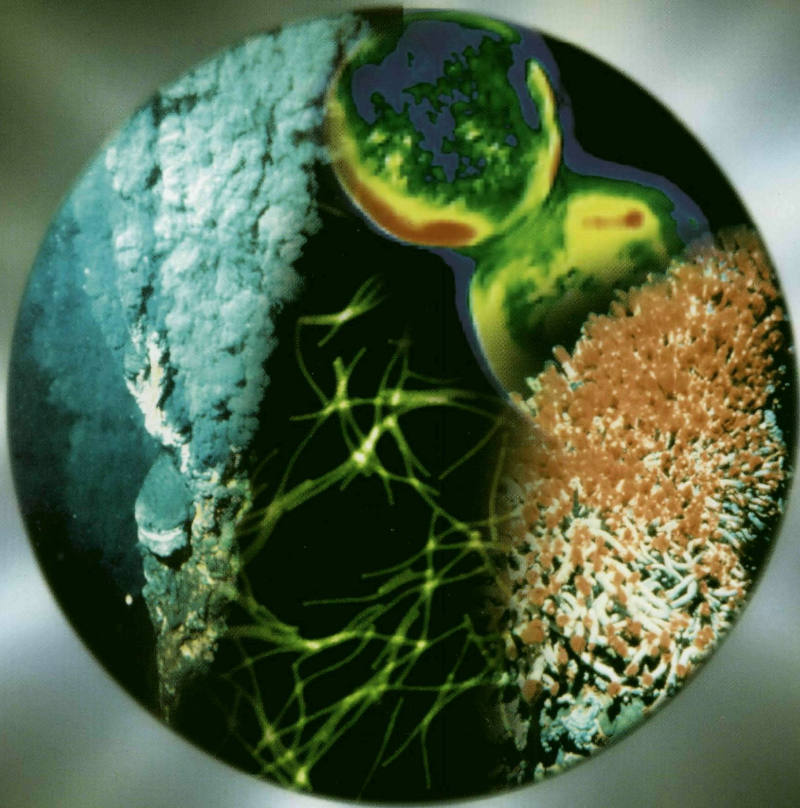


Δημήτριος Α. Κυριακίδης
Χρήστος Β. Μπαμπάτσικος

Η προέλευση της ζωής

Θεωρίες και πειραματικές προσεγγίσεις



ΕΠΙΣΤΗΜΗΣ ΚΟΙΝΩΝΙΑ

ΕΙΔΙΚΕΣ ΜΟΡΦΩΤΙΚΕΣ ΕΚΔΗΛΩΣΕΙΣ

ΠΡΟΕΛΕΥΣΗ ΤΗΣ ΖΩΗΣ
ΘΕΩΡΙΕΣ ΚΑΙ ΠΕΙΡΑΜΑΤΙΚΕΣ ΠΡΟΣΕΓΓΙΣΕΙΣ



ΕΠΙΣΤΗΜΗΣ ΚΟΙΝΩΝΙΑ
ΕΙΔΙΚΕΣ ΜΟΡΦΩΤΙΚΕΣ ΕΚΔΗΛΩΣΕΙΣ

ΕΘΝΙΚΟ ΙΔΡΥΜΑ ΕΡΕΥΝΩΝ

ΔΗΜΗΤΡΙΟΣ Α. ΚΥΡΙΑΚΙΔΗΣ
ΧΡΗΣΤΟΣ Β. ΜΠΑΜΠΑΤΣΙΚΟΣ

ΠΡΟΕΛΕΥΣΗ ΤΗΣ ΖΩΗΣ
ΘΕΩΡΙΕΣ ΚΑΙ ΠΕΙΡΑΜΑΤΙΚΕΣ ΠΡΟΣΕΓΓΙΣΕΙΣ

ΑΘΗΝΑ 2006

ISBN: 960-7998-36-7

© 2006, ΕΘΝΙΚΟ ΙΔΡΥΜΑ ΕΡΕΥΝΩΝ (ΕΙΕ)

Περιεχόμενα

ΠΡΟΛΟΓΟΣ	11
ΕΙΣΑΓΩΓΗ	13
ΤΟΠΟΣ ΚΑΙ ΧΡΟΝΟΣ ΕΜΦΑΝΙΣΗΣ ΤΗΣ ΖΩΗΣ	
Κεφάλαιο 1ο: <i>Η γένεση του ηλιακού μας συστήματος και η αστροχημεία</i>	27
Κεφάλαιο 2ο: <i>Ο χώρος της δημιουργίας της ζωής</i>	41
Κεφάλαιο 3ο: <i>Οι συνθήκες της πρωταρχικής Γης – Η εμφάνιση ζωής στη Γη</i>	47
ΤΑ ΠΡΩΤΑ ΜΟΡΙΑ – Η ΧΗΜΙΚΗ ΕΞΕΛΙΞΗ	
Κεφάλαιο 4ο: <i>Επιστημονική προσέγγιση και έρευνα σχετικά με την προέλευση της ζωής</i>	59
Κεφάλαιο 5ο: <i>Προβιοτικές αντιδράσεις που οδηγούν σε βιομόρια</i>	65
Κεφάλαιο 6ο: <i>Μόρια προερχόμενα από το διάστημα</i>	95
Κεφάλαιο 7ο: <i>Ο πολυμερισμός των βιομορίων</i>	105
Η ΔΗΜΙΟΥΡΓΙΑ ΤΗΣ ΖΩΗΣ	
Κεφάλαιο 8ο: <i>Η έννοια της στοιχειώδους ζωής</i>	121
Κεφάλαιο 9ο: <i>Το πρώτο γενετικό υλικό</i>	129

Κεφάλαιο 10ο:	
<i>Η μετάβαση από τον αβιοτικό κόσμο στον κόσμο του RNA και του DNA</i>	149
Κεφάλαιο 11ο:	
<i>Προβιοτικός σχηματισμός μεμβρανών</i>	185
Κεφάλαιο 12ο:	
<i>Τα υποθαλάσσια υδρόθερμα συστήματα και η δημιουργία της ζωής</i>	201
Κεφάλαιο 13ο:	
<i>Άλλες θεωρίες και απόψεις για την προέλευση της ζωής</i>	225
Κεφάλαιο 14ο:	
<i>Πηγές ενέργειας για τους πρώτους σχηματισμούς της ζωής</i>	237
Κεφάλαιο 15ο:	
<i>Το αίνιγμα της προέλευσης της οπτικής ισομέρειας στους ζωντανούς οργανισμούς</i>	253
Κεφάλαιο 16ο:	
<i>Συνθέτοντας ζωή</i>	263
Η ΕΞΕΛΙΞΗ ΤΗΣ ΖΩΗΣ	
Κεφάλαιο 17ο:	
<i>Ταξινόμηση των οργανισμών – Ο τελευταίος κοινός πρόγονος</i>	275
Κεφάλαιο 18ο:	
<i>Ο γενετικός κώδικας: η προέλευση και η εξέλιξή του</i>	309
Κεφάλαιο 19ο:	
<i>Η φωτοσύνθεση: η προέλευση και η εξέλιξή της</i>	337
Κεφάλαιο 20ο:	
<i>Η εξέλιξη των οργανισμών</i>	359
Κεφάλαιο 21ο:	
<i>Τα υποθαλάσσια υδρόθερμα συστήματα και η δημιουργία της ζωής</i>	397
Κεφάλαιο 22ο:	
<i>Σύνοψη – Ποια κομμάτια λείπουν</i>	409
ΕΠΙΛΟΓΟΣ	413

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑΤΑ

Παράρτημα 1ο	
<i>Πώς γίνεται ο προσδιορισμός των ηλικιών των ουράνιων σωμάτων</i>	417
Παράρτημα 2ο	
<i>Το ηλιακό μας σύστημα</i>	420
Παράρτημα 3ο	
<i>Η αφθονία χημικών στοιχείων και η δημιουργία τους στο σύμπαν, στη Γη και στο ανθρώπινο σώμα</i>	422
Παράρτημα 4ο	
<i>Κατάλογος διαστρικών μορίων</i>	424
Παράρτημα 5ο	
<i>Αστροχημεία και προέλευση της ζωής</i>	426
Παράρτημα 6ο	
<i>Προτεινόμενος προβιοτικός μηχανισμός σύνθεσης αδερίνης και υποξανθίνης</i>	431
Παράρτημα 7ο	
<i>Οι τρεις επικράτειες της ζωής – Ομοιότητες και διαφορές</i>	432
Παράρτημα 8ο	
<i>Ταξινόμηση των οργανισμών αναλόγως με τον τρόπο θρέψης –Μηχανισμοί συγκέντρωσης ενέργειας που χρησιμοποιούν οι οργανισμοί και προέλευση/εξέλιξη της ζωής</i>	434
Παράρτημα 9ο	
<i>Αρχαία</i>	438
Παράρτημα 10ο	
<i>Αχραιόφιλοι οργανισμοί</i>	452
Παράρτημα 11ο	
<i>Επεξήγηση όρων</i>	466
Παράρτημα 12ο	
<i>Ιστορίες επιστημονικής φαντασίας</i>	475

ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Το θέμα σχετικά με το πώς ξεκίνησε η ζωή στον πλανήτη μας, έχει πανάρχαιες ρίζες. Η δίψα του ανθρώπου για κατανόηση της ύπαρξής του είναι ίσως τόσο παλιά, όσο και η παρουσία του ως *Homo sapiens* στη Γη. Οι απαντήσεις που μπορούν να δοθούν σχετικά με την προέλευση της ζωής είναι πολλές και πιθανόν κάθε άνθρωπος θα μπορούσε να δώσει τη δικιά του. Τον τελευταίο αιώνα όμως άρχισε να εξετάζεται επιστημονικά το ζήτημα της προέλευσης της ζωής και οι πληροφορίες σήμερα για το θέμα αυτό έχουν συσσωρευτεί σε ικανοποιητικό βαθμό.

Το πιο εντυπωσιακό γύρω από το ζήτημα της προέλευσης της ζωής είναι ότι αυτό το θέμα καλύπτει πολλούς τομείς επιστημών. Περιλαμβάνει επιστήμες όπως η κοσμολογία, η αστροφυσική, η αστροχημεία, η αστροβιολογία, η γεωλογία, η φυσική, η οργανική και η ανόργανη χημεία, η βιοχημεία, η μοριακή βιολογία, η εξελικτική βιολογία, ακόμη και τα μαθηματικά, για να μην αναφέρουμε και τους πιο εξειδικευμένους τομείς όπως η συγκριτική πλανητολογία κ.ά.

Πώς όμως άρχισε η ζωή σε αυτό το σημείο του σύμπαντος, στον πλανήτη που ονομάσαμε Γη; Έναν αιώνα πριν, η απάντηση στο ερώτημα αυτό ήταν απεριόριστα υποθετική. Όμως, με την πρόοδο της τεχνολογίας και τη σταδιακή κατανόηση της δημιουργίας του πλανήτη μας, του ηλιακού μας συστήματος, και του σύμπαντος που μας περιβάλλει, η έρευνα για την προέλευσή μας έγινε μια σοβαρή επιστημονική αναζήτηση.

Ο Δαρβίνος ήταν από τους πρώτους σύγχρονους ερευνητές που αναγνώρισε ότι η ζωή θα μπορούσε να ξεκινήσει με μια σειρά κλιμακούμενων χημικών αντιδράσεων. Στα μέσα του προηγούμενου αιώνα, βρέθηκε ότι τα βασικά οργανικά μόρια θα μπορούσαν να παραχθούν με ηλεκτρικές εκκενώσεις (προσομοίωση των αστραπών) από ένα μίγμα αερίων που θερμαινόταν. Αυτά τα πειράματα ήταν οι πρώ-

τες ενδείξεις για το πώς πιθανόν να έγιναν οι πρώτες χημικές αντιδράσεις στη Γη ακόμα και σε άλλους αστερες του σύμπαντος. Προβιοτικά υλικά για τη ζωή θα μπορούσαν να υπάρχουν στην ατμόσφαιρα της Γης, να σχηματιστούν από τις υποθαλάσσιες υδρόθερμες αναβλύσεις, ή να έρθουν από το διάστημα μετά από τις συγκρούσεις της γης με μετεωρίτες και κομήτες.

Αν και πολλά από τα στοιχεία της προέλευσης της ζωής δεν υπάρχουν πια, από γεωλογικές έρευνες, ξέρουμε ότι η ιστορία της ζωής στη Γη άρχισε τουλάχιστον πριν από περίπου 3,6 δισεκατομμύρια χρόνια. Ενδείξεις από εξέταση ισotόπων του άνθρακα δείχνουν ότι η ζωή πρέπει να ξεκίνησε στη Γη πριν από 3,85 δισεκατομμύρια χρόνια, ίσως και πιο πριν.

Τα ερωτήματα που πηγάζουν σχετικά με την προέλευση της ζωής είναι πάρα πολλά. Ποιες ήταν οι συνθήκες της πρωταρχικής Γης; Ποιο ήταν το πρώτο γενετικό υλικό; Ποια ήταν τα πρώτα μόρια και ποια τα βιοχημικά μονοπάτια που οδήγησαν στον πρώτο αυτο-αντιγραφόμενο οργανισμό; Πώς προέκυψαν οι τρεις επικράτειες των κυττάρων; Η προσπάθεια μας θα είναι να δοθούν απαντήσεις όσο το δυνατόν πιο απλά γίνεται, κινδυνεύοντας φυσικά να μην ικανοποιήσουμε αυτούς που με βαθύ στοχασμό θα ζητήσουν καθαρά επιστημονικές αποδείξεις.

Θα θέλαμε να ευχαριστήσουμε την ALPHA BANK για την οικονομική της συμμετοχή στην παρούσα έκδοση. Ευχαριστούμε το Ινστιτούτο Νεοελληνικών Ερευνών στη μηχανογράφηση του οποίου παράχθηκε το έργο αυτό, ιδιαίτερα δε την κυρία Κέλλυ Αγγελή που με τόσο κέφι επιμελήθηκε την έκδοση αυτή και την κυρία Ειρήνη Παπακυριακού για τις εύστοχες παρατηρήσεις και σχόλια της στο κείμενο του βιβλίου. Ευχαριστίες οφείλονται επίσης και στις Μορφωτικές Εκδηλώσεις του Ε.Ι.Ε. για τη χρηματοδότηση της έκδοσης. Κάθε υπόδειξη θα είναι χαρά για τους συγγραφείς.

Αθήνα, Νοέμβριος 2006

Δημήτριος Α. Κυριακίδης
Χρήστος Β. Μπαμπάτσιος

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η όλη διαδικασία της εμφάνισης της ζωής στη Γη, από τη Μεγάλη Έκρηξη (Big Bang) έως τη σημερινή εποχή όπου κυριαρχεί ο Homo Sapiens, θα μπορούσε να χωριστεί σε τέσσερα επιμέρους στάδια (εικόνα 1):

Της φυσικής εξέλιξης: από το Big Bang στον σχηματισμό των ατόμων.

Της χημικής εξέλιξης: από τα άτομα στον σχηματισμό μορίων και περαιτέρω στον σχηματισμό του πρωτοκυττάρου.

Της βιολογικής εξέλιξης: από το πρωτοκύτταρο στην εξέλιξη των πολυκύτταρων οργανισμών.

Της κοινωνιολογικής εξέλιξης: όπου τα διάφορα οικοσυστήματα μαθαίνουν να επιβιώνουν με τη σημερινή μορφή που γνωρίζουμε.

Όλα τα στάδια είναι εξαιρετικά ενδιαφέροντα και αποτελούν την ευρέως αποδεκτή θεωρία προέλευσης και εξέλιξης του κόσμου αυτή της Μεγάλης Έκρηξης ή του Big Bang, η οποία στηρίζεται κυρίως στη γενική θεωρία της σχετικότητας του Einstein και στην κοσμολογική αρχή. Πολλά βιβλία και άρθρα έχουν γραφτεί από επιστήμονες του συγκεκριμένου τομέα. Στο παρόν βιβλίο γίνεται μόνο μια απλή αναφορά στη Μεγάλη Έκρηξη και στη γένεση των χημικών στοιχείων που ενδιαφέρουν τη ζωή. Αυτό που κυρίως εξετάζεται είναι η χημική/βιοχημική πλευρά της προέλευσης της ζωής.

Το βιβλίο είναι χωρισμένο σε τέσσερις ενότητες. Η πρώτη ενότητα περιλαμβάνει τα κεφάλαια 1-3 όπου αναφέρονται το πώς δημιουργήθηκε η Γη και ποιες ήταν οι συνθήκες που επικρατούσαν σε αυτήν όταν πρωτοεμφανίστηκε η ζωή. Η δεύτερη ενότητα περιλαμβάνει τα κεφάλαια 4-7 όπου αναφέρεται η αρχή της επιστημονικής έρευνας στον τομέα της προέλευσης της ζωής και κατά συνέπεια των μορίων που αποτελούν τη ζωή. Η τρίτη ενότητα, τα κεφάλαια 8-16, αφορά

και το κύριο θέμα του βιβλίου αυτού: την ανάπτυξη των υπαρχουσών θεωριών για τον τρόπο με τον οποίο σχηματίστηκαν οι πρώτες μορφές ζωής και τα αντίστοιχα πειράματα που τις στηρίζουν. Τέλος, στην *τέταρτη ενότητα*, που περιλαμβάνει τα κεφάλαια 17-22, περιγράφεται η περαιτέρω εξέλιξη του κυττάρου, καθώς και άλλα θέματα, όπως η αναζήτηση εξωγήινης ζωής και κάποιες άλλες τάσεις και σκέψεις για την έρευνα στον τομέα της προέλευσης της ζωής. Τα παραρτήματα θα μπορούσαν να θεωρηθούν η *πέμπτη ενότητα* του βιβλίου καθώς αποτελούν αναπόσπαστο μέρος του.

Πιο αναλυτικά, το πρώτο κεφάλαιο αναφέρεται στη γένεση του ηλιακού μας συστήματος με την αστροχημεία, μετά από ένα σύντομο σχόλιο στη Μεγάλη Έκρηξη. Οι συνθήκες δημιουργίας του ηλιακού μας συστήματος ενδιαφέρουν άμεσα τον τομέα της προέλευσης της ζωής, εφόσον είναι σημαντικό να γνωρίζουμε το υλικό της δημιουργίας της, δηλαδή ποια μόρια επέζησαν του γαλαξιακού νεφελώματος και στη συνέχεια αποτέλεσαν το υλικό με το οποίο δημιουργήθηκε η ζωή. Τα παραρτήματα 1-5 είναι βοηθητικά για τον αναγνώστη που ενδιαφέρεται για περισσότερες λεπτομέρειες σε ορισμένα θέματα. Το πώς μετράμε τις χρονολογίες (παράρτημα 1), ποια σώματα αποτελούν το ηλιακό μας σύστημα (παράρτημα 2), τα χημικά στοιχεία που αποτελούν το σύμπαν, τη Γη και το ανθρώπινο σώμα, καθώς και το πώς πιστεύουμε ότι δημιουργήθηκαν τα κυριότερα βιογενή στοιχεία, τα στοιχεία δηλαδή που αποτελούν την έμβια ύλη (παράρτημα 3) είναι θέματα οικεία σε έναν αστροφυσικό αλλά όχι σε έναν μέσο αναγνώστη. Στο παράρτημα 4 αναφέρονται μόρια που ανιχνεύθηκαν έξω από το ηλιακό μας σύστημα, μερικά από τα οποία είναι γνωστά στους επιστήμονες, ενώ άλλα προκαλούν αμηχανία ακόμα και στους χημικούς. Η χημική σύσταση της μεσοαστρικής σκόνης, ενδιαφέρει άμεσα το θέμα της προέλευσης της ζωής καθώς είναι πιθανόν το νεφέλωμα που σχημάτισε το ηλιακό μας σύστημα (ή έστω τα άκρα του ηλιακού συστήματος) να διατήρησαν τη χημική μνήμη της προηγούμενης κατάστασής του. Εφόσον δε, στο πρώτο κεφάλαιο γίνεται μόνο μια μικρή αναφορά στην αστροχημεία, περισσότερες λεπτομέρειες παρατίθενται στο παράρτημα 5.

Το δεύτερο και το τρίτο κεφάλαιο είναι συμπληρωματικά του πρώτου. Σε αυτά παρουσιάζονται τότε και πού εμφανίστηκε η ζωή

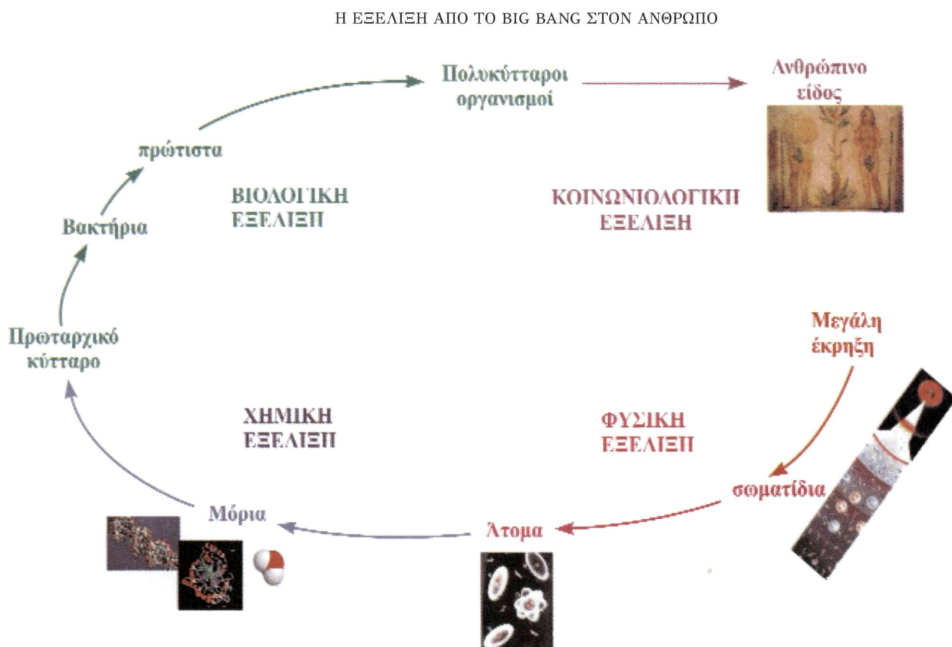
καθώς και πώς ήταν η Γη εκείνη την περίοδο. Επιπλέον, αν η ατμόσφαιρά της ήταν αναγωγική ή όχι, αν υπήρχαν ωκεανοί και ξηρά, αν ήταν παγωμένη η επιφάνειά της ή όχι, αν οι συγκρούσεις με μεγάλα ουράνια σώματα που συνέβαιναν συχνά όπως πιστεύεται κατά τα πρώτα 500-600 εκατομμύρια χρόνια από τη δημιουργία του πλανήτη μας ανέβαζαν τη θερμοκρασία της επιφάνειας πολύ ψηλά κ.ά. Αυτά είναι ζητήματα που παίζουν καθοριστικό ρόλο στο ποια μόρια υπήρχαν στη Γη και αποτέλεσαν το υλικό δημιουργίας της ζωής.

Στα πρώτα τρία κεφάλαια το πεδίο της προέλευσης της ζωής παίρνει στοιχεία κυρίως από την αστρονομία, την πλανητολογία, τη γεωλογία και τη γεωχημεία. Οποιαδήποτε πρόοδος στις επιστήμες αυτές, που θα δώσουν πιο συγκεκριμένα στοιχεία για τις συνθήκες της πρωταρχικής Γης, θα έχει άμεσο αντίκτυπο στις θεωρίες προέλευσης της ζωής.

Στο τέταρτο κεφάλαιο παρουσιάζεται ιστορικά η σύγχρονη επιστημονική προσπάθεια κατανόησης της προέλευσης της ζωής. Το έναυσμα δόθηκε από τον Δαρβίνο τον 19ο αιώνα με τη θεωρία της εξέλιξης. Η προσπάθεια συγκεκριμενοποιήθηκε από τους Oparin και Haldane την δεκαετία του '20 και προχώρησε με τα πειράματα των Miller-Urey στις αρχές της δεκαετίας του '50. Τα πειράματα αυτά είχαν τέτοια απήχηση που εγκαθίδρυσαν ουσιαστικά ένα νέο τομέα στην επιστήμη, τον τομέα της προέλευσης της ζωής.

Το πέμπτο κεφάλαιο αναφέρεται στην προβιοτική χημεία. Περιγράφει τα πειράματα που ακολούθησαν εκείνα των Miller-Urey. Οι ερευνητές ασχολήθηκαν με τα θέματα αυτά αρκετές δεκαετίες μετά το κλασικό πείραμα Miller-Urey. Συγκεκριμένα στα πειράματα εξετάζεται η σύνθεση μονομερών (αμινοξέων, νουκλεοτιδίων, λιπαρών οξέων) και άλλων οργανικών μορίων που πιστεύεται ότι έπαιξαν ρόλο στην εμφάνιση της πρωταρχικής ζωής. Μέχρι τη δεκαετία του '80 ένα από τα κυρίαρχα θέματα στον τομέα της προέλευσης της ζωής ήταν το πώς σχηματίστηκαν τα πρώτα βιομόρια.

Μια θεωρία που γίνεται ολοένα και πιο δημοφιλής είναι αυτή που αναφέρει ότι τα βασικά μόρια ή ένα μεγάλο μέρος τους προήλθαν από το διάστημα μέσω κομητών και άλλων σωμάτων που συγκρούονταν με τη Γη στα αρχικά στάδια της ιστορίας της. Μπορεί κάποτε να ήταν απλές απόψεις, όμως και για τη θεωρία αυτή άρχισαν να γίνονται πει-



ΕΙΚΟΝΑ 1:

Τα τέσσερα είδη της εξέλιξης από το Big Bang μέχρι τον άνθρωπο.

ράματα και υπολογισμοί. Κρίναμε ότι ένα τέτοιο κεφάλαιο θα έπρεπε να συμπεριληφθεί, καθώς το τοπίο που δημιουργείται από μη επιστημονικούς κύκλους είναι θολό. Η άποψη ότι η ζωή «ήρθε» από έξω με τον ένα ή τον άλλο τρόπο είναι πολύ ελκυστική. Η άποψη της πανσπερμίας με τις διάφορες εκδοχές της αναφέρεται διάσπαρτα (βλέπε κεφάλαια 2, 6 και παραρτήματα 11, 12).

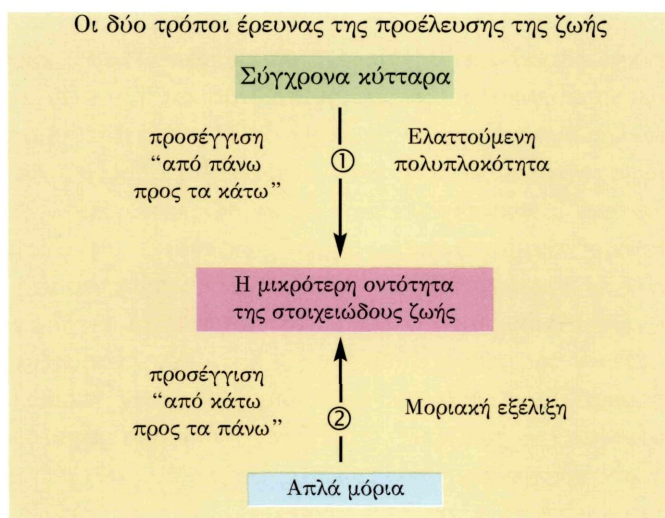
Σίγουρα, οι επιστημονικές θεωρίες έχουν αξία όταν μπορούν να αποδειχτούν. Έτσι η υπόθεση ότι τα απλά μόρια συγκροτήθηκαν σε μεγάλα πολυμερή δεν έχει τόσο μεγάλη σημασία όταν δεν μπορεί να αποδειχτεί πειραματικά. Ποιες ήταν λοιπόν οι ακριβείς συνθήκες που οδήγησαν στον πολυμερισμό βιομορίων και τα οποία με τη σειρά τους έδωσαν το πρωτοκύτταρο; Τα πειράματα του Fox που άφησαν εποχή, ο ρόλος του πηλού και άλλων παραγόντων εξετάζονται στον πολυμερισμό και σχηματισμό των πρωτεϊνών και των νουκλεϊνικών οξέων και αναφέρονται στο έβδομο κεφάλαιο.

Μέχρι το σημείο εκείνο δεν υπήρχε κάτι που να μπορούμε να ονομάσουμε ζωή. Το άλμα από την άβια στην έμβια ύλη είναι τεράστιο.

Κανείς φυσικά δεν πιστεύει ότι έγινε αυτοσυγκρότηση των μορίων μονομιάς και έδωσαν το σημερινό πολύπλοκο κύτταρο. Είναι πολύ πιο εύκολο να εξηγηθεί η εξέλιξη του πρώτου κυττάρου και ο σχηματισμός όλων των οργανισμών παρά να δοθεί μια πειστική απάντηση για το πώς σχηματίστηκε το πρωτόκυτταρο. Βεβαίως, ο καθένας έχει στο μυαλό του διαφορετική ιδέα για το πώς ήταν αυτό. Έτσι μας ενδιαφέρουν οι προκυτταρικές μορφές ζωής που με την εξέλιξή τους οδήγησαν στο πρωτόκυτταρο. Όμως ποιες προκυτταρικές μορφές μπορούν να χαρακτηριστούν ζωντανές; Ποια είναι τα διαφορετικά χαρακτηριστικά της στοιχειώδους ζωής; Αυτά δεν είναι απλά ρητορικά ερωτήματα. Οι απαντήσεις που δίνονται οδηγούν σε διαφορετικές πορείες έρευνας της προέλευσης της ζωής. Το όγδοο κεφάλαιο ασχολείται με τον ορισμό της στοιχειώδους ζωής. Μας οδηγεί έτσι στον RNA κόσμο ή στον πριν τον RNA κόσμο, έννοιες που εξετάζονται και στο ένατο κεφάλαιο.

Αφότου έγινε γνωστός ο γενετικός μηχανισμός και το γενετικό υλικό του κυττάρου, παρουσιάστηκε η απορία για το ποια μόρια εμφανίστηκαν πρώτα στη διαδικασία της προέλευσης της ζωής. Το DNA ή οι πρωτεΐνες; Το ένα χρειάζεται το άλλο για να αναπαραχθεί. Έτσι δημιουργήθηκε το παράδοξο κότας-αυγού. Η απάντηση που δόθηκε θεωρητικά από τρεις επιστήμονες ήταν: κανένα από αυτά. Ίσως το RNA που όμως θα πρέπει να είχε, και να έχει ακόμα, καταλυτικές ιδιότητες. Η ανακάλυψη καταλυτικών ιδιοτήτων σε μόρια RNA μια δεκαπενταετία αργότερα χάρισε στους ερευνητές το βραβείο Nobel. Υπήρχε δηλαδή μια περίοδος στην εξέλιξη της ζωής όπου κυρίαρχο μόριο ήταν το RNA. Οι δυσκολίες όμως παρασκευής κάτω από προβιοτικές συνθήκες του RNA οδήγησαν την έρευνα σε μόρια αποθήκευσης γενετικών πληροφοριών πριν από το RNA. Έτσι εξετάζονται τα PNA, TNA ακόμα και η πρόταση για κάποια ορυκτά. Όλα αυτά είναι τα θέματα του δέκατου κεφαλαίου.

Υπάρχουν γενικά δύο μέθοδοι προσέγγισης του θέματος «προέλευση της ζωής» (εικόνα 2). Η προσπάθεια της σύνθεσης ζωής από απλούστερα μόρια σε πολύπλοκα, μέθοδος «από κάτω προς τα πάνω», ή αντιθέτως, η «αποσύνθεση» της ζωής, μέθοδος «από πάνω προς τα κάτω». Όταν αυτές συναντηθούν, τότε θα έχουμε κατανοήσει το πρόβλημα «προέλευση της ζωής». Αυτές οι μέθοδοι εφαρμόστηκαν σε μεγάλο βαθμό και εξετάζονται στο δέκατο κεφάλαιο, ένα εξαιρετι-



ΕΙΚΟΝΑ 2.

Δύο προσεγγίσεις στο θέμα της προέλευσης της ζωής.

κά δύσκολο κεφάλαιο το οποίο είναι και ο πυρήνας του βιβλίου. Η μετάβαση από την άβια ύλη στον κόσμο όπου κυριαρχούν τα μόρια του DNA και των πρωτεϊνών καθώς και ο κόσμος του RNA και οι μεταβολικές διεργασίες του είναι μερικές υποθέσεις που εξετάζονται με πειραματικά δεδομένα. Ανακατασκευάζονται όλα τα στάδια των διαδικασιών από τα οποία θεωρείται ότι πέρασε η ζωή σύμφωνα με τις σημερινές γνώσεις μας. Μερικά πειράματα είναι δύσκολα για έναν που δεν ασχολείται με τις βιοχημικές/βιολογικές επιστήμες, αλλά κρίθηκε απαραίτητο να παρουσιαστούν, καθώς αποτελούν σήμερα την αιχμή της έρευνας στον τομέα της προέλευσης της ζωής. Τέλος, παρουσιάζεται η υπόθεση για το πώς έγινε η μετάβαση από τον αβιοτικό κόσμο στον κόσμο όπου κυριαρχούσε το RNA και στη συνέχεια η μετάβαση στον κόσμο των DNA-πρωτεϊνών μαζί με όλα τα πειραματικά δεδομένα που υπάρχουν.

Όλα τα κύτταρα περικλείονται από μεμβράνες λιπιδίων. Πώς σχηματίζονται αυτές, ποιες είναι οι ιδιότητές τους και πότε εμφανίστηκαν καθώς και ένα μοντέλο πρωτοκυττάρου είναι τα θέματα του εντέκατου κεφαλαίου.

