleotydy), układałyby się zgodnie z wzorcem, „odczytując” w ten sposób informację i tworząc wokół mineralnego „genu” analog fenotypu. To wystarczyło, zdaniem Cairns-Smitha, by zainicjowana została ewolucja w drodze doboru. W jej trakcie mineralny układ replikacji i dziedziczenia zostałby zastąpiony układem organicznym (Cairns-Smith używa tu metafory „przejęcia władzy” nad fenotypem), przy czym mógł to być RNA, którego prekursorowe molekuly adsorbowały na powierzchni minerału. O ile zjawisko adsorpcji nukleotydów na powierzchni minerałów ilastych, w obecności jonów metali ciężkich, zostało wielokrotnie eksperymentalnie potwierdzone (patrz MONNARD 2005, MIYAKAWA i współaut. 2006), to sam model mineralnego genu i prebiotycznej ewolucji nigdy nie został wsparty jakimikolwiek eksperymentami, ani nawet bardziej konkretnymi modelami i nie jest już brany dosłownie. Mimo to, w swoim czasie hipoteza Cairns-Smitha wywarła wielkie wrażenie na wielu autorach, m.in. na Richardzie Dawkinsie, który dał upust swojej fascynacji szeroko opisując tę koncepcję w książce „Ślepy zegarmistrz” (DAWKINS 1986).

Ostatnio szereg autorów zakwestionowało monopol „świata RNA” i wróciło do stanowiska „najpierw metabolizm”, sugerując, że synteza polipeptydów w warunkach prebiotycznych była bardziej prawdopodobna i dostarczała trwalszych produktów, niż synteza nukleotydów — prekursorów RNA (FITZ

i współaut. 2007, GRIFFITH 2009, IKEHARA 2009). Już wcześniej DE DUVE (1995) postawił tezę, iż jednym z etapów prebiotycznej ewolucji był „świat tioestrów”. Potwierdzono eksperymentalnie, iż w warunkach prebiotycznych mogą się tworzyć tioestry aminokwasów, które są aktywnymi prekursorami polipeptydów (WEBER 2005). Według hipotezy De Duve’a tioestry mogły podtrzymywać chemiczny metabolizm, polegający na redukcji węgla do związków organicznych, wykorzystując energię UV i jony żelaza, zanim powstał świat RNA. Hipotezy o „światach nie-RNA” oparte są o teoretyczne rozważania i nieliczne eksperymentalne dowody, ale, jak dotąd, nie przedstawiają wyczerpujących scenariuszy dojścia do ewoluującego praorganizmu. Ich konkurencyjność z hipotezą „świata RNA” wynika ze słabości tej ostatniej w jednym, ale ważnym aspekcie: trudności wyjaśnienia, jak ten świat powstał i jak się skończył. Są też inne problemy: liczba rozmaitych funkcjonalnych rybozymów, które musiałyby działać, żeby zapewnić wszystkie funkcje praorganizmu, wydaje się nierealna. Nie jest jasne, jak w świecie RNA mogłoby dojść do przejęcia kontroli przez DNA i powstania kodu genetycznego (GRIFFITH 2009).

W tym kontekście warto przypomnieć oryginalną koncepcję Freemana DYSONA (1985). Autor ten zaproponował matematyczny model, oparty na świadomości nierealistycznych, chociaż logicznych założeniach, z którego miało wynikać, iż świat białek nie tylko mógł poprzedzać świat RNA, ale taka kolejność była znacznie bardziej prawdopodobna. Sam model Dysona (przez samego autora nazywany „modelem-zabawką”), ze względu na zbyt wysoki poziom abstrakcji, nie mógł stanowić przełomu zmieniającego kierunku dalszych badań. Jednak wielce inspirująca jest jego wizja „świata RNA”, który powstał jako skutek uboczny metabolizmu energetycznego (pierwotną funkcją nukleotydów miał być ich udział w przenoszeniu energii, jak w cząsteczce ATP), przypadkowo powstałe polimery nukleotydów dalej funkcjonowały jako pasożyty, czerpiąc energię z metabolizmu białek, by wreszcie przejąć kontrolę nad całym systemem.

Świat lipidów i powstanie komórki

Szlak lipidowo-metaboliczny DEGENSA (1989) prowadzi od prostych molekuł amfifilowych, do funkcjonalnie wyspecjalizowanych błon komórkowych, izolujących w swoim wnętrzu układ replikacji i metaboli-

zmu żywego organizmu. Większość autorów zajmujących się biogenezą zgadza się, że taka struktura musiała kiedyś powstać; początkowo sądzono, że było to uwięźnienie rozwoju prebiotycznego: komórka miała zamknąć prawie gotowy organizm zdolny do replikacji i metabolizmu (EIGEN i SCHUSTER 1979). Jednak według współczesnych poglądów, zaawansowane procesy życiowe nie mogły wyprzedzić „kompartmentalizacji”, struktury podobne do komórki musiały powstać bardzo wcześnie, bo tylko one umożliwiały ewolucję zarówno replikacji jak metabolizmu, przede wszystkim zaś – działanie doboru na wszystkie te elementy równocześnie (SZOSTAK i współaut. 2001, DEAMER i współaut. 2006). Związki amfifilowe (tj. takie, których cząsteczki mają równocześnie własności hydrofilowe i hydrofobowe) dość łatwo powstają w warunkach prebiotycznych – należą do nich kwasy tłuszczowe, lipidy i fosfolipidy. Zidentyfikowano również szereg procesów, w różnych środowiskach, które ułatwiają łączenie się cząsteczek tych związków w ponadmolekularne struktury: micelle, membrany, różnego typu i kształtu pęcherzyki, zbudowane z jednej lub dwu warstw cząsteczek (DEAMER 1997, POHORILLE i DEAMER 2009, PASCAL i współaut. 2006, WÄCHTERSHÄUSER 2003).

Błony komórkowe współczesnych organizmów zbudowane są wyłącznie z glicerofosfolipidów, podobnych u wszystkich grup, jednak u archeonów występują inne enantiomery (sn-1, zamiast sn-3, jak u wszystkich pozostałych organizmów). Gdyby przyjąć, że jedna z tych homochiralnych form wyewoluowała z drugiej, to w fazie przejściowej musiałyby występować błony zbudowane z mieszaniny enantiomerów, o mniejszej stabilności, a zatem eliminowane przez dobór. Problem ten był przedmiotem gorących debat (patrz WÄCHTERSHÄUSER 2003). Sugerowano też, że obie formy powstały niezależnie, zastępując pierwotne błony białkowe (ZILLIG i współaut. 1992). WÄCHTERSHÄUSER (2003) proponuje wyjaśnienie, że stanem pierwotnym była błona z racematu odmian chiralnych fosfolipidów. Ponieważ na tym etapie trwała wciąż wymiana genów, prakomórki łączyły się i rozdzielały, zgodność enantiomerów dawała większą stabilność i dlatego w końcu utrwaliły się domeny homochiralne.