Από το 1977, όταν ανακαλύφθηκε ότι οι υποθαλάσσιες αναβλύσεις στους πυθμένες των ωκεανών σφύζουν από ζωή, οι περιοχές αυτές θεωρήθηκαν ως πιθανός τόπος προέλευσης της ζωής. Η άποψη αυτή ενι-

σχύθηκε ιδιαίτερα με τη θεωρία του Wächtershäuser για την προέλευση της ζωής, ότι δηλαδή πρωτοεμφανίστηκε ο μεταβολισμός των οργανικών ενώσεων και στη συνέχεια το πρωτοκύτταρο, που είναι μια σχετικά νέα και αρκετά καλά τεκμηριωμένη θεωρία. Τα τελευταία χρόνια κερδίζουν έδαφος οι θεωρίες που υποστηρίζουν ότι προηγήθηκε ο μεταβολισμός και κατόπιν εφευρέθηκε το γενετικό υλικό. Στο δέκατο έβδομο κεφάλαιο αναπτύσσονται όλα τα παραπάνω καθώς επίσης και η χημεία των υδρόθερμων αναβλύσεων στους πυθμένες των ωκεανών.

Σε ένα ξεχωριστό κεφάλαιο τοποθετήσαμε θεωρίες και απόψεις που δεν έγινε δυνατό να ταξινομηθούν αλλού. Η πρόθεσή μας να μην παραλείψουμε κάποιες θεωρίες, πρόθεση μάλλον ουτοπική, μας έκανε να τοποθετήσουμε στο δέκατο τρίτο κεφάλαιο κάποιες ιδιαίτερες απόψεις για την προέλευση της ζωής.

Αν και διάσπαρτα στα προηγούμενα κεφάλαια αναφέρονται οι πηγές ενέργειας που ήταν διαθέσιμες στην αρχέγονη Γη, θεωρήθηκε σκόπιμο στο δέκατο τέταρτο κεφάλαιο να αναφέρονται και να αξιολογούνται οι πηγές ενέργειας που όχι μόνο υπήρχαν αλλά πιθανόν να χρησιμοποιήσαν οι πρώτοι σχηματισμοί της ζωής.

Ένα πρόβλημα που απασχολεί έντονα όσους προσπαθούν να εξηγήσουν το πώς προήλθε η ζωή είναι η οπτική ισομέρεια που παρατηρείται στους ζωντανούς οργανισμούς. Οι πρωτεΐνες που συνθέτονται στα κύτταρα περιέχουν όλες L-αμινοξέα ενώ οι υδατάνθρακες D-σάκχαρα. Υπάρχουν δύο διαφορετικές απόψεις για την προέλευση της ομοχειρομορφίας, οι οποίες εξετάζονται στο δέκατο πέμπτο κεφάλαιο. Είναι ένα δύσκολο πρόβλημα που θα πρέπει να έχουμε πάντα υπόψη μας και να προσπαθούμε να εξηγήουμε όταν προτείνεται μια θεωρία προέλευσης της ζωής.

Συχνά τα μέσα μαζικής ενημέρωσης αναφέρουν για σύνθεση ζωής στο εργαστήριο από επιστήμονες, υπερβάλλοντας και παραλλάζοντας επιστημονικές ανακοινώσεις που εκδίδονται από ερευνητικά κέντρα. Το δέκατο έκτο κεφάλαιο αναφέρεται σε προσπάθειες σύνθεσης ζωής. Όταν θα γίνει δυνατό να συντεθεί ζωή στον δοκιμαστικό σωλήνα χρησιμοποιώντας προβιοτικά υλικά και συνθήκες που πιστεύεται ότι υπήρχαν στην αρχέγονη Γη, τότε θα έχουμε πλησιάσει στην επίλυση του αινίγματος της προέλευσης της ζωής. Αλλά ως τότε έχουμε να μάθουμε πολλά ακόμη για τους μηχανισμούς της λειτουργίας του κυττάρου.

Αυτό θα μπορούσε να είναι και το τέλος του βιβλίου. Όμως θα έμεναν αναπάντητα σπουδαία ερωτήματα αν δεν αναφέρονταν οι απόψεις που υπάρχουν για το πρώτο στάδιο της κυτταρικής εξέλιξης, δηλαδή για τον χωρισμό των οργανισμών στις τρεις κατηγορίες που έχουμε σήμερα: Βακτήρια, Αρχαία και Ευκάρυα. Πότε και πώς έγινε ο διαχωρισμός αυτός; Το δέκατο έβδομο κεφάλαιο ασχολείται με τα θέματα αυτά καθώς και με τη φύση του τελευταίου κοινού προγόνου όλων των οργανισμών που υπάρχουν σήμερα στη Γη.

Το δέκατο όγδοο κεφάλαιο ασχολείται με την προέλευση και εξέλιξη του γενετικού κώδικα. Πρόκειται για τη συνέχεια από το κεφάλαιο 10, στο οποίο αναφέρθηκε συνοπτικά η προέλευση του γενετικού κώδικα που ανάγεται στον κόσμο του RNA. Στο δέκατο όγδοο κεφάλαιο αναφέρονται περισσότερες λεπτομέρειες για τις απόψεις που αφορούν στην προέλευση και στην εξέλιξη του κώδικα. Είναι ένα εξαιρετικά δύσκολο θέμα που τώρα αρχίζει να βρίσκει τις απαντήσεις σε ερωτήματα που απασχολούν για χρόνια τους επιστήμονες. Αφού απορρίπτεται πλέον η άποψη ότι ο γενετικός κώδικας ήταν ένα παγιωμένο ατύχημα, πλήθος εργασιών δείχνει ότι ο κώδικας υπέστη βελτιστοποίηση από την εμφάνισή του μέχρι τον τελευταίο κοινό πρόγονο που ως έναν βαθμό παγιώθηκε. Οι στερεοχημικές θεωρίες προσπαθούν να αναπλάσουν την όλη εξελικτική ιστορία του κώδικα ίσως και να μας αποκαλύψουν και λεπτομέρειες για τις οποίες μόνο υποθέσεις κάνουμε σήμερα. Ένα θέμα που αναφέρεται στο κεφάλαιο αυτό είναι και οι παραλλαγές του κώδικα που συναντάμε σήμερα σε διάφορους οργανισμούς. Το κεφάλαιο κλείνει με μια πρόσφατη ανακάλυψη, αυτή του 22ου αμινοξέος της πυρολυσίνης μαζί με την σεληνοκυστεΐνη, του 21ου αμινοξέος.

Η φωτοσύνθεση είναι γνωστό ότι έπαιξε και παίζει σπουδαίο ρόλο στην εξέλιξη της ζωής στον πλανήτη μας. Υπάρχουν ενδείξεις ότι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί υπήρχαν εδώ και 3,5 δισεκατομμύρια χρόνια. Βεβαίως αρχικά η φωτοσύνθεση δεν οδηγούσε στην παραγωγή O_2 . Όσα περισσότερα γνωρίζουμε για τα φωτοσυνθετικά βακτήρια και τα άλλα είδη φωτοσύνθεσης τόσο μας βοηθούν να επιλύσουμε το πρόβλημα της προέλευσης και εξέλιξής της. Η φωτοσύνθεση, το ζήτημα της εμφάνισης του οξυγόνου στην ατμόσφαιρα της Γης και η προέλευση των ενζύμων της φωτοσύνθεσης και της καθήλωσης του αζώτου είναι θέματα που απασχολούν το δέκατο ένατο κεφάλαιο.

Το ζήτημα της εμφάνισης των ευκαρυωτικών κυττάρων και της παραπέρα εξέλιξης τους έως σήμερα είναι θέματα που τίθενται στο εικοστό κεφάλαιο. Βεβαίως η εξέλιξη είναι αντικείμενο της εξελικτικής βιολογίας δηλαδή θέμα κυρίως για βιολόγους. Εδώ τέθηκαν ορισμένα ερωτήματα που απασχολούν γενικότερα την επιστήμη. Επίσης στο κεφάλαιο αυτό παρουσιάζεται το θέμα της προέλευσης των δύο φύλων, αίνιγμα που, όπως φαίνεται, θα αργήσει να βρει τη λύση του.

Ένα από τα πολλά θέματα που απασχολούν τον άνθρωπο είναι το αν είναι μόνος ή όχι στο σύμπαν. Οι περισσότεροι άνθρωποι πιστεύουν και ελπίζουν πως δεν συμβαίνει αυτό. Το θέμα της ύπαρξης ζωής έξω από τον πλανήτη μας, αλλά και της ύπαρξης εξωγήινης νοημοσύνης απασχολεί πολλούς. Στο εικοστό πρώτο κεφάλαιο αναφερόμαστε σε αυτά τα θέματα προσπαθώντας να συγκεκριμενοποιήσουμε ερωτήματα και απαντήσεις που έχουμε μέχρι τώρα.

Τι πρέπει να γίνει για να έχουμε την πλήρη εικόνα της προέλευσης της ζωής; Πολλά ερωτήματα χρειάζονται απάντηση. Αλλά ακόμα και όταν απαντηθούν πολλά από τα ερωτήματα που έχουμε, καινούργια ερωτήματα θα προκύπτουν. Απλώς θα μεγαλώνει η ευκρίνεια της εικόνας που θα έχουμε. Η πλήρης εικόνα θα είναι γνωστή αν επιτευχθεί να γίνουν γνωστά όλα τα «μυστικά» του κυττάρου, συνεπώς και της προέλευσής του. Ποιες είναι οι άμεσες προτεραιότητες στον τομέα της προέλευσης της ζωής είναι το θέμα του εικοστού δευτέρου κεφαλαίου.

Υπάρχουν αρκετά παραρτήματα που τα θεωρούμε αναπόσπαστο και αναγκαίο κομμάτι του βιβλίου αυτού. Πέρα από τα πέντε πρώτα παραρτήματα που αναφέρθηκαν ήδη, υπάρχει στο παράρτημα 6 ένας χημικός μηχανισμός, στο παράρτημα 7 η ταξινόμηση των οργανισμών σε τρεις επικράτειες (ομοιότητες και διαφορές), στο παράρτημα 8 η ταξινόμηση των οργανισμών ανάλογα με τον τρόπο θρέψης καθώς και τους μηχανισμούς συγκέντρωσης ενέργειας που χρησιμοποιούν. Στο παράρτημα 9 αναφερόμαστε αρκετά εκτεταμένα στα Αρχαία καθώς είναι μια κατηγορία οργανισμών σχετικά άγνωστη σε πολλούς. Για τον λόγο αυτό συμπεριλήφθηκαν αρκετές φωτογραφίες τις οποίες έστειλαν ερευνητές που ασχολούνται ειδικά με αυτά τα θέματα. Στο παράρτημα 10 αναφερόμαστε γενικά στους ακραιόφιλους οργανισμούς και στους μηχανισμούς που χρησιμοποιούν για να επιζήσουν. Οι ακραιόφιλοι οργανισμοί (και τα Αρχαία) ενδιαφέρουν άμεσα το

πεδίο της προέλευσης της ζωής καθώς πιστεύεται ότι η ζωή προήλθε ή πέρασε από περιβάλλοντα που δεν είχαν σχέση με τα σημερινά, αλλά θα μπορούσαμε να τα χαρακτηρίζαμε «ακραία».

Το μέρος των παραρτημάτων κλείνει με ένα παράρτημα επεξήγησης κάποιων όρων που κρίθηκαν αναγκαίοι, καθώς και μια μικρή ιστορία επιστημονικής φαντασίας.

Παρακάτω δίνονται συνοπτικά οι δύο σπουδαιότερες απόψεις για την προέλευση των πρώτων οργανισμών ώστε να έχει ο αναγνώστης μια εποπτική εικόνα γι' αυτές. Να σημειωθεί ότι υπάρχουν θεωρίες που δανείζονται στοιχεία και από τις δύο υποθέσεις.

ΕΤΕΡΟΤΡΟΦΙΚΗ ΥΠΟΘΕΣΗ

Σύμφωνα με την υπόθεση αυτή οι πρώτοι οργανισμοί έπαιρναν ενέργεια από τα οργανικά μόρια που υπήρχαν στο περιβάλλον, δηλαδή δεν συνέθεταν οι ίδιοι την τροφή τους αλλά την έπαιρναν έτοιμη. Την υπόθεση αυτή υποστήριξαν για πρώτη φορά ο Oparin και ο Haldane γι' αυτό και είναι γνωστή ως «ετεροτροφική υπόθεση των Oparin-Haldane».

Σύμφωνα με την υπόθεση αυτή σε μια τεράστια «σούπα» υπήρχαν διάφορα μόρια στο αρχέγονο περιβάλλον που αντιδρούσαν τυχαία μεταξύ τους παράγοντας διάφορα προϊόντα, που και αυτά αντιδρούσαν μεταξύ τους δίνοντας άλλα, συνήθως πιο πολύπλοκα. Κάποια στιγμή παρασκευάστηκε ένα μόριο που είχε την ιδιότητα να αυτοαντιγράφεται και να εξελίσσεται. Αυτά τα μόρια ήταν οι πρώτες ζωντανές οντότητες. Κατά την εξέλιξη αυτών ενσωματώθηκαν και τα άλλα μακρομόρια όπως είναι οι πρωτεΐνες. Αυτή είναι η θεωρία της «προβιοτικής σούπας». Σε περιόδους όπου η θερμοκρασία εξατμίζει τα πτητικά υλικά τότε μένει μια κρούστα πάνω στα ορυκτά που υπήρχαν στην επιφάνεια της αρχέγονης γης, δηλαδή είχαμε μια «προβιοτική κρούστα» ή «προβιοτική πίτσα».

Μετεξέλιξη της υπόθεσης αυτής είναι ο RNA κόσμος όπου το γενετικό υλικό προηγήθηκε του γενικού μεταβολισμού. Θα λέγαμε ότι στην υπόθεση αυτή ισχύει «πρώτα η αυτοαντιγραφή».

ΑΥΤΟΤΡΟΦΙΚΗ ΥΠΟΘΕΣΗ

Στην υπόθεση αυτή προηγήθηκε ο μεταβολισμός. Οι αντιδράσεις που γίνονταν στις επιφάνειες κάποιων ορυκτών έδιναν την απαραίτητη ενέργεια για να δημιουργηθεί ένα πλέγμα μεταβολικών αντιδράσεων το οποίο εξελίχθηκε στις πρώτες ζωντανές οντότητες. Δηλαδή κατά την υπόθεση αυτή οι πρώτοι οργανισμοί την ενέργεια την έπαιρναν από τις αντιδράσεις του μεταβολισμού τους.

Στην υπόθεση αυτή θα λέγαμε ότι ισχύει «πρώτα ο μεταβολισμός». Η αυτοαντιγραφή του γενετικού υλικού ήρθε κατά την εξέλιξη των πρώτων οργανισμών.

ΤΟΠΟΣ ΚΑΙ ΧΡΟΝΟΣ ΕΜΦΑΝΙΣΗΣ ΤΗΣ ΖΩΗΣ

Κεφάλαιο 1ο:

Η γένεση του ηλιακού μας συστήματος και η αστροχημεία

Κεφάλαιο 2ο:

Ο χώρος της δημιουργίας της ζωής

Κεφάλαιο 3ο:

Οι συνθήκες της πρωταρχικής Γης – Η εμφάνιση ζωής στη Γη

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1ο

Η γένεση του ηλιακού μας συστήματος και η αστροχημεία

Η Μεγάλη Έκρηξη

Όλα άρχισαν από τη στιγμή της Μεγάλης Έκρηξης. Ο Χώρος και ο Χρόνος. Έτσι μας λέει η Φυσική. Η Μεγάλη Έκρηξη ή *Big Bang* υπολογίζεται ότι έγινε πριν από 12-15 δισεκατομμύρια χρόνια^{1,2}. Ο προσδιορισμός της χρονικής στιγμής εξαρτάται από τη μέθοδο χρονολόγησης. Σήμερα πιστεύουμε ότι έγινε πριν από 13,7 δισεκατομμύρια χρόνια. Όλη η ύλη και η ενέργεια που ήταν συγκεντρωμένη σε μια περιοχή πολύ μικρή, «μικρότερη και από μια δεκάρα», άρχισε να διαστέλλεται με τρομερά γρήγορο ρυθμό και ταυτόχρονα να ψύχεται. Από τη στιγμή της Μεγάλης Έκρηξης και στα επόμενα 10-11 δευτερόλεπτα έγινε ο διαχωρισμός των βασικών δυνάμεων της φύσης (βαρυτική, ηλεκτρομαγνητική, ασθενής πυρηνική και ισχυρή πυρηνική δύναμη).

Τα πρώτα βασικά υλικά του σημερινού σύμπαντος άρχισαν να σχηματίζονται 10⁻⁶ δευτερόλεπτα μετά τη Μεγάλη Έκρηξη όταν οι θερμοκρασίες κατέβηκαν στους 10¹³ K (κλίμακα Kelvin) και άρχισε ο σχηματισμός των πρωτονίων, νετρονίων και των αντισωματίων τους. Στα πρώτα λεπτά τα πρωτόνια και τα νετρόνια είχαν συνδυαστεί και είχαν σχηματίσει τους ατομικούς πυρήνες, στους οποίους συμπεριλαμβάνονται και οι περισσότεροι πυρήνες από το δευτέριο (D) και το ήλιο (He) που υπάρχουν σήμερα. Οι συνθήκες ήταν όμως πολύ δραστηκές για να δεσμεύσουν οι ατομικοί πυρήνες ηλεκτρόνια. Ουδέτερα άτομα εμφανίστηκαν σε αφθονία, μόνο αφού η διαστολή είχε συνεχισθεί για 300.000 χρόνια και το σύμπαν ήταν 1.000 φορές μικρότερο από το σημερινό³. Η σύνθεση των βαρύτερων ατόμων έγινε αρκετά εκατομμύρια χρόνια αργότερα, κατά τον σχηματισμό της πρώτης

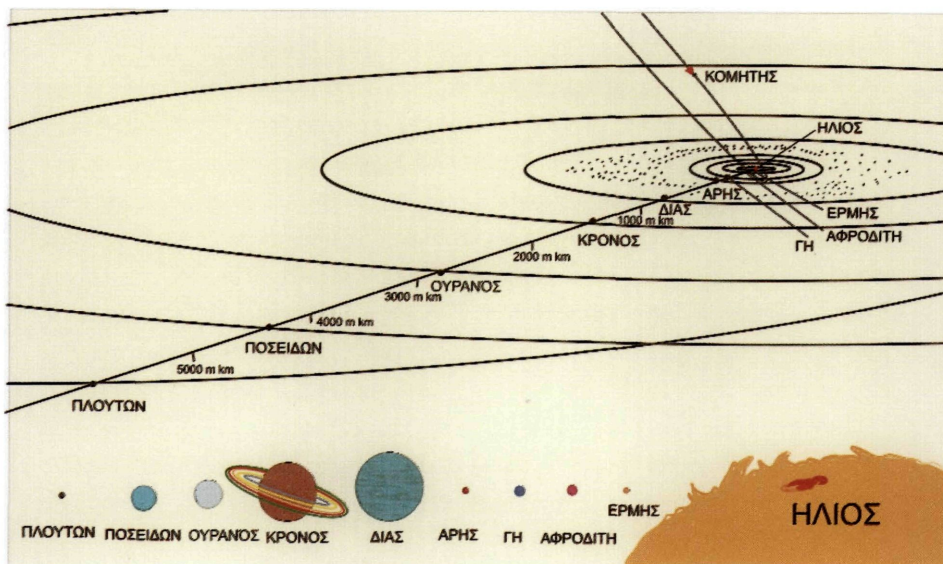
γενιάς των άστρων και συνεχίζει να γίνεται με πυρηνικές συντήξεις ακόμα και σήμερα.

Η κατανόηση της γένεσης και της εξέλιξης του σύμπαντος, είναι ένα από τα μεγαλύτερα επιτεύγματα της επιστήμης του εικοστού αιώνα. Το ενδιαφέρον σχετικά με την προέλευση της ζωής στον πλανήτη μας, είναι άμεσα συνδεδεμένο με τη γένεση της Γης. Σύμφωνα με την άποψη που επικρατεί⁴, το σημερινό ηλιακό μας σύστημα είναι το αποτέλεσμα μιας συνεχούς ροής γεγονότων που άρχισαν περίπου 4,6 δισεκατομμύρια χρόνια πριν.

Περιγραφή του ηλιακού συστήματος

Το ηλιακό μας σύστημα, όπως το γνωρίζουμε σήμερα, αποτελείται κυρίως από τον Ήλιο (ο οποίος αποτελεί το 99% της συνολικής του μάζας), από εννιά πλανήτες καθώς και από πλήθος μικρότερων σωμάτων όπως αστεροειδείς, κομήτες και δορυφόρους των πλανητών (βλ. παράρτημα 2). Οι πλανήτες Ερμής, Αφροδίτη, Γη και Άρης ταξινομούνται στους εσωτερικούς ή βραχώδεις ή γήινους πλανήτες. Οι πλανήτες Δίας, Κρόνος, Ουρανός και Ποσειδών ταξινομούνται στους εξωτερικούς ή αέριους ή γιγάντιους πλανήτες. Η ταξινόμηση σε εσωτερικούς ή εξωτερικούς πλανήτες έχει σχέση με τη θέση τους στο ηλιακό μας σύστημα. Η ταξινόμηση σε βραχώδεις ή αέριους έχει να κάνει με τη φύση τους. Οι βραχώδεις πλανήτες αποτελούνται από μέταλλα και πυριτικά άλατα με λίγη ή καθόλου ατμόσφαιρα. Οι αέριοι πλανήτες, οι οποίοι έχουν μάζα τουλάχιστον 100 φορές μεγαλύτερη από τους βραχώδεις, μπορεί στο εσωτερικό τους να αποτελούνται από μέταλλα και πυριτικά άλατα αλλά εξωτερικά και σε ποσοστό μεγαλύτερο του 98% αποτελούνται από υδρογόνο και ήλιο. Είναι δηλαδή γιγάντιες μάζες αερίων που συγκρατούνται με τη δύναμη της βαρύτητας. Όλοι οι εσωτερικοί και εξωτερικοί πλανήτες έχουν τροχιά που βρίσκεται στο ίδιο περίπου επίπεδο με την τροχιά του Ήλιου και μάλιστα της ίδιας φοράς με την φορά περιστροφής του Ήλιου. Μεταξύ των εσωτερικών και εξωτερικών πλανητών δηλαδή μεταξύ του Άρη και του Δία υπάρχει η ζώνη των αστεροειδών (εικόνα 1.1).

Ο ένατος πλανήτης, ο Πλούτωνας, δεν ανήκει σε καμία από τις δύο παραπάνω κατηγορίες. Η τροχιά του είναι πολύ πιο ελλειπτική από την τροχιά των άλλων πλανητών και σχηματίζει γωνία 17,2° από το



ΕΙΚΟΝΑ 1.1.

Περίληπτικό διάγραμμα του ηλιακού μας συστήματος. Τα σχετικά μεγέθη του ήλιου και των πλανητών φαίνονται στο κάτω μέρος της εικόνας⁵.

μέσο επίπεδο των άλλων οκτώ πλανητών. Είναι ένας μικρός πλανήτης με μάζα περίπου σαν αυτή της Σελήνης και υπάρχουν απόψεις που τον φέρουν ως διαφυγόντα δορυφόρο του Ποσειδώνα. Κάποιοι δεν τον κατατάσσουν στους πλανήτες, αλλά λόγω του μεγέθους του και του δορυφόρου του, του Χάροντα, μάλλον δικαιούται να χαρακτηριστεί πλανήτης. Πιθανόν να πρέπει να θεωρηθεί το πρώτο μέλος μιας τρίτης κατηγορίας πλανητών, των παγετωδών πλανητών⁴.

Πέρα από τον Ποσειδώνα βρίσκεται η ζώνη Kuiper και έξω από το ηλιακό μας σύστημα το νέφος Oort που θεωρούνται ότι είναι η πηγή των κομητών. Η ζώνη Kuiper είναι μια περιοχή σχήματος δίσκου και απέχει 30-100 AU (1 AU, αστρονομική μονάδα είναι η απόσταση Γης-Ήλιου). Το νέφος Oort βρίσκεται αρκετά πέρα από τον Πλούτωνα, σε απόσταση 30.000 AU μέχρι και πάνω από ένα έτος φωτός. Το νέφος αυτό θεωρείται το μέρος από όπου προέρχονται οι μεγάλης περιόδου κομήτες, ενώ από τη ζώνη Kuiper οι μικρής περιόδου κομήτες. Περιέργως, τα σώματα που βρίσκονται στο νέφος Oort θεωρούνται ότι σχηματίστηκαν πιο κοντά στον Ήλιο από αυτά της ζώνης Kuiper και κατόπιν εκτινάχθηκαν. Κάθε χρόνο ανακαλύπτονται πολλά νέα σώμα-

τα. Σύμφωνα με τους αστρονόμους το ηλιακό μας σύστημα αποδεικνύεται πολύ πιο περιπλοκό από ότι αρχικά είχαν φανταστεί⁶⁻⁷.

Η σύσταση των σωμάτων που αποτελούν το ηλιακό σύστημα ενδιαφέρει άμεσα το επιστημονικό πεδίο της προέλευσης της ζωής, γιατί, εκτός του ότι θέλουμε να ξέρουμε αν υπάρχουν οι συνθήκες που στηρίζουν την ύπαρξη ή τη δημιουργία ζωής, αυτό που κυρίως μας ενδιαφέρει είναι η «χημική μνήμη» του πρώιμου ηλιακού συστήματος. Για παράδειγμα, πιστεύουμε ότι πληροφορίες από τα σώματα της ζώνης Kuiper θα μας δώσουν τις συνθήκες του πρώιμου ηλιακού συστήματος και τη σύσταση των πλανητίσκων (των σωμάτων από τα οποία προήλθαν οι πλανήτες).

Για πολλούς ερευνητές ένα μεγάλο μέρος των μορίων που συνέβαλαν στη δημιουργία της ζωής στον πλανήτη μας μεταφέρθηκε με τους κομήτες. Συνεπώς η σύσταση των κομητών σχετίζεται με τον τομέα της προέλευσης της ζωής. Οι κομήτες είναι σχετικά μικρά παγωμένα σώματα του εξωτερικού ηλιακού συστήματος που γίνονται αντιληπτά όταν εισέλθουν στο εσωτερικό ηλιακό σύστημα και αναπτύξουν κώμη και ουρά ως αποτέλεσμα της εξάτμισης των παγωμένων συστατικών, εξάτμισης που οφείλεται στο γεγονός ότι πλησιάζουν τον ήλιο (θερμότητα και ηλιακός άνεμος). Πέρα από τα παγωμένα συστατικά που έχουν οι κομήτες ($H_2O_{(s)}$, διοξείδιο του άνθρακα, μεθάνιο, αμμωνία ή/και ένυδρες ουσίες ή έγκλειστα αέρια), περιέχουν επίσης στερεές οργανικές ενώσεις και πυριτικά ορυκτά τα οποία εμφανίζονται σαν μια ουρά από σκόνη όταν ελευθερώνονται από την εξάτμιση των πάγων. Ο πυρήνας των κομητών είναι συνήθως διαμέτρου αρκετών δεκάδων χιλιομέτρων.

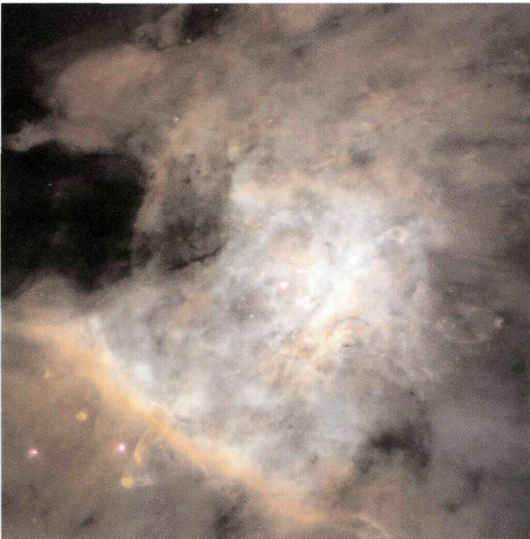
Όπως αναφέραμε δεξαμενές των κομητών θεωρούνται η ζώνη Kuiper και το νέφος Oort. Εκεί παραμένουν μέχρις ότου κάποια έλξη μεταβάλει την τροχιά τους και να κατευθυνθούν προς το εσωτερικό ηλιακό σύστημα. Οι κομήτες γενικά επιζούν για λίγες εκατοντάδες περασμάτων από το εσωτερικό ηλιακό σύστημα έως ότου εξατμίσουν τα πτητικά συστατικά τους. Τα πυριτικά και οργανικά σωματίδια ελευθερώνονται με την εξάτμιση των πάγων και δημιουργούν «σκουπίδια» που όταν συναντηθούν με τη Γη πέφτουν και τα βλέπουμε ως μετεωρίτες. Στους κομήτες όπως αναφέρθηκε κυριαρχεί το νερό με τη μορφή πάγου και ανθρακούχων ενώσεων που περιέχουν

μικρότερες αλλά αξιοσημείωτες ποσότητες πυριτικών αλάτων, μετάλλων και οξειδίων⁹. Εφόσον στον πυρήνα των κομητών επικρατούν χαμηλές θερμοκρασίες πιστεύεται ότι οι κομήτες περιέχουν ένα σχετικά αναλλοίωτο δείγμα ενώσεων που προϋπήρχε στο νεφέλωμα το οποίο σχημάτισε το ηλιακό μας σύστημα.

Είναι σημαντικό να φανταστούμε σε γενικές γραμμές τη χημική σύσταση του χώρου όπου δημιουργήθηκε η ζωή. Πολλά μοντέλα μπορούν να αποτύχουν αν ξεκινήσουν με λανθασμένες αρχικές συνθήκες. Εξάλλου υπάρχει και το ερώτημα γιατί να δημιουργήθηκε η ζωή στον πλανήτη μας και όχι σε άλλο μέρος. Ή μήπως δημιουργήθηκε αλλού, π.χ. στον Άρη, όπως υποστηρίζεται από αρκετούς ερευνητές και μεταφέρθηκε εδώ με μετεωρίτες; Υπάρχει πιθανότητα να δημιουργείται τώρα ζωή σε άλλο μέρος του ηλιακού συστήματος εφόσον υπάρχουν οι κατάλληλες συνθήκες; Τα ερωτήματα αυτά φανερώνουν τους λόγους που ο τομέας της προέλευσης της ζωής είναι στενά συνδεδεμένος με την έρευνα των συνθηκών που υπάρχουν στο ηλιακό μας σύστημα και των συνθηκών που υπήρχαν όταν πρωτοεμφανίστηκε η ζωή.

Σχηματισμός του ηλιακού συστήματος

Για να αναπαρασταθούν οι συνθήκες που υπήρχαν κατά τον σχηματισμό του ηλιακού συστήματος λαμβάνονται υπόψη μοντέλα βασισμέ-



EIKONA 1.2.

Το ηλιακό σύστημά μας σχηματίστηκε από ένα γιγαντιαίο σύννεφο αερίου και σκόνης όπως αυτό του νεφελώματος Orion⁵.

να: α) σε φυσικές, χημικές και δυναμικές αρχές, β) στις παρατηρήσεις ανάλογων άστρων καθώς σχηματίζονται στον γαλαξία μας και γ) στη σύσταση των μετεωριτών, αστεροειδών και κομητών.

Αν και πολλές λεπτομέρειες παραμένουν αδιευκρίνιστες, αυτό που πιστεύουμε σήμερα είναι ότι το παρόν ηλιακό σύστημα είναι το αποκορύφωμα μιας σειράς γεγονότων που άρχισε περίπου πριν από 4,6 δισεκατομμύρια χρόνια, με την κατάρρευση μιας βαρυτικά μη σταθερής περιοχής ενός μεσοαστρικού σύννεφου αερίων και σκόνης (του γαλακτικού νεφελώματος ή ενός γιγάντιου σύννεφου μορίων), όπου σχηματίστηκε το ηλιακό νεφέλωμα⁴ (εικόνα 1.2). Το γαλακτικό νεφέλωμα (ή ένα μέρος αυτού) μπορεί να έφθασε σε μια κρίσιμη πυκνότητα, εξαιτίας της συμπίεσης που δέχτηκε από ένα πυκνό κύμα που προέρχονταν από τον ελικοειδή βραχίονα του γαλαξία μας. Το πιθανότερο είναι να πρόκειται για διαταραχή τοπικού χαρακτήρα: για παράδειγμα, αποτέλεσμα ενός κύματος από την έκρηξη ενός γειτονικού ή εσωτερικού σουπερνόβα. Η ασταθής βαρυτικά περιοχή του μεσοαστρικού νεφελώματος κατέρρευσε και σχημάτισε έναν εξομαλυσμένο δίσκο ο οποίος ήταν εξογκωμένος στο κέντρο του και που το ονομάζουμε ηλιακό νεφέλωμα. Η αρχική κατάρρευση του νεφελώματος υπολογίζεται ότι διήρκησε λιγότερο από 100.000 χρόνια (εικόνα 1.3). Να σημειωθεί ότι εάν η γωνιακή ταχύτητα της καταρρέουσας περιοχής ήταν υψηλή, τότε θα έτεινε να χωριστεί σε δύο ή περισσότερα αστρικά σώματα και να αποτελέσει δυαδικό ή πολλαπλό σύστημα. Τέτοια συστήματα υπάρχουν πολλά στον γαλαξία μας⁴.