Struktura komórkowa izoluje układy replikacji i metabolizmu od zewnętrznego środowiska, dzięki selektywnej przepuszczalności umożliwia utrzymanie właściwych stężeń produktów i substratów, a także integruje

układ metaboliczny z układem replikacji w jeden obiekt, który może podlegać doborowi, a zatem umożliwia wspólną ewolucję tych dwóch układów. Bez tego, jak to wynika z modelu Eigena, pojawia się tendencja do „samolubnej” specjalizacji poszczególnych układów, a nawet poszczególnych funkcji tej samej cząsteczki RNA. Intuicja podsuwa tu mechaniczne rozwiązanie w formie lipidowej komórki. Ale może wystarczyć, przynajmniej w początkowej fazie ewolucji, by makromolekuły zostały przywiązane blisko siebie, np. zaadsorbowane na powierzchni minerału. ORGEL (2004) woli taki obraz „nagiego genu”, przyczepionego do podłoża, który okrywa się membraną dopiero wtedy, gdy zaczyna dysponować skutecznym układem metabolicznym. Podobny scenariusz, choć w odwrotnej kolejności (najpierw powierzchniowy układ metaboliczny przyczepiony do podłoża, pokrywający się membraną i odrywający od podłoża dopiero po dobudowaniu układu replikacji) proponuje też teoria chemoautotroficzna WÄCHTERSHÄUSERA (2006).

SEGRÉ i współaut. (2001) zaproponowali, że na wczesnym etapie życia panował „świat lipidów”. Wychodzą z założenia że lipidy, jak inne amfifile spontanicznie organizują się w struktury ponadmolekularne: błony czy pęcherzyki. Zapewne pospolicie mogły występować w świecie prebiotycznym; związki organiczne tworzące w środowisku wodnym takie błoniaste i pęcherzykowate struktury DEAMER (1985) znalazł nawet w meteorycie Murchison. Błoniaste pęcherzyki mogą łatwo osiągnąć zdolność przechwytywania energii świetlnej (wbudowując pigment w błonę), albo energii redoks, organizując przepływ elektronów i gromadząc potencjał po obu stronach błony. Większość badaczy biogenezy zakłada, że istnienie takich struktur na pewnym etapie było niezbędne, jednak w scenariuszu zaproponowanym przez SEGRÉ i współaut. (2001) świat lipidów poprzedzał inne wydarzenia. Struktury takie (nazwane liposomami) wykazują pewne wybiórcze zdolności katalityczne, m.in. w samoodtworzeniu się z prekursorów. Mają więc możliwość wzrostu, a nawet pewnego rodzaju ewolucji w drodze doboru. Centralne znaczenie w tej koncepcji mają „lipozomy”, lipidy mające zdolność katalizy i autokatalizy. Lipozomy miałyby więc stanowić analog rybozymów, stanowiąc pierwszy system posiadający własności katalityczne i informacyjne, poprzedzający świat RNA. Radykalna kon-

cepcja SEGRÉ i współaut. (2001), jak dotąd nie zyskała szerszego poparcia.

Sztucznie wytwarzane liposomy (submikrometrowe pęcherzyki zbudowane z podwójnej błony lipidowej, wypełnione wodą), zrobiły oszałamiającą karierę w przemyśle kosmetycznym. Są również modelem w eksperymentalnych badaniach prebiotycznej ewolucji (MONARD i DEAMER 2001, MONNARD i współaut. 2007), a w szczególności w próbach stworzenia sztucznej prakomórki. Jack W. Szostak ze współpracownikami próbuje eksperymentalnie odtworzyć hipotetyczny scenariusz biogenezy. Zakładając, że warunki do powstania świata RNA już istnieją, SZOSTAK i współaut. (2001) postulują, że pierwszym etapem powinna być kompartmentalizacja, tj. powstanie struktur komórkowych zbudowanych z lipidowych błon, w których zamknięty byłby „genom” – zdolny do samoreplikacji enzym RNA lub DNA (wówczas wraz z odpowiednią replikazą). Błona powinna mieć taką strukturę, aby mogły przez nią przenikać niskocząsteczkowe substraty do syntezy RNA, ale polimer byłby w niej zamknięty; ponadto taka komórka powinna mieć mechaniczną zdolność do powiększania swojej objętości, następnie podziału (synchronicznie z powieleniem cząsteczki kwasu nukleinowego). Badania eksperymentalne grupy Szostaka idą w kierunku zbudowania takiej komórki i są na tej drodze już bardzo zaawansowane. Dość nieoczekiwanie odkryto (HANCZYC i współaut. 2003), że montmorillonit katalizuje również powstawanie kulistych pęcherzyków z cząsteczek kwasów tłuszczowych, wewnątrz których zamknięta była woda, a czasem również cząsteczki montmorillonitu. Jeżeli nukleotydy mogłyby przenikać przez przepuszczalną błonę pęcherzyków, a następnie koncentrować się i polimeryzować na powierzchni zamkniętego w pęcherzyku mineralnego katalizatora, byłby to krok do wyjaśnienia mechanizmu powstawania biopolimerów (FERIS 2006).

Spontanicznie tworzące się błony fosfolipidowe są dyfuzyjnie przepuszczalne tylko dla bardzo małych cząstek. Tymczasem w funkcjonalnej komórce wymiana powinna obejmować również większe molekuly, w tym naładowane elektrycznie, np. aminokwasy. Komórki współczesnych organizmów mają wbudowane w błonę struktury białkowe, selektywnie kontrolujące transport cząsteczek. W świecie pre- lub prabiologicznym, przed powstaniem wyspecjalizowanych enzymów białkowych, problem ten musiał być rozwiązany

w inny sposób. MANSY i współaut. (2008) eksperymentalnie wykazali, że taka przepuszczalna błona powstaje wówczas, gdy zamiast budujących współczesne błony komórkowe fosfolipidów, pęcherzyki zbudowane są z innych, prostszych związków, jakie łatwo mogły utworzyć się w środowiskach prebiotycznych. Stosując takie substraty MANSY i współaut. (2008) zdołali zoptymalizować właściwości błony w taki sposób, że zawarta w nich struktura sztucznego DNA nie mogła się wydostać, ale za to mogły przenikać nukleotydy z komplementarną zasadą i przyłączać się do nici. Jest to pierwszy udany eksperyment wykazujący, że „odżywianie” się prymitywnej prakomórki substratem pobieranym z otoczenia poprzez częściowo przepuszczalną błonę jest możliwe.

Następny ważny krok (ZHU i SZOSTAK 2009) polegał na udoskonaleniu fizycznego mechanizmu wzrostu i podziału sztucznych komórek. Małe pęcherzyki z jednowarstwowej błony mogą rosnąć, „odżywiając się” drobnymi micellami substratu, które wbudowują w swoją ścianę. Po osiągnięciu określonych rozmiarów dzielą się, ale taki mechaniczny podział zwykle prowadzi do utraty treści komórki. ZHU i SZOSTAK (2009) wykazali teraz, że jeżeli protocelle większe niż liposomy, zawierające „genom” z cząsteczek RNA, są zbudowane z błony dwuwarstwowej i wchłaniają drobnocząsteczkowe związki ze środowiska powoli, mogą się podzielić bez strat, a zawarte w nich cząsteczki RNA zostaną wówczas rozmieszczone w komórkach potomnych. Jak się wydaje, już tylko mały krok dzieli zespół J. W. Szostaka od zbudowania protoceli pobierającej substrat z otoczenia, dzielącej się i replikującej swój genom RNA, której trudno byłoby już odmówić atrybutu samodzielnego życia.

KTÓRĘDY ZE ŚWIATA RNA DO LUCA?