Κατά τη διάρκεια των τελευταίων σταδίων της κατάρρευσης η συμπίεση του αερίου στο εσωτερο νεφέλωμα παρήγαγε αδιαβατικά μεγάλη θερμότητα, η οποία έκανε τη σκόνη να λιώσει ή ακόμη και να εξατμιστεί. Η θερμοκρασία μειωνόταν με την απόσταση από την κεντρική συμπύκνωση και οι κόκκοι στο εξωτερικό μέρος του επεκτεινόμενου νεφελώματος μπορούσαν να διαφύγουν την ολική τροποποίηση. Η πρωταρχική ύλη ή η συμπυκνωμένη σκόνη και οι παγωμένοι κόκκοι εγκαταστάθηκαν στο μέσο επίπεδο του δίσκου και σχημάτισαν ένα λεπτό στρώμα από το οποίο σχηματίστηκε ένας πληθυσμός βραχωδών και παγωμένων πλανητίσκων (εικόνα 1.3). Οι φτωχοί σε πτητικά υλικά βραχώδεις πλανητίσκοι που ήταν στο εσωτερικό ηλιακό σύστημα συσσωματώθηκαν σε μια σειρά μεγαλύτερων ενδιάμεσων

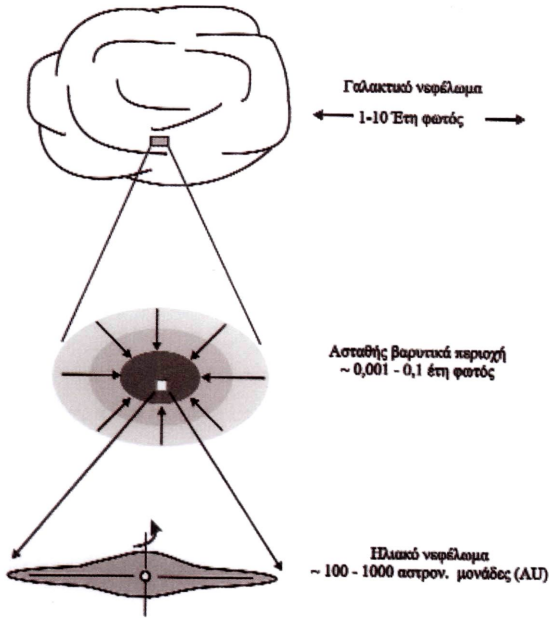
σωμάτων τα οποία με τη σειρά τους σχημάτισαν τους γήινους πλανήτες, Ερμή, Αφροδίτη, Γη και Άρη.

Υπολογίζεται ότι 500 περίπου πλανητίσκοι έδωσαν τους παραπάνω πλανήτες. Οι παγωμένοι και βραχώδεις πλανητίσκοι του εξωτερικού ηλιακού συστήματος σχημάτισαν τους εμβρυϊκούς πυρήνες πάνω στους οποίους συσσωρεύτηκαν τα αέρια του νεφελώματος και σχημάτισαν τους γιγάντιους πλανήτες αερίων, τον Δία, τον Κρόνο, τον Ουρανό και τον Ποσειδώνα. Ο Πλούτων, ο Χάρων, καθώς και οι μικρότεροι δορυφόροι του Κρόνου, του Ουρανού και του Ποσειδώνα και οι πυρήνες των κομητών αποτελούν δείγματα των πλανητίσκων, ή δείγματα των ενδιάμεσων αντικειμένων που συμπυκνώθηκαν από πλανητίσκους. Κατά τον ίδιο τρόπο, οι αστεροειδείς απεικονίζουν υπολείμματα βραχωδών πλανητίσκων του εσωτερικού ηλιακού συστήματος.

Αμεσότερη αντίληψη του σχηματισμού του ηλιακού νεφελώματος και στη συνέχεια του ηλιακού συστήματος μάς δίνει η παρατήρηση διαδικασιών στις περιοχές όπου γεννιούνται νέα άστρα, προφανώς με διαδικασίες ανάλογες αυτών που θα συνέβησαν κατά τον σχηματισμό του δικού μας ηλιακού νεφελώματος. Όμως, λόγω της μεγάλης απόστασης των περιοχών αυτών από τη Γη, ακόμα και το τηλεσκόπιο Hubble αδυνατεί να διακρίνει λεπτομέρειες που θα έδιναν απάντηση σε πολλά ερωτήματα.

Το μοντέλο που σε γενικές γραμμές εξηγεί γιατί οι εσωτερικοί πλανήτες διαφέρουν από τους γιγάντιους αέριους πλανήτες δίνεται στην εικόνα 1.4. Δεν είναι τυχαίο βέβαια ότι οι πλανήτες του εσωτερικού ηλιακού συστήματος δεν έχουν ουσιαστικά ατμόσφαιρα και είναι βραχώδεις. Ο ηλιακός άνεμος θα πρέπει να απομάκρυνε τα αέρια. Μεγάλη σημασία για την κατανόηση της δημιουργίας του ηλιακού μας συστήματος έχουν τα T-Tauri άστρα. Οι αστρονόμοι γίνονται καθημερινά μάρτυρες της γένεσης καινούργιων άστρων¹⁰, καινούργιων «ηλιακών» συστημάτων από τα οποία παίρνουν πληροφορίες για το γεγονός που συνέβη στην περιοχή μας πριν από 4,6 δισεκατομμύρια χρόνια. Η κατανόηση του φαινομένου θα μας βοηθήσει να φανταστούμε την σύσταση της Γης κατά τη γένεσή της και ειδικά τη σύσταση της ατμόσφαιράς της.

Οι γνώσεις για την αρχική σύσταση του ηλιακού νεφελώματος προέρχονται από τη μελέτη της σύστασης των μετεωριτών, των αστεροει-

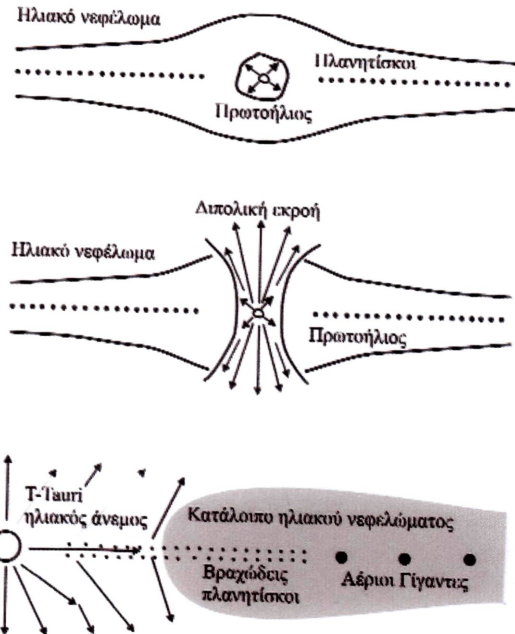


ΕΙΚΟΝΑ 1.3.

Σχηματική αναπαράσταση μιας βαρυτικά ασταθούς περιοχής ενός γαλακτικού νεφελώματος. 1 έτος φωτός= 63.000 αστρονομικές μονάδες. 1 AU η απόσταση Γης-Ήλιου.

ΕΙΚΟΝΑ 1.4

Σχηματική αναπαράσταση των αποτελεσμάτων της εξέλιξης του ηλιακού συστήματος στα πρώτα του στάδια.



δών, των κομητών αλλά και της χημικής σύστασης του μεσοαστρικού χώρου. Από τα πετρώματα της Γης δεν μπορούμε να έχουμε πληροφορίες για τα αρχικά της στάδια, καθώς έχουν μεταμορφωθεί από τις γεωλογικές διαδικασίες (οι πιο παλιοί βράχοι χρονολογούνται 3,8 με 4 δισεκατομμύρια χρόνια, εκτός από κάποια μικροσκοπικά ζιρκόνια που αναφέρονται στο κεφάλαιο 3).

Χημική σύσταση του ηλιακού μας συστήματος, σχηματισμός βιογενών στοιχείων

Η χημική σύσταση των σωμάτων που αποτελούν το ηλιακό μας σύστημα έχει ως εξής:

Ο Ήλιος συνίσταται κυρίως από υδρογόνο και ήλιο. Με βάση τον αριθμό των ατόμων, ο ήλιος αποτελείται από περίπου 91% υδρογόνο, 9% ήλιο και λιγότερο από 1% από τα υπόλοιπα στοιχεία. Σύμφωνα με τη μάζα, η σύστασή του είναι περίπου 74% υδρογόνο και 25% ήλιο (το ήλιο ως γνωστό έχει τέσσερις φορές μεγαλύτερη μάζα από το άτομο του υδρογόνου). Η χημική σύσταση των άλλων σωμάτων του σύμπαντος είναι κατά προσέγγιση όπως και του ήλιου. Η χημική σύσταση του σύμπαντος, όπως τη γνωρίζουμε σήμερα, για τα σπουδαιότερα χημικά στοιχεία δίνεται στο παράρτημα 3.

Οι βραχώδεις πλανήτες είναι εξαίρεση αυτού του κανόνα και τα στοιχεία που κυριαρχούν είναι το οξυγόνο, ο σίδηρος, ο άνθρακας και διάφορα άλλα μέταλλα. Η χημική σύσταση των πλανητών αυτών (και του δικού μας) είναι ενδιαφέρουσα γιατί όταν το σύμπαν γεννήθηκε αποτελούνταν σχεδόν αποκλειστικά από υδρογόνο και ήλιο. Δεν υπήρχαν καθόλου άλλα στοιχεία. Τα υπόλοιπα στοιχεία εκτός του υδρογόνου και του ηλίου παρήχθησαν στα άστρα με αντιδράσεις σύντηξης στους πυρήνες των δύο αυτών στοιχείων. Αυτή η διαδικασία παραγωγής των στοιχείων αναφέρεται ως *πυρηνοσύνθεση*. Όλα τα στοιχεία μεγάλου ατομικού αριθμού στο σώμα μας και στους βραχώδεις πλανήτες παρήχθησαν στους πυρήνες των άστρων μετά τον θάνατο αυτών, άστρων 10 φορές μεγαλύτερων από τον ήλιο. Σε γενικές γραμμές η διαδικασία σχηματισμού των κυριοτέρων βιογενών στοιχείων είναι¹¹: $H \Rightarrow He \Rightarrow C, O \Rightarrow Ne \Rightarrow Mg, Si \Rightarrow Fe, Ni$.

Ας σημειωθεί ότι τα χημικά στοιχεία που κατανέμονται ευρύτατα στους ζωντανούς οργανισμούς είναι (με εξαίρεση τα αδρανή ήλιο και

νέο) και τα πιο κοινά στο σύμπαν: το υδρογόνο, το οξυγόνο, ο άνθρακας και το άζωτο¹². Ένας χημικά διαφορετικός κόσμος θα έδινε ενδεχομένως έναν κόσμο με διαφορετική βιολογία.

Αστροχημεία

Αστροχημεία είναι η χημεία του διαστήματος. Πιο συγκεκριμένα, μελετά τις χημικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ των αερίων και της σκόνης που είναι διασκορπισμένα μεταξύ των άστρων¹³. Για πάρα πολλά χρόνια οι αστρονόμοι ήξεραν πολύ λίγα για τη σύσταση του χώρου μεταξύ των άστρων, το λεγόμενο *μεσοαστρικό διάστημα*. Η παρατήρηση με τα οπτικά τηλεσκόπια αποκάλυπτε μόνο αστέρια, γαλαξίες και νεφελώματα. Μεταξύ των άστρων φαινόταν να βασιλεύει σκοτάδι σαν να μην υπήρχε τίποτε εκεί. Με την εμφάνιση της ραδιοαστρονομίας στις δεκαετίες του '50 και του '60 εκπληκτικές ανακαλύψεις άρχισαν να έρχονται στο φως.

Με φασματοφωτόμετρα αποκαλύφθηκε η αφθονία του υδρογόνου (H_2) μεταξύ των άστρων, μέχρι τα μισά του εικοστού αιώνα οι αστρονόμοι πίστευαν ότι δεν υπήρχε ύλη μεταξύ των άστρων. Η παρουσία τόσο μεγάλης ποσότητας αερίου στον διαστρικό χώρο ήταν αδιανόητη.

Μετά την ανακάλυψη του μοριακού υδρογόνου πολλά άλλα είδη μορίων ανιχνεύτηκαν. Με διάφορα είδη φασματομετρίας έχει τεκμηριωθεί η παρουσία μεγάλης ποικιλίας ατόμων, των ιόντων τους και των ριζών τους στο διάστημα. Στο παράρτημα 4 αναφέρονται τα μόρια που έχουν ανιχνευθεί, συνολικά 120 μέχρι τώρα, αλλά μέρα με τη μέρα ο αριθμός τους αυξάνει. Αναμφίβολα, πολλά ακόμα αναμένεται να ανακαλυφθούν. Από αυτά που ανακαλύφθηκαν μερικά δεν υπάρχουν στη Γη, ενώ άλλα αφθονούν, ιδιαίτερα το υδρογόνο (H_2), το μονοξείδιο του άνθρακα (CO), η αμμωνία (NH_3) και το νερό (H_2O). Ας σημειωθεί ότι τα τελευταία μόρια κάλλιστα θα μπορούσαν να είναι η πρώτη ύλη ώστε να χρησιμοποιηθούν ως δομικά λιθάρια της ζωής. Η έρευνα σήμερα επεκτείνεται σε πιο πολύπλοκα μόρια, ενώσεις πλούσιες σε άνθρακα, οι οποίες ίσως είναι το κλειδί του μυστηρίου για το πώς η ζωή ξεκίνησε στον πλανήτη μας (βλ. παράρτημα 5).

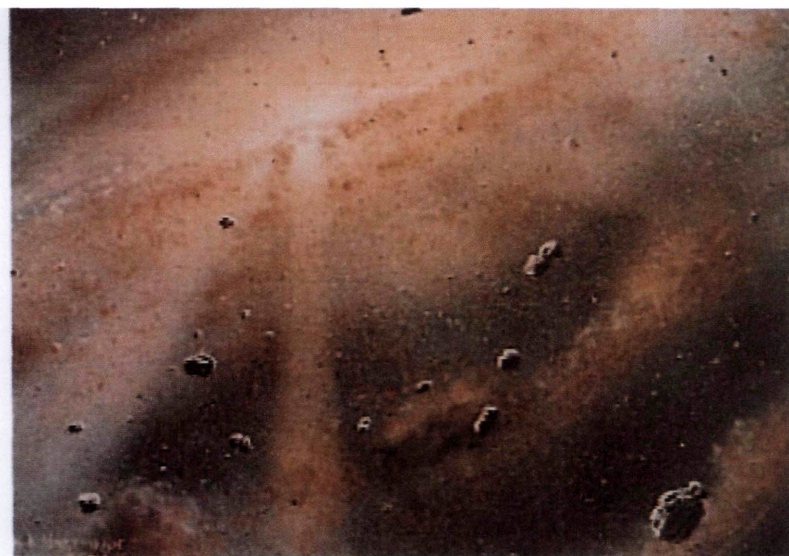
Γενικά δεν είμαστε βέβαιοι για το πώς σχηματίζονται τα περισσότερα μεσοαστρικά μόρια. Το αντικείμενο της αστροχημείας, με τις παράξενες συνθήκες της μη ισορροπίας και τις θερμοκρασίες και

πυκνότητες που δεν υπάρχουν στη Γη, μόλις τώρα αρχίζει να αναπτύσσεται. Όπως αναφέρουν οι συγγραφείς στο βιβλίο «Το αθέατο σύμπαν»: «εκείνα τα βιβλία στα ράφια μας που τιτλοφορούνται *Γενική χημεία* έχουν λάθος τίτλο: θα έπρεπε στην πραγματικότητα να ονομάζονται *Γήινη χημεία*, καθώς μόλις τώρα ξεκινάμε να ασχολούμαστε με μια πραγματικά γενική ή παγκόσμια χημεία»¹⁴.

Ένα ενδιαφέρον ερώτημα που αφορά άμεσα το θέμα της προέλευσης της ζωής ή μάλλον των πρώτων μορίων, είναι το κατά πόσο το ηλιακό σύστημα διατήρησε τη «χημική μνήμη» των μορίων του νέφους από το οποίο δημιουργήθηκε. Η απάντηση στο ερώτημα αυτό είναι σημαντική γιατί έχει πολλές επιπτώσεις στην ερμηνεία των δυναμικών, χημικών και βιολογικών παραμέτρων του ηλιακού συστήματος.

Συγκεκριμένα:

1. *Δυναμικές*: Αν διατηρήθηκαν τα μόρια του αρχικού νεφελώματος, σημαίνει ότι η διαδικασία σχηματισμού του ηλιακού συστήματος από το ηλιακό νεφέλωμα, ήταν τουλάχιστον κατά ένα μέρος, ήπια.
2. *Χημικές*: Η σύσταση των σωμάτων του εξωτερικού τμήματος του ηλιακού συστήματος αποτελείται από κάποια μόρια του μεσοστρικού διαστήματος που υπήρχαν στο αρχικό ηλιακό νεφέλωμα.



ΕΙΚΟΝΑ 1.5.

Σχηματισμός γήινων πλανητών από πλανητίσκους. Οργανο-μεταλλικές αντιδράσεις θεωρείται ότι συνέβαιναν στους πλανητίσκους (υδρόθερμες και θερμικές)¹⁶.

3. *Βιολογικές*: Αν διατηρήθηκαν προβιοτικά οργανικά μόρια που αργότερα ήρθαν στη Γη με κομήτες και αστεροειδείς αυτό έχει βιολογικές επιπτώσεις για τον σχηματισμό της ζωής. Φαίνεται πράγματι ότι ανθρακούχο υλικό αφθονεί στο εξωτερικό ηλιακό σύστημα: στην επιφάνεια και την ατμόσφαιρα του Τιτάνα, δορυφόρου του Κρόνου, ίσως στην επιφάνεια του μεγαλύτερου δορυφόρου του Ποσειδώνα του Τρίτωνα, στην επιφάνεια της εξωτερικής ζώνης των αστεροειδών και στα σώματα της ζώνης Kuiper, πιθανόν σε περιοχές άλλων δορυφόρων όπως του Ιαπετού και βεβαίως στους κομήτες. Στην περίπτωση των δορυφόρων το υλικό θα πρέπει να έχει υποστεί αξιοσημείωτες μετατροπές με τις διαδικασίες που διαδραματίστηκαν στα σώματα αυτά. Το υλικό των αστεροειδών, το οποίο θα μπορούσε να εξεταστεί στο εργαστήριο διαμέσου των μετεωριτών, θα πρέπει να είναι περισσότερο αναλλοίωτο. Και τέλος, το θερμικά επεξεργασμένο υλικό το διαθέσιμο σε μας από το πρώιμο ηλιακό σύστημα, αυτό των κομητών¹⁵.

Η αστροχημεία βαδίζοντας χέρι-χέρι με την τεχνολογία, θα μας δώσει στο μέλλον πολλά στοιχεία, θα μας λύσει αρκετές απορίες και ίσως μας δημιουργήσει ακόμα περισσότερες.

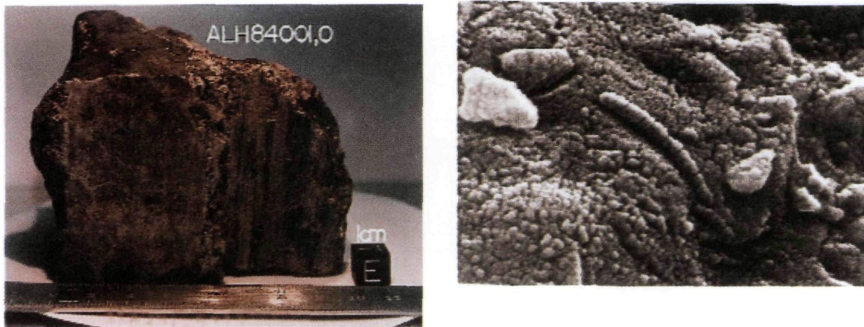
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Cayrel, R., Hill, V., Beers, T.C., Barbuy, B., Spite, M., Spite, F., Plez, B., Andersen, J., Bonifacio, P., François, P., Molaro, P., Nordström B. and Primas, F. (2001) Measurement of stellar age from uranium decay. *Nature* 409:691-692.
2. Sneden, C. (2001) The age of the Universe. *Nature* 409:673-675.
3. Peebles, J. E., Schramm, D. N., Turnur, E. L. and Kron, R. G. (1994) The evolution of the Universe, *Scientific American*, 271:53-57.
4. Gaffey, M. J. (1997) The early solar system. *Orig. Life Evol. Biosphere*, 27:185-203.
5. Δερμιτζάκης, Δ. Μ. και Λέκκας, Σ. Π. (1998) Διευρευνώντας τη Γη, εισαγωγή στη γενική γεωλογία Β' έκδοση, Αθήνα 1998.
6. Luu, J. X. and Jewitt, D. C. (1996) The Kuiper Belt. *Scientific American* May 1996.
7. Morbidelli, A. and Levison, H. F. (2003) Kuiper-belt interlopers *Nature* 422: 30-31.
8. http://stardate.org/resources/gallery/gallery_detail.php?id=56
9. Jessberger, E. K., Kissel, K. and Rahe, J. (1989) in *Origin and Evolution of Planetary and Satellite Atmospheres*, Atreya, S. K., Pollack, J. B. and Matthews, M. S. (eds.) University of Arizona Press. Tucson, pp. 167-191.
10. Koerner, D. W. (1997) Analogs of early solar system. *Orig. Life Evol. Biosphere*, 27:157-184.
11. Maciá, E., Hernández, M. V., Oró, J. (1997) Primary Sources of Phosphorus and Phosphatases in Chemical Evolution. *Orig. Life Evol. Biosphere*, 27:459-480.
12. Trimble, V. (1997) Origin of the Biologically important elements. *Orig. Life Evol. Biosphere*, 27:3-21.
13. www.spaceref.com/redirect.html?id=0&url=www.ncsa.uiuc.edu/Cyberia/Bima/astrochem.html
14. Field, G. B., Chaisson, E. J. «Το Αθέατο Σύμπαν» Πανεπιστημιακές εκδόσεις Κρήτης (1990).
15. Irvine, W. M. (1998) Extraterrestrial Organic Matter: A review. *Orig. Life Evol. Biosphere*, 28:365-383.
16. http://nai.arc.nasa.gov/seminars/5_Cody/CodySeminar.pdf

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2ο

Ο χώρος της δημιουργίας της ζωής

Ζωή υπάρχει, εξ' όσων γνωρίζουμε, μόνο στον πλανήτη μας. Οι τεράστιες αποστάσεις δεν μας επιτρέπουν να γνωρίζουμε αν υπάρχει, πέρα από το ηλιακό μας σύστημα, ζωή σε οποιαδήποτε μορφή. Όσον αφορά το ηλιακό μας σύστημα, γίνονται έρευνες για να βρεθούν κατώτερες μορφές ζωής, αλλά και για τον εντοπισμό πιθανών χώρων όπου ξεκινά τώρα η ζωή. Γνωρίζοντας τις συνθήκες που επικρατούν σε αυτά τα περιβάλλοντα, όπου αρχίζει να δημιουργείται ζωή, μπορούμε να κατανοήσουμε τις συνθήκες που επικρατούσαν στον πλανήτη μας όταν πρωτοεμφανίστηκε η ζωή.



ΕΙΚΟΝΑ 2.1.

Ο μετεωρίτης ALH84001 σε δύο διαφορετικές μεγεθύνσεις^{2,3}. [NASA].

Έχει προταθεί¹ ότι στον μετεωρίτη ALH84001, που προέρχεται από τον Άρη, περιέχονται απολιθώματα από νανοβακτήρια (εικόνα 2.1). Σύμφωνα με αυτή την πρόταση, η ζωή δημιουργήθηκε στον Άρη και μεταφέρθηκε εδώ μέσω μετεωριτών, υπόθεση όμως που αμφισβητείται από πολλούς. Στην πλειοψηφία των ερευνητών που εργάζονται στο

επιστημονικό πεδίο της προέλευσης της ζωής επικρατεί η άποψη ότι η ζωή δημιουργήθηκε στον πλανήτη μας. Εντούτοις, ακόμα και αν θεωρήσουμε ότι δημιουργήθηκε σε κάποιο άλλο μέρος εκτός του πλανήτη μας και μεταφέρθηκε στη Γη, απλά μεταθέτουμε το ερώτημα ως προς το μέρος προέλευσης και μόνο. Σε ποιο μέρος, κάτω από ποιες συνθήκες, τότε και πώς δημιουργήθηκε η ζωή, είναι κάποια ερωτήματα που δεν μπορούμε να παρακάμψουμε. Το σίγουρο είναι ότι από τη στιγμή που αποδεχόμαστε τη *Μεγάλη Έκρηξη*, δηλαδή ότι το σύμπαν δεν υπήρχε από πάντα, η ζωή θα πρέπει θεωρητικά να έχει ένα ξεκίνημα.

Την πιθανότητα η ζωή να δημιουργήθηκε εκτός του ηλιακού μας συστήματος και να μεταφέρθηκε στο δικό μας δεν θεωρούν εύλογη ούτε και οι πλέον ένθερμοι υποστηρικτές της εξωγήινης προέλευσης της ζωής. Οι συνθήκες που επικρατούν στα αχανή μεσοαστρικά διαστήματα δεν ευνοούν την ύπαρξη ζωής. Θεωρείται απίθανο να έχουν ταξιδέψει οι οργανισμοί εκατομμύρια χρόνια για να έρθουν ως εδώ, εκτεθειμένοι και απροστάτευτοι στην ακτινοβολία. Θεωρείται όμως πιθανή από τους υποστηρικτές της ομώνυμης θεωρίας, η *πανσπερμία* μέσα στο ίδιο το ηλιακό μας σύστημα. Οι απόψεις αυτές μπορούν να στηριχθούν σε πειραματικά δεδομένα. Δια μέσου των κοντινότερων τροχιών από τον Άρη στη Γη οι μετεωρίτες χρειάζονται να ταξιδέψουν λιγότερο από έναν χρόνο. Έτσι, διατυπώθηκε η άποψη ότι, λόγω των δυσμενών συνθηκών που επικρατούσαν στη Γη κατά τα πρώτα 500-600 εκατομμύρια χρόνια από τον σχηματισμό της, πιθανόν η ζωή να μην δημιουργήθηκε στη Γη αλλά στον Άρη ή σε άλλο μέρος και να μεταφέρθηκε στη Γη μέσω μετεωριτών μετά από μια μεγάλη σύγκρουση του Άρη με κάποιο ουράνιο σώμα. Οι συνθήκες που επικρατούσαν στον Άρη θεωρούνται ότι ήταν πιο ευνοϊκές για τη δημιουργία ζωής κατά την πρώτη χρονική περίοδο που ακολούθησε τον σχηματισμό του ηλιακού μας συστήματος. Η μεταφορά της ζωής από τη Γη στον Άρη θεωρείται επίσης δυνατή, αλλά πιο δύσκολη. Κάθε πλούσια βιόσφαιρα σε κάποιον πλανήτη μπορεί να χρησιμεύει ως πιθανό μέρος εμφάνισης ζωής και η οποία μπορεί να μεταφερθεί σε γειτονικά περιβάλλοντα μετά από συγκρούσεις σωμάτων. Είναι δύσκολο να αποδειχτεί εάν ο Άρης ή η Γη ήταν το μέρος όπου δημιουργήθηκε η ζωή ή αν η ζωή δημιουργήθηκε στον κάθε πλανήτη χωριστά⁴. Στην περίπτωση, πάντως, της πανσπερμίας μετατίθεται απλά το πρόβλημα του τόπου δημιουργίας της ζωής, χωρίς να δίνονται απα-

ντήσεις στα ερωτήματα: Σε ποιο μέρος, κάτω από ποιες συνθήκες και με ποιο τρόπο ανόργανα και οργανικά μόρια συναθροίστηκαν και σχημάτισαν αυτό που ονομάζουμε ζωή;

Οι περισσότεροι ερευνητές που εργάζονται στο επιστημονικό πεδίο της προέλευσης της ζωής πιστεύουν ότι η ζωή δημιουργήθηκε και εξελίχθηκε *de novo* στη Γη. Εξάλλου η Γη παρείχε, αν όχι από την αρχή, τουλάχιστον σε κάποια φάση της ιστορίας της, όλα τα αναγκαία για τη δημιουργία της: μυριάδες συνθήκες, μια ποικιλία πηγών ενέργειας σε αφθονία, καθώς και όλα τα συστατικά που αποτελούν την έμβια ύλη (άνθρακας, υδρογόνο, άζωτο, οξυγόνο, φωσφόρο και θείο). Αυτό είναι ευρέως αποδεκτό, απλά οι υποστηρικτές της θεωρίας της πανσπερμίας υποστηρίζουν ότι το μόνο που έλειπε ήταν η πληροφορία, π.χ. ένας οργανισμός, που μετέφερε στη Γη κάποιο σπέρμα από το διάστημα.

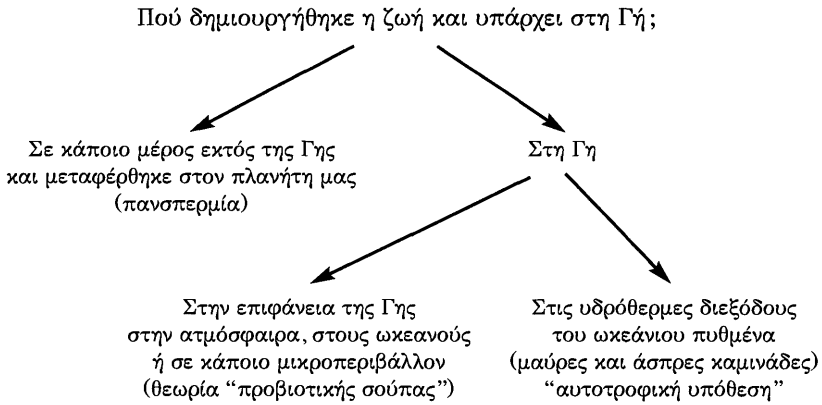
Αποδεχόμενοι την άποψη που επικρατεί, ότι η ζωή εμφανίστηκε και εξελίχθηκε *de novo* στον πλανήτη μας, θα πρέπει να απαντήσουμε στο επόμενο ερώτημα: Σε ποιο μέρος δημιουργήθηκε; Στην επιφάνειά της Γης σε ζεστές λίμνες και λιμνοθάλασσες ή ωκεανούς, όπως υποστηρίζει η θεωρία της «προβιοτικής σούπας» ή στις υδροθερμες διεξόδους στον ωκεάνιο πυθμένα όπου εξέρχεται το καυτό μάγμα και έρχεται σε επαφή με το κρύο νερό σχηματίζοντας τις μαύρες και άσπρες καμινάδες, θεωρία που υποστηρίζεται τελευταία από αρκετούς ερευνητές;

Η υπόθεση της «προβιοτικής σούπας» έχει τις ρίζες της στην εποχή του Δαρβίνου ο οποίος φαντάστηκε την εμφάνιση της ζωής σε «μικρές ζεστές λίμνες». Από τότε μέχρι σήμερα η θεωρία αυτή συγκεκριμενοποιήθηκε και αναπτύχθηκε. Σύμφωνα με τη θεωρία της «προβιοτικής σούπας» πρωταρχικά μόρια (π.χ. αμινοξέα και σάκχαρα) αβιοτικής προέλευσης αντέδρασαν μεταξύ τους τυχαία, μέσα σε μια οργανική «σούπα» για να σχηματιστούν τα πρώτα βιοπολυμερή και κατόπιν το πρωτοκύτταρο. Αυτή η ιδέα ήταν η βάση του μοντέλου της «ετεροτροφικής υπόθεσης» των Oparin-Haldane, η οποία αργότερα υποστηρίχθηκε από τα κλασικά πειράματα προσομοίωσης των Miller-Urey όπως θα αναπτύξουμε σε επόμενα κεφάλαια. Μια πιο σύγχρονη εκδοχή αυτής της υπόθεσης είναι ο «κόσμος του RNA», ένα μοντέλο της πρώιμης εξέλιξης, όπου τα μόρια του RNA δρουν και ως γονίδια αλλά και ως καταλύτες. Όλα αυτά δημιουργήθηκαν σε χρονικό διά-

στημα εκατομμυρίων χρόνων, σε ωκεανούς, σε ακτές των θαλασσών, σε λίμνες ή λιμνοθάλασσες ή σε διάφορα άλλα μικροπεριβάλλοντα (περιοχές κοντά σε ηφαίστεια, υδρόθερμα συστήματα κ.ά.) με αλληπάλληλες εξατμίσεις-συμπυκνώσεις και με τη βοήθεια διαφόρων πηγών ενέργειας. Η θεωρία της «προβιοτικής σούπας» είναι η πλέον διαδεδομένη και για τον έλεγχο της έχουν γίνει πολλά πειράματα σύνθεσης ενώσεων που υπάρχουν στους έμβιους οργανισμούς, πολλά από τα οποία περιγράφονται στο βιβλίο αυτό.