Ewentualny sukces w stworzeniu sztucznego, funkcjonującego niby-organizmu wiele wyjaśni, jeżeli chodzi o samą istotę fenomenu życia i przyczyni się do zrozumienia warunków, w jakich mogło powstać. Nadal jednak pozostaną otwarte dwa problemy: jak powstał świat RNA oraz w jaki sposób zastąpiony został przez świat białkowych enzymów i replikacji opartej na DNA, do którego należy ostatni wspólny przodek współczesnych organizmów. Przejście drogi od hipotetycznych przed-organizmów ze świata RNA do LUCA mogło zająć nawet miliard lat. Nie dowiemy się o tych czasach niczego konkret-

nego na podstawie analizy porównawczej współczesnych form życia, ani ze śladów paleochemicznych czy paleontologicznych. Możemy założyć, że był to już czas darwinowskiej ewolucji opartej o zasady doboru naturalnego, ale z silnym udziałem poziomego transferu genów. Na pewno powstał kod genetyczny, oparty na DNA, i enzymatyczny system syntezy białek. Ale w jakiej kolejności? Tu znów pojawia się dylemat jaja i kury (DWORKIN i współaut. 2003, PASCAL i współaut. 2006). Według przeważających obecnie poglądów, mechanizm biosyntezy kodowanych białek wyewoluował w świecie RNA, z rybozymami pełniącymi główną rolę. Dziś właściwą biosyntezę białek prowadzą rybosomy, będące strukturami złożonymi z białka i RNA, przy czym obecnie przypuszcza się, iż aktywną rolę odgrywa tu fragment RNA, a zatem rybozym – molekularna skamieniałość z epoki świata RNA (PASCAL i współaut. 2006).

MAYNARD SMITH i SZATHMÁRY (1995) sugerują, że system replikacji RNA/rybosom przekształcił się w białkowy układ enzymatyczny w ten sposób, iż początkowo rybozymy przyłączały aminokwasy – w roli koenzymów, dzięki czemu miały uzyskiwać większą spraw-

ność. Następnym etapem miałyby być koenzymy wielo-aminokwasowe (peptydowe), wreszcie nastąpiłaby zamiana ról – sprawnie działające białka przejęłyby funkcję enzymów, łańcuch polinukleotydowy stałby się prekursorem mRNA. Ten pomysłowy scenariusz jest jak dotąd czystą spekulacją. Nadal pozostaje tajemnicą, w jaki sposób powstał kod genetyczny (tj. przypisanie trypletów zasad do poszczególnych aminokwasów) i dlaczego jest właśnie taki, jaki jest (przegląd hipotez zob. w: PASCAL i współaut. 2006); jedno wszakże jest pewne – wszystkie współczesne organizmy mają taki sam kod, co znaczy, że wszystkie miały wspólnego przodka.

Nie wiadomo, kiedy główną rolę przejął DNA, ale jego obecność u wszystkich współczesnych organizmów daje pewność, iż stało się to zanim powstał LUCA, przed podziałem na trzy główne domeny. Zyskiem ewolucyjnym z tej transakcji była większa stabilność i lepsza wierność replikacji (MAYNARD SMITH i SZATHMÁRY 1995, PASCAL i współaut. 2006), ale być może w fazie początkowej rolę odegrały inne czynniki (FORTERRE i GRIBALDO 2007).

WNIOSKI

Przedstawiony wyżej przegląd współczesnych poglądów dotyczących zagadki pochodzenia życia na Ziemi jest z konieczności powierzchowny i niekompletny. Zbyt wielka jest liczba pojawiających się nowych publikacji, zbyt wiele dziedzin nauk przyrodniczych trzeba zaangażować, aby ogarnąć choćby najważniejsze aspekty problemu. Nadal toczą się nierozstrzygnięte spory dotyczące fundamentalnych zagadnień i trwają zaawansowane badania, które lada moment mogą przynieść zaskakujące wyniki. Mimo to, jak się wydaje, można z tego przeglądu wycią-

gnąć trzy wnioski ogólniejszej natury. Pierwszy – że mimo ogromnego postępu wiedzy szczegółowej, nadal ogólny obraz najbardziej frapującego zjawiska, jakie zna biologia, nie jest ostry ani jasny. Drugi – który można zaczerpnąć już od Darwina, brzmi: nie musimy wiedzieć, skąd się wzięło życie na Ziemi, by mimo to wyjaśniać, jak działa to, co obserwujemy obecnie. Może właśnie dzięki temu znajdziemy odpowiedź? Trzecia konkluzja, to tzw. druga zasada Orgela: "Ewolucja jest mądrzejsza".

HYPOTHESES ABOUT THE ORIGIN AND EARLY EVOLUTION OF LIFE

Summary

The current status of the research concerning the origin and early evolution of life on Earth is discussed. In contrast to popular opinion, Charles Darwin never speculated about the origin of life on Earth and regarded such attempts as hopeless. However, nowadays the topic is studied intensively and during recent decades several important results have been obtained. New geological data reveal that Earth became habitable as early as 4.4 billions years before present; indeed, the first biogeochemical and

paleontological findings indicate for some advanced biological activity already 3.8–3.5 billions years before now. Phylogenomic analyses allowed to envisage the last common universal ancestor (LUCA) of all extant organisms as a population of microorganisms engaged in horizontal gene transfer, not later than some 2 billions years ago. Two major theoretical scenarios of life origin and early evolution are being currently developed and their predictions experimentally tested: (1) "cool primeval soup" or

“heterotrophic” theory, rooted in Oparin-Haldane hypothesis and in early experiments by S.L. Miller, proposing that life has developed in slightly reducing atmosphere and ocean, originally utilizing the deposits of organic matter which was produced in some abiotic processes; (2) “hot pizza” or “autotrophic” theory postulates that life originated at hydrothermal vents, from the very beginning exploiting autotrophically mineral substrates and redox potential. Neither of the theories suffices to explain

how large macromolecules capable of self-replication and metabolism developed, although the next step of early life evolution, the “RNA world” seems to be better supported experimentally, including a successful synthesis, in “prebiotic” conditions, an active pyrimidine nucleotide, a functioning artificial protocell, and an autocatalytic ribosome system capable of exponential growth and evolution. Yet, it is still poorly understood how the alleged RNA world could possibly evolve into the “DNA-protein world”.

LITERATURA

- ABRAMOV O., MOJZSIS S. J., 2009. *Microbial habitability of the Hadean Earth during the late heavy bombardment*. Nature 459, 419–422. (doi:10.1038/nature08015).
- ADAMALA K., PIKULA S., 2004. *Hipoteetyczna rola autokatalitycznych właściwości kwasów nukleinowych w procesie biogenezy*. Kosmos 53, 123–131.
- ALTERMAN W., KĄZMIERCZAK J., 2003. *Archean microfossils: a reappraisal of early life on Earth*. Res. Microbiol. 154, 611–617.
- BADA J. L., 2004. *How life began on Earth: a status report*. Earth Planet. Sci. Lett. 226, 1–15. (doi:10.1016/j.epsl.2004.07.036).
- BADA J. L., 2009. *Enantiomeric excesses in the Murchison meteorite and the origin of homochirality in terrestrial biology*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 106, 85. (doi:10.1073/pnas.0906490106).
- BADA J. L., MILLER S. L., 1987. *Racemization and the origin of optically active organic compounds in living organisms*. BioSystems 20, 21–26.
- BADA J. L., BIGHAM C., MILLER S. L., 1994. *Impact Melting of Frozen Oceans on the Early Earth: Implications for the Origin of Life*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 91, 1248–1250. (doi:10.1073/pnas.91.4.1248).
- BADA J. L., FEGLEY JR. B., MILLER S. L., LAZCANO A., CLEAVES H. J., HAZEN R. M., CHALMERS J., 2007. *Debating evidence for the origin of life on Earth*. Science 315, 937–938.
- BAILEY J., 2001. *Astronomical sources of circularly polarized light and the origin of homochirality*. Orig. Life Evol. Biosph. 31, 167–183.
- BAPTESTE E., O'MALLEY M. A., BEIKO R. G., ERESHEFSKY M., GOGARTEN J. P., FRANKLIN-HALL L., LAPOINTE F.-J., DUPRÉ J., DAGAN T., BOUCHER Y., WILLIAM MARTIN W., 2009. *Prokaryotic evolution and the tree of life are two different things*. Biol. Direct 4, 34. (doi:10.1186/1745-6150-4-34).
- BAROSS J. A., HOFFMAN S. E., 1985. *Submarine hydrothermal vents and associated gradient environments as sites for the origin and evolution of life*. Orig. Life Evol. Biosph. 15, 327–345.
- BARTON N., BRIGGS D. E. G., EISEN J. A., GOLDSTEIN D. B., PATEL N. H., 2007. *Evolution*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, New York.
- BERNAL J. D., 1951. *The Physical Basis of Life*, London, Routledge & Kegan Paul.
- BERNSTEIN M., 2006. *Prebiotic materials from on and off the early Earth*. Phil. Trans. R. Soc. B 361, 1689–1702. (doi:10.1098/rstb.2006.1913).
- BOUSSAU B., BLANQUART S., NECSULEA A., LARTILLOT N., GOUY M., 2008. *Parallel adaptations to high temperatures in the Archaeal eon*. Nature 456, 942–946. (doi:10.1038/nature07393).
- BRASIER M., MCLOUGHLIN C., GREEN O., WACEY D., 2006. *A fresh look at the fossil evidence for early Archaeal cellular life*. Phil. Trans. R. Soc. B 361, 887–902. (doi:10.1098/rstb.2006.1835).
- BRESLOW R., CHENG Z.-L., 2009. *On the origin of terrestrial homochirality for nucleosides and amino acids*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 106, 9144–9146. (doi:10.1073/pnas.0904350106).
- BROCKS J. J., LOGAN G. A., BUICK R., SUMMONS R. E., 1999. *Archean molecular fossils and the early rise of eukaryotes*. Science 285, 1033–1036.
- BROWN J. R., DOOLITTLE W. F., 1999. *Gene descent, duplication, and horizontal transfer in the evolution of glutamyl- and glutamyl-tRNA synthetases*. J. Mol. Evol. 49, 485–495.
- BRÜSSOW H., 2009. *The not so universal tree of life or the place of viruses in the living world*. Phil. Trans. R. Soc. B (w druku). (doi:10.1098/rstb.2009.0036).
- CAIRNS-SMITH A. G., 1982. *Genetic takeover and the mineral origins of life*. Cambridge University Press.
- CAVALIER-SMITH T., 2001. *Obcells as proto-organisms: membrane heredity, lithophosphorylation, and the origins of the genetic code, the first cells, and photosynthesis*. J. Mol. Evol. 53, 555–595.
- CECH T. R., BASS B. L., 1986. *Biological catalysis by RNA*. Ann. Rev. Biochem. 55, 599–629.
- CHYBA C. F., THOMAS P. J., BROOKSHAW L., SAGAN C., 1990. *Cometary delivery of organic molecules to the early Earth*. Science 249, 366–373.
- CICCARELLI F. D., DOERKS T., VON MERING C., CHRISTOPHER J., CREEVEY C. J., SNEL B., BORK P., 2006. *Toward automatic reconstruction of a highly resolved tree of life*. Science 311, 1283–1287. (doi:10.1126/science.1123061).
- CLEAVES II H. J., 2008. *The prebiotic geochemistry of formaldehyde*. Precambrian Res. 164, 111–118. (doi:10.1016/j.precamres.2008.04.002).
- CLEAVES H. J., CHALMERS J. H., LAZCANO A., MILLER S. L., BADA J. L., 2008. *A Reassessment of Prebiotic Organic Synthesis in Neutral Planetary Atmospheres*. Orig. Life Evol. Biosph. 38, 105–115. (doi:10.1007/s11084-007-9120-3).
- COCKELL C. S., 2006. *The origin and emergence of life under impact bombardment*. Phil. Trans. R. Soc. B 361, 1845–1856. (doi:10.1098/rstb.2006.1908).
- CORLISS J. B., DYMOND J., GORDON L. I., EDMOND J. M., VON HERZEN R. P., BALLARD R. D., GREEN K. i współaut. 1979. *Submarine thermal springs on the Galápagos Rift*. Science 203, 1073.
- CRICK F. H. C., 1968. *The origin of the genetic code*. J. Mol. Biol. 38, 367–379.
- Dawkins R., 1986. *The blind watchmaker*. Longman, Essex. [Wydanie polskie: 1994, *Ślepy zegarmistrz*. PIW, Warszawa].
- DEAMER D. W., 1985. *Boundary Structures are Formed by Organic Components of the Murchison Carbonaceous Chondrites*. Nature 317, 792–794.