Η ανακάλυψη το 1977 ότι οι περιοχές των υδρόθερμων διεξόδων στον πυθμένα των ωκεανών εκεί όπου αναβλύζει το καυτό μάγμα από το εσωτερικό της Γης έσφυζαν από ζωή και μάλιστα διαφορετικού είδους από τα μέχρι τότε γνωστά είδη, οδήγησε στην υπόθεση ότι οι περιοχές αυτές πιθανόν να είναι τα μέρη όπου δημιουργήθηκε η ζωή. Εξάλλου η συνεχής ανακάλυψη και νέων ακραιόφιλων οργανισμών κατά τις τελευταίες δεκαετίες, ιδιαίτερα θερμοφίλων και υπερθερμοφίλων, έδωσε ώθηση σε διαφορετικούς δρόμους αναζήτησης της προέλευσης της ζωής. Κατά την τελευταία δεκαετία εξετάζεται σοβαρά η εκδοχή προέλευσης της ζωής στις υδρόθερμες διεξόδους του ωκεάνιου πυθμένα και πληθαίνουν αυτοί που αμφισβητούν την «προβιοτική σούπα». Αυτό βέβαια έχει να κάνει και με την αναθεώρηση των απόψεών μας για τα μεταβολικά μονοπάτια⁵ όπως αναφέρεται λεπτομερέστερα στο κεφάλαιο 12. Ουσιαστικά, το νέο ερώτημα που τίθεται είναι τι προηγήθηκε: η αυτοαντιγραφή ή ο μεταβολισμός. Όλα αυτά όμως αναπτύσσονται σε επόμενα κεφάλαια.

Οι βασικές απαντήσεις στο ερώτημα, σε ποιο μέρος δημιουργήθηκε η ζωή που υπάρχει στη Γη, δίνονται στο ακόλουθο σχήμα:



Συνοψίζοντας θα μπορούσαμε να πούμε ότι η άποψη που επικρατεί είναι αυτή της «προβιοτικής σούπας». Επίσης, θεωρείται ότι ζωή θα μπορούσε να δημιουργηθεί σε οποιοδήποτε μέρος του γαλαξία μας ή και του σύμπαντος (με προϋπόθεση βέβαια ότι οι νόμοι της φυσικής και της χημείας εφαρμόζονται παντού σε όλο το Σύμπαν) αρκεί να βρεθούν οι κατάλληλες συνθήκες.

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. McKay, D. S., Gibson, Jr. E. K., Thomas-Kepra, K. L., Romanek, C.S., Clemett, S. J., Chillier, X. D. F., Maechling, C. R. and Zare, R. N. (1996) «Search for past life on Mars: Possible relic biogenic activity in martian meteorite ALH84001». *Science*, 273:924-930.
2. <http://www.pd.astro.it/hosted/MOSTRA/IMAGES/100701.JPG>
3. <http://ares.jsc.nasa.gov/astrobiology/biomarkers/images/fig1a.jpg>
4. <http://news.bmn.com/hmsbeagle/17/cutedge/day1.htm> Debate “THE ORIGIN OF LIFE” Day 1: Where Did Life Begin?
5. Edwards, M. R. (1998) «From a soup or a seed? Pyritic metabolic complexes in the origin of life», *Trends in Ecology & Evolution*, 153:178-181.

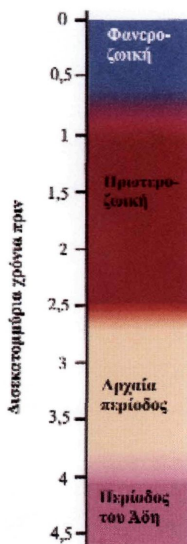
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3ο

Οι συνθήκες της πρωταρχικής Γης Η εμφάνιση ζωής στη Γη

Η Γη στα αρχικά της στάδια – Οι παλαιότερες μαρτυρίες ύπαρξης ζωής

Το χρονικό διάστημα από τη δημιουργία της Γης μέχρι σήμερα, σε γενικές γραμμές, το χωρίζουμε σε τέσσερις περιόδους: Τα πρώτα 500-600 εκατομμύρια χρόνια από τη στιγμή της δημιουργίας της Γης αποτελούν μια σκοτεινή για μας περίοδο, καθώς γνωρίζουμε γι' αυτήν ελάχιστα. Την ονομάσαμε περίοδο του Άδη, όνομα που υποδηλώνει και την άγνοια μας. Τα επόμενα 1.500 εκατομμύρια χρόνια αποτελούν την Αρχαία (ή Αρχαϊκή) περίοδο. Ακολουθούν η Προτεροζωϊκή και η Φανεροζωϊκή για την οποία γνωρίζουμε και περισσότερα από όλες τις άλλες (εικόνα 3.1). Οι χρονικές περίοδοι που ενδιαφέρουν την προέλευση της ζωής, δηλαδή την εμφάνιση των πρώτων μορφών ζωής, είναι οι δύο πρώτες.

Η Γη σχηματίστηκε πριν από 4,56 δισεκατομμύρια χρόνια¹. Από μελέτες μέτρησης με ραδιοϊσότοπα γνωρίζουμε ότι η συσσωμάτωση των μικρών σωμάτων του εσωτερικού ηλιακού νεφελώματος έγινε μέσα σε δέκα εκατομμύρια χρόνια από τη γένεση² του ηλιακού συστήματος, χρονικό διάστημα μικρό μιλώντας με γεωλογικούς όρους. Το μέγλωμα της Γης ήταν χρονικά πιο παρατεταμένο και κατ' αυτή την περίοδο κυριαρχούσαν οι συγκρούσεις των πλανητίσκων³. Περί τα 4,51 με



ΕΙΚΟΝΑ 3.1.
Χρονικές περίοδοι
της ιστορίας της Γης.

4,45 δισεκατομμύρια χρόνια πριν, η Γη είχε φθάσει στη μάζα που έχει σήμερα, με έναν πυρήνα μετάλλων και μια πρωταρχική ατμόσφαιρα³⁻⁵ αποτελούμενη από υδρογόνο και ήλιο⁶. Στα αρχικά αυτά στάδια θεωρείται ότι η Γη είχε στην επιφάνειά της ένα ρευστό μάγμα υψηλής θερμοκρασίας που περιβαλλόταν από μια πυκνή πρωταρχική ατμόσφαιρα. Το μεγαλύτερο μέρος της ατμόσφαιρας αυτής χάθηκε λόγω του σκορπίσματος του ηλιακού νεφελώματος και των πλανητικών συγκρούσεων^{4,5,7}. Επιπλέον, η Γη δεν ήταν σε θέση, λόγω μικρού μεγέθους, να συγκρατήσει με τη βαρύτητά της τα ελαφρά αέρια του υδρογόνου και του ηλίου. Έτσι η Γη γρήγορα θα πρέπει να ψύχθηκε και με τη στερεοποίηση των εξωτερικών τμημάτων να δημιουργήθηκε ο πρωταρχικός φλοιός.

Η Γη είναι ένας ενεργός πλανήτης και δεν υπάρχουν πετρώματα της πρώτης περιόδου της, σε αντίθεση με τη Σελήνη της οποίας τα πετρώματα παραμένουν σχεδόν ανέπαφα από τη στιγμή της δημιουργίας της. Από την επιφάνεια της Σελήνης γνωρίζουμε ότι εκεί συντελέστηκαν έντονοι βομβαρδισμοί, συνεπώς το ίδιο ισχύει και για τη Γη, κατά τα πρώτα 600 εκατομμύρια χρόνια από τη δημιουργία της⁸. Ο πρωταρχικός φλοιός της Γης μπορεί να καταστράφηκε από τις συγκρούσεις ή η Γη με τη μεγάλη της θερμοκρασία να είχε μια ασταθή επιφάνεια. Γεγονός είναι ότι δεν υπάρχει ομοφωνία για το πώς ακριβώς ήταν η επιφάνεια της πρωταρχικής Γης.

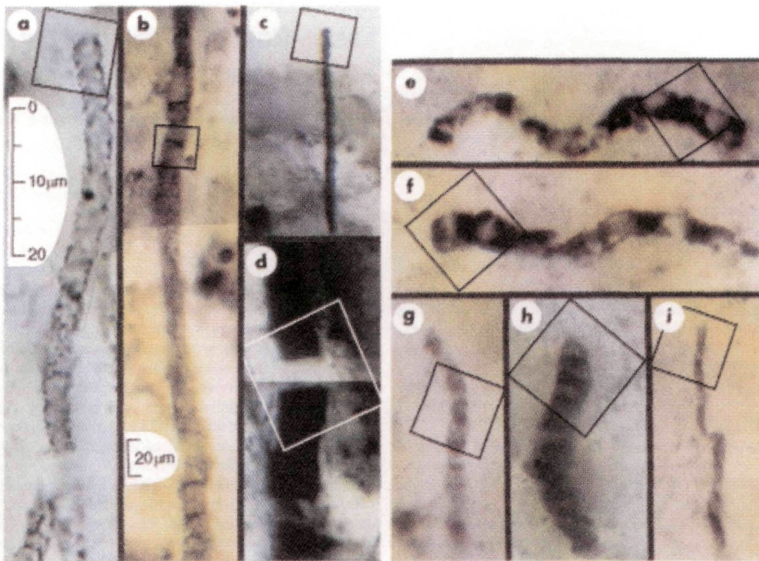
Τα παλαιότερα ίχνη ύπαρξης στερεού φλοιού της Γης έρχονται από τον βορειοδυτικό Καναδά (Acasta Gneiss)⁹ όπου βρέθηκε πέτρωμα ηλικίας 4,03 δισεκατομμυρίων χρόνων. Επίσης, αναφέρεται η ύπαρξη κόκκων ζιρκονίου στην Αυστραλία ηλικίας 4,3-4,4 δισεκατομμυρίων χρόνων¹⁰. Είναι ενδιαφέρον, και ως παράδειγμα επαγωγικής σκέψης, το πώς από τους μικροσκοπικούς κόκκους ζιρκονίου δύο ανεξάρτητες ερευνητικές ομάδες συμπέραναν ότι πριν από 4,3-4,4 δισεκατομμύρια χρόνια, δηλαδή «σχεδόν αμέσως» μετά τον σχηματισμό της Γης, υπήρχαν στην επιφάνεια του πλανήτη μας ήπειροι και ωκεανοί¹¹⁻¹⁴ (εικόνα 3.4).

Συνεπώς, θα μπορούσε να είχε αρχίσει τότε να δημιουργείται ζωή, μόνο που η εξάτμιση των ωκεανών και η αποστείρωση της επιφάνειας εξαιτίας των συγκρούσεων με μεγάλα ουράνια σώματα, θα σταμάτούσε τη διαδικασία αυτή^{15,16}. Η τελευταία μεγάλη σύγκρουση θα



ΕΙΚΟΝΑ 3.2.

Μικροαπολίθωμα ινώδους προκαρυωτικού ηλικίας ~3,465 δισεκατομμυρίων χρόνων [ευγενική χορηγία Schopf].



ΕΙΚΟΝΑ 3.3

a. Ένα κυλινδρικό προκαρυωτικό ινίδιο 770 εκατομμυρίων χρόνων από τη Νότιο Αυστραλία. b. *Gunflintia grandis* ~2.100-εκατομμυρίων χρόνων από το Ontario του Καναδά. c, d. προκαρυωτικά 3.375 εκατομμυρίων χρόνων από τη Νότιο Αφρική e-i, κυτταρικά μικροβιακά ινίδια ~3.465 χρόνων από τη βορειοδυτική Αυστραλία [Ανατυπωμένο κατόπιν αδείας από Schopf et al, *Nature*, 416:73-76 (2002) Macmillan Publishers Ltd].

πρέπει να έγινε 3,9 δισεκατομμύρια χρόνια πριν. Από το σημείο αυτό και μετά ήταν πλέον επιτρεπτό να αναδυθεί και να διατηρηθεί η ζωή.

Τα πρώτα μικροαπολιθώματα που βρέθηκαν, ηλικίας 3,55 δισεκατομμυρίων χρόνων¹⁷, είναι μορφολογικά όμοια με τα γαλαζοπράσινα φύκη (κυανοβακτήρια). Υπάρχουν, επίσης, έμμεσες αλλά πειστικές

ενδείξεις (με ισότοπα $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) που δείχνουν ότι η ζωή ήταν παρούσα στον πλανήτη μας πριν 3,85 δισεκατομμύρια χρόνια¹⁸. Συνεπώς, σε περίπτωση που ερμηνεύουμε σωστά τα ίχνη που άφησε η ζωή, θα πρέπει η ζωή να δημιουργήθηκε ή να μεταφέρθηκε στη Γη, σε ένα διάστημα λίγων δεκάδων εκατομμυρίων χρόνων, δηλαδή ανάμεσα στα 3,9–3,85 δισεκατομμύρια χρόνια πριν, χωρίς να αποκλείεται να δημιουργήθηκε και νωρίτερα.

Στην εικόνα 3.2 φαίνεται ένα μικροαπολιθώμα από τη βορειοδυτική Αυστραλία ηλικίας ~3,465 δισεκατομμυρίων χρόνων¹⁹. Επίσης στην εικόνα 3.3 φαίνονται μικροαπολιθώματα ευκαρυωτικών διαφόρων περιόδων²⁰.

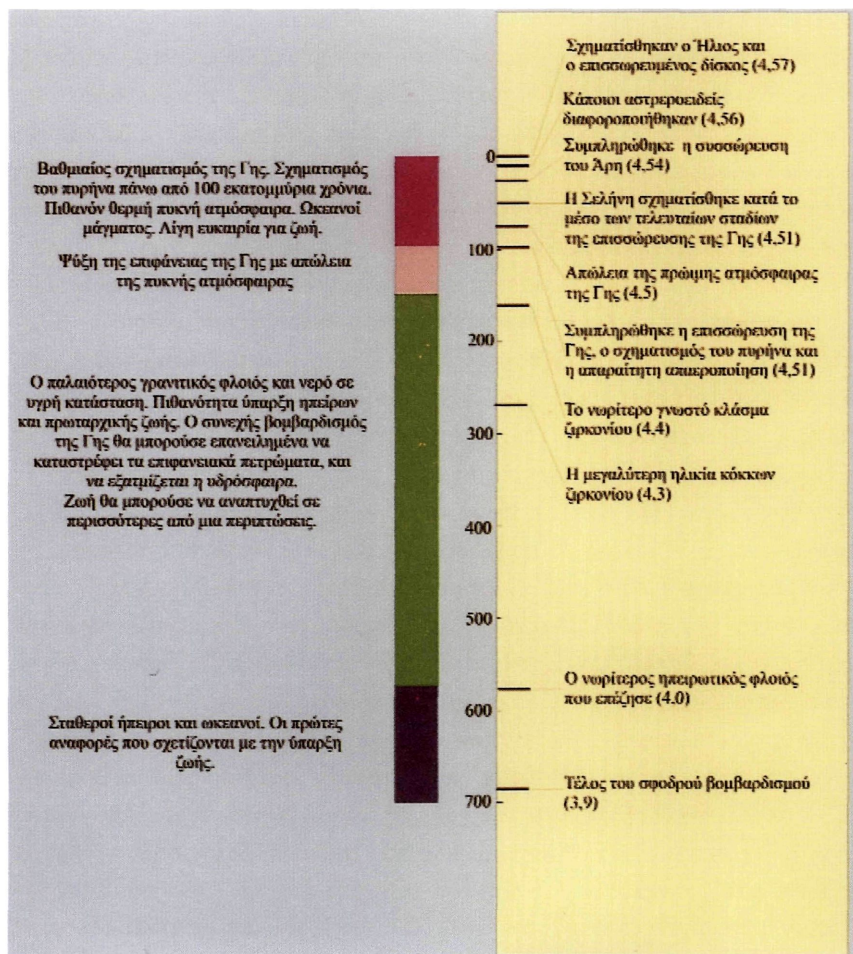
Η ατμόσφαιρα της πρωταρχικής Γης

Πέρα από τη γνώση για την επιφάνεια της Γης στα πρώτα της στάδια είναι πολύ σημαντικό επίσης να γνωρίζουμε πώς ήταν η ατμόσφαιρά της.

Το ότι οι εξωτερικοί πλανήτες (Δίας, Κρόνος, Ουρανός και Ποσειδώνας) έχουν αναγωγικές ατμόσφαιρες πλούσιες σε μεθάνιο και αμμωνία, υπονοεί ότι, τουλάχιστον στα αρχικά στάδια η ατμόσφαιρα της Γης ήταν αναγωγική. Τέτοιου είδους σκέψεις εξάλλου, οδήγησαν στα πειράματα Miller-Urey που περιγράφονται στα επόμενα κεφάλαια. Μια αναγωγική ατμόσφαιρα θα μπορούσε να παρέχει τις χημικές ουσίες που χρειάζονται για το ξεκίνημα της ζωής.

Οι απόψεις για το πώς ήταν η ατμόσφαιρα στο σύνολό της κατά τη χρονική περίοδο της εμφάνισης της ζωής κυμαίνονται σε χαρακτηρισμούς από πολύ αναγωγική ως μέτρια αναγωγική ή ακόμα και ουδέτερη.

Η προτεινόμενη αναγωγική ατμόσφαιρα θα μπορούσε να έχει κάποιες ομοιότητες με την ατμόσφαιρα του Τιτάνα²¹, η οποία περιέχει 5-10% CH_4 , 1% ή λιγότερο NH_3 , και από το υπόλοιπο ποσοστό κυρίως N_2 , H_2O και CO_2 . Ο Τιτάνας, που είναι ο μεγαλύτερος δορυφόρος του Κρόνου, χρησιμοποιείται ως μοντέλο των συνθηκών που υπήρχαν στην προβιοτική Γη. Αναμένεται ότι το N_2 στον Τιτάνα και πιθανόν στην προβιοτική Γη, σχηματίστηκε από φωτόλυση της NH_3 . Η ουδέτερη ατμόσφαιρα που προτάθηκε, είναι αυτή που περιέχει²² κυρίως CO_2 , N_2 και H_2O . Η κύρια δύναμη που προκάλούσε τις αλλα-



ΕΙΚΟΝΑ 3.4.

Η ιστορία της Γης, σε εκατομμύρια χρόνια, αρχίζοντας από την γένεση του ηλιακού συστήματος. Οι αριθμοί δεξιά δείχνουν την απόλυτη ηλικία σε δισεκατομμύρια χρόνια. Μοντέλα από ηλεκτρονικούς υπολογιστές, χρονολόγηση των μετεωριτών με U-Pb, και η χρήση ημιζών των νουκλιδίων μας παρέχουν ενδείξεις για το πώς η Γη σχηματίστηκε στα πρώτα 100 εκατομμύρια χρόνια από την ύπαρξη του ηλιακού συστήματος. Η σκοτεινή εποχή πριν από 4 δισεκατομμύρια χρόνια, που ονομάζεται εποχή του Άδη, είναι μια περίοδος από την οποία δεν επέζησαν πετρώματα. Οι τι βρισκόμαστε σήμερα είναι μόνο κάποιοι κόκκοι ζirconίου¹⁴.

γές στην ατμόσφαιρα της πρωτογονικής Γης (όπως τώρα γίνεται στον Τιτάνα) ήταν η υπερϊώδης ακτινοβολία, με τα υψηλής ενέργειας ηλεκτρόνια και τις αστραπές να συμμετέχουν σε μικρότερο βαθμό.

Η αναγωγική ατμόσφαιρα στην προβιοτική Γη αμφισβητείται, επειδή το μεθάνιο και η αμμωνία γρήγορα θα φωτολύνονταν από την υπεριώδη ακτινοβολία. Η προτεινόμενη φωτόλυση της αμμωνίας θα παρήγαγε γρήγορα N_2 και H_2 κάτω από προβιοτικές συνθήκες²³, πράγμα που επιβεβαιώθηκε τόσο από πειράματα²⁴ όσο και από μαθηματικά μοντέλα^{25,26}. Η συνεχώς όμως εκλυόμενη αμμωνία από τα ηφαιστεια θα μπορούσε να αναπληρώνει την απώλεια αυτή.

Ίσως θα πρέπει να δούμε την ατμόσφαιρα της Γης στην εξελικτική της πορεία. Αλλιώς θα πρέπει να ήταν όταν άρχισε να σχηματίζεται και σίγουρα θα άλλαξε στην πορεία της. Προτού γίνει η διάχυση του υδρογόνου στο διάστημα, η ατμόσφαιρά της ήταν σίγουρα αναγωγική. Αργότερα έγινε λιγότερο αναγωγική έως ουδέτερη. Σήμερα είναι οξειδωτική λόγω της παρουσίας των φωτοσυνθετικών οργανισμών στη Γη. Είναι πολύ πιθανό ότι η πραγματική ατμόσφαιρα ήταν μεταξύ των δύο αυτών άκρων (της αναγωγικής και της ουδέτερης) ή ήταν μεταβατική από αναγωγική σε ουδέτερη την περίοδο που πρωτοεμφανίστηκε η ζωή. Η άποψη ότι η προβιοτική Γη είχε αναγωγική ατμόσφαιρα αντιμετωπίζεται ευνοϊκά από πολλούς επιστήμονες, γιατί διαφορετικά δεν θα ήταν δυνατό να παραχθεί ένα μεγάλο απόθεμα οργανικών ενώσεων, απουσία αναγωγικών πρόδρομων μορίων²⁷. «Από τη στιγμή που υπάρχουν τα βασικά χημικά στοιχεία που απαιτούνται για τη ζωή και μια αναγωγική ατμόσφαιρα, έχεις ό,τι χρειάζεται» υποστηρίζει ο Miller, καθώς και άλλοι επιστήμονες. Υπάρχει βέβαια και η περίπτωση, η ατμόσφαιρα της Γης να μην ήταν αναγωγική και η ζωή να προέρχεται από τα υδρόθερμα περιβάλλοντα όπως αυτά που υπάρχουν σήμερα στους ωκεάνιους πυθμένες, όπως αναφέρεται στο κεφάλαιο 12.

Πρόσφατα στοιχεία από μετρήσεις των αερίων των ηφαιστειών δείχνουν ότι η ατμόσφαιρα της γης θα πρέπει να ήταν αναγωγική καθώς και ότι τα υδρόθερμα υποθαλάσσια συστήματα παρείχαν μια σταθερή πηγή αμμωνίας^{28,29}.

Συνοψίζοντας, πιστεύουμε ότι η ατμόσφαιρα της γης ακόμα και αν δεν ήταν εξ ολοκλήρου αναγωγική –που πιθανόν να ήταν– θα υπήρχαν σίγουρα πλήθος αναγωγικών μικροπεριβαλλόντων.

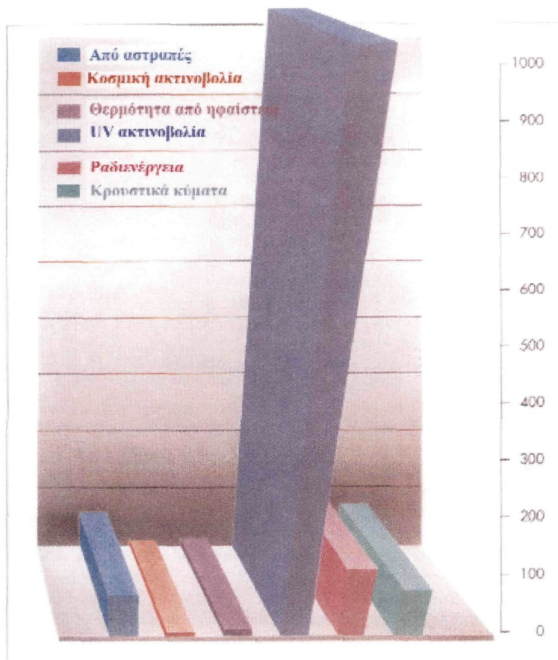
Πηγές ενέργειας που υπήρχαν στην πρωταρχική Γη

Οι πηγές ενέργειας που ήταν παρούσες και πιθανόν να συνέβαλαν στην χημική εξέλιξη που συντελέστηκε στην πρωταρχική Γη πριν από 4 δισεκατομμύρια χρόνια είναι³²:

- ♦ Η ηλιακή ακτινοβολία (κυρίως η υπεριώδης καθώς δεν υπήρχε το προστατευτικό στρώμα του όζοντος)
- ♦ Οι ηλεκτρικές εκκενώσεις
- ♦ Οι κοσμικές ακτίνες
- ♦ Ο ηλιακός άνεμος
- ♦ Τα παλιρροιακά κύματα
- ♦ Τα ηφαίστεια
- ♦ Η ραδιενέργεια (οφειλόμενη κυρίως στα νουκλίδια ^{238}U , ^{235}U , ^{232}Th και ^{40}K)³³.

Οι πηγές ενέργειας με τη μεγαλύτερη αποδοχή μεταξύ των ερευνητών και οι οποίες χρησιμοποιήθηκαν πιο συχνά σε πειράματα προβιοτικής χημείας είναι η υπεριώδης ακτινοβολία και οι ηλεκτρικές εκκενώσεις. Βεβαίως αν και η υπεριώδης ακτινοβολία ήταν 100 φορές περισσότερη από όλες τις άλλες μαζί³⁴,

δεν σημαίνει ότι συνέβαλε περισσότερο στην προβιοτική σύνθεση ουσιών. Η σημασία του ρόλου στη σύνθεση μιας δεδομένης ένωσης δεν εξαρτάται μόνο από την διαθεσιμότητα της αλλά, κυρίως, από την αποτελεσματικότητά της³⁵.



ΕΙΚΟΝΑ 3.5

Πηγές ενέργειας για τη σύνθεση σύνθετων μορίων στην ατμόσφαιρα της Γης κατά την χρονική περίοδο της εμφάνισης της ζωής³⁷.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Allègre, C. J., Manhès, G. and Göpel, C. (1995) *Geochim. Cosmochim. Acta*, 59:1445-1456.
2. Lugmair, G. W. and Shukolyukov, A. (1998) *Geochim. Cosmochim. Acta*, 62:2863-2886.
3. Halliday, A. N. (2000) *Earth planet. Sci. Lett.* 176:17-30.
4. Sasaki, S. and Nakazawa, K. (1986) *J. Geophys. Res.*, 91:B9231-B9238.
5. Porcelli, D., Cassen, P., Woolum, D., Wasserburg, G. J. (1998) *LPI Contrib.* 597:35-36 (Lunar & planetary Inst., Houston, 1998).
6. Wetherill, G. W. (1986) *Annu. Rev. Astron. Astrophys.*, 18:77-113.
7. Benz, W. and Cameron, A. G. W. (1990) in *Origin of the Earth* (eds Newsom, H. E. and Jones, J. H.), 61-67, Oxford Univ. Press.
8. Wasserburg, G. J., Papanastassiou, D. A., Tera, F. and Huneke, J. C. (1977) *Phil. Trans. R. Soc. Lond. A*, 285:7-22.
9. Bowring, S. A. and Williams, I. S. (1999) «Priscoan (4,00-4,03) orthogneisses from northwestern Canada». *Contrib. Mineral. Petrol.*, 134:3-16.
10. Froude, D. O. *et al.* (1986) *Nature*, 304:616-618.
11. Compston, W. and Pidgeon, R. T. (1986) *Nature*, 321:766-769.
12. Wilde, S. A., Valley, J. W., Peck, W. H., Graham, C. M. (2001) «Evidence from detrital zircons for the existence of continental crust and oceans on the Earth 4,4 Gyr ago». *Nature*, 409:175-178.
13. Mojzsis, S. J., Harrison, T. M., Pidgeon, R. T. (2001) «Oxygen-isotope evidence from ancient zircons for liquid water at the Earth's surface 4,300 Myr ago». *Nature*, 409:178-181.
14. Halliday, A. N. (2001) «Earth science. In the beginning». *Nature*, 409:144-145.
15. Sleep, N. H., Zahnle, K. J., Kasting, J. F. and Morowitz, H. J. (1989) «Annihilation of ecosystems by large asteroid impacts on the early Earth». *Nature*, 342:139-142.
16. Chyba, C. F. (1993) «The violent environment of the origin of life: progress and uncertainties». *Geochim. Cosmochim. Acta*, 57:3351-3358.
17. Schopf, J. W. (1993) *The Earth's Earliest Biosphere: Its Origin and Evolution*, Princeton University Press.

18. 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.
19. Σχήμα 3.2 <http://taggart.glg.msu.edu/isb200/oolife.htm>
20. Schopf, J. W., Kudryavtsev, A. B., Agresti, D. G., Wdowiak, T. J. and Czaja, A. D. (2002) «Laser-Raman imagery of Earth's earliest fossils». *Nature*, 416:73-76.
21. Clarke, D. W. and Ferris, J. P. (1997) «Chemical evolution on Titan: Comparisons to the prebiotic Earth». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 27:225-248.
22. Pinto, J. P., Gladstone, G. R. and Yung, Y. L. (1980) *Science*, 210:183-185.
22. Clarke, D. W. and Ferris, J. P. (1996) *J. Geophys. Res.- Planets*, 101(E3):7575-7584.
23. Abelson, P. H. (1966), *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 54:1365-1372.
24. Ferris, J. P. and Nicodem, D. C. (1972) *Nature*, 238: 268-269.
25. Kunh, W. R. and Atreya, S. K. (1979) *Icarus*, 37:207-213.
26. Kasting, J. F. (1982) *J. Geophys. Res.*, 87:3091-3098.
27. Ferris, J. P. (1987) in *Organic Photochemistry*, Marcel Dekker, New York, 1-65.
28. Schwartz, A. W. (2002) Astrobiology 2002-Report on a conference held at NASA Ames Research Center, Moffett field, California, April 7-11, 2002, *Orig. Life Evol. Biosphere*, 32:395-398.
29. Kasting, J. F., Egglar, D. H. and Holland, H. D. (2003) «Mantle redox evolution and the rise of atmospheric O₂». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 33:243-312.
30. John, H., McClendon, J. H. (1999) *The origin of life Earth-Science Reviews*, 47:71-93.
31. Lowe, D. R. (1994) «Early environments; constraints and opportunities for early evolution». In: Bengtson S. (Ed.), *Early Life on Earth; Nobel Symp.* No. 84. Columbia Univ. Press, pp. 24-35.
32. Miller, S.L., Urey, H. C. and Oró, J. (1976) «Origin of organic compounds on the primitive earth and in meteorites». *J. Mol. Evol.*, 9:59-72.
33. Garzón, L. and Garzón, M. L. (2001) «Radioactivity as a Significant Energy Source in Prebiotic Synthesis». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 31:3-13.
34. Sagan, C. and Khare, B. N. (1971) «Long-wavelength ultraviolet photoproduction of amino acids on the primitive earth». *Science*, 173:417-420.
35. Lemmon, R. M. (1969) «Chemical Evolution», *Chem. Rev.*, 70:95-109.
36. Doolittle, R. F. (1997) *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 94:13028-13033.
37. Raven, P. H. and Johnson, G. B. *Biology Mosby-Year Book, Inc* 3rd edition 1992 p. 63.

ΤΑ ΠΡΩΤΑ ΜΟΡΙΑ – Η ΧΗΜΙΚΗ ΕΞΕΛΙΞΗ

Κεφάλαιο 4ο:

Επιστημονική προσέγγιση και έρευνα σχετικά με την προέλευση της ζωής

Κεφάλαιο 5ο:

Προβιοτικές αντιδράσεις που οδηγούν σε βιομόρια

Κεφάλαιο 6ο:

Μόρια προερχόμενα από το διάστημα

Κεφάλαιο 7ο:

Ο πολυμερισμός των βιομορίων

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4ο

Επιστημονική προσέγγιση και έρευνα σχετικά με την προέλευση της ζωής

“όλα είναι χημεία”

Jan Baptist van Helmont (1579–1644)

Την αρχή της σύγχρονης επιστημονικής έρευνας σχετικά με την προέλευση της ζωής μπορούμε να την τοποθετήσουμε στη δεκαετία του 1920 με τη δημοσίευση της ετεροτροφικής υπόθεσης των Oparin-Haldane^{1,2}. Εντούτοις, προηγουμένως, μια ιστορική αναδρομή από τη ρήση του van Helmont³ ότι «όλα είναι χημεία» και εξής θα ήταν χρήσιμη. Σημαντικές είναι οι απόψεις του Σουηδού χημικού Jöns Jacob Berzelius, ο οποίος το 1806 διετύπωσε δύο θέσεις⁴. Η πρώτη θέση ήταν ότι τα φυτά και τα ζώα διέπονται από ενιαία χημεία, την οποία ονόμασε «οργανική χημεία» για να τη διακρίνει από την «ανόργανη χημεία». Η δεύτερη θέση ήταν ότι μεταξύ της οργανικής και της ανόργανης χημείας υπάρχει αγεφύρωτο χάσμα γιατί, κατά την άποψή του, στους ζωντανούς οργανισμούς υπάρχει μια ιδιαίτερη δύναμη, την οποία ονόμασε *vis vitalis*.

Το 1828 ήταν ένα πολύ σημαντικό έτος για τη χημεία. Ο Friedrich Wöhler δημοσίευσε ένα απλό πείραμα⁵: Ανέμειξε δύο ανόργανες ενώσεις, το χλωριούχο αμμώνιο και τον κυανικό άργυρο και ενώ εξάτιμιζε το υδατικό διάλυμα του κυανικού αμμωνίου παρήγαγε συμπτωματικά ουρία (εικόνα 4.1), ένωση που είχε βρεθεί μόνο στα ούρα των ζώων. Αναφέρεται ότι έγραψε ένα θριαμβευτικό γράμμα στον Berzelius λέγοντας: «μπορώ να παρασκευάσω ουρία χωρίς την ανάγκη ενός... σκύλου». Είναι γεγονός ότι ίχνη μετεξελιγμένου βιταλιστικού μυστικισμού παρατηρούνται ακόμη και στις μέρες μας, σε αντί-

θεση με την επιστημονική άποψη ότι τα πάντα διέπονται από τους νόμους της φυσικής και της χημείας.



ΕΙΚΟΝΑ 4.1.