- DEAMER D.W., 1997. *The first living systems: a bioenergetic perspective*. Microbiol. Molec. Biol. Rev. 61, 239–261.
- DEAMER D., SINGARAM S., RAJAMANI S., KOMPANICHENKO V., GUGGENHEIM S., 2006. *Self-assembly processes in the prebiotic environment*. Phil. Trans. R. Soc. B, 361, 1809–1818. (doi:10.1098/rstb.2006.1905).
- DE DUVE C., 1995. *Vital dust. Life as a cosmic imperative*. BasicBooks.
- DE DUVE C., MILLER S. L. 1991. *Two-dimensional life?* Proc. Natl. Acad. Sci. USA 88, 10014–10017.
- DEGENS E. T., 1989. *Perspectives on biogeochemistry*. Springer, Berlin.
- DELSUC F., BRINKMANN H., PHILIPPE H., 2005. *Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life*. Nat. Rev. Genet. 6, 361–375. (doi:10.1038/nrg1603).
- DES MARAIS D. J., 1990. *Microbial mats and the early evolution of life*. Trends Ecol. Evol. 5, 140–144.
- DIEDERICHSEN U., 1996. *Pairing properties of alanyl peptide nucleic acids containing an amino acid backbone with alternating configuration*. Angew. Chem. Int. Ed. Engl. 35, 445–448.
- DI GIULIO M., 2003a. *The universal ancestor was a thermophile or a hyperthermophile: tests and further evidence*. J. Theor. Biol. 221, 425–436.
- DI GIULIO M., 2003b. *The universal ancestor and the ancestor of Bacteria were hyperthermophiles*. J. Mol. Evol. 57, 721–730. (doi:10.1007/s00239-003-2522-6).
- DI GIULIO M., 2007. *The universal ancestor and the ancestors of Archaea and Bacteria were anaerobes whereas the ancestor of the Eukarya domain was an aerobe*. J. Evol. Biol. 20, 543–548. (doi:10.1111/j.1420-9101.2006.01259.x).
- DOOLITTLE W. F., 1999. *Phylogenetic Classification and the Universal Tree*. Science 284, 2124–2128. (doi:10.1126/science.284.5423.2124).
- DOOLITTLE W. F., 2000. *Uprooting Tree of Life*. Scientific American, February 2000, 90–95.
- DOOLITTLE W. F., BROWN J. R., 1994. *Tempo, mode, the progenote, and the universal root*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 91, 6721–6728.
- DOOLITTLE R. F., FENG D.-F., TSANG S., CHO G., LITTLE E., 1996. *Determining divergence times of the major kingdoms of living organisms with a protein clock*. Science 271, 470–477.
- DWORKIN J. P., LAZCANO A., MILLER S. L., 2003. *The roads to and from the RNA world*. J. Theoret. Biol. 222, 127–134.
- DYSON F., 1985. *Origins of Life*. Wyd. polskie: Poczutki życia. PIW, 1993.
- DZIK J., 2003. *Dzieje życia na Ziemi*. PWN, Warszawa.
- EIGEN M., SCHUSTER P., 1979. *The hypercycle: a principle of natural self-organization*. Springer, Berlin.
- ESCHENMOSER A., 1999. *Chemical etiology of nucleic acid structure*. Science 284, 2118–2124. (doi:10.1126/science.284.5423.2118).
- FANI R., FONDI M., 2009. *Origin and evolution of metabolic pathways*. Phys. Life Rev. 6, 23–52.
- FENG S., TIAN G., HE C. YUAN H., 2008. *Hydrothermal biochemistry: from formaldehyde to oligopeptides*. J. Mater. Sci. 43, 2418–2425. (doi:10.1007/s10853-007-2009-8).
- FERRIS J., 1994. *The potential for prebiotic synthesis in hydrothermal systems*. Orig. Life Evol. Biosph. 24, 363–381.
- FERRIS J. P., 2006. *Montmorillonite-catalysed formation of RNA oligomers: the possible role of catalysis in the origins of life*. Phil. Trans. R. Soc. B 361, 1777–1786. (doi:10.1098/rstb.2006.1903).
- FERRIS J. P., SANCHEZ R. A., ORGEL L. E., 1968. *Studies in prebiotic synthesis. 3. Synthesis of pyrimidines from cyanoacetylene and cyanate*. J. Mol. Biol. 33, 693–704.
- FITZ D., REINER H., RODE B. M., 2007. *Chemical evolution toward the origin of life*. Pure Appl. Chem. 79, 2101–2117.
- FORTERRE P., 2006. *The origin of viruses and their possible roles in major evolutionary transitions*. Virus Res. 117, 5–16.
- FORTERRE P., GRIBALDO S., 2007. *The origin of modern terrestrial life*. HFSP J. 1, 156–168. (doi:10.2976/1.2759103).
- FORTERRE P., PRANGISHVILI D., 2009. *The origin of viruses*. Res. Microbiol. (w druku). (doi:10.1016/j.resmic.2009.07.008).
- FOX S. W., 1984. *Self-sequencing of amino acids and origins of polyfunctional protocells*. Orig. Life 14, 485–488.
- FOX S. W., 1991. *Synthesis of life in the lab? Defining a protoliving system*. Quart. Rev. Biol. 66, 181–185.
- FOX S. W., 1995. *Thermal synthesis of amino acids and the origin of life*. Geochim. Cosmochim. Acta 59, 1213–1214.
- FOX S. W., HARADA K., 1958. *Thermal copolymerization of amino acids to a product resembling protein*. Science 128, 1214.
- FOX S. W., HARADA K., 1960. *The thermal copolymerization of amino acids common to protein*. J. Am. Chem. Soc. 82, 3745–3751. (doi:10.1021/ja-01499a069).
- FOX S.W., JUNGCK J.R., NAKASHIMA T., 1974. *From protenoid microsphere to contemporary cell: formation of internucleotide and peptide bonds by protenoid particles*. Orig. Life 5, 227–237.
- FRÜH-GREEN G. L., KELLEY D. S., BERNASCONI S. M., KARSON J. A., LUDWIG K. A., BUTTERFIELD D. A., BOSCHI C., PROSKUROWSKI G., 2003. *30,000 Years of hydrothermal activity at the Lost City vent field*. Science 301, 495–498. (doi:10.1126/science.1085582).
- FUERST J. A., 2005. *Intracellular compartmentation in Planctomycetes*. Annu. Rev. Microbiol. 59, 299–328.
- FUKAMI-KOBAYASHI K., MINEZAKI Y., TATENO Y., NISHIKAWA K., 2007. *A tree of life based on protein domain organizations*. Mol. Biol. Evol. 24, 1181–1189. (doi:10.1093/molbev/msm034).
- GESTELAND R. F., CECIL T. R., ATKINS J. A., 1999. *The RNA world: the nature of modern RNA suggests a prebiotic RNA world*. Wyd. 2. New York, NY: Cold Spring Harbor Laboratory.
- GLANSDORFF N., XU Y., LABEDAN B., 2008. *The Last Universal Common Ancestor: emergence, constitution and genetic legacy of an elusive forerunner*. Biol. Direct 3, 29. (doi:10.1186/1745-6150-3-29).
- GLANSDORFF N., XU Y., LABEDAN B., 2009. *The origin of life and the last universal common ancestor: do we need a change of perspective?* Res. Microbiol. (w druku). (doi:10.1016/j.resmic.2009.05.003).
- GRIBALDO S., BROCHIER-ARMANET C., 2006. *The origin and evolution of Archaea: a state of the art*. Phil. Trans. R. Soc. B 361, 1007–1022. (doi:10.1098/rstb.2006.1841).
- GRIBALDO S., BROCHIER C., 2009. *Phylogeny of prokaryotes: does it exist and why should we care?* Res. Microbiol. (w druku). (doi:10.1016/j.resmic.2009.07.006).
- GRIFFITH R.W., 2009. *A specific scenario for the origin of life and the genetic code based on peptide/oligonucleotide interdependence*. Orig. Life Evol. Biosph. (w druku). (doi:10.1007/s11084-009-9169-2).
- GUERIER-TAKADA C., GARDINER K., MARSH T., PACE N., ALTMAN S., 1983. *The RNA moiety of ribonucle-*

- ase P is the catalytic subunit of the enzyme. *Cell* 35, 849–857.
- HANCZYC M. M., MANSY S. S., SZOSTAK J. W., 2003. *Mineral Surface Directed Membrane Assembly*. *Orig. Life Evol. Biosph.* (doi:10.1007/s11084-006-9018-5).
- HARRISON T. M., 2009. *The Hadean Crust: Evidence from > 4 Ga Zircons*. *Ann. Rev. Earth Planetary Sci.* 37, 479–505.
- HASEGAWA M., FITCH W. M., GOGARTEN J. P., OLENDZENSKI L., HILARIO E., SIMON C., HOLSINGER K. E., DOOLITTLE R. F., FENG D.-F., TSANG S., CHO G., LITTLE E., 1996. *Dating the cenancestor of organisms*. *Science* 274, 1750–1753. (doi:10.1126/science.274.5293.1750).
- HAZEN R. M., SHOLL D. S., 2003. *Chiral selection on inorganic crystalline surfaces*. *Nature Mat.* 2, 367–374.
- HEKINIAN R., AVEDIK F., BIDEAU D., FOUQUET Y., FRANCIS T. J. G., FRANKLIN J. M., NESTEROFF W. D., 1984. *Geology: Submersible study of the East Pacific Rise*. *Nature* 311, 606.
- HOLLAND H. D., 1997. *Evidence for life on earth more than 3850 million years ago*. *Science* 275, 38–39.
- HOLLAND H. D., 2006. *The oxygenation of the atmosphere and oceans*. *Phil. Trans. R. Soc. B* 361, 903–915. (doi:10.1098/rstb.2006.1838).
- HOLM N. G., ANDERSSON E., 2005. *Hydrothermal simulation experiments as a tool for studies of the origin of life on earth and other terrestrial planets: a review*. *Astrobiology* 5, 444–460.
- HOPKINS M., HARRISON T. M., MANNING C. E., 2008. *Low heat flow inferred from >4 Gyr zircons suggests Hadean plate boundary interactions*. *Nature* 456, 493–496. (doi:10.1038/nature07465).
- HUBER C., WÄCHTERSÄUSER G., 1997. *Activated acetic acid by carbon fixation on (Fe, Ni)S under primordial conditions*. *Science* 276, 245–247.
- IKEHARA K., 2009. *Pseudo-Replication of [GADV]-Proteins and Origin of Life*. *Int. J. Mol. Sci.* 10, 1525–1537. (doi:10.3390/ijms10041525).
- IRVINE W. M., 1998. *Extraterrestrial organic matter: a review*. *Orig. Life Evol. Biosph.* 28, 365–383.
- JORTNER J., 2006. *Conditions for the emergence of life on the early Earth: summary and reflections*. *Phil. Trans. R. Soc. B* 361, 1877–1891. (doi:10.1098/rstb.2006.1909).
- KASTING J. F., 2005. *Methane and climate during the Precambrian era*. *Precambrian Res.* 137, 119–129.
- KASTING J. F., ONO S., 2006. *Palaeoclimates: the first two billion years*. *Phil. Trans. R. Soc. B* 361, 917–929. (doi:10.1098/rstb.2006.1839).
- KAZMIERCZAK J., KREMER B., 2002. *Thermal alteration of the Earth's oldest fossils*. *Nature* 420, 477–478.
- KAZMIERCZAK J., KEMPE S., 2004. *Calcium build-up in the Precambrian sea – A major promoter in the evolution of eukaryotic life*. [W:] *Origins: Genesis, Evolution and Diversity of Life*. SECKBACH J. (red.). Kluwer Acad. Publ. (Springer), Dordrecht, 329–345.
- KEEFE A. D., MILLER S. L., MCDONALD G., BADA J., 1995. *Investigation of the prebiotic synthesis of amino acids and RNA bases from CO₂ using FeS/H₂S as a reducing agent*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92, 11904–11906.
- KELLEY D. S., KARSON J. A., FRÜH-GREEN G. L., YOERGER D. R., SHANK T. M., BUTTERFIELD D. A. i współaut., 2005. *Hydrothermal Field A Serpentinite-Hosted Ecosystem: The Lost City*. *Science* 307, 1428–1434. (doi:10.1126/science.1102556).
- KOONIN E. V., 2009. *Darwinian evolution in the light of genomics*. *Nucleic Acids Res.* 37, 1011–1034. (doi:10.1093/nar/gkp089).
- KOONIN E. V., SENKEVICH T. G., DOlja V. V., 2006. *The ancient Virus World and evolution of cells*. *Biol. Direct* 1, 29. (doi:10.1186/1745-6150-1-29).
- KOPP R. E., KIRSCHVINK J. L., HILBURN I. A., NASH C. Z., 2005. *The paleoproterozoic snowball Earth: A climate disaster triggered by the evolution of oxygenic photosynthesis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102, 11131–11136. (doi:10.1073/pnas.0504878102).
- LAZCANO A., MILLER S. L., 1994. *How long did it take for life to begin and evolve to cyanobacteria?* *J. Mol. Evol.* 39, 546–554. doi:10.1007/BF00160399
- LAZCANO A., BADA J. L., 2003. *The 1953 Stanley L. Miller experiment: fifty years of prebiotic organic chemistry*. *Orig. Life Evol. Biosph.* 33, 235–242.
- LA ROWE D. E., REGNIER P., 2008. *Thermodynamic potential for the abiotic synthesis of adenine, cytosine, guanine, thymine, uracil, ribose, and deoxyribose in hydrothermal systems*. *Orig. Life Evol. Biosph.* 38, 383–397. (doi:10.1007/s11084-008-9137-2).
- LEMKE K. H., ROSENBAUER R. J., BIRD D. K., 2009. *Pep-tide synthesis in early earth hydrothermal systems*. *Astrobiology* 9, 141–146.
- LEVY M., MILLER S. L., BRINTON K., BADA J. L., 2000. *Prebiotic synthesis of adenine and amino acids under Europa-like conditions*. *Icarus* 145, 609–613. (doi:10.1006/icar.2000.6365).
- LINCOLN T. A., JOYCE G. F., 2009. *Self-sustained replication of an RNA enzyme*. *Science* 323, 1229–1232. (doi:10.1126/science.1167856).
- LOPEZ-GARCIA P., MOREIRA D., DOUZERY E., FORTERRE P., VAN ZUILEN M., CLAEYS P., PRIEUR D., 2006. *Ancient Fossil Record and Early Evolution (ca. 3.8 to 0.5 Ga)*. *Earth, Moon, Planets* 98, 247–290. (doi:10.1007/s11038-006-9091-9).
- MANSY S. S., JASON P., SCHRUM J. P., KRISHNAMURTHY M., TOBE S., TRECO D. A., SZOSTAK J. W., 2008. *Template-directed synthesis of a genetic polymer in a model protocell*. *Nature* 454, 122–126. (doi:10.1038/nature07018).
- MARGULIS L., 1996. *Archaeal-eubacterial mergers in the origin of Eukarya: Phylogenetic classification of life*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93, 1071–1076.
- MARTIN W., RUSSELL M. J., 2003. *On the origins of cells: a hypothesis for the evolutionary transitions from abiotic geochemistry to chemoautotrophic prokaryotes, and from prokaryotes to nucleated cells*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 358, 59–85. (doi:10.1098/rstb.2002.1183).
- MARTIN W., RUSSELL M. J., 2007. *On the origin of biochemistry at an alkaline hydrothermal vent*. *Phil. Trans. R. Soc. B* 362, 1887–1925. (doi:10.1098/rstb.2006.1881).
- MARTIN W., BAROSS J., KELLEY D., RUSSELL M. J., 2008. *Hydrothermal vents and the origin of life*. *Nat. Rev. Microbiol.* 6, 805–814.
- MAYNARD SMITH J., SZATHMÁRY E., 1995. *The major transitions in evolution*. W.H. Freeman, Oxford.
- MAYNARD SMITH J., SZATHMÁRY E., 1999. *The origins of life. From the birth of life to the origin of language*. Oxford University Press, Oxford. [Wyda-nie polskie: 2000. Tajemnice przełomów ewolu-cji.] PWN, Warszawa.
- MCCOLLOM T. M., RITTER G., SIMONEIT B. R. T., 1999. *Lipid synthesis under hydrothermal conditions by Fischer-Tropsch-type reactions*. *Orig. Life Evol. Biosph.* 29, 153–166. (doi:10.1023/A:1006592502746).
- MCKAY C. P., BORUCKI W. J., 1997. *Organic Synthesis in Experimental Impact Shocks*. *Science*, 276, 390–391. (doi:10.1126/science.276.5311.390).