Σχηματισμός ουρίας από κυανικό αμμώνιο

Θα πρέπει επίσης να αναφερθούν η άποψη του Δαρβίνου ότι η ζωή δημιουργήθηκε σε μικρές ζεστές λίμνες, καθώς και τα έξυπνα πειράματα του Pasteur τα οποία έδειξαν ότι η ζωή παράγεται μόνο από ζωή, απέδειξε δηλαδή ότι δεν υπάρχει αυθόρμητη γένεση όπως πίστευαν μέχρι τότε. «Κάθε κύτταρο παράγεται από ένα άλλο κύτταρο». Πώς όμως δημιουργήθηκε το πρώτο κύτταρο;

Ο Oparin (Aleksandr Ivanovich Oparin, 1894-1980), Ρώσος βιοχημικός, διατύπωσε τη σύγχρονη άποψη της προέλευσης της ζωής, το 1924, σε μια σχετική δημοσίευση βιβλίου του¹. Ήταν η πρώτη προσπάθεια να δοθεί μια χημική εξήγηση της προέλευσης της ζωής μετά τα πειράματα του Pasteur. Η αγγλική έκδοση του βιβλίου, το 1938, είχε μεγάλη επίδραση στην επιστημονική κοινότητα των βιολόγων.

Ανεξάρτητα από την έκδοση του βιβλίου του Oparin, το 1929, ο Haldane δημοσίευσε ένα ενδιαφέρον άρθρο για το ίδιο θέμα². Το χαρακτηριστικό των δύο αυτών δημοσιεύσεων ήταν η *ετεροτροφική υπόθεση*: ότι ο πρώτος οργανισμός ήταν ετεροτροφικός, δηλαδή έπαιρνε τα οργανικά υλικά που χρειαζόταν από το περιβάλλον και δεν τα συνέθετε μόνος του, όπως τα γαλαζοπράσινα φύκη. Η υπόθεση αυτή είναι γνωστή ως «υπόθεση Oparin-Haldane».

Ο Oparin πρότεινε ότι η πρωταρχική ατμόσφαιρα περιείχε $\text{CH}_4 + \text{NH}_3$, ενώ ο Haldane $\text{CO}_2 + \text{NH}_3$. Η πρόταση του Haldane όμως δεν είναι αποτελεσματική για τη σύνθεση οργανικών ενώσεων σε αντίθεση με αυτή του Oparin⁶. Βέβαια, για τη σύσταση της πρωταρχικής ατμόσφαιρας υπάρχουν ακόμα πολλές, συχνά αντικρουόμενες απόψεις.

Ο Oparin πρότεινε επίσης ότι τα οργανικά μόρια θα μπορούσαν να παραχθούν από τα αέρια της πρωταρχικής ατμόσφαιρας με τη βοήθεια των παρακάτω πηγών ενέργειας:

- i) θερμότητα από τα ηφαίστεια,
- ii) αστραπές,

- iii) ραδιενέργεια από τα ραδιοϊσότοπα και
- iv) φως, που περιλαμβάνει και την υπεριώδη ακτινοβολία.

Στις αρχές της δεκαετίας του 1950, ο Harold Urey (βραβείο Nobel χημείας 1934) πρότεινε ότι η πρωταρχική ατμόσφαιρα της Γης ήταν αναγωγική από τη στιγμή που οι εξωτερικοί πλανήτες του ηλιακού μας συστήματος –ο Δίας, ο Κρόνος, ο Ουρανός και ο Ποσειδώνας– είχαν αυτού του είδους την ατμόσφαιρα⁷. Μια τέτοια αναγωγική ατμόσφαιρα περιείχε μεθάνιο, αμμωνία, υδρογόνο και νερό. Ο Urey δεν είχε υπόψη το βιβλίο του Oparin, *Προέλευση της ζωής*, που είχε μεταφραστεί στα αγγλικά το 1938. Το βιβλίο αυτό είχε ευρεία απήχηση μεταξύ των βιολόγων αλλά δεν ήταν γνωστό στους άλλους επιστημονικούς κύκλους⁷.

Ακολούθησαν τα κλασικά πειράματα του Stanley Miller, φοιτητή τότε, στο εργαστήριο του Urey (1953). Με τα πειράματα αυτά, ο Miller προσπάθησε να μιμηθεί μερικές διαδικασίες της χημειογένεσης *in vitro* σε συνθήκες παρόμοιες με εκείνες που πιστεύεται ότι επικρατούσαν αρχικά στην επιφάνεια της προβιοτικής Γης⁸. Σε πείραμα, όπως απεικονίζεται στην εικόνα 4.2, σε μια κυκλική συσκευή εισήγαγε τα αέρια μεθάνιο (CH_4), αμμωνία (NH_3), υδρογόνο (H_2) και ατμούς ύδατος (H_2O), ενώσεις που πιστεύεται ότι υπήρχαν στην πρωταρχική ατμόσφαιρα. Οι αρχικές θάλασσες και βροχές προσομοιάστηκαν με νερό και εκτέθηκαν σε ηλεκτρικές εκκενώσεις οι οποίες μιμούνταν τους κεραυνούς. Το αποτέλεσμα της έκθεσης του μίγματος αυτών των αερίων στην πιο πάνω διαδικασία ήταν ο σχηματισμός διαφόρων αμινοξέων, καρβοξυλικών οξέων σε πολύ μικρές ποσότητες και άλλων χημικών ενώσεων οι οποίες συμμετέχουν στη δημιουργία διαφόρων βιομορίων.

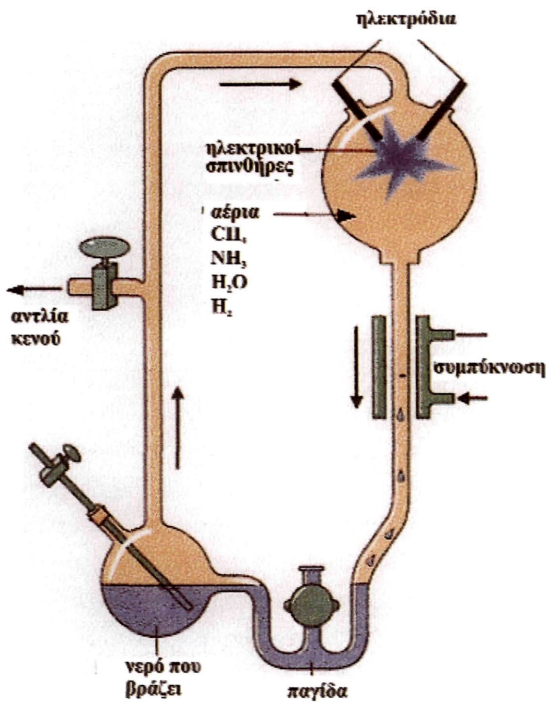
Τα πειράματα Miller-Urey ήταν ορόσημο για τον τομέα της προέλευσης της ζωής. Κάποιοι, όμως, θεωρούν τον Γερμανό Löb πρωτόπоро των πειραμάτων αυτών. Συγκεκριμένα, υποστηρίζεται ότι επειδή τα πρώτα πειράματα σύνθεσης αμινοξέων και ειδικά η σύνθεση γλυκίνης έγινε από τον Löb στις αρχές του περασμένου αιώνα (1913), συνεπώς σε αυτόν θα πρέπει να πιστωθεί η αρχή της προβιοτικής χημείας. Βέβαια, ο Löb, όπως φαίνεται από τη δημοσίευσή του, δεν ενδιαφερόταν, όταν έκανε τα πειράματά του, να διαπιστώσει πώς άρχισε η ζωή στη Γη ή πώς γίνεται η σύνθεση οργανικών ενώσεων

κάτω από πιθανές προβιοτικές συνθήκες, αλλά επεδίωκε να κατανοήσει τη διαδικασία πρόσληψης του CO_2 και του N_2 από τα φυτά. Αντίθετα, οι Miller-Urey με το συγκεκριμένο πείραμα επινόησαν νέους τρόπους μελέτης της προέλευσης της ζωής⁹.

Βεβαίως, το πείραμα των Miller-Urey, όπως και τα μετέπειτα πολλών άλλων, δεν απέδειξε ότι έτσι δημιουργήθηκαν οι πρώτες χημικές ενώσεις, αλλά ότι είναι δυνατή η γένεση βιομορίων οπουδήποτε στο σύμπαν όταν υπάρχουν οι κατάλληλες προϋποθέσεις. Όταν κάποτε ρωτήθηκε ο Urey, κατά πόσον ήταν πιθανόν αυτού του είδους η διαδικασία να συμβεί στην πρωταρχική Γη, η άμεση απάντησή του ήταν: «Εάν ο Θεός δεν το έκανε με αυτόν τον τρόπο, τότε έχασε μια καλή ευκαιρία»³.

Ας σημειωθεί ότι το 1953 ήταν ένα σημαντικό έτος για τη βιολογία και γενικότερα για τις βιολογικές επιστήμες. Μέσα σε διάστημα λίγων μηνών οι Watson και Crick δημοσίευσαν τη μελέτη της διπλής έλικας του DNA, ο Sanger και οι συνεργάτες του την εργασία για την πρώτη αλληλούχιση των αμινοξέων μιας πρωτεΐνης και ο Miller απέ-

δειξε ότι οργανικές ενώσεις μπορούσαν να συντεθούν κάτω από τις πιθανές συνθήκες της αρχέγονης Γης.



ΕΙΚΟΝΑ 4.2.

Σχεδιάγραμμα που πειράματος Miller-Urey¹⁰.

Τα πειράματα αυτά αποτέλεσαν την αρχή της δημιουργίας του πεδίου της προβιοτικής οργανικής χημείας. Στα χρόνια που επακολούθησαν πολλές από τις οργανικές ενώσεις που θεωρούνται αναγκαίες για την προέλευση της ζωής συντέθηκαν στα εργαστήρια και μάλιστα πολλές με συνθήκες παρόμοιες με αυτές των πειραμάτων του Miller. Τα πειράματα αυτά άνοιξαν νέους δρόμους στην πειραματική έρευνα της προέλευσης της ζωής. Πολλές από τις πληροφορίες αυτές αναπτύσσονται συνοπτικά σε προηγούμενό βιβλίο μας¹¹.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Oparin, A. I. (1924) *Proiskhozhdenie Zhizny* [*The Origin of Life*]. Izd. Moskovskiy Rabochiy, Moscow.
2. Haldane, J. B. S. (1929) «The origin of life». *Rationalist Annual* 1929:148-169.
3. Helmont, J. B. Van (1648) *Ortus medicinae*, Amsterdam, pp. 108-109
Translation in *Great Experiments in Biology*, (Gabriel, M. L. & Fogel, S. eds) p. 105, Englewood Cliffs, N.J.: Prentice Hall.
4. Wächtershäuser, G. (1997) «The Origin of Life and its Methodological Challenge» *J. theor. Biol.* 187:483-494.
5. Wöhler, F. (1828) «On the artificial production of urea» *Annalen der Physik und Chemie*, 88, Leipzig.
6. Miller, S. L., Schopf, J. W., Lazcano, A. (1997) «Oparin's "Origin of Life": Sixty Years Later» *J. Mol. Evol.* 44:351-353.
7. Bada, J. L., Lazcano, A. (2000) «Stanley Miller's 70th birthday». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 30:107-112.
8. Miller, S. L. (1953) «A production of amino acids under possible primitive earth conditions». *Science* 117:528-529.
9. Bada, J. L., Lazcano, A. (2002) «Miller revealed new ways to study the origins of life», *Nature*, 416:475-477.
10. <http://users.rcn.com/jkimball.ma.ultranet/BiologyPages/A/AbioticSynthesis.html>
11. Κυριακίδης, Δ. Α. (2001) *Η προέλευση της ζωής: Ένα χημικό μυστήριο*. Εκδόσεις Ζήτη, Θεσσαλονίκη.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5ο

Προβιοτικές αντιδράσεις που οδηγούν σε βιομόρια



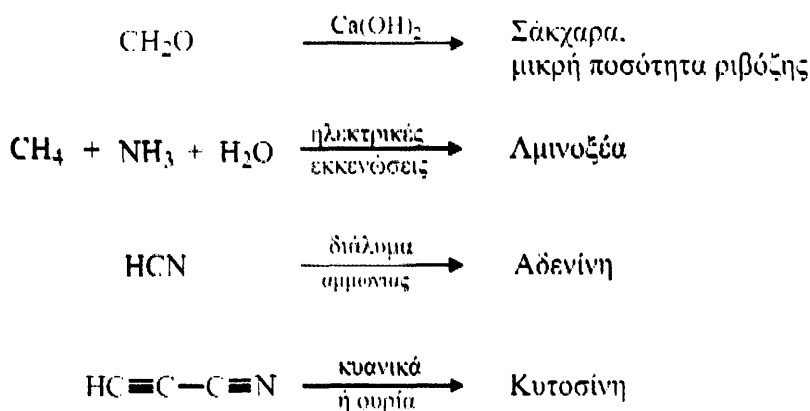
Τα δύο πρώτα στάδια της χημικής εξέλιξης της ζωής, τουλάχιστον όπως τα θεωρεί η πλειονότητα των ερευνητών, και ιδιαίτερα αυτοί που υποστηρίζουν τη θεωρία της προβιοτικής σούπας, περιλαμβάνουν:

- ♦ την αβιοτική σύνθεση και συσσώρευση των μικρών οργανικών μορίων, ή των δομικών λίθων της ζωής, όπως αμινοξέων, νουκλεοτιδίων, σακχάρων και λιπαρών οξέων
- ♦ τη σύνθεση αυτών των μονομερών σε πολυμερή, δηλαδή σε πρωτεΐνες, νουκλεϊνικά οξέα, υδατάνθρακες και λιπίδια.

Στο κεφάλαιο αυτό θα ασχοληθούμε με τα πειραματικά δεδομένα διαφόρων ερευνών που έχουν γίνει για το πρώτο στάδιο.

Η θεωρία της προβιοτικής σούπας που εισήγαγε ο Oparin περιγράφει ότι τα αέρια της πρωταρχικής ατμόσφαιρας αντέδρασαν μεταξύ τους με τη βοήθεια διαφόρων μορφών ενέργειας που υπήρχαν στην προβιοτική Γη –και υπήρχαν άφθονες– και παρήγαγαν συνθετότερα μόρια, τα οποία με τη σειρά τους αντέδρασαν μεταξύ τους έως ότου έγινε το πρώτο κύτταρο.

Μετά από 30 χρόνια η θεωρία αυτή άρχισε να ελέγχεται πειραματικά. Το 1953 όπως αναφέρθηκε στο προηγούμενο κεφάλαιο, ο Stanley Miller με την καθοδήγηση του Urey έδειξε ότι σύνθετα οργανικά μόρια¹ της πρωταρχικής ατμόσφαιρας. Στα πειράματά τους χρησιμοποίησαν μεθάνιο (CH_4), αμμωνία (NH_3), υδρογόνο (H_2) και νερό (H_2O) ως υποστρώματα σε μια γυάλινη συσκευή. Το σύστημα θερμάνθηκε για μια βδομάδα και ως πηγή ενέργειας χρησιμοποιήθηκαν ηλεκτρικές εκκενώσεις. Με την πάροδο του χρόνου το μίγμα άλλαξε χρώμα. Με χρωματογραφία αναλύθηκαν τα συστατικά του μίγματος και βρέθηκε ότι είχαν σχηματιστεί αρκετά αμινοξέα. Αργότερα, οι Miller και Urey χρησιμοποίησαν υπεριώδη ακτινοβολία (UV) ως πηγή ενέργειας σε παρόμοιο σύστημα και βρήκαν ότι θα μπορούσε να σχηματιστεί υδροκυάνιο (HCN) από απλούστερα μόρια κάτω από αναγωγικές συνθήκες. Η παραγωγή του υδροκυανίου είναι σημαντική γιατί θα μπορούσε να αντιδράσει με άλλα μόρια HCN και να σχηματίσει αδενίνη που είναι μια από τις βάσεις του γενετικού μας υλικού. Έκτοτε, πολλά πειράματα εκτελέστηκαν, με κάπως διαφορετικές συνθήκες κάθε φορά, και τα τελικά προϊόντα των αντιδράσεων αυτών ήταν μεταξύ των άλλων διάφορα αμινοξέα, σάκχαρα και νουκλεοτίδια. Τα πειράματα αυτά είναι σημαντικά γιατί δείχνουν τις χημικές αντιδράσεις που θα μπορούσαν να γίνουν κατά τους προβιοτικούς χρόνους. Στην εικόνα 5.1 φαίνεται ένα περιγράμμα των πειραμάτων που εκτελέστηκαν².



ΕΙΚΟΝΑ 5.1

Προβιοτική σύνθεση βιομονομερών.

Βασικά μονομερή

Τα βασικά μονομερή που είναι αναγκαία για την ύπαρξη ζωής σύμφωνα με τον Wald (1964) είναι τα εξής³:

- ♦ 20 αμινοξέα
- ♦ γλυκόζη
- ♦ λιπαρά οξέα
- ♦ φωσφολιπίδια—δεν είναι μονομερή με τη χημική έννοια, αλλά επαναλαμβανόμενα σχηματίζουν την κυτταρική μεμβράνη.
- ♦ 5 αζωτούχες βάσεις
- ♦ ριβόζη-δεοξυριβόζη
- ♦ φωσφορικό οξύ

Σύμφωνα με μια ευρέως αποδεκτή σύγχρονη άποψη, τα βασικά συστατικά που ήταν απαραίτητα για τη δημιουργία της πρωταρχικής ζωής είναι: RNA, πεπτίδια (ή πρωτεΐνες) και συστατικά της μεμβράνης. Φυσικά, όταν η ζωή πρωτοεμφανίστηκε ίσως να μην χρησιμοποιήσε αυτούς τους τύπους μορίων αλλά εντελώς διαφορετικούς. Επειδή, όμως, δεν υπάρχουν ακριβείς πληροφορίες για τις πιθανές εναλλακτικές δομές της πρωταρχικής ζωής, το ενδιαφέρον μας εστιάζεται στους τρόπους σύνθεσης βασικών μονομερών που είναι κοινά σήμερα και πιστεύουμε ότι έπαιξαν ρόλο στο ξεκίνημα της ζωής.

Μερικές από τις ενώσεις που παρασκευάστηκαν από τα πειράματα τύπου Miller-Urey και πιστεύεται ότι βρίσκονταν στην προβιοτική Γη⁴ αναγράφονται στον πίνακα 5.1.

Στη συνέχεια παρουσιάζουμε μια ανασκόπηση των πειραμάτων που έγιναν με στόχο τον σχηματισμό βασικών συστατικών μορίων από τα οποία απαρτίζονται οι ζώντες οργανισμοί.

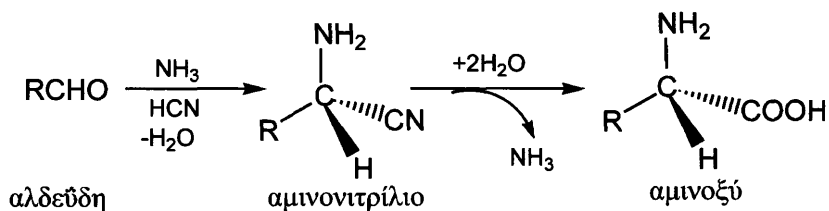
HCHO	φορμαλδεύδη (μεθανάλη)
HCOOH	μυρμηγκικό οξύ (μεθανικό οξύ)
HCN	υδροκυάνιο
CH ₃ COOH	οξικό οξύ (αιθανικό οξύ)
NH ₂ CH ₂ COOH	γλυκίνη
CH ₃ CH(OH)COOH	γαλακτικό οξύ
NH ₂ CH(CH ₃)COOH	αλανίνη
CH ₃ NHCH ₂ COOH	σαρκοσίνη
H ₂ NCONH ₂	ουρία
HOOCCH ₂ CH(NH ₂)COOH	ασπαραγινικό οξύ

ΠΙΝΑΚΑΣ 5.1.

Μερικές από τις ενώσεις που σχηματίστηκαν σε πειράματα τύπου Miller-Urey και πιστεύεται ότι υπήρχαν στην προβιοτική Γη⁵.

Σύνθεση αμινοξέων

Τα αμινοξέα είναι τα μονομερή που ενώνονται και σχηματίζουν τις πρωτεΐνες. Οι πρωτεΐνες στον σύγχρονο κόσμο αποτελούνται από 20 αμινοξέα συνδεδεμένα με μια συγκεκριμένη σειρά για κάθε μια από αυτές. Η συγκεκριμένη σειρά ονομάζεται πρωτοταγής δομή των πρωτεϊνών. Τα αμινοξέα που βρίσκονται στις πρωτεΐνες είναι όλα της L-διαμόρφωσης, εκτός βέβαια της γλυκίνης που δεν είναι οπτικά ενεργό μόριο, και συνδέονται μεταξύ τους με ομοιοπολικό δεσμό. Ορισμένα D-αμινοξέα απαντώνται στο κυτταρικό τοίχωμα μικροοργανισμών⁶ και πρόσφατα ανιχνεύτηκαν και σε ανώτερους οργανισμούς όπως τα θηλαστικά⁷. Για να σχηματιστεί το πολυμερές που είναι η πρωτεΐνη ή ένα ολιγοπεπτίδιο θα πρέπει να έχουν σχηματιστεί πρώτα τα αμινοξέα. Αμινοξέα σχηματίστηκαν, όπως ήδη αναφέρθηκε, στα πειράματα Miller-Urey. Έκτοτε, έχουν αναφερθεί εκατοντάδες πειράματα με διαφορετική αρχική σύνθεση αντιδρώντων και διαφορετικές πηγές ενέργειας. Ένας ενδεικτικός αριθμός πειραμάτων αναφέρεται στον πίνακα 5.2⁸. Η παρασκευή των αμινοξέων στα πειράματα αυτά πιστεύεται ότι γίνεται με τη σύνθεση κατά Strecker, δηλαδή με προσθήκη αμμωνίας και υδροκυανίου σε αλδεΐδες:



ΠΙΝΑΚΑΣ 5.2. Σύνθεση αμινοξέων κάτω από προβιοτικές συνθήκες

Ερευνητής (-ές)	Αντιδραστήρια	Πηγή Ενέργειας	Αποτελέσματα που αναφέρθηκαν
Miller ¹	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O, H ₂	Ηλεκτρικές εκκενώσεις	Απλά αμινοξέα, άλλες οργανικές ενώσεις
Abelson ⁹	CO, CO ₂ , N ₂ , NH ₃ , H ₂ , H ₂ O	Ηλεκτρικές εκκενώσεις	Απλά αμινοξέα, HCN
Garrison <i>et al.</i> ¹⁰	CO ₂ , H ₂ O	Ιόντα He 40 MeV	Μεθανικό οξύ, φορμαλδεΐδη
Bar-Num <i>et al.</i> ¹¹	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	Κρουστικό κύμα (shock wave)	Απλά αμινοξέα
Harada and Fox ¹²	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	Θερμότητα (900-1200°C)	14 από τα «απαραιτήτα» αμινοξέα των πρωτεϊνών
Lawless and Boynton ¹³	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	Θερμική ενέργεια	Γλυκίνη, αλανίνη, ασπαραγινικό οξύ, β-αλανίνη, N-μεθυλο-β-αμινο-π-βουτυρικό οξύ
Groth and Weyssenhoff ¹⁴	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	UV (1470 και 1294 Å)	Απλά αμινοξέα (μικρή απόδοση)
Sagan and Khare ¹⁵	CH ₄ , C ₂ H ₆ , NH ₃ , H ₂ O, H ₂ S	UV	Απλά αμινοξέα (μικρή απόδοση)
Oró ¹⁶	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	Δέσμη ιονισμένου αερίου (plasma jet)	Απλά αμινοξέα
Yoshino <i>et al.</i> ¹⁷	H ₂ , CO, NH ₃ , μοντοριλονίτης	Θερμότητα (700°C)	Γλυκίνη, αλανίνη, γλουταμινικό οξύ, σερίνη, ασπαραγινικό οξύ, αργινίνη
Yanagawa <i>et al.</i> ¹⁸	Διάφορα σάκχαρα, υδροξυάλα μίνη, ανόργανα άλατα	Θερμότητα (105°C)	Γλυκίνη, αλανίνη, σερίνη, ασπαραγινικό οξύ, γλουταμινικό οξύ
Pavolvaskaya and Pasyunkii ¹⁹	Φορμαλδεΐδη, νιτρικά	Λάμπα Hg (φωτόλυση)	Απλά αμινοξέα
Bahadur <i>et al.</i> ²⁰	Φορμαλδεΐδη, οξείδιο του μολυβδαίνιου	Φως (φωτοσύνθεση)	Απλά αμινοξέα
Kobayashi <i>et al.</i> ²¹	CO, N ₂ , H ₂ O	Ακτινοβόληση με πρωτόνια	Γλυκίνη, ασπαραγινικό οξύ, β-αλανίνη, γλουταμινικό οξύ, θρεονίνη, α-αμινοβουτυρικό οξύ, σερίνη
Palm and Calvin ²²	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	Ακτινοβόληση με ηλεκτρόνια	Γλυκίνη, αλανίνη, ασπαραγινικό οξύ
Hanic <i>et al.</i> ²³	CO ₂ , N ₂ , H ₂ O	Ηλεκτρικές εκκενώσεις	Αρκετά αμινοξέα

Η γλυκίνη, για παράδειγμα, που παρασκευάστηκε από φορμαλδεΐδη, υδροκυάνιο και αμμωνία, ανιχνεύθηκε μεταξύ των προϊόντων που σχηματίστηκαν με τις ηλεκτρικές εκκενώσεις. Σημαντικό είναι ότι οι αποδόσεις των πειραμάτων προσομοίωσης είναι πολύ μικρές.

Σε νεότερα πειράματα που έγιναν, με επιπλέον όμως χρήση καταλυτών, στα οποία χρησιμοποιήθηκαν ίχνη μετάλλων ασβεστίου, μαγνησίου, ψευδάργυρου, σιδήρου και μολυβδένιου παρατηρήθηκαν πολύ μεγαλύτερες αποδόσεις σε ποσότητες αμινοξέων²⁴. Οι καταλύτες θα πρέπει να έπαιξαν σημαντικό ρόλο στις χημικές αντιδράσεις της προβιοτικής Γης.

Αμινοξέα βρέθηκαν στον μετεωρίτη Murchison, καθώς και σε πολλούς άλλους μετεωρίτες που έχουν, κατά καιρούς, πέσει στη Γη. Είναι χαρακτηριστικό ότι στον μετεωρίτη Murchison ανιχνεύτηκαν πάνω από 70 αμινοξέα²⁵. Οκτώ μόνο από αυτά βρίσκονται στις πρωτεΐνες του σύγχρονου κόσμου. Είναι σαν να έχουν βγει από πειράματα τύπου Miller-Urey. Σε πρόσφατη εξέταση των μετεωριτών Orgueil και Ivuna (μετεωρίτες που βρέθηκαν στη Γαλλία, συγκεκριμένα τον πρώτο είχε εξετάσει και ο Pasteur), τα αμινοξέα που βρέθηκαν σε μεγαλύτερο ποσοστό ήταν η β-αλανίνη, η γλυκίνη και το γ-αμινο-η-βουτυρικό οξύ²⁶. Επειδή το είδος και το ποσοστό των αμινοξέων διαφέρει από μετεωρίτη σε μετεωρίτη, σημαίνει ότι το μητρικό σώμα από το οποίο προήλθαν είναι διαφορετικό. Αυτό με τη σειρά του υπονοεί ότι οι συν-

αλανίνη
αργινίνη
ασπαργίνη
ασπαργινικό οξύ
βαλίνη
γλουταμινικό οξύ
γλυκίνη
θρεονίνη
ισολευκίνη
ιστιδίνη
κυστεΐνη
λευκίνη
λυσίνη
μεθειονίνη
προλίνη
σερίνη
τροπτοφάνη
τυροσίνη
φαινυλαλανίνη

α-β-διαμινοπροπιονικό οξύ
α-γ-διαμινοβουτυρικό οξύ
α-αμινο η-βουτυρικό οξύ
α-αμινο η-επτανοϊκό οξύ
α-αμινο ισοβουτυρικό οξύ
αλλοθρεονίνη
αλλοϊσολευκίνη
β-αλανίνη
β-αμινο ισοβουτυρικό οξύ
γ-αμινο η-βουτυρικό οξύ
ισοσερίνη
νορβαλίνη
νορλευκίνη
ομοκυστεΐνη
ομοσερίνη
ορνιθίνη
πιπεκολικό οξύ
τριτοταγής λευκίνη

θήκες ή και οι πρώτες ύλες ήταν διαφορετικές στα ουράνια σώματα από τα οποία προήλθαν.

O Miller και οι συνεργάτες του συνέχισαν τα πειράματα με μεγαλύτερη λεπτομέρεια εκμεταλλευόμενοι τις βελτιωμένες αναλυτικές τεχνικές^{27,28}. Παρόμοια πειράματα, αυτούσια ή μεταβάλλοντας κάποιες συνθήκες, εκτελέστηκαν και από πολλούς άλλους ερευνητές. Τα τέσσερα αμινοξέα που σχηματίστηκαν πιο εύκολα ήταν: γλυκίνη, αλανίνη, ασπαραγινικό οξύ και γλουταμινικό οξύ.

Η θερμική αντίδραση μίγματος $\text{CO} + \text{H}_2 + \text{NH}_3$ (αντίδραση Fisher-Tropsch) μπορεί να παράγει ενδιάμεσα προϊόντα που οδηγούν σε αμινοξέα και άλλες οργανικές ενώσεις. Η αντίδραση, όμως, φαίνεται ότι είναι λιγότερο αποτελεσματική από αυτήν των ηλεκτρικών εκκενώσεων²⁹.

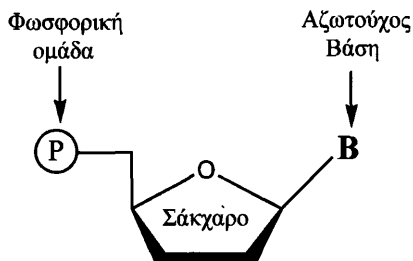
Στον διπλανό πίνακα³⁰ αναφέρονται τα αμινοξέα που έχουν παρασκευαστεί είτε με ηλεκτρικές εκκενώσεις είτε με κατάλυση Fisher-Tropsch, είτε βρέθηκαν σε μετεωρίτες. Στο πάνω μέρος αναφέρονται τα αμινοξέα που βρίσκονται στις σημερινές πρωτεΐνες και στο κάτω μέρος άλλα αμινοξέα που παρασκευάστηκαν ή και βρέθηκαν στον μετεωρίτη Murchison.

Γενικά, μπορούμε να πούμε ότι τα αμινοξέα μπορούν να παραχθούν σχετικά εύκολα και υπήρχαν είτε στην πρωταρχική Γη είτε μεταφέρθηκαν από έξω όπως δείχνουν τα αποτελέσματα με τους μετεωρίτες. Πάντως μπορούν να παρασκευαστούν σε οποιοδήποτε μέρος του σύμπαντος, κάτω βεβαίως από συγκεκριμένες συνθήκες.

Να σημειωθεί επίσης ότι για τη δημιουργία των πρώτων πρωτεϊνών δεν ήταν απαραίτητη η ύπαρξη και των 20 γνωστών αμινοξέων. Αντίθετα πιστεύεται ότι οι πρώτες πρωτεΐνες αποτελούνταν από πολύ λιγότερα αμινοξέα.

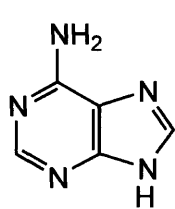
Σύνθεση νουκλεοτιδίων

Οι δομικές μονάδες των νουκλεϊνικών οξέων (DNA και RNA) είναι τα νουκλεοτίδια. Τα νουκλεοτίδια αποτελούνται από μια φωσφορική ομάδα, μια πεντόζη (ριβόζη ή δεοξυριβόζη) και μια αζωτούχο βάση (αδενίνη, γουανίνη, κυτοσίνη, θυμίνη για το DNA και αντί θυμίνης ουρακίλη για το RNA).

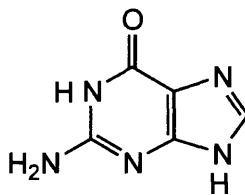


Σύνθεση πουρινών

Πουρίνες οι οποίες βρίσκονται στα νουκλεϊνικά οξέα είναι η *αδενίνη* και η *γουανίνη*. Η *αδενίνη* παρασκευάστηκε εύκολα κατά τα πρώτα πειράματα προβιοτικής σύνθεσης μετά από αυτά του Miller. Οι Oró και Kimball, το 1960, συνέθεσαν *αδενίνη* από υδροκυάνιο και αμμωνία (ή διάλυμα NH_4CN)^{31,32,33} και τεκμηρίωσαν τα επιμέρους στάδια της αντίδρασης³⁴. Η σύνθεση της *αδενίνης* είναι ένα από τα πιο σπουδαία επιτεύγματα της προβιοτικής χημείας³⁵, γι' αυτό δεν είναι τυχαίο το ότι έχουν δημοσιευτεί πάρα πολλοί τρόποι σύνθεσής της^{36,37,38}. Ύστερα από πολλούς πειραματισμούς επιτεύχθηκε και η σύνθεση της *γουανίνης*^{39,40}. Οι προβιοτικές συνθέσεις της *αδενίνης* και *γουανίνης* παρουσιάζονται⁴¹ στις αντιδράσεις της εικόνας 5.2.