- MILLER S., 1953. *A production of amino acids under possible primitive Earth conditions*. Science 117, 528–529.
- MILLER S. L., 1992. *The prebiotic synthesis of organic compounds as a step toward the origin of life*. [W:] *Major events in the history of life*. SCHOPF J. W. (red.). Jones and Bartlett, Boston, London, 1–28.
- MIYAKAWA S., JOSHI P. C., GAFFEY M. J., GONZALEZ-TORIL E., HYLAND C., ROSS T., RYBIJ K., FERRIS J. P., 2006. *Studies in the mineral and salt-catalyzed formation of RNA oligomers*. Orig. Life Evol. Biosph. 36, 343–361. (doi:10.1007/s11084-006-9009-6 c).
- MIYAKAWA S., YAMANASHI H., KOBAYASHI K., CLEAVES H. J., MILLER S. L., 2002. *Prebiotic synthesis from CO atmospheres: Implications for the origins of life*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 99, 14628–14631. (doi:10.1073/pnas.192568299).
- MOJZSIS S. J., ARRHENIUS G., MCKEEGAN K. D., HARRISON T. M., NUTMAN A. P., FRIEND C. R. L., 1996. *Evidence for life on Earth before 3,800 million years ago*. Nature 384, 55–59.
- MONNARD P.-A. 2005. *Catalysis in abiotic structured media: An approach to selective synthesis of biopolymers*. Cellular and Molecular Life Sciences 62, 520–534. (doi:10.1007/s00018-004-4342-2).
- MONNARD P.-A., LUPTAK A., DEAMER D. W., 2007. *Models of primitive cellular life: polymerases and templates in liposomes*. Phil. Trans. R. Soc. B 362, 1741–1750. (doi:10.1098/rstb.2007.2066).
- MONNARD P.-A., DEAMER D. W., 2001. *Nutrient uptake by protocells: a liposome model system*. Orig. Life Evol. Biosph. 31, 147–155.
- MOREIRA D., LÓPEZ-GARCÍA P., 2009. *Ten reasons to exclude viruses from the tree of life*. Nat. Rev. Microbiol. 7, 306–311. (doi:10.1038/nrmicro2108).
- NAKASHIMA T., FOX S. W., 1980. *Synthesis of peptides from amino acids and atp with lysine-rich proteinoid*. J. Mol. Evol. 15, 161–168.
- NOYES H. P., BONNER W. A., TOMLIN J. A., 1977. *On the origin of biological chirality via natural beta-decay*. Orig. Life 8, 21–23.
- ORGEL L. E., 1968. *Evolution of the genetic apparatus*. J. Mol. Biol. 38, 381–393.
- ORGEL L. E., 1998. *The origin of life – how long did it take?* Orig. Life Evol. Biosph. 28, 91–96, 1998.
- ORGEL L. E., 2000. *Self-organizing biochemical cycles*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97, 12503–12507.
- ORGEL L. E., 2004. *Prebiotic adenine revisited: Eutectics and photochemistry*. Orig. Life Evol. Biosph. 34, 361–369. (doi:10.1023/B:ORIG.0000029882.52156.c2).
- ORGEL L. E., 2004. *Prebiotic chemistry and the origin of the RNA World*. Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol. 39, 99–123. (doi:10.1080/10409230490460765).
- ORGEL L. E., 2008. *The implausibility of metabolic cycles on the prebiotic Earth*. PLoS Biology 6, 5–13. (doi:10.1371/journal.pbio.0060018).
- ORÓ J., KIMBALL A. P., 1961. *Synthesis of purines under possible primitive earth conditions. I. Adenine from hydrogen cyanide*. Archiv. Biochem. Biophys. 94, 217–27. (doi:10.1016/0003-9861(61)90033-9).
- PASCAL R., BOITEAU L., FORTERRE P., GARGAUD M., LAZCANO A., LOPEZ-GARCIA P., MOREIRA D., MAUREL M.-C., PERETO J., PRIEUR D., REISSE J., 2006. *Prebiotic Chemistry – Biochemistry – Emergence of Life (4.4–2 Ga)*. Earth, Moon, Planets 98, 153–203. (doi:10.1007/s11038-006-9089-3).
- PASEK M., LAURETTA D., 2008. *Extraterrestrial Flux of Potentially Prebiotic C, N, and P to the Early Earth*. Orig. Life Evol. Biosph. 38, 5–21. (doi:10.1007/s11084-007-9110-5).
- PASTERIS J. D., WOPENKA B., 2002. *Images of the Earth's earliest fossils?* Nature 420, 476–477.
- PERETO J., 2005. *Controversies on the origin of life*. Int. Microbiol. 8, 23–31.
- POHORILLE A., DEAMER D., 2009. *Self-assembly and function of primitive cell membranes*. Research in Microbiology (w druku). (doi:10.1016/j.resmic.2009.06.004).
- POPPER K. R., 1990. *Pyrite and the origin of life* (letter). Nature 344, 387.
- POWNER M. W., GERLAND B., SUTHERLAND J. D., 2009. *Synthesis of activated pyrimidine ribonucleotides in prebiotically plausible conditions*. Nature 459, 239–242. (doi:10.1038/nature08013).
- PRANGISHVILI D., STEDMAN K., ZILLIG W., 2001. *Viruses of the extremely thermophilic archaeon Sulfolobus*. Trends Microbiol. 9, 39–43.
- PROSKUROWSKI G., LILLEY M. D., SEEWALD J. S., FRÜH-GREEN G. L., OLSON E. J., LUPTON J. E., SYLVA S. P., KELLEY D. S., 2008. *Abiogenic hydrocarbon production at Lost City hydrothermal field*. Science 319, 604–607. (doi:10.1126/science.1151194).
- RAOULT D., FORTERRE P., 2008. *Redefining viruses: lessons from Mimivirus*. Nature Rev. Microbiol. 6, 315–319.
- RODE B. M., SON H. L., SUWANNACHOT Y., BUJDAK J., 1999. *The combination of salt induced peptide formation reaction and clay catalysis: a way to higher peptides under primitive earth conditions*. Orig. Life Evol. Biosph. 29, 273–286.
- RUNNEGAR B., 1995. *Genes, sequences, and clocks: molecular clues to the history of life*. [W:] *Evolution and the molecular revolution*. MARSHALL C. R., SCHOPF J. W. (red.). Jones and Bartlett Publ. Sudbury, Mass., 53–72.
- RUSHDI A. I., SIMONEIT B. R. T., 2001. *Lipid formation by aqueous Fischer-Tropsch-type synthesis over a temperature range of 100–400°C*. Orig. Life Evol. Biosph. 31, 103–118. (doi:10.1023/A:1006702503954).
- RUSSELL M. J., 2007. *The Alkaline Solution to the Emergence of Life: Energy, Entropy and Early Evolution*. Acta Biotheor. 55, 133–179. (doi:10.1007/s10441-007-9018-5).
- RUSSELL M. J., HALL A. J., 2002. *From geochemistry to biochemistry. Chemiosmotic coupling and transition element clusters in the onset of life and photosynthesis*. Geochem. News. Newsletter Geochem. Soc. 113, 6–12.
- RUSSELL M. J., MARTIN W., 2004. *The rocky roots of the acetyl-CoA pathway*. Trends Biochem. Sci. 29, 358–363. (doi:10.1016/j.tibs.2004.05.007).
- RUSSELL M. J., HALL A. J., TURNER D., 1989. *In vitro growth of iron sulphide chimneys: possible culture chambers for origin-of-life experiment*. Terra Nova 1, 238–241.
- SALADINO R., CRESTINI C., CICIRIELLO F., PINO S., COSTANZO G., DI MAURO E., 2009. *From formamide to RNA: the roles of formamide and water in the evolution of chemical information*. Res. Microbiol. (w druku). (doi:10.1016/j.resmic.2009.06.001).
- SEGRÉ D., BEN-ELI D., DEAMER D. W., LANCET D., 2001. *The lipid world*. Orig. Life Evol. Biosph. 31, 119–145.
- SHAW G. H., 2008. *Earth's atmosphere – Hadean to early Proterozoic*. Chemie der Erde 68, 235–264. (doi:10.1016/j.chemer.2008.05.001).
- SCHAEFFER L., FEGLEY JR. B., 2007. *Outgassing of ordinary chondritic material and some of its implications for the chemistry of asteroids, planets, and satellites*. Icarus 186, 462–483. (doi:10.1016/j.icarus.2006.09.002).
- SCHLESINGER G., MILLER S. L., 1983. *Prebiotic synthesis in atmospheres containing CH₄, CO and CO₂*. J. Mol. Evol. 19, 376–382. (doi:10.1007/BF02101642).

- SCHOPF J. W., 1993. *Microfossils of the early Archean Apex chert: new evidence of the antiquity of life*. Science 260, 640–646.
- SCHOPF J. W., 2006. *Fossil evidence of Archaean life*. Phil. Trans. R. Soc. B 361, 869–885. (doi:10.1098/rstb.2006.1834).
- SCHÖNING K.-U., SCHOLZ P., GUNTHA S., WU X., KRISHNAMURTHY R., ESCHENMOSER A., 2000. *Chemical etiology of nucleic acid structure: the α -threofuranosyl-(3'→32') oligonucleotide system*. Science 290, 1347–1351.
- SCHWARTZ A. W., 2006. *Phosphorus in prebiotic chemistry*. Phil. Trans. R. Soc. B 361, 1743–1749. (doi:10.1098/rstb.2006.1901).
- STEITZ T. A., MOORE P. B., 2003. *RNA, the first macromolecular catalyst: the ribosome is a ribozyme*. Trends Biochem. Sci. 28, 411–418. (doi:10.1016/S0968-0004(03)00169-5).
- STETTER K. O., 2006. *Hyperthermophiles in the history of life*. Phil. Trans. R. Soc. B 361, 1837–1843. (doi:10.1098/rstb.2006.1907).
- STRIBLING R., MILLER S. L., 1987. *Energy yields for hydrogen cyanide and formaldehyde syntheses: the HCN and amino acid concentrations in the primitive ocean*. Orig. Life 17, 261–273.
- SUMMONS R. E., BRADLEY A. S., JAHNKE L. L., WALDBAUER J. R., 2006. *Steroids, triterpenoids and molecular oxygen*. Phil. Trans. R. Soc. B 361, 951–968. (doi:10.1098/rstb.2006.1837).
- SZOSTAK J. W., BARTEL D. P., LUISI P. L., 2001. *Synthesizing life*. Nature 409, 387–390.
- THADDEUS P., 2006. *The prebiotic molecules observed in the interstellar gas*. Phil. Trans. R. Soc. B 361, 1681–1687. (doi:10.1098/rstb.2006.1897).
- TIAN F., TOON O. B., PAVLOV A. A., DE STERCK H., 2005. *A hydrogen-rich early Earth atmosphere*. Science 308, 1014–1017. (doi:10.1126/science.1106983).
- TRINKS H., SCHRÖDER W., BIEBRICHER C., 2005. *Ice and the origin of life*. Orig. Life Evol. Biosph. 35, 429–445. (doi:10.1007/s11084-005-5009-1).
- UENO Y., YAMADA K., YOSHIDA N., MARUYAMA S., ISOZAKI Y., 2006. *Evidence from fluid inclusions for microbial methanogenesis in the early Archaean era*. Nature 440, 516–519. (doi:10.1038/nature04584).
- VALLEY J. W., PECK W. H., KING E. M., WILDE S. A., 2002. *A cool early Earth*. Geology 30, 351–354.
- VAN DER GULIK P., MASSAR S., GILIS D., BUHRMAN H., ROOMAN M., 2009. *The first peptides: The evolutionary transition between prebiotic amino acids and early proteins*. J. Theor. Biol. 261, 531–539. (doi:10.1016/j.jtbi.2009.09.004).
- WÄCHTERSÄUSER G., 1988. *An all-purine precursor of nucleic acids*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 85, 1134–1135.
- WÄCHTERSÄUSER G., 1990. *Evolution of the first metabolic cycles*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 87, 200–204.
- WÄCHTERSÄUSER G., 1997. *The origin of life and its methodological challenge*. J. Theor. Biol. 187, 483–494.
- WÄCHTERSÄUSER G., 2003. *From pre-cells to Eukarya – a tale of two lipids*. Mol. Microbiol. 47, 13–22.
- WÄCHTERSÄUSER G., 2006. *From volcanic origins of chemoautotrophic life to Bacteria, Archaea and Eukarya*. Phil. Trans. T. Soc. B. 361, 1787–1808. (doi:10.1098/rstb.2006.1904).
- WÄCHTERSÄUSER G., 2007. *On the chemistry and evolution of the pioneer organism*. Chem. Biodiversity 4, 584–602.
- WÄCHTERSÄUSER G., HUBER C., 2007. *Debating evidence for the origin of life on Earth*. Response. Science 315, 937–938.
- WEBER A. L., 2005. *Aqueous synthesis of peptide thioesters from amino acids and a thiol using 1,1-carbonyldiimidazole*. Orig. Life Evol. Biosph. 35, 421–427.
- WITTUNG P., NIELSEN P. E., BUCHARDT O., EGHOLM M., NORDEN B., 1994. *DNA-like double helix formed by peptide nucleic acid*. Nature 368, 561–563.
- WOESE C., 1967. *The genetic code, the molecular basis for gene expression*. Harper and Row, New York.
- WOESE C. R., FOX G. E., 1977. *Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 74, 5088–5090.
- WOESE C., 1998. *The Universal Ancestor*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 95, 6854–6859.
- WOESE C. R., KANDLER O., WHEELIS M. L., 1990. *Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eukarya*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 87, 4576–4579.
- WOESE C. R., 2000. *Interpreting the universal phylogenetic tree*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97, 8392–8396.
- WOESE C. R., 2002. *On the evolution of cells*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 99, 8742–8747.
- ZAHNLE K. J., 2006. *Earth's earliest atmosphere*. Elements 2, 217–222.
- ZHU T. F., SZOSTAK J. W., 2009. *Coupled growth and division of model protocell membranes*. J. Am. Chem. Soc. 131, 5705–5713. (doi:10.1021/ja-900919c).
- ZILLIG W., PALM P., KLENK H.-P., 1992. *The nature of the common ancestor of the three domains of life and the origin of the Eucarya*. [W:] *Frontiers of Life*. TRAN THANH VAN J., MOUNOLOU J. C., SCHNEIDER J., MCKAY C. (red.). Gif-sur-Yvette, Editions Frontiers, 181–193.
- ZIMMER C., 2009. *On the origin of life on Earth*. Science 323, 198–199.
- ZUBAY G., MUI T., 2001. *Prebiotic synthesis of nucleotides*. Orig. Life Evol. Biosph. 31, 87–102.