Αδενίνη

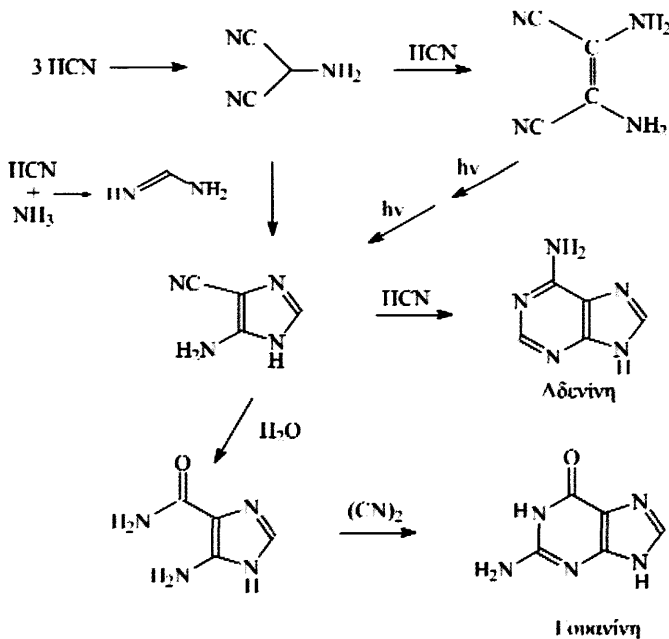


Γουανίνη

Το 1999, ανακοινώθηκε από ερευνητική ομάδα, μέλη της οποίας ήταν ο Oró και ο Miller, η παραγωγή της *γουανίνης* ταυτόχρονα με *αδενίνη*, με πολυμερισμό του NH_4CN . Η απόδοση παρασκευής της *γουανίνης* ήταν 10-40 φορές μικρότερη της *αδενίνης*. Η σύνθεση είναι δυνατή στους 80°C , αλλά και στους -20°C . Στο παράρτημα 6 βλέπουμε τους πιθανούς μηχανισμούς σύνθεσης *αδενίνης*, *γουανίνης* και *διαμινοπουρίνης*⁴².

Από τη στιγμή που οι υψηλές συγκεντρώσεις του NH_4CN επιτυγχάνονται μόνο σε χαμηλές θερμοκρασίες, η προβιοτική σύνθεση των παραπάνω πουρινών θα μπορούσε να γίνεται μόνο σε παγωμένες περιοχές της προβιοτικής Γης ή σε ουράνια σώματα όπως την Ευρώπη (δορυφόρος του Δία) ή σε άλλα παγωμένα σώματα, όπως το μητρικό σώμα από το οποίο προήλθε ο μετεωρίτης Murchison.

Η αδενίνη είναι μια σημαντική ένωση για τα βιολογικά συστήματα, τόσο ως μέρος του γενετικού υλικού, όσο και ως ενδιάμεση ένωση που παίρνει μέρος σαν ενεργειακό νόμισμα που χρησιμοποιούν τα βιολογικά συστήματα. Η σύνθεσή της αλλά και η σταθερότητά της είναι σημαντική για τη χημική εξέλιξη και την εμφάνιση της ζωής στη Γη. Εκτός από τη σύνθεσή της εξετάζεται πειραματικά και κατά πόσο είναι σταθερή σε διάφορα περιβάλλοντα. Έτσι εξετάστηκε η σταθερότητά της όταν απορροφήθηκε από πηλό. Εκτέθηκε στη συνέχεια σε ακτίνες γ και μετά την ανάκτησή της από τον πηλό διαπιστώθηκε ότι ο πηλός λειτούργησε ως ασπίδα προστασίας της, ώστε να μην αποδομηθεί. Ας σημειωθεί ότι ο ρόλος του πηλού ως παράγοντα εμφάνισης της ζωής θεωρείται από πολλούς ερευνητές πολύ καθοριστικός⁴³.



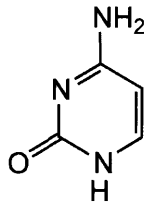
ΕΙΚΟΝΑ 5.2.

Προβιοτικές αντιδράσεις που οδηγούν στον σχηματισμό αδενίνης και γουανίνης.

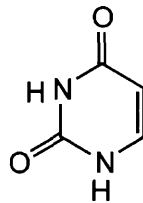
Οι τροποποιημένες πουρίνες που βρέθηκαν σε όλους τους οργανισμούς στα tRNAs, rRNAs, ή στο DNA αυξάνουν την πιθανότητα ενός πρωταρχικού ρόλου των ενώσεων αυτών στην προέλευση και εξέλιξη της ζωής. Αυτές οι τροποποιημένες πουρίνες συμπεριλαμβάνουν τις: *N*⁶-μεθυλο-αδενίνη, 1-μεθυλο-αδενίνη, *N*⁶,*N*⁶-διμεθυλο-αδενίνη, 1-μεθυλο-υποξανθίνη, 1-μεθυλο-γουανίνη και *N*²-μεθυλο-γουανίνη. Ο Miller με τους συνεργάτες του βρήκαν ότι αυτές οι βάσεις, καθώς και ένας αριθμός τροποποιημένων πουρινών που απαντούν σε βιολογικά συστήματα, μπορούν να συντεθούν από την αδενίνη και τη γουανίνη με απλές αντιδράσεις συμπύκνωσης με αμίνη ή αμινομάδα⁴⁴. Οι αποδόσεις των αντιδράσεων αυτών φθάνουν το 50%. Συνεπώς, οι ενώσεις αυτές είναι τόσο προβιοτικές όσο και οι μητρικές αδενίνη και γουανίνη. Έτσι θα μπορούσαν να παίξουν έναν σημαντικό ρόλο στον προβιοτικό κόσμο παρέχοντας επιπρόσθετες λειτουργικές ομάδες στα ριβόζυμα.

Σύνθεση πυριμιδινών

Στο DNA συναντούνται οι πυριμιδίνες κυτοσίνη και θυμίνη, ενώ στο RNA η κυτοσίνη και η ουρακίλη. Επειδή θεωρείται βέβαιο, ότι πριν από τον κόσμο του DNA, προϋπήρξε τουλάχιστον ένας άλλος κόσμος στον οποίο επικρατούσε ως γενετικό υλικό το RNA, μας ενδιαφέρει, κυρίως, η γνώση της δυνατότητας σύνθεσης της κυτοσίνης και της ουρακίλης με προβιοτικούς τρόπους.



Κυτοσίνη



Ουρακίλη

Μετά την αρχική σύνθεση της αδενίνης, ο Ferris με τους συνεργάτες του απέδειξαν ότι το κυανοακετυλένιο ήταν το κύριο προϊόν⁴⁵ που παρασκευάστηκε κατά τις ηλεκτρικές εκκενώσεις μίγματος μεθανίου και αζώτου και ότι το κυανοακετυλένιο⁴⁶ αποτελεί πρόδρομη ένωση

της ουρακίλης και της κυτοσίνης. Η σύνθεση των πυριμιδινών δεν είναι τόσο εύκολη όσο των πουρινών. Οι αρχικές αποδόσεις ήταν πολύ μικρές (0,1-2%). Σε νεώτερες έρευνες, χρησιμοποιώντας ως πρώτες ύλες την κυανοακεταλδεϋδη (σχηματίζεται από την υδρόλυση του κυανοακετυλενίου) και την ουρία και με βάση το μοντέλο των λιμνοθαλασσών και των ακτών που εξατμίζονται, παρασκευάστηκε κυτοσίνη⁴⁷ με απόδοση 30-50%, από την οποία με υδρόλυση σχηματίστηκε ουρακίλη^{47,48,49}.

Ας σημειωθεί ότι οι πουρίνες αδενίνη, γουανίνη, υποξανθίνη και ξανθίνη έχουν βρεθεί σε μετεωρίτες, ενώ από τις πυριμιδίνες έχει βρεθεί μόνο η ουρακίλη.

Αν το RNA δεν ήταν το πρώτο γενετικό υλικό αλλά κάποιο άλλο, όπως για παράδειγμα κάποιο από αυτά που αναφέρουμε στο κεφάλαιο 9, θα πρέπει να αναζητηθούν οι αντιδράσεις της προβιοτικής χημείας που οδήγησαν σε αυτό. Έχουν αναφερθεί τέτοιες αντιδράσεις⁵⁰, αλλά επειδή υπάρχει μεγάλη αβεβαιότητα για το αν πράγματι οδήγησαν στο πρώτο γενετικό υλικό και κατά συνέπεια στην εμφάνιση της ζωής, δεν θα αναφερθούμε σε περισσότερες λεπτομέρειες πάνω στο θέμα αυτό.

Σύνθεση σακχάρων

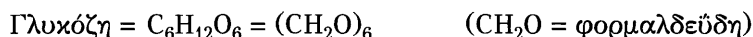
Τα σάκχαρα ή υδατάνθρακες είναι μια από τις τέσσερις κύριες κατηγορίες βιομορίων. Σήμερα, αποτελούν το μεγαλύτερο ποσοστό της οργανικής ύλης επάνω στη Γη, λόγω των πολλαπλών ρόλων τους σε κάθε μορφή ζωής. Οι υδατάνθρακες χρησιμεύουν ως αποθήκες ενέργειας, ως καύσιμα και ως ενδιάμεσα προϊόντα σε μεταβολικά μονοπάτια. Το ATP, το καθολικά αποδεκτό νόμισμα ελεύθερης ενέργειας, είναι φωσφορυλιωμένο παράγωγο σακχάρου, όπως είναι και πολλά συνένζυμα. Τα σάκχαρα ριβόζη και δεοξυριβόζη αποτελούν το κύριο μέρος της ραχοκοκαλιάς των DNA και RNA. Η ευελιξία της στερεοδιάταξης αυτών των σακχαρικών δακτυλίων είναι σημαντική για την εναποθήκευση και έκφραση των γενετικών πληροφοριών⁵¹. Τα περισσότερα σάκχαρα που υπάρχουν στη φύση έχουν D-στερεοδιαμόρφωση ως προς το άτομο του άνθρακα που βρίσκεται μακρύτερα από την αλδεϋδική ή κετονική ομάδα. Ποια σάκχαρα ήταν παρόντα στην προβιοτική σούπα; Πώς σχηματίστηκαν και πώς εισήλθαν στον κύκλο των

βιομορίων της ζώσης ύλης; Μήπως τα σάκχαρα ήταν τα πρώτα βιομόρια που έθεσαν τις βάσεις της ζωής;

Τα σάκχαρα σχηματίζονται εύκολα από φορμαλδεΰδη σε αλκαλικό περιβάλλον όπως παρατήρησε ήδη ο Butlerow στα μέσα του 19ου αιώνα⁵². Πιστεύεται ότι η φορμαλδεΰδη (HCHO) ήταν παρούσα στην προβιοτική Γη⁵³. Πιθανόν να σχηματίστηκε φωτοχημικά στην πρώιμη ατμόσφαιρα της Γης σύμφωνα με την αντίδραση:



Η φορμαλδεΰδη είναι πολύ διαλυτή στο νερό και πιθανόν, μετά τον σχηματισμό της στην ανώτερη ατμόσφαιρα, να διαλυόταν στο νερό. Υπολογισμοί έχουν δείξει ότι μέσα σε ένα εκατομμύριο χρόνια θα μπορούσε να έχει σχηματιστεί αρκετή φορμαλδεΰδη ώστε να πολυμεριστεί σε διάλυμα με την επίδραση της υπεριώδους ακτινοβολίας. Επίσης η φορμαλδεΰδη έχει βρεθεί στους κομήτες και έχει ανιχνευτεί στο μεσοαστρικό διάστημα. Ακόμη και σήμερα ο φωτοχημικός σχηματισμός της φορμαλδεΰδης συμβαίνει στην ατμόσφαιρα και μπορεί να ανιχνευτεί στη βροχή:



Η συμπύκνωση της φορμαλδεΰδης σε ήπιες αλκαλικές συνθήκες παράγει μια τεράστια ποικιλία πολυμερών, γνωστή ως αντίδραση φορμόζης. Ισομερή των $(\text{CH}_2\text{O})_5$ και $(\text{CH}_2\text{O})_6$ είναι τα πιο συχνά απαντόμενα, με τα τετραμερή και επταμερή σε μικρότερες ποσότητες. Τα πλέον κοινά βιολογικά σάκχαρα, όπως η ριβόζη, η γλυκόζη κ.ά., βρίσκονται στα προϊόντα της αντίδρασης της φορμόζης, μαζί με ένα ευρύ φάσμα ισομερών και παραγώγων.

Η ριβόζη είναι ένα σπουδαίο συστατικό που φαίνεται ότι έπαιξε και παίζει καθοριστικό ρόλο στην προέλευση της ζωής. Πολλά από τα συνένζυμα που παίζουν ιδιαίτερους ρόλους στη ζωή όπως για παράδειγμα τα ATP, NAD, FAD, CoA, κυκλικό AMP, GTP έχουν ως βασικό συστατικό τη ριβόζη.

Όπως προαναφέρθηκε, η γενικά αποδεκτή προβιοτική σύνθεση της ριβόζης, η αντίδραση της φορμόζης, δίνει έναν αριθμό σακχάρων χωρίς όμως επιλεκτικότητα. Αλλά και να γινόταν επιλεκτική σύνθεση της

ριβόζης, υπάρχει ακόμα το πρόβλημα της σταθερότητάς της. Τα σάκχαρα ως γνωστόν είναι ασταθή σε ισχυρά όξινο ή βασικό περιβάλλον. Έγιναν πειράματα και μετρήθηκε ο βαθμός διάσπασης της ριβόζης σε τιμές pH από 4 έως 8, από τους 40°C έως τους 120°C. Οι χρόνοι ημιζωής της ριβόζης είναι πολύ μικροί (73 λεπτά σε pH 7 και 100°C και 44 χρόνια σε pH 7 και 0°C). Αυτά τα αποτελέσματα δείχνουν ότι το πρώτο γενετικό υλικό δύσκολα θα μπορούσε να περιέχει ριβόζη λόγω της αστάθειάς της⁵⁴.

Βέβαια, ενδέχεται η ριβόζη να μην έχει παίξει καθοριστικό ρόλο στη δημιουργία της ζωής, αλλά μόνο στη συνέχειά της, δηλαδή στον κόσμο του RNA και την εξέλιξή του. Θα μπορούσε το πρώτο γενετικό υλικό να είναι το PNA (πεπτιδυλο-νουκλεϊνικό οξύ, κεφάλαιο 9) ή κάποιο άλλο μόριο. Ο Eschenmoser πρότεινε πρόσφατα το TNA ως το πρώτο γενετικό υλικό (θρεοφουρανοσυλο-νουκλεόνικό οξύ, κεφάλαιο 9) που βασίζεται σε θρεοφουρανοσυλο-ολιγονουκλεοτίδια. Τα νουκλεοτίδια του TNA είναι δομικά ανάλογα των νουκλεοτιδίων του DNA και RNA με τη διαφορά ότι περιέχουν απλούστερα σάκχαρα με 4 άτομα C, και όχι με 5 άτομα C όπως είναι τα σάκχαρα της ριβόζης ή της δεοξυριβόζης.

Στα μεσοαστρικά σύννεφα αερίων έχει ανιχνευθεί φορμαλδεϋδη σε μεγάλες ποσότητες, καθώς και γλυκολο-αλδεϋδη (CH_2OHCHO) που πιθανόν να συνθέτονταν στην προβιοτική εποχή και να συμμετείχε στην αντίδραση της φορμόζης.

Πρόσφατα αποτελέσματα αναλύσεων των μετεωριτών Murchison και Murray (2001) έδειξαν την ύπαρξη πολυ-υδροξυλιωμένων ενώσεων (πολυολών, όπως π.χ. σάκχαρα και οξειδωμένα ή αναγμένα παράγωγα αυτών) σε ποσοστό συγκρινόμενο με αυτό των αμινοξέων. Βρέθηκαν διάφορες πολυόλες όπως η διυδροξυ-ακετόνη, γλυκερόλη, γλυκερινικό οξύ (όλα με 3 άτομα C) καθώς και πολυόλες με 4-6 άτομα άνθρακα σε μικρότερο ποσοστό⁵⁵.

Προέλευση του φωσφόρου και αντιδράσεις φωσφορυλίωσης

Ο φωσφόρος είναι ένα σημαντικό στοιχείο για τους ζωντανούς οργανισμούς της Γης. Ένα κύριο ερώτημα είναι ο ρόλος των ενώσεων του φωσφόρου στη χημική εξέλιξη πριν από την εμφάνιση ζωής στη Γη.

Ποια ήταν η κύρια πηγή τέτοιων ενώσεων του φωσφόρου^{56,57} και με ποιο τρόπο ο φωσφόρος ενσωματώθηκε στις πρώτες ενώσεις που συνέβαλαν στο ξεκίνημα της ζωής;

Ο φωσφόρος είναι ένα μακροθρεπτικό στοιχείο και υπολογίζεται στο 2-4% του ξηρού βάρους των περισσότερων κυττάρων. Στο περιβάλλον ο φωσφόρος βρίσκεται σε πολύ μικρότερο ποσοστό. Τα φωσφορικά είναι συστατικά μέρη σπουδαίων βιολογικών μορίων, όπως νουκλεϊνικών οξέων ή φωσφολιπιδίων και απαραίτητα σε διάφορα στάδια του μεταβολισμού, στα οποία συμμετέχουν με ένα πλήθος ιδιοτήτων. Πράγματι η ζωή είναι δομημένη γύρω από τα φωσφορικά⁵⁸. Πώς συνέβη και τα διαλυτά φωσφορικά έπαιξαν σημαντικό ρόλο στην προβιοτική εποχή; Πώς συνεχίστηκε ο ρόλος αυτός μέχρι σήμερα; Είναι ο φωσφόρος ένα από τα μυστηριώδη στοιχεία που μπορούν να δώσουν πληροφορίες για την προέλευση της ζωής;

Γιατί η φύση επέλεξε τα φωσφορικά;

Αν δεχτούμε ότι τα φωσφορικά απαντώνται σε όλα τα βιοχημικά μονοπάτια, μπορούμε να υποθέσουμε ότι κάνουν σχεδόν τα πάντα. Μια πιθανή εξήγηση για τον ρόλο των φωσφορικών δόθηκε από τον Davis, το 1958, ο οποίος υποστήριξε ότι οι ζωντανοί οργανισμοί θα πρέπει να διατηρούν τους μεταβολίτες τους εντός της κυτταρικής μεμβράνης⁵⁹. Εάν οι ενώσεις αυτές είχαν διαχυθεί δια μέσου των μεμβρανών των πρωταρχικών οργανισμών, θα είχαν χαθεί με την αραίωση στο νερό έξω από το κύτταρο. Τα περισσότερα ουδέτερα μόρια θα είχαν κάποια διαλυτότητα στα λιπίδια και θα περνούσαν μέσω της μεμβράνης. Τα περισσότερα ιονισμένα μόρια, όπως για παράδειγμα τα άλατα, είναι αδιάλυτα στα λιπίδια. Ακριβέστερα το pK ενός οξέος θα πρέπει να είναι μικρότερο του 4 και το pK μιας βάσης μεγαλύτερο από το 10 για να μπορεί ένα μικρό κλάσμα των ενώσεων να παραμένει σε μη ιονισμένη μορφή σε φυσιολογικές τιμές pH. Ο γενικός αυτός κανόνας, δεν είναι απόλυτος. Πολυυδροξυλιωμένες ενώσεις, όπως τα σάκχαρα, μπορεί να είναι λιπόφοβες χωρίς να είναι ιονισμένες και ενώσεις που είναι εξαιρετικά αδιάλυτες στο νερό, όπως τα στεροειδή, είτε γίνονται μέρος των μεμβρανών, είτε διατηρούνται μέσα στο κύτταρο, είτε και τα δύο. Ωστόσο, μόρια μπορούν να διατηρηθούν μέσα σε μεμβράνες, εάν παραμείνουν ιονισμένα. Τα πρώτα

pKs του φωσφορικού οξέος και των φωσφορικών μονο- και διεστέρων είναι περίπου 2, έτσι τα φωσφορικά ιονίζονται σε φυσιολογικό pH και με αυτόν τον τρόπο παγιδεύονται μέσα στα κύτταρα.

Πέρα από τη χημεία των ενδιάμεσων μεταβολιτών, θα πρέπει να εξηγηθεί και η παρουσία τους στη σύνδεση νουκλεοτιδίων για το σχηματισμό του DNA και RNA. Το μόριο που αποτελεί τον σύνδεσμο θα πρέπει να είναι δισθενές ή αν χρειάζεται να είναι ιονισμένο, τρισθενές. Αμέσως, το φωσφορικό οξύ φαίνεται να πληρεί αυτές τις προϋποθέσεις. Αλλά γιατί αυτό το μόριο; Υπάρχουν και άλλα μόρια που θα μπορούσαν να σχηματίσουν δύο δεσμούς και να παραμείνουν φορτισμένα, όπως για παράδειγμα το κιτρικό οξύ, το γλουταμινικό οξύ, το αιθυλενο-διαμινο μονοοξικό οξύ, το αρσενικό οξύ, το πυριτικό οξύ κλπ. Συνεπώς, τίποτε δεν φανερώνει τη μοναδικότητα του φωσφορικού οξέος.

Τότε γιατί το φωσφορικό οξύ; Η απάντηση εξαρτάται από κάποιες βασικές φυσικοχημικές αρχές της οργανικής χημείας και επιπλέον από τους βιολογικούς φραγμούς στα ζωντανά συστήματα. Αν εξεταστούν εμπεριστατωμένα οι προηγούμενες ενώσεις θα διαπιστωθεί ότι το πλέον κατάλληλο είναι το φωσφορικό οξύ⁶⁰.

Το νουκλίδιο του ³¹P θεωρείται ότι παρασκευάζεται στους πυρήνες μεγάλων άστρων μάζας 15 φορές μεγαλύτερης από τη μάζα του πλανητικού μας συστήματος⁶¹. Συγκρινόμενο με τα άλλα χημικά στοιχεία το στοιχείο του φωσφόρου κατέχει τη 17η θέση σε αφθονία στο σύμπαν⁶². Είδη ενώσεων του φωσφόρου, που έχουν ανιχνευτεί στη μεσοαστρική ύλη, είναι η ένωση του φωσφόρου με άζωτο^{63,64} (PN) και η ένωση του άνθρακα με φωσφόρο⁶⁵ CP (βλ. παράρτημα 4). Αν και, με θεωρητικούς ενεργειακούς υπολογισμούς⁶⁶, αναμενόταν ότι στον μεσοαστρικό χώρο, στη χημεία του φωσφόρου θα κυριαρχούσε η ένωσή του με το οξυγόνο (PO), εντούτοις η συγκεκριμένη ένωση δεν έχει ακόμα ανιχνευτεί⁶⁷. Ερευνητές που ασχολούνται με τον τομέα αυτό, θεωρούν ότι οι γνώσεις μας για τις ενώσεις του φωσφόρου που υπάρχουν στον μεσοαστρικό χώρο είναι πολύ ελλιπείς.

Αναλύσεις δειγμάτων μετεωριτών διαφόρων τύπων έδειξαν ότι οι ενώσεις του φωσφόρου αποτελούν μικρό ποσοστό στο σύνολο, αλλά είναι πανταχού παρούσες. Ενώσεις του φωσφόρου βρέθηκαν και σε σεληνιακά δείγματα. Τα ορυκτά του φωσφόρου τα οποία βρίσκονται στους βραχώδεις μετεωρίτες και σε σεληνιακά δείγματα είναι κάποια

είδη απατίτη. Η παρουσία της φωσφίνης (PH_3) στις ατμόσφαιρες του Δία και του Κρόνου, αλλά όχι του Ουρανού και του Ποσειδώνα⁶⁹, δημιουργεί ερωτήματα για την προέλευση αυτής της ένωσης στις ατμόσφαιρες αυτών των δύο γιγάντιων πλανητών.

Στον μετεωρίτη Murchison⁶⁸, πέρα από τα ανόργανα ορθοφωσφορικά, ανιχνεύτηκαν και οργανοφωσφορικές ενώσεις, κάτι που δεν έχει ανιχνευτεί σε άλλους μετεωρίτες. Οι ενώσεις αυτές είναι μια σειρά από αλκυλο-φωσφονικά οξέα (από μέθυλο- έως βούτυλο-).

Ο φωσφόρος, συνεπώς, βρίσκεται σε διάφορα μέρη του σύμπαντος όπως σε πυρήνες μεγάλων άστρων, μεσοαστρικά σύννεφα, μετεωρίτες, σεληνιακά δείγματα και δείγματα από τον Άρη, μεσοπλανητικά σωματίδια σκόνης και ατμόσφαιρες πλανητών. Ο φωσφόρος φαίνεται να είναι σπάνιος αλλά ταυτόχρονα πανταχού παρών.

Στον φλοιό της Γης, ο φωσφόρος κατέχει την ενδέκατη θέση μεταξύ των στοιχείων, κάτι που ίσως σχετίζεται με τη βραχύωδη φύση του πλανήτη μας. Στα περισσότερα πετρώματα, ο φωσφόρος βρίσκεται σε μικρές συγκεντρώσεις, συνήθως περίπου 0,15-0,2% w/w. Πιστεύεται ότι τα μεγαλύτερα αποθέματα του φωσφόρου στον πλανήτη μας βρίσκονται στον εσωτερικό μανδύα ή στον πυρήνα. Στη Γη, τα φωσφορικά άλατα απαντώνται σε όλα σχεδόν τα πυριγενή και μεταμορφωμένα πετρώματα. Συνήθως βρίσκονται στα ορυκτά με τη μορφή διαφόρων ειδών της τάξης του απατίτη.

Αξίζει να αναφερθεί η ομοιότητα των ποσοτήτων του φωσφόρου στην ξηρά και στα υποθαλάσσια πετρώματα, καθώς και η χαμηλή ποσότητα του φωσφόρου στους ωκεανούς. Η χαμηλή συγκέντρωση του φωσφόρου στους ωκεανούς οφείλεται στη μικρή διαλυτότητα των φωσφορικών αλάτων σε ουδέτερο pH (η συγκέντρωση των ανόργανων φωσφορικών στους ωκεανούς είναι της τάξης του 0,1nM)⁷⁰. Αλλά και τα πυροφωσφορικά και τα πολυφωσφορικά, που θεωρούνται από ορισμένους ερευνητές τα πρωταρχικά ενεργειακά νομίσματα, είναι σπάνια υλικά, τουλάχιστον στη Γη σήμερα.

Ο φωσφόρος, ο οποίος πήρε μέρος στη χημική εξέλιξη, πιστεύεται⁷¹ ότι προήλθε είτε από το εσωτερικό του πλανήτη μας, είτε από τους κομήτες. Ανεξάρτητα από την προέλευσή του, θεωρείται ότι βρισκόταν σε αέρια μορφή όπως φωσφίνη (PH_3) ή αρχικά ίσως και ως ελεύθερος φωσφόρος (P_2 ή P_4).

Όπως ήδη αναφέρθηκε, η μόνη αξιοσημείωτη μορφή φωσφόρου στον στερεό φλοιό της Γης είναι ο απατίτης σε ποικίλες παραλλαγές. Επειδή όμως η διαλυτότητά του είναι εξαιρετικά χαμηλή ώστε να μπορεί να έχει πάρει μέρος στη χημική εξέλιξη, πιστεύεται ότι ο οργανικός φωσφόρος που βρισκόταν στους αρχέγονους ωκεανούς δεν προερχόταν άμεσα από εκεί ή, τουλάχιστον, αν προερχόταν από εκεί κάποιοι πρόσθετοι μηχανισμοί συγκέντρωσης και ενεργοποίησης φωσφορικών θα συνέβαλαν.

Ένα από τα μεγάλα ερωτήματα της προβιοτικής χημείας, λοιπόν, είναι το πώς ο φωσφόρος μπήκε στις αντιδράσεις που οδήγησαν στη δημιουργία της ζωής. Έχει προταθεί⁷², από το 1995, ως πηγή διαλυτών ενώσεων του φωσφόρου η αναγωγή του απατίτη (δηλαδή από φωσφορικά, αδιάλυτα, παίρνουμε φωσφορώδη, διαλυτά). Πώς όμως έγινε η αναγωγή; Πιθανόν σε αναγωγική ατμόσφαιρα με ηλεκτρικές εκκενώσεις. Με ποσοστό 1% CH₄ σε N₂ είναι δυνατόν⁷³ να επιτευχθεί αναγωγή απατίτη σε υψηλό ποσοστό επί τοις εκατό. Εναλλακτικά, σε περίπτωση που η υπόθεση της αναγωγικής ατμόσφαιρας συνολικά αποκλείεται, προτείνεται η περίπτωση της αναγωγής κοντά σε ηφαίστεια, δηλαδή σε ένα αναγωγικό μικροπεριβάλλον. Σε πειράματα που έγιναν με παρόμοια αέρια με αυτά που εκλύονται από τα ηφαίστεια (CO₂+N₂ με ποικίλες ποσότητες H₂+CO) είχε πράγματι αναχθεί αρκετό ποσοστό απατίτη⁷⁴. Τα φωσφορώδη άλατα μπορεί να συντεθούν και να συγκεντρωθούν σε ηφαιστειώδεις περιοχές και να αντιδράσουν κατόπιν, με τη βοήθεια της θερμότητας, με νουκλεοζίτες προς σχηματισμό φωσφορωδών νουκλεοζιτών, οι οποίοι θα μπορούσαν αργότερα να μετατραπούν σε νουκλεοτίδια με οξειδωση.

Ως πηγή φωσφορικών για τη φωσφορυλίωση των νουκλεοζιτών έχει προταθεί ο υδροξυαπατίτης. Η μετατροπή των ορθοφωσφορικών σε οργανικά φωσφορικά, δηλαδή η φωσφορυλίωση, κάτω από χημικές συνθήκες, δεν ευνοείται καθόλου θερμοδυναμικά λόγω της παρουσίας περίσσειας νερού. Η πολύ μικρή διαλυτότητα των φωσφορικών αυξάνει το πρόβλημα. Έτσι, η φωσφορυλίωση, κάτω από προβιοτικές συνθήκες πιθανόν να συνέβη όχι σε διάλυμα στην ανοικτή θάλασσα αλλά στην επιφάνεια ορυκτών, όπως του υδροξυαπατίτη. Η συγκεκριμένη πιθανότητα ενισχύεται από πειράματα φωσφορυλίωσης νουκλεοζιτών παρουσία χλωριούχου αμμωνίου και ουρίας. Μια όχι πολύ διαφορετι-

κή σύνθεση νουκλεοτιδίων έγινε παρουσία απατίτη, οξαλικού αμμωνίου και μερικών οργανικών ενώσεων που δρούσαν ως ενεργοποιητές.

Μετά τη διαπίστωση παρουσίας πολυφωσφορικών (αλυσίδες φωσφορικών ομάδων) σε εκροές ηφαιστειών, προτάθηκε ότι τα πολυφωσφορικά⁷⁵ ήταν η πηγή του φωσφόρου για την προέλευση της ζωής, σενάριο όμως που αμφισβητείται⁷⁶.

Μετά την ανακάλυψη των αλκυλο-φωσφονικών οξέων στον μετεωρίτη Murchison, θεωρείται πιθανό παρόμοια οξέα να πήραν μέρος στη χημική εξέλιξη στον πλανήτη μας, πριν αναδυθεί η ζωή⁷⁷. Να σημειωθεί ότι τα αλκυλο-φωσφορικά οξέα είναι διαλυτά στο νερό.

Το σημερινό κύριο ενεργειακό νόμισμα είναι το ATP. Υπάρχουν, όμως, λόγοι να υποψιαζόμαστε ότι τα πυροφωσφορικά προηγήθηκαν του ATP. Ακόμα και στον σημερινό κόσμο, τα πυροφωσφορικά χρησιμοποιούνται ως δότες φωσφορυλομάδας σε ορισμένες αντιδράσεις που γίνονται σε αρκετά βακτηριακά είδη^{78,78,80}, σε αρκετούς ευκαρυωτικούς μικροοργανισμούς⁸¹ και στο κυτταρόπλασμα φυτικών κυττάρων⁸². Υπάρχουν, όμως, σοβαρές δυσκολίες στην κατασκευή του φωσφοπυροσταφυλικού δεσμού υψηλής ενέργειας, πρώτου κομιστή χρησιμοποιούμενης ενέργειας στην ιστορία της Γης. Γι' αυτόν τον λόγο, κάποιои ερευνητές πιστεύουν ότι προϋπήρχε ένα άλλο ενεργειακό νόμισμα, όπως για παράδειγμα ο θειοεστερικός δεσμός⁸⁸ (βλ. κεφάλαιο 10).

Πώς φτιάχνεται ένα νουκλεοτίδιο

Ας υποθέσουμε ότι έχουμε το κατάλληλο σάκχαρο, φωσφορικό οξύ και μια αζωτούχα βάση. Πώς είναι δυνατόν να φτιαχτεί το νουκλεοτίδιο; Η υπόθεση ότι υπήρξε ένας «κόσμος του RNA», δηλαδή ένας κόσμος όπου μόρια RNA δρούσαν τόσο ως γενετικό υλικό όσο και ως ένζυμα (βλ. κεφάλαιο 11) απαιτεί, ως πρώτο στάδιο, την εύρεση ενός πιθανού μονοπατιού για την παρασκευή των πρώτων νουκλεοτιδίων. Έχει αναφερθεί ο μηχανισμός σύνθεσης νουκλεοτιδίου στο πλαίσιο του «RNA κόσμου», αλλά αυτός ο μηχανισμός δεν είναι προβιοτικός, εφόσον μόριο RNA καταλύει την σύνθεση νουκλεοτιδίου⁸³. Για να είναι προβιοτικό ένα μονοπάτι πρέπει οι χημικές ουσίες που συμμετέχουν σε αυτό να υπήρχαν στην προβιοτική Γη. Το ζήτημα είναι να βρεθούν τα απλούστερα χημικά μόρια καθώς και οι συνθήκες που να

επιτρέπουν τη σύνθεση ενός νουκλεοτιδίου κάτω από αναερόβιες συνθήκες (δεχόμαστε ότι δεν υπήρχε ελεύθερο οξυγόνο εκείνη την εποχή).

Μια υπόθεση είναι ότι τα συστατικά που αποτελούν το νουκλεοτίδιο μπορεί να παρασκευάστηκαν σε διαφορετικές περιοχές του προβιοτικού κόσμου. Θα πρέπει πρώτα να βρεθούν οι εφικτές αντιδράσεις σύνθεσης αυτών των συστατικών και κατόπιν οι αντιδράσεις σχηματισμού του νουκλεοτιδίου. Επικρατεί η υπόθεση ότι πρώτα δημιουργήθηκαν οι αζωτούχες βάσεις, καθότι πιο σταθερές, οι οποίες παρέμειναν έως ότου σχηματιστεί η ριβόζη. Μετά τη σύνθεση της ριβόζης θα πρέπει αυτή να προστατεύτηκε, κατά κάποιον τρόπο, ώστε να μην αποσυντεθεί. Εδώ τίθεται το ερώτημα εάν η ριβόζη ενώθηκε με τη φωσφορική ομάδα πριν ή μετά την ένωσή της με την αζωτούχο βάση. Η επικρατούσα άποψη είναι ότι η ριβόζη φωσφορυλιώθηκε πριν από τη σύνδεσή της με τις αζωτούχες βάσεις.

Γιατί τίθεται το ζήτημα των διαφορετικών περιοχών και περιόδων; Οι αζωτούχες βάσεις χρησιμοποιούν HCN ως κύριο πρόδρομο μόριο, ενώ η ριβόζη τη φορμαλδεΐδη. Αυτά τα δύο δομικά μόρια (οι αζωτούχες βάσεις και η ριβόζη) δεν θα μπορούσαν να σχηματιστούν ταυτόχρονα γιατί τα πρόδρομά τους μόρια (HCN και CH₂O) αντιδρούν εύκολα μεταξύ τους. Το προϊόν που παράγεται μπορεί να βοηθήσει στην παρασκευή των αμινοξέων, αλλά καταστρέφει την παρασκευή των συστατικών των νουκλεοτιδίων.

Συζητείται επίσης κατά πόσο τα πρώτα μόρια RNA ήταν ίδια με τα σύγχρονα. Υπάρχουν εναλλακτικές προτάσεις και δεν πρέπει να ξεχνάμε ότι η εξέλιξη προχωρά με απλά βήματα αυξάνοντας την πολυπλοκότητα. Ήδη από το 1968, ο F. Crick είχε προτείνει ότι τα πρώτα μόρια RNA δεν είχαν τέσσερις βάσεις όπως έχουν τα σημερινά, αλλά μόνο δύο, την αδενίνη και την υποξανθίνη⁸⁴. Αυτή η πρόταση, βέβαια, βασίζεται στο εξής: Κατά τη μετάβαση του RNA, που αποτελείται από τις δύο παραπάνω πουρίνες, σε πιο συμβατό με το σημερινό RNA, των δύο πουρινών και δύο πυριμιδινών, απαιτούνται πολλά εξελικτικά βήματα⁸⁵.

Η τελευταία αυτή θεώρηση ήταν μια εναλλακτική πρόταση. Γενικά, θα μπορούσαμε να πούμε ότι έχει γίνει πρόοδος στην κατανόηση της προβιοτικής σύνθεσης των RNA μονομερών, αλλά υπάρχει γενική συμφωνία ότι πολλά πρέπει να γίνουν ώστε να αποδειχθεί ότι αυτά τα

μονομερή σχηματίστηκαν σε επαρκείς ποσότητες στην πρωταρχική Γη ώστε να δημιουργηθούν RNA ολιγομερή. Η παρασκευή των μονομερών και των ολιγομερών RNA είναι αυτή τη στιγμή τα αδύνατα σημεία της υπόθεσης του «RNA κόσμου»⁸⁶.

Ένα νουκλεϊνικό οξύ διαθέτει στη ραχοκοκαλιά του σάκχαρο και φωσφορική ομάδα. Μέχρι τώρα, έχουν γίνει προσπάθειες παρασκευής πουρινών και πυριμιδινών, καθώς και φωσφορικής ριβόζης και στη συνέχεια σύνδεσης τους για τον σχηματισμό ενός μονομερούς το οποίο αργότερα θα δώσει το RNA. Τελευταία, γίνεται προσπάθεια εύρεσης εναλλακτικών ραχοκοκαλιών (βλ. κεφάλαιο 10) το οποίο σημαίνει πολλές εναλλακτικές προτάσεις και χημικά μονοπάτια, που οδηγούν στα απλούστερα μόρια τα οποία θα αποτελέσουν το πρώτο γενετικό υλικό. Τέτοιου είδους γενετικό υλικό ή μια μετεξέλιξη του ίσως έπαιξε καταλυτικό ρόλο στον σχηματισμό των νουκλεοτιδίων του RNA.

Προβιοτική σύνθεση των λιπιδίων

Εκτός από τις πρωτεΐνες και τα νουκλεϊνικά οξέα, το άλλο κύριο συστατικό του κυττάρου είναι τα λιπίδια^{87,88}. Ο σχηματισμός της μεμβρανικής διπλοστοιβάδας που έχουν τα σημερινά κύτταρα απαιτεί τον σχηματισμό της γραμμικής υδρογονοανθρακικής αλυσίδας που περιέχει περισσότερα από 10-12 άτομα άνθρακα με μια φορτισμένη ή πολική ομάδα στο ένα άκρο της αλυσίδας.

Υπάρχουν αναφορές σχηματισμού πρόδρομων μορίων των λιπιδίων με αντιδράσεις τύπου Fischer-Tropsch. Σε αυτό το σημείο να σημειωθούν τα εξής: Ενώ οι ακριβείς διεργασίες που οδήγησαν στη γένεση της ζωής δεν είναι γνωστές, μελέτες σε αυτόν τον τομέα, τα τελευταία πενήντα χρόνια, έχουν αποκαλύψει πληθώρα από πιθανά πρόδρομα μόρια. Κάποια, τουλάχιστον, από αυτά τα μόρια ήταν πιθανόν παρόντα στα υδρόθερμα συστήματα, εφόσον οι χημικές διεργασίες εκεί έπαιξαν κάποιον ρόλο στη γένεση της ζωής. Έχει πράγματι προταθεί από πολλούς ότι τα υδρόθερμα συστήματα στη Γη παρέχουν ένα κατάλληλο περιβάλλον για τον αβιοτικό σχηματισμό και τη συσσώρευση οργανικού υλικού στη Γη^{89,90,91}, παρέχοντας πρόδρομες οργανικές ενώσεις για την εξέλιξη της ζωής⁹². Ο σχηματισμός των ενώσεων αυτών θα μπορούσε να είναι αντιδράσεις τύπου Fischer-Tropsch,

αντιδράσεις γνωστές στη βιομηχανία παραγωγής υδρογονανθράκων από μονοξείδιο και διοξείδιο του άνθρακα. Οι αντιδράσεις τύπου Fischer-Tropsch είναι γνωστές στους γεωλόγους ως η πιθανή πηγή αβιοτικών υδρογονανθράκων και άλλων οργανικών ενώσεων σε ποικίλα περιβάλλοντα όπως ηφαίστεια, μετεωρίτες, υποθαλάσσια υδροθερμα συστήματα κ.ά.

Στις αντιδράσεις του τύπου Fischer-Tropsch, σε γεωλογικές συνθήκες, προτείνεται ότι γίνεται αναγωγή του CO_2 με H_2 παρουσία υδρατμών και ιόντων σιδήρου. Αυτό κάνει πολλούς να πιστεύουν ότι οι αντιδράσεις αυτού του τύπου θα μπορούσαν να γίνουν σε υδατικό περιβάλλον. Στο σημείο αυτό υπάρχει διαφωνία στους ερευνητές που ασχολούνται με το θέμα. Κάποιοι πιστεύουν ότι οι αντιδράσεις του τύπου αυτού δεν μπορούν να συμβαίνουν⁹³, ενώ άλλοι ότι πράγματι τέτοιες αντιδράσεις προχωρούν σε υδατικό περιβάλλον⁹⁴. Τελευταίες ερευνητικές αναφορές συγκλίνουν στη δεύτερη άποψη. Σύμφωνα με πρόσφατες παρατηρήσεις σε πειράματα τύπου Fischer-Tropsch, σε θερμοκρασία 100-400°C, στα προϊόντα βρέθηκαν πλήθος ενώσεων όπως n-αλκάνια, n-αλκένια, n-καρβοξυλικά οξέα, n-αλκοόλες, n-αλδεΐδες, n-κετόνες κ.ά., με αριθμό ατόμων άνθρακα από 2 μέχρι και μεγαλύτερου του 35 (C_2 μέχρι $> \text{C}_{35}$). Ανάλογα με τη θερμοκρασία παρήχθησαν διαφορετικά προϊόντα. Ως πρώτη ύλη χρησιμοποιήθηκαν μίγματα υδατικών διαλυμάτων οξαλικού οξέος και μεθανικού οξέος (τα οποία παράγονται από CO_2 , CO και H_2O)⁹⁵.

Για την ιστορία, οι πρώτοι ερευνητές που έκαναν τέτοιου είδους πειράματα στο πεδίο της προέλευσης των λιπιδίων ήταν ο Deamer και ο Οτό⁹⁶. Ο Degens και οι συνεργάτες του^{97,98} χρησιμοποίησαν το ορυκτό καολίνη ως καταλύτη ώστε η γλυκερόλη να αντιδράσει με τα λιπαρά οξέα σε θερμοκρασία 85°C και να παραχθούν λιπίδια.

Λιπαρά οξέα + γλυκερόλη \rightarrow λιπίδια (συστατικά των μεμβρανών του κύτταρου)

Βέβαια, σε άλλα πειράματα προσομοίωσης επίσης, καρβοξυλικά οξέα αντέδρασαν με γλυκερόλη και σχημάτισαν λιπίδια.

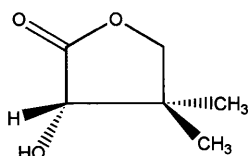
Παρασκευή άλλων σημαντικών ουσιών

Οι ερευνητές που ασχολούνται με το πεδίο της προβιοτικής χημείας παρασκεύασαν πλήθος μορίων που θεωρούνται απαραίτητα για τη ζωή, όπως συνένζυμα ή πρόδρομα μόρια τους. Πώς έγινε ο αρχικός μεταβολισμός και πώς αυτά τα μόρια εισήλθαν στον κύκλο της ζωής είναι ένα θέμα που ακόμα και σήμερα μελετάται. Έτσι, έχει επιτευχθεί η προβιοτική σύνθεση του νικοτιναμιδίου^{99,100}. Επίσης, έγινε η μη ενζυμική σύνθεση των συνενζύμων UDP-γλυκόζης, CDP-χολίνης¹⁰¹, ADP-γλυκόζης, GDP-γλυκόζης, CDP-αιθανολαμίνης¹⁰², και άλλων μεταβολικών ενδιάμεσων φωσφορυλιωμένων ουσιών (1-φωσφορική γλυκόζη, 6-φωσφορική γλυκόζη) με ουσίες που θεωρούνται ότι βρισκόνταν στην αρχέγονη Γη¹⁰¹.

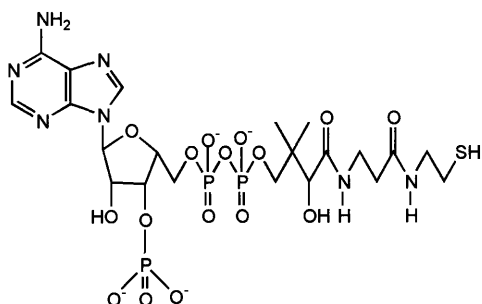
Η σύνθεση του παντοϊκού οξέος και του παντοθενικού οξέος έγινε κάτω από προβιοτικές συνθήκες. Το παντοϊκό οξύ και η β-αλανίνη αποτελούν το παντοθενικό οξύ το οποίο είναι πρόδρομη ένωση της παντεθεινης, που με τη σειρά της είναι συστατικό του συνενζύμου A¹⁰³. Πολλά από τα πρόδρομα μόρια του συνενζύμου A περιέχονται σε συστατικά των σημερινών συνενζύμων και γενικά το συνένζυμο A θεωρείται σημαντικό για τα πρώιμα μεταβολικά μονοπάτια⁵. Από την ίδια ερευνητική ομάδα, στην οποία ανήκει ο γνωστός για τα αρχικά του πειράματα που άνοιξαν το πεδίο της προβιοτικής χημείας S. Miller, έγινε και η προβιοτική σύνθεση των ουσιών κυστεαμίνης και 2-μερκαπτοαιθανοσουλφονικού οξέος (συνένζυμο M)¹⁰⁴. Στη συνέχεια, από άλλη ερευνητική ομάδα, αλλά με την καθοδήγηση του Miller, συντέθηκε παντεθεινη, συστατικό απαραίτητο για την εξέλιξη της ζωής στον πλανήτη μας¹⁰⁵.

Στα πειράματα αυτά θερμάνθηκε ένα μίγμα που περιείχε παντούλλακτόνη, β-αλανίνη και κυστεαμίνη (β-μερκαπτοαιθυλαμίνη) στους 40°C. Όλες αυτές οι χημικές ενώσεις πιστεύεται ότι υπήρχαν στην πρωταρχική Γη. Μεταξύ των χημικών ενώσεων που σχηματίστηκαν ήταν και η παντεθεινη. Αυτό σημαίνει ότι η παντεθεινη θα μπορούσε να δημιουργηθεί και στις ζεστές λίμνες της πρωταρχικής Γης¹⁰⁵.

Είναι πολύ σημαντικό να γνωρίζουμε πώς παρασκευάστηκαν οι δομικοί λίθοι των πολυμερών που δόμησαν και δομούν τη ζωή. Επίσης παρουσιάζει ιδιαίτερο ενδιαφέρον ο τρόπος με τον οποίο μπήκαν στον κύκλο της ζωής τα διάφορα μόρια.

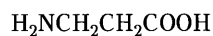
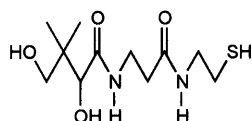


παντοϋλ-λακτόνη



συνένζυμο Α

παντεθεινη



β-αλανίνη

Πρόσφατες μελέτες δείχνουν ότι η πρωταρχική ατμόσφαιρα της Γης δεν θα μπορούσε να είναι ποτέ πολύ αναγωγική⁵³. Βεβαίως, ακόμα δεν γνωρίζουμε την πρώιμη ιστορία της Γης και δεν μπορούμε να αποφανθούμε ακριβώς για την ατμόσφαιρά της. Όμως, ανεξάρτητα από το πώς ακριβώς ήταν η ατμόσφαιρά της, θεωρείται σίγουρο ότι υπήρχαν αναγωγικά μικροπεριβάλλοντα. Τα πειράματα του Miller και τα υπόλοιπα που ακολούθησαν διατηρούν την αξία τους ως πιθανοί τρόποι σύνθεσης μορίων είτε στη Γη είτε εκτός Γης, που συνέβαλαν στη δημιουργία της ζωής. Όπως είπε ο Leslie Orgel:

Είναι δύσκολο να πιστέψουμε ότι η ευκολία με την οποία σχηματίζονται τα σάκχαρα, τα αμινοξέα, οι πουρίνες και οι πυριμιδίνες κάτω από συνθήκες αναγωγικής ατμόσφαιρας είναι, είτε σύμπτωση, είτε λάθος ένδειξη σχεδιασμένη από έναν κακόβουλο Δημιουργό.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Miller, S. L. (1953) «A production of amino acids under possible primitive Earth conditions». *Science* 117:528-529.
2. Orgel, L. E. (1998) «The origin of life – a review of facts and speculations». *Trends in Biochemical Sciences*, 23:491-495.
3. Wald, G. (1964) «The origin of life». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 52:595-611.
4. Miller, S. L. (1987) «Which organic compounds could have occurred on the prebiotic earth?» *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 52:17-27.
5. Alberts, B., Bray, D., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K. and Watson, J. D. (1994) *Molecular Biology of the Cell. Third Edition*. Garland Publishing Inc., New York and London.
6. Corrigan, J. J. (1969) «D-amino acids in animals», *Science* 164:142-149.
7. Fujii, N. (2002) «D-amino acids in living higher organisms» *Orig. Life Evol. Biosphere*, 32:103-127.
8. Rode, B. M. (1999) «Peptides and the origin of life» *Peptides* 20:773-786.
9. Abelson, P. H. (1956) *Carnegie Inst Wash Yearbook* 55:171.
10. Garrison, W. M., Morrison, D. C., Hamilton, J. G., Benson, A. A., Calvin, M. (1951) «Reduction of carbon dioxide in aqueous solutions by ionizing radiation». *Science* 114:416-418.
11. Bar-Nun, A., Bar-Nan, N., Bauer, S. H. and Sagan, C. (1970) «Shock synthesis of amino acids in simulated primitive environments». *Science* 168:470-473.
12. Harada, K. and Fox, S. W. (1964) «Thermal synthesis of natural amino-acids from a postulated primitive terrestrial atmosphere. *Nature* 201:335-336.
13. Lawless, J.G., Boynton, C.G. (1973) Thermal synthesis of amino acids from a simulated primitive atmosphere». *Nature* 243:405-407.
14. Groth, W. and Weyssenhoff, H. V. (1957) *Naturwissenschaften* 44:510.
15. Sagan, C., Khare, B. N. (1971) «Long-wavelength ultraviolet photo-production of amino acids on the primitive earth». *Science* 173:417-420.
16. Oró, J. J. (1968) *Br Interplanet Soc* 21:12-16.
17. Yoshino, D., Hayatsu, R., Anders, E. (1971) «Origin of organic matter in early solar system. III: Amino acids: catalytic synthesis». *Geochem Cosmochim Acta* 35:927-938.

18. Yanagawa, H., Kobayashi, Y., Egami, F. (1980) *J. Biochem* 87:359.
19. Pavolvskaya, T. E. and Pasynskii, A. L. (1959) *The Origin of Life on the Earth* Pergamon Press, NY.
20. Bahadur, K., Ranganayaki, S. and Santamaria, L. (1958) «Photo-synthesis of amino-acids from paraformaldehyde involving the fixation of nitrogen in the presence of colloidal molybdenum oxide as catalyst». *Nature* 182:1668.
21. Kobayashi, K., Tsuchiya, M., Oshima, T., Yanagawa, H. (1990) *Orig. Life Evol. Biosphere*, 20:99.
22. Palm, C. and Calvin, M. (1962) *Orig. Life Evol. Biosphere*, 84:2115.
23. Hanic, F., Morvova, M. (1998) *Eleventh symposium on elementary processes and chemical reactions in low temperature plasma*. Low Tatras, Slovakia.
24. Kobayashi, K., Ponnampereuma, C. (1985) «Trace elements in chemical evolution. II: Synthesis of amino acids under simulated primitive earth conditions in the presence of trace elements». *Orig. Life* 16:1,57-67.
25. Cronin, J. R. and Chang, S. (1993) in *The Chemistry of Life's Origin*, eds. Greenberg, J. M., Mendoza-Gomez, C. X. and Pirronello, V. (Kluwer, Dordrecht, The Netherlands), pp. 209-258.
26. Ehrenfreund, P., Glavin, D. P., Botta, O., Cooper, G. and Bada, J. B. (2001) «Extraterrestrial amino acids in Orgueil and Ivuna: Tracing the parent body of CI type carbonaceous chondrites». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 5:2138-2141.
27. Ring, D., Wolman Y., Friedmann, N. and Miller, S. L. (1972) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 69:765-768.
28. Wolman, Y., Haverland, H. and Miller, S. L. (1972) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 69:809-811.
29. Miller, S. L., Urey, H. C. and Oró, J. (1976) «Origin of organic compounds on the primitive earth and in meteorites» *J. Mol. Evol.* 9(1):59-72.
30. McClendon, J. H. (1999) «The origin of life Earth». *Science Reviews* 47:71-93.
31. Oró, J. (1960) «Synthesis of Adenine from Ammonium Cyanide». *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2:407-412.
32. Oró, J. and Kimball, A. P. (1961) «Synthesis of purines under possible primitive earth conditions. I. Adenine from hydrogen cyanide». *Archives of Biochemistry and Biophysics* 94:217-227.
33. Oró, J.; Kimball, A. P. (1962) «Synthesis of purines under possible primitive earth conditions» *Arch. Biochem. Biophys* 96:293-298.
34. Oró, J. (1961) «Mechanism of synthesis of adenine from hydrogen cyanide under possible primitive earth conditions», *Nature* 191:1193-1194.

35. Hill, A., Orgel, L. E. (2002) «Synthesis of adenine from HCN tetramer and ammonium formate» *Origins of Life and Evolution of the Biosphere* 32:99-102.
36. Joyce, G. F. (1989) «RNA evolution and the origins of life», *Nature* 338:217-224.
37. Saladino, R., Crestini, C., Costanzo, G., Negri, R. and Di Mauro, E. (2001) «A possible prebiotic synthesis of purine, adenine, cytosine and 4(3H)-pyrimidinone from formamide: Implications for the origin of life», *Bioorg. Med. Chem.* 9:1249-1253.
38. Zubay, G. (2001) «Prebiotic synthesis of nucleotides», *Orig. Life Evol. Biosphere*, 31:87-102.
39. Oró, J. (1963) «Synthesis of organic compounds by electric discharges». *Nature* 197:862-867.
40. Ferris, J. P. and Orgel, L. E. (1966) «An unusual photochemical rearrangement in the synthesis of adenine». *Journal of the American Chemical Society*, 88:1074.
41. Maurel, M. C., Décout, J. L. (1999) «Origins of life: molecular foundations and new approaches». *Tetrahedron* 55:3141-3182.
42. Levy, M., Miller, S. L., Oró, J. (1999) «Production of guanine from NH_4CN polymerizations». *J. Mol. Evol.* 49:165-168.
43. Guzman, A., Negron-Mendoza, A., Ramos-Bernal, S. (2002) «Behavior of adenine in Na-montmorillonite exposed to gamma radiation: implications to chemical evolution studies». *Cell Mol. Biol.*; 48:525-8.
44. Levy, M. and Miller, S.L. (1999) «The prebiotic synthesis of modified purines and their potential role in the RNA world» *J. Mol. Evol.* 48:631-635.
45. Sanchez, R. A., Ferris, J. P. and Orgel, L. E. (1966) «Cyanoacetylene in prebiotic synthesis» *Science* 154:784-785.
46. 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.
47. Robertson, M. P. and Miller, S. L. (1995) «An efficient prebiotic synthesis of cytosine and uracil». *Nature* 375:772-774.
48. Garrett, E. R. and Tsau, J. (1972). *J. Pharm. Sci.* 61:1052-1061.
49. Shapiro, R. and Klein, R. S. (1966) *Biochemistry* 5:2358-2362.
50. Kolb, V. M., Dworkin, J. P. and Miller, S. L. (1994) «Alternative bases in the RNA world: the prebiotic synthesis of urazole and its ribosides». *J. Mol. Evol.* 38:549-557.
51. Stryer, L., (1994), *Βιοχημεία*, Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης, Ηράκλειο.
52. Butlerow, A. (1861) «Bildung einer zuckerartigen Substanz durch Synthese». *Annalen* 120:295-298.

53. Kasting, J. F. (1993) «Earth's early atmosphere», *Science*, 259:920-926.
54. Larralde, R., Robertson, M. P. and Miller, S. L. (1995) «Rates of decomposition of ribose and other sugars: implications for chemical evolution». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92:8158-8160.
55. Cooper, G., Kimmich, N., Belisle, W., Sarinana, J., Brabham, K., Garrel, L. (2001) «Carbonaceous meteorites as a source of sugar-related organic compounds for the early Earth». *Nature* 414:879-883.
56. Gedulin, B. and Arrhenius, G. (1994) in S. Bengtson, (ed), *Early Life on Earth, Nobel Symposium No. 84*, Columbia Univ. Press, New York, p. 91.
57. Julia, B. (1989) *Ann. Phys. Fr.* 14:147-151.
58. de Duve, C. (1991) *Blueprint for a Cell: The Nature and Origin of Life*. Patterson, Burlington, NC.
59. Davis, B. D. (1958) *Arch. Biochem. Biophys.* 78:497-503.
60. Westheimer, F. H. (1987) «Why nature chose phosphates». *Nature* 235,1173-1178.
61. Clayton, D. D. (1988) in J. F. Kerridge, and M. S. Matthews (eds.), *Meteorites and the Early Solar System*, Univ. Arizona Press, Tucson, p. 1021.
62. Anders, E. and Grevesse, N. (1989) *Geochim. Cosmochim. Acta* 53:197.
63. Turner, B. E. and Bally, J. (1987) *Ap. J. (Letters)* 321:L75.
64. Ziurys, L. M. (1987) *Ap. J. Letters* 321:L81.
65. Guelin, M., Cernicharo, J., Paubert G., and Turner, B. B. (1990) *Astron. Astrophys.* 230:L9.
66. Thorne, L. R., Anicich, V. G., Prasad, S. S. and Huntress, W. T. (1984) *Ap. J.* 280:139-143.
67. Matthews, H. E., Feldman, P. A. and Bernath, P. F. (1987) *Ap. J.* 312:358-362.
68. Cooper, G. W., Onwo, W. M. and Cronin, J. R (1992) *Geochim. Cosmochim. Acta* 56, 4109-4115.
69. Lunine, J. L (1993) *Ann. Rev. Astron. Astrophys.* 31:217.
70. Halmann, M. (1974) Evolution and ecology of phosphorus metabolism. *Reference* 87; 169-182-193.
71. Schwartz, A. W. (1997) «Prebiotic phosphorus chemistry reconsidered». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 27:505-512.
72. Gulick, A. (1955) «Phosphorus as a factor in the origin of life» *Am. Scientist* 43:479-489.
73. Glindemann, D., De Graaf, R. M., Schwartz, A.W. (1999) «Chemical reduction of phosphate on the primitive earth». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 29:555-561.
74. de Graaf, R. M., Schwartz, A. W. (2000) «Reduction and activation of phosphate on the primitive earth». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 30:405-410.

75. Yamagata, Y., Watanabe, H., Saitoh, M. and Namba, T. (1991) «Volcanic production of polyphosphates and its relevance to prebiotic evolution». *Nature* 352: 516-519.
76. Keefe, A. D., Miller, S. L. (1995) «Are polyphosphates or phosphate esters prebiotic reagents?» *J. Mol. Evol.* 41: 693-702.
77. de Graaf, R. M., Visscher, J. and Schwartz, A. W. (1995) «A plausibly prebiotic synthesis of phosphonic acids». *Nature* 378:474-477.
78. Baltscheffsky, H., Lundin, M., Luxemburg, C., Nyren, P., Baltscheffsky, M. (1986) «Inorganic pyrophosphate and the molecular evolution of biological energy coupling». *Reference* 79:259-262.
79. Wood, H. G. (1977) «Some reactions in which inorganic pyrophosphate replaces ATP and serves as a source of energy». *Fed. Proc.* 36:2197-2205.
80. Wood, H. G. (1985) «Inorganic pyrophosphate and polyphosphates as sources of energy». *Curr. Topics CellRegul.* 26:355-369.
81. Reeves, R. E. (1984) «Metabolism of *Entamoeba histolytica* Schaudinn». *Adv. Parasitol.* 23:105-142.
82. Weiner, H., Stitt, M., Heldt, H. W. (1987) «Subcellular compartmentation of pyrophosphate and alkaline pyrophosphatase in leaves». *Biochim. Biophys. Acta* 893:13-21.
83. Unrai, P. J. and Bartel, D. P. (1998) «RNA-catalysed nucleotide synthesis» *Nature* 395:260-263.
84. Crick, F. H. C. (1968) «The origin of genetic code» *J. Mol. Biol.* 38:367-379.
85. Rich, A. (1958) «Formation of two- and three- stranded helical molecules by polyisoc acid and polyadenylic acid» *Nature* 181:521-525.
86. Zubay, G., Mui, T. (2001) «Prebiotic synthesis of nucleotides» *Orig. Life Evol. Biosphere*, 31:87-102.
87. Oró, J., Sherwood, E., Eichberg, J., Epps, D.E. (1978) «Formation of phospholipids under primitive Earth conditions and the role of membranes in prebiological evolution». In: Deamer D. (ed.) *Light Transducing Membranes*. Academic Press, New York, pp. 1-19.
88. Rao, M., Eichberg, M. R., Oró, J. (1982) «Synthesis of phosphatidylcholine under possible primitive earth conditions». *J. Mol. Evol.* 18:196-202.
89. French, B. M. (1964) *Synthesis and Stability of Siderite, FeCO₃*, 2. *Progressive Contact Metamorphism of the Biwabik Iron on the Mesabi Range, Minnesota*. Ph. D. Thesis, the Johns Hopkins University, Baltimore, MD.
90. Corliss, J. B., Baross, J. A., and Hoffman, S. E. (1981) «An hypothesis concerning the relationship between hot springs and the origin of life on earth». *Oceanol. Acta*, No SP:59-69.

91. Holm, N. G. (ed.) «Marine hydrothermal systems and the origin of life». *Origins of Life Evol. Biosphere* 22:1-242.
92. Ferris, J. P. (1992) «Chemical markers of prebiotic chemistry in hydrothermal systems». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 22:109-134.
93. Miller, S. L. and Bada, J. L. (1988) «Submarine hot springs and the origin of life». *Nature* 334:609-611.
94. McCollom, T. M., Ritter, G. and Simoneit, B. R. (1999) «Lipid synthesis under hydrothermal conditions by Fischer-Tropsch-type reactions». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 29:153-166.
95. Rushdi, A. I. and Simoneit, B. R. T. (2001) «Lipid formation by Aqueous Fischer-Tropsch-Type synthesis over a temperature range of 100 to 400°C». *Orig. Life Evol. Biosphere* 3:103-118.
96. Deamer, D. W., Oró, J. (1980) «Role of lipids in prebiotic structures». *Biosystems* 12:167- 75.
97. Matheja, J. and E. T. Degens (1971) *Structural Molecular Biology of Phosphates*, Fischer, Stuttgart.
98. Harvey, G. R., Mopper, K. and Degens, E. T. (1972) *Chem. Geol.* 9:79-87.
99. Stefanescu, D., Moraru, D., Predescu, I., Barza, P., Stanciu, T. and Coman, F. (1969) «Preparation of pyridine derivatives from methane, ammonia, and water by high-frequency electric discharge». *Farmacia* (Bucharest) 17:115-120.
100. Dowler, M. J., Fuller, W. D., Orgel, L. E. and Sanchez, R. A. (1970) «Prebiotic synthesis of propionaldehyde and nicotinamide». *Science* 169:1320-1321.
101. Mar, A., Dworkin, J. and Oró, J. (1987) «Non-enzymatic synthesis of the coenzymes, uridine diphosphate glucose and cytidine diphosphate choline and other phosphorylated metabolic intermediates». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 17:307-319.
102. Mar, A. and Oró, J. (1991) «Synthesis of the coenzymes adenosine diphosphate glucose, guanosine diphosphate glucose and cytidine diphosphoethanolamine under primitive Earth conditions». *J. Mol. Evol.* 32:201-210.
103. Miller, S. L. and Schlesinger, G. (1993) «Prebiotic syntheses of vitamin coenzymes: II. Pantoic acid, pantothenic acid, and the composition of coenzyme A». *J. Mol. Evol.* 36:308-314.
104. Miller, S. L. and Schlesinger, G. (1993) «Prebiotic syntheses of vitamin coenzymes: I. Cysteamine and 2-mercaptoethanesulfonic acid (coenzyme M)». *J. Mol. Evol.* 36:302-307.
105. Keefe, A. D., Newton, G. L., Miller, S. L. (1995) «A possible prebiotic synthesis of pantetheine, a precursor to coenzyme A». *Nature* 373:683-685.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 6ο

Μόρια προερχόμενα από το διάστημα



Πολλοί από αυτούς που απορρίπτουν την ιδέα της αναγωγικής ατμόσφαιρας πιστεύουν ότι η ζωή, οι πρώτοι οργανισμοί, τα πρώτα βιομόρια ή και τα απλούστερα μόρια, όπως το νερό, προήλθαν από το διάστημα. Ένα σημαντικό μέρος μετεωριτών που έπεσε στη Γη ανήκει στην τάξη των ανθρακούχων χονδριτών¹. Οι μετεωρίτες αυτοί είναι ιδιαίτερα ενδιαφέροντες γιατί περιέχουν αξιοσημείωτες ποσότητες οργανικού άνθρακα και γιατί βρέθηκαν σε αυτούς αμινοξέα και βάσεις νουκλεϊνικών οξέων όπως τα βρίσκουμε στα σημερινά κύτταρα. Για παράδειγμα, ο μετεωρίτης Murchison ο οποίος ανήκει στην κατηγορία των μετεωριτών αυτών, περιέχει περίπου 500 οργανικές ενώσεις στις οποίες συμπεριλαμβάνονται νουκλεϊνικά οξέα και 74 αμινοξέα, από τα οποία τα 8 είναι συστατικά των πρωτεϊνών.

Θεωρείται σχεδόν βέβαιο, όπως έχει ήδη αναφερθεί, ότι κατά τα πρώτα 500-600 εκατομμύρια χρόνια της δημιουργίας της, η Γη «βομβαρδιζόταν» ανηλεώς με ποικίλων διαστάσεων σώματα, τα οποία ίσως μπόρεσαν και της έδωσαν ζωή. Όμως οι συγκρούσεις με μεγάλα ουράνια σώματα ήταν και ένας απαγορευτικός παράγοντας δημιουργίας και συνέχισης της ζωής, καθώς θεωρείται ότι αυτές θα οδηγούσαν σε αύξη-

ση της θερμοκρασίας δηλαδή θα αποστειρώναν την επιφάνειά της. Η ζωή θα πρέπει να ξεκίνησε μετά την περίοδο της τελευταίας μεγάλης σύγκρουσης, όταν η Γη ήταν περίπου 600 εκατομμυρίων χρόνων.

Συνεπώς, υπάρχει η άποψη ότι μεγάλη ποσότητα ενώσεων οργανικού άνθρακα έφθασε στην επιφάνεια της μικρής ηλικίας Γης, με μετεωρίτες και κομήτες^{2,3} (εικόνα 6.1). Οι συγκεκριμένες, όμως, ενώσεις, δεν θα μπορούσαν να αποσυντεθούν από τη μεγάλη θερμότητα που συνόδευε την είσοδο μεγάλων σωμάτων στην ατμόσφαιρα και τις επακόλουθες συγκρούσεις των σωμάτων αυτών με τη Γη; Πιθανόν όχι. Μέχρι πριν από μια δεκαπενταετία οι ερευνητές ήταν πεπεισμένοι ότι η μεγάλη θερμότητα θα αποσυνέθετε² τις τυχόν οργανικές ενώσεις που υπήρχαν στα σώματα που βομβάρδιζαν τη Γη. Τελευταία, μετά από θεωρητικούς υπολογισμούς, παρατηρήσεις, αλλά και πειράματα προσομοίωσης άρχισε να αλλάζει η άποψη πολλών. Τα αποτελέσματα βέβαια των θεωρητικών υπολογισμών εξαρτώνται από τις υποθέσεις γύρω από την πυκνότητα της ατμόσφαιρας και τα μεγέθη των σωμάτων που συγκρούονται⁴. Από ότι φαίνεται κάποια ποσότητα θα μπορούσε να αντέξει στις συνθήκες πρόσκρουσης. Αυτό προκύπτει από τα αποτελέσματα των πειραμάτων που γίνονται τελευταία με προσομοιώσεις σωμάτων που πέφτουν με μεγάλη ταχύτητα και δείχνουν ότι όχι μόνο ένα μέρος αυτών δεν διασπάται, αλλά αντίθετα, ένα μικρό μέρος αμινοξέων έδωσε και διπεπτίδια ή τριπεπτίδια. Επίσης, το ίδιο παρατηρήθηκε στους μετεωρίτες, ότι δηλαδή μπορούν και να μην αποσυντεθούν όλες οι οργανικές ενώσεις. Φυσικά, το ποσοστό που αντέχει στη θέρμανση, πάντα εξαρτάται από τις συνθήκες (γωνίες πρόσπτωσης, μέγεθος σωμάτων, πυκνότητα της ατμόσφαιρας κ.λπ).

Συγκεκριμένα, ομάδα ερευνητών εκτέλεσε πειράματα, που προσομοίαζαν τις συγκρούσεις της Γης με κομήτες μεγάλης ταχύτητας. Στα πειράματα αυτά, μια μεταλλική επιφάνεια στοχεύονταν, υπό ορισμένες γωνίες, με μια σφαίρα που περιείχε διάλυμα αμινοξέων σε νερό. Η ταχύτητα πρόσκρουσης ήταν μεγάλη (25km/s), ταχύτητα που έχουν οι κομήτες. Παρατηρήθηκε ότι όχι μόνο ένα σημαντικό κλάσμα αμινοξέων άντεξε στη σύγκρουση, αλλά πολλά από αυτά πολυμερίστηκαν σε αλυσίδες των δύο, τριών ή και τεσσάρων αμινοξέων (δηλαδή σχηματίστηκαν διπεπτίδια, τριπεπτίδια και τετραπεπτίδια). Ψύχοντας τη σφαίρα, για να μιμηθούν τις συνθήκες του παγωμένου κομήτη, πέτυ-

χαν μεγαλύτερο κλάσμα διατήρησης των αμινοξέων. Επίσης, όσο μικρότερη ήταν η γωνία πρόσκρουσης ως προς τον ορίζοντα τόσο μικρότερες απώλειες υπήρχαν. Ένας κομήτης συγκρούεται με τη Γη υπό γωνία μικρότερη από 25 μοίρες προς τον ορίζοντα. Κατά τη γνώμη των ερευνητών, σε χαμηλές γωνίες θα μπορούσαν οι πάγοι του κομήτη να γίνουν νερό με διαλυμένα τα συστατικά που αργότερα θα δημιουργούσαν τη ζωή^{5,6}.



ΕΙΚΟΝΑ 6.1.

Οι κομήτες μπορεί να περιέχουν τα συστατικά της ζωής⁶.

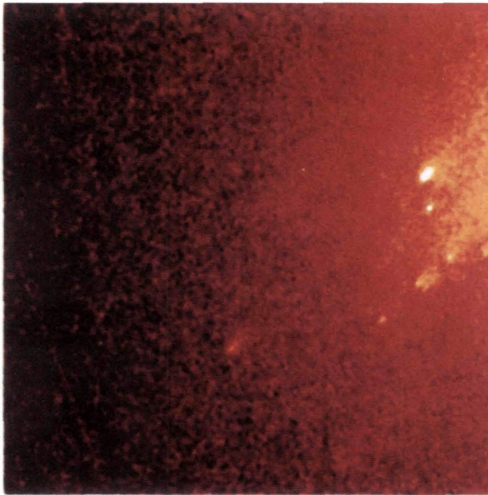
Τα προηγούμενα πειράματα ενισχύουν σοβαρά την πεποίθηση ότι οργανικά μόρια που μεταφέρει ένας κομήτης θα μπορούσαν να επιζήσουν μιας σύγκρουσης και με αυτόν τον τρόπο θα μεταφέρονταν στη Γη. Τα αποτελέσματα αυτά ενισχύουν την άποψη ότι η πρώτη ύλη της ζωής ήρθε από το διάστημα ή τουλάχιστον δείχνουν ότι τέτοιες απόψεις δεν μπορούν να αποκλειστούν. Το σενάριο αυτό παρέχει τρία συστατικά απαραίτητα για τη ζωή: νερό, οργανικά υλικά και ενέργεια λόγω της σύγκρουσης. Η ενέργεια των συγκρούσεων θα μπορούσε πράγματι να οδηγήσει σε χημικές αντιδράσεις⁷.

Θα πρέπει να τονιστεί ότι, μεταξύ των υποστηρικτών της θεωρίας των συγκρούσεων με ουράνια σώματα, υπάρχουν διαφορετικές απόψεις: α) μόνο κάποιες ενώσεις ήρθαν από το διάστημα, β) το κύριο μέρος των οργανικών ενώσεων προήλθε «απ' έξω» (αλλά και το νερό των ωκεανών, οι ενώσεις του φωσφόρου και άλλα στοιχεία) και γ) η ζωή ως ολότητα προήλθε απ' έξω. Έτσι καταδεικνύεται η χρησιμότη-

τα και η αναγκαιότητα των αναλύσεων των σωμάτων του ηλιακού μας συστήματος.

Σε πρόσφατη έρευνα με παρόμοια πειράματα πρόσκρουσης σωμάτων που μετέφεραν βακτήρια (*Rhodococcus*), βρέθηκε ότι αυτά θα μπορούσαν να επιζήσουν. Τα πειράματα αυτά ενισχύουν την άποψη, χωρίς όμως και να την αποδεικνύουν, ότι η ζωή θα μπορούσε να δημιουργηθεί έξω από τη Γη⁸.

Η σύσταση του νερού στον κομήτη C/1999 S4 (γνωστός ως κομήτης LINEAR), ο οποίος καταστράφηκε όταν πέρασε κοντά από τον ήλιο, ήταν της ίδιας ισοτοπικής σύστασης με το νερό της Γης⁹ (εικόνα 6.2). Αυτό πιθανολογεί την αρχική προέλευση του νερού της Γης. Ο κομήτης αυτός θεωρείται ότι γεννήθηκε στην τροχιά του Δία. Αλλά, πράγματι, πώς προήλθαν οι ωκεανοί;



ΕΙΚΟΝΑ 6.2.

Η καταστροφή του κομήτη LINEAR όπως φωτογραφήθηκε από το διαστημικό τηλεσκόπιο Hubble¹⁰ τον Αύγουστο του 2000.

Οι απόψεις που έχουν διατυπωθεί είναι ότι οι ωκεανοί σχηματίστηκαν είτε από την εκροή αερίων από τους πλανητίσκους, είτε από τους βομβαρδισμούς με άλλα ουράνια σώματα ή αργότερα δευτερογενώς. Εντούτοις, αν υπήρχαν ωκεανοί από την αρχή και από τη στιγμή που θεωρούμε ότι η Σελήνη σχηματίστηκε από σύγκρουση της Γης με ένα ουράνιο σώμα μεγέθους του πλανήτη Άρη¹¹⁻¹³, μια τέτοια γιγάντια σύγκρουση δεν θα διασκόρπιζε κάθε ωκεανό ή ατμόσφαιρα που ήταν παρούσα τη στιγμή εκείνη, λόγω της εξαιρετικά μεγάλης θερμότητας.

τητας που παράχθηκε; Η θεωρία που φαίνεται να επικρατεί είναι η θεωρία της προέλευσης του νερού των ωκεανών από τους κομήτες¹⁴. Βέβαια, αυτοί θα πρέπει να είναι ίδιας ιστοποπικής σύστασης με τον κομήτη LINEAR και όχι της σύστασης των πιο γνωστών κομητών Halley, Hyakutake, Hale-Bopp, και Lee. Οι τελευταίοι έχουν διαφορετικό τόπο προέλευσης από τον κομήτη LINEAR. Πώς όμως καταλαβαίνουμε ότι ο κομήτης αυτός προέρχεται από θερμότερο μέρος από αυτό του Halley και των άλλων; Απλούστατα, η περιεκτικότητα σε μονοξείδιο του άνθρακα, μεθάνιο, αιθάνιο και ακετυλένιο είναι πολύ μικρότερη από ενός συνηθισμένου κομήτη σαν του Halley, γιατί αυτές οι πτητικές οργανικές ενώσεις παγώνουν σε εξαιρετικά χαμηλές θερμοκρασίες. Έτσι, ο σχηματισμός του κομήτη LINEAR έγινε σε περιοχή αρκετά πιο θερμή από τις άλλες περιοχές σχηματισμού των κομητών, οι οποίοι ενσωματώνουν πολύ μεγαλύτερη ποσότητα από αυτά τα υλικά στους πάγους τους.

Ο αστροφυσικός Whittet¹⁵ ο οποίος διερεύνησε κατά πόσον η οργανική ύλη που προήλθε έξω από τον πλανήτη μας σχετίζεται με την προέλευση της ζωής, κατέληξε ότι είναι δύσκολο να απαντηθεί αυτό το ερώτημα, αν δεν γνωρίζουμε -και δεν γνωρίζουμε- την ατμοσφαιρική σύσταση της προβιοτικής Γης, καθώς και την ιστορία των συγκρούσεων της με μεγάλα ουράνια σώματα. Η σύσταση της ατμόσφαιρας της Γης έπαιξε ρόλο στο κατά πόσο «δεχόταν» τις ουσίες που προέρχονταν από το διάστημα. Αν η ατμόσφαιρα δεν ήταν αναγωγική και κυριαρχούσε το CO₂, η εισροή από το διάστημα θα μπορούσε να ήταν η κυρίαρχη πηγή οργανικών ενώσεων. Υπολογίζεται ότι το οργανικό υλικό που έφτανε στη Γη ήταν της τάξης 3-5 x 10⁷kg ανά έτος κατά το τέλος του «μεγάλου βομβαρδισμού». Μεγάλη ποσότητα του υλικού αυτού θα είχε μορφή χημικά μη δραστηκής κηροζίνης και άμορφου άνθρακα. Αλλά, αν η Γη είχε μια πυκνή ατμόσφαιρα (περίπου 10bar, όπως έχει προταθεί), μικροί κομήτες πλούσιοι σε ποικιλία προβιοτικών μορίων θα μπορούσαν να είχαν συνεισφέρει στη Γη οργανικά μόρια.

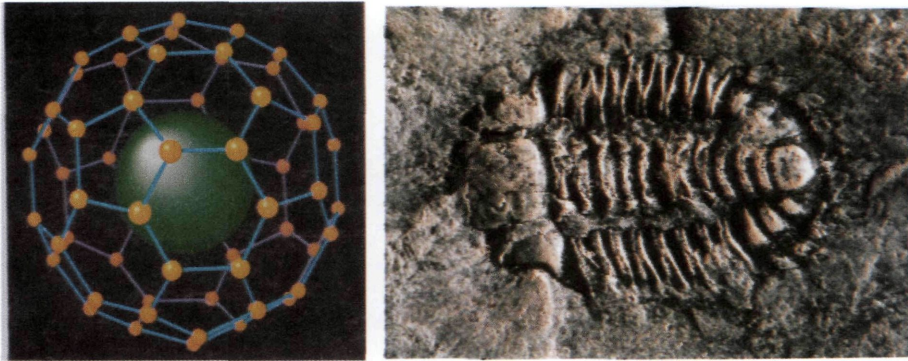
Σημαντικό ρόλο στην έλευση προβιοτικών μορίων μπορεί να έπαιξαν οι μετεωρίτες (μεγέθους > λίγων cm) και από αυτούς κυρίως οι μικρομετεωρίτες. Μικρομετεωρίτες βρέθηκαν σε πάγους της Ανταρκτικής το 1987. Τα σωματίδια αυτά βρίσκονται στο χώρο μεταξύ των

πλανητών και επέζησαν αναπάντεχα κατά την είσοδό τους στην ατμόσφαιρα της Γης. Περιέχουν αμινοξέα και πολυκυκλικούς αρωματικούς υδρογονάνθρακες και υπολογίζεται ότι έφεραν στη Γη 50.000 φορές μεγαλύτερη ποσότητα υλικού από ότι οι μετεωρίτες¹⁶.

Η θεωρία των προσκρούσεων είναι, προς το παρόν, η πλέον δημοφιλής, αλλά κανείς δεν έχει αποδείξει ότι πράγματι οι προσκρούσεις ήταν οι κυριότερες πηγές των προβιοτικών οργανικών ενώσεων. Πώς όμως θα αποδειχτεί κάτι τέτοιο; Προφανώς μαθαίνοντας την ιστορία της Γης, ιδιαίτερα κατά τα πρώτα 600 εκατομμύρια χρόνια, με τη συνεργασία πολλών τομέων των επιστημών.

Βέβαια, ακόμα και μετά την περίοδο των μεγάλων βομβαρδισμών της Γης, δηλαδή μετά τα 600 πρώτα εκατομμύρια χρόνια, η επιφάνειά της δεχόταν τις «επισκέψεις» αστεροειδών διαφόρων μεγεθών. Πιστεύεται ότι όταν οι αστεροειδείς ήταν αρκετά μεγάλοι μπορούσαν να εξαφανίσουν και έναν σημαντικό αριθμό οργανισμών από τη βιοσφαιρα της Γης. Έτσι, όπως φαίνεται, κάποιες μαζικές εξαφανίσεις οργανισμών μπορεί να οφείλονται σε τέτοιες συγκρούσεις, οι οποίες οριοθετούν πολλές φορές και τις διάφορες περιόδους της ιστορίας της Γης. Οι μαζικές εξαφανίσεις κατά το τέλος της Περμίου περιόδου και κατά το τέλος της Τριαδικής περιόδου, πιθανόν, οφείλονται σε συγκρούσεις μεγάλων αστεροειδών με τη Γη.

Συγκεκριμένα, από ό,τι φαίνεται, πριν από 65 δισεκατομμύρια χρόνια οι δεινόσαυροι εξαφανίστηκαν μετά από μια τέτοια σύγκρουση. Αναφέρεται, επίσης, ότι μια πολύ μεγάλη σύγκρουση έγινε πριν από 251,4 εκατομμύρια χρόνια οπότε εξαφανίστηκε το 90% των οργανισμών του πλανήτη μας που ζούσαν στο νερό και το 70% αυτών που ζούσαν στην ξηρά (τότε εξαφανίστηκαν οι τριλοβίτες)¹⁷. Η απόδειξη γι' αυτή τη σύγκρουση βρέθηκε με ισότοπα ηλίου και αργού που ήταν εγκλωβισμένα σε φουλερένια (C₂₀ με C₂₀₀) και η αναλογία τους μοιάζει περισσότερο με αυτήν των μετεωριτών παρά με εκείνη της Γης¹⁷ (εικόνα 6.3). Στην περίπτωση της καταστροφής αυτής, δεν φαίνεται να αφάνισε τη ζωή η σύγκρουση καθαυτή, αλλά μια σειρά από γεγονότα που πυροδοτήθηκαν από τη σύγκρουση, π.χ. μαινόμενες ηφαιστειακές εκρήξεις, γρήγορη θέρμανση της ατμόσφαιρας και ελάττωση του οξυγόνου των ωκεανών λόγω θέρμανσης (είναι γνωστό ότι όταν αυξάνεται η θερμοκρασία η διαλυτότητα των αερίων στο νερό μειώνεται).



A

B

ΕΙΚΟΝΑ 6.3.

A. Οι δομές των φουλερενίων που είναι σαν τις μπάλες του ποδοσφαίρου επιτρέπουν στα μόρια να παγιδεύουν αέρια στο εσωτερικό τους. Η Becker με τους συνεργάτες της έχουν διαπιστώσει ότι τα αέρια στα φουλερένια από τα όρια Κρητιδικής-Τριτογενούς και Περμίου-Τριασικής είναι παρόμοια με εκείνα που βρίσκονται σε εξωγήινα φουλερένια¹⁸. Στα όρια αυτά εξαφανίστηκαν αντίστοιχα οι δεινόσαυροι και οι τριλοβίτες [με άδεια του Ian Worpole και του American Scientific].

B. Απολίθωμα τριλοβίτου¹⁹.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Cronin, J. R., Pizzarello, S. and Cruikshank, D. P. (1988) «Organic matter in carbonaceous chondrites, planetary satellites, asteroids and comets». In *Meteorites and the Early Solar System* (eds. J.F. Kerridge and M.S. Matthews), pp. 819-857. University of Arizona Press, Tucson.
2. Oró, J., Holzer, G., Lazcano-Araujo, A. (1980) «The contribution of cometary volatiles to the primitive Earth». *Life Sci Space Res* 18:67-82.
3. Greenberg, J. M., Zhao, N., Hage, J. (1989) «Chemical evolution of interstellar dust, comets and the origins of life». *Ann. Phys. (Paris)* 14:103-31.
4. Chyba, C. and Sagan, C. (1992) «Endogenous production, exogenous delivery and impact-shock synthesis of organic molecules: an inventory for the origins of life». *Nature* 355:125-132.
5. Blank, J. G., Miller, G. H., Ahrens, M. J., Winans, R. E. (2001) «Experimental shock chemistry of aqueous amino acid solutions and the cometary delivery of prebiotic compounds». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 31:15-51.
6. <http://news.bbc.co.uk/1/hi/sci/tech/1262216.stm>
7. Lyons, J. R., Vasavada, A. R. (1999) «Flash heating on the early Earth». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 29:123-38.
8. Burchell, M. J., Shrine, N. R., Mann, J., Bunch, A. W., Brandao, P., Zarnecki, J. C., Galloway, J. A. (2001) «Laboratory investigations of the survivability of bacteria in hypervelocity impacts». *Adv. Space Res.* 28:707-712.
9. Mumma, M. J., Dello Russo, N., DiSanti, M. A., Magee-Sauer, K., Novak, R. E., Brittain, S., Rettig, T., McLean, I. S., Reuter, D. C. and Xu, Li-H. (2001) «Organic composition of C/1999 S4 (LINEAR): A comet formed near Jupiter?» *Science* 292:1334-1339.
10. http://science.nasa.gov/headlines/y2001/ast18may_1.htm
11. Newsom, H. E., Jones, J. H. (1990) *Origin of the Earth*. Oxford Univ. Press, Oxford.
12. Kasting, J. F. (1993) «Early evolution of the atmosphere and ocean». In: Greenberg, J. M., Mendoza-Gomez, C. X., Pirronello, V. (Eds.), *The Chemistry of Life's Origins*. Kluwer Acad. Publ., pp. 149-176.

13. Taylor, G. J. (1994) «The scientific legacy of Apollo». *Sci. Am.* 271:40-47.
14. McClendon, J. H. (1999) «The origin of life Earth». *Science Reviews* 47:71-93.
15. Whittet, D. C. (1997) «Is extraterrestrial organic matter relevant to the origin of life on Earth?» *Orig. Life Evol. Biosphere*, 27:249-62.
16. Maurette, M. (1998) «Carbonaceous micrometeorites and the origin of life» *Orig. Life Evol. Biosphere*, 28:385-412.
17. Becker, L., Poreda, R. J., Hunt, A. G., Bunch, T. E. and Rampino, M. (2001) «Impact event at the Permian-Triassic boundary: Evidence from extraterrestrial noble gases in fullerenes». *Science* 291:1530-1533.
18. <http://www.psr.d.hawaii.edu/Feb01/permianImpact.html>
19. <http://www.burgess-shale.bc.ca/gallery/gallery.htm>

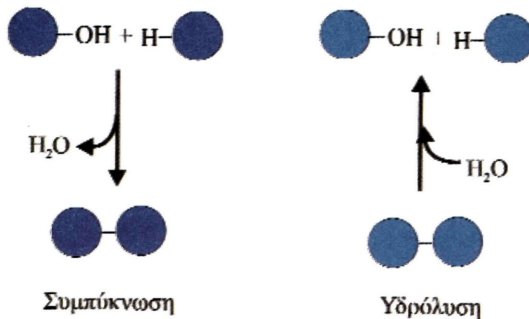
Η εικόνα στην αρχή του κεφαλαίου είναι από την ιστοσελίδα:
<http://news.bbc.co.uk/1/hi/sci/tech/1262216.stm>

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 7ο

Ο πολυμερισμός των βιομορίων

Όπως έδειξαν τα πειράματα τύπου Miller-Urey, κάτω από αναγωγικές συνθήκες μπορούν να δημιουργηθούν διάφορα μόρια που αποτελούν τα δομικά συστατικά της έμβιας ύλης. Αυτά ενδέχεται είτε να δημιουργήθηκαν στη Γη, είτε να ήρθαν από το διάστημα, πάντως πιστεύεται ότι υπήρχαν στην προβιοτική Γη. Τα μόρια αυτά ονομάζονται βιομονομερή και, κατά τους επιστήμονες, έφτιαξαν τα βιοπολυμερή. Με ποιον, όμως, ακριβώς τρόπο έγιναν τα βιοπολυμερή; Μια από τις παλιότερες αντιρρήσεις για τη θεωρία της «προβιοτικής σούπας» ήταν ότι δεν ευνοείται θερμοδυναμικά και κινητικά η πολυσυμπύκνωση σε υδατικό διάλυμα. Οι πιθανές εκδοχές για το ζήτημα του πολυμερισμού παρατίθενται παρακάτω.

Οι μεγάλες ομάδες των βιολογικών πολυμερών σχηματίζονται από τα μονομερή τους με αποβολή μορίων νερού (συμπύκνωση). Είναι γνωστό ότι το νερό ανταγωνίζεται σε μεγάλο ή μικρό βαθμό



τέτοιου είδους πολυμερισμό προσβάλλοντας τα ενεργά πολυμερή (υδρόλυση). Έτσι, είναι εξαιρετικά δύσκολο να μετατραπεί ένα αξιοσημείωτο κλάσμα μονομερών σε πολυμερή που να είναι δεκαμερή ή μεγαλύτερα.

Οι περισσότερες θεωρίες για την προέλευση της βιολογικής οργάνωσης θεωρούν ότι τα βιοπολυμερή σχηματίστηκαν αβιοτικά στην

πρωταρχική Γη και κάποια από αυτά εξελίχθηκαν σε γενετικό σύστημα. Υφίσταται η γενική παραδοχή ότι πολυμερή των 30-100 μονομερών ήταν απαραίτητα για να δημιουργηθεί ένα αυτο-αντιγραφόμενο σύστημα¹. Δεν έχει αναφερθεί σύνθεση πεπτιδίων ή ολιγονουκλεοτιδίων σε ομογενές υδατικό διάλυμα που να δίνει προϊόντα αυτής της τάξης μεγέθους, και κατά τη γνώμη πολλών ερευνητών είναι δύσκολο, εάν όχι αδύνατο, να συντεθούν μεγάλα πολυμερή αμινοξέων, νουκλεοτιδίων κ.ά. σε ομογενές υδατικό διάλυμα. Είναι σαφές ότι το εμπόδιο αυτό πρέπει να υπερπηδηθεί πριν προταθούν ρεαλιστικά μοντέλα για την αρχική εξέλιξη των βιομορίων. Γι' αυτό υποτέθηκε πως τα μεγάλα πολυμερή συντίθονταν στην επιφάνεια ορυκτών με μια προβιοτική διαδικασία ανάλογη με τη σύνθεση στερεάς φάσης. Η θεωρία της «προβιοτικής σούπας» γίνεται έτσι θεωρία της «προβιοτικής κρέπας» ή «προβιοτικής πίτσας» όπως σχολίασε χαριτολογώντας κάποιος ερευνητής που ασχολείται με τον τομέα αυτόν².

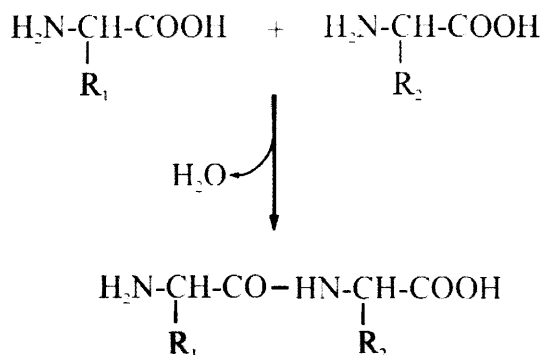
Ο Bernal ήταν ο πρώτος που πρότεινε ότι μόρια που απορροφήθηκαν από ορυκτά, ιδιαίτερα σε πηλό, ήταν απαραίτητα για την προέλευση της ζωής³. Πολλοί συγγραφείς έχουν αναλύσει αυτή τη σπουδαία ιδέα προτείνοντας ότι ο πηλός έδρασε ως καταλύτης σε αντιδράσεις πολυμερισμού. Πρόσφατα, ο Ferris και οι συνεργάτες του έδειξαν ότι ο μοντμοριλονίτης, ένα είδος πηλού, καταλύει τον σχηματισμό ολιγονουκλεοτιδίων από ενεργοποιημένα μονονουκλεοτιδία^{4,5}. Παρόλ' αυτά, τα προϊόντα δεν είναι περισσότερα από 10 μονομερή.

Γίνονται προσπάθειες, τόσο σε θεωρητικό επίπεδο (ο Orgel⁶ προτείνει τον «πολυμερισμό στους βράχους») όσο και σε πειραματικό επίπεδο, για την εύρεση του κατάλληλου ορυκτού που να δρα ως καταλύτης και να συμπυκνώνει τα μονομερή σε πολυμερή όπως τα γνωρίζουμε σήμερα. Ταυτόχρονα, εκφράζονται και άλλες εναλλακτικές απόψεις, όπως η συμβολή των αλάτων στη συμπύκνωση των αμινοξέων για την παρασκευή των πρωτεϊνών, καθώς και εντελώς διαφορετικές προσεγγίσεις, όπως ότι πρώτα ξεκίνησαν οι μεταβολικές αντιδράσεις και κατόπιν σχηματίστηκαν τα βιομονομερή^{7,8}.

Προβιοτική σύνθεση των πολυπεπτιδίων

Είναι πολύ δύσκολο να καταλάβουμε την *de novo* σύνθεση των ολιγοπεπτιδίων σε υδατικό διάλυμα. Θεωρείται γενικά ότι πριν τον RNA

κόσμο (βλ. κεφάλαιο 10) υπήρξε ένας άλλος «κόσμος» όπου τα ολιγοπεπτίδια πιθανόν να έπαιξαν σημαντικό ρόλο. Τα ολιγοπεπτίδια πιστεύεται ότι ήταν από τα πρώτα πολυμερή που σχηματίστηκαν.



Το γενικό πρόβλημα του σχηματισμού των πεπτιδίων από αμινοξέα σε υδατικό περιβάλλον είναι η θερμοδυναμικά και κινητικά δυσμενής διαδικασία απομάκρυνσης του νερού (αντίδραση συμπύκνωσης). Για να σχηματιστεί ένα διπεπτίδιο από δύο αμινοξέα χρειάζονται 20-33kJ/mol, ανάλογα με το είδος των αμινοξέων. Υπάρχουν, όμως, αρκετές αναφορές για προβιοτική σύνθεση μικρών πεπτιδίων σε υδατικό διάλυμα⁹⁻¹³.

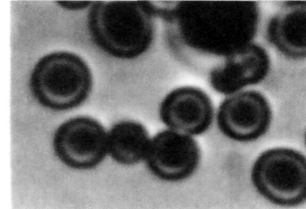
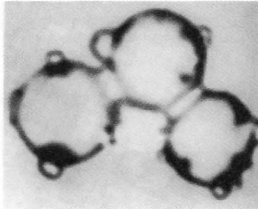
Γενικά, οι λεγόμενες «αντιδράσεις συμπύκνωσης» των αμινοξέων που έχουν προταθεί μπορούν να χωριστούν σε τρεις κατηγορίες¹⁴ ανάλογα με τον τρόπο που γίνονται με:

- ♦ Διαδικασίες θέρμανσης
- ♦ Κατάλυση από ορυκτά (ετερογενή συστήματα)
- ♦ Αντιδράσεις επαγόμενες από παράγοντες συμπύκνωσης

1) Διαδικασίες θέρμανσης

Ο πιο προφανής τρόπος για να αποφύγουμε το πρόβλημα της απομάκρυνσης του νερού σε υδατικό διάλυμα, είναι να αφήσουμε το διάλυμα να εξατμιστεί (εύκολα γίνεται από μόνο του σε μια θερμή επιφάνεια, όπως πιθανόν ήταν η πρωταρχική Γη, σε λίμνες, λιμνοθάλασσες και παράκτιες περιοχές) και να αναμένουμε περαιτέρω θέρμανση, σε στερεά κατάσταση, που να οδηγεί σε τήξη του υπολείμματος. Πειράματα που έγιναν από τον Fox¹⁵ και τους συνεργάτες του έδειξαν ότι

τέτοιου είδους θέρμανση αμινοξέων οδηγούσε σε ένα είδος πολυμερών, τα οποία στον αρχικό του ενθουσιασμό ονόμασε πρωτενοειδή, με την προϋπόθεση ότι υπήρχε περίσσεια όξινων ή βασικών αμινοξέων. Η θερμοκρασία γι' αυτή τη διαδικασία, ώστε να επιτρέπεται η τήξη χωρίς αποσύνθεση, πρέπει να είναι 130-160°C. Αν γίνει παρουσία συγκεντρωμένου φωσφορικού οξέως, η θερμοκρασία μπορεί να μειωθεί αξιοσημείωτα. Πιστεύεται, όμως, ότι δεν είναι πιθανόν να βρισκόνταν τέτοιες ποσότητες φωσφορικού οξέος στην προβιοτική Γη. Αυτά τα πρωτενοειδή στο μικροσκόπιο έμοιαζαν με πρωταρχικά κύτταρα και ο Fox τα ονόμαζε πρωτο-ζωντανά (εικόνα 7.1). Προτάθηκε ότι περιοχές κοντά σε ηφαίστεια θα μπορούσαν να έχουν υψηλή θερμοκρασία ώστε να σχηματίσουν πρωτεΐνες στην πρωταρχική Γη. Μπορούμε να φανταστούμε βροχή από διαλυτά οργανικά μονομερή να πέφτουν στη ζεστή λάβα ή σε άλλους θερμούς βράχους στην πρωταρχική Γη και να γίνονται πρωτενοειδή, καθώς και άλλα πολυμερή που να τα ξεπλένει και να τα παρασύρει η βροχή.



ΕΙΚΟΝΑ 7.1.

Πρωτενοειδή που έμοιαζαν στο μικροσκόπιο με ζωντανά κύτταρα.

Για αρκετούς λόγους δεν υποστηρίζεται σήμερα η θεωρία αυτή. Καταρχήν, οι διαδικασίες που παράγουν αμινοξέα από απλά συστατικά της πρωταρχικής ατμόσφαιρας ποτέ δεν οδηγούν σε περίσσεια όξινων ή βασικών αμινοξέων όπως απαιτούν τα παραπάνω πειράματα για την παρασκευή πρωτενοειδών. Δεύτερον, το μίγμα των αμινοξέων αυτών των πειραμάτων ήταν χημικώς καθαρό, πράγμα που δεν συνέβαινε στην προβιοτική σούπα. Τρίτον, τα πρωτενοειδή ήταν πολυμερή που περιείχαν μια πολύ μικρή ποσότητα πεπτιδικών δεσμών¹⁴.

2) Κατάλυση από ορυκτά

Μια δεύτερη πρόταση για το πώς το νερό θα μπορούσε να απομακρυνθεί κατά την αντίδραση σχηματισμού του πεπτιδικού δεσμού, όπως ήδη περιγράφηκε στα γενικά περί πολυμερισμού, είναι με τη βοήθεια της κατάλυσης διαφόρων ορυκτών (έχουν χρησιμοποιηθεί υδροξυαπατίτης, πυρίτης και ιλλίτης) με προεξέχοντα τα ορυκτά τύπου πηλού^{3,16-18}. Η πιθανότητα τέτοιες αντιδράσεις να συνέβησαν είναι πάρα πολύ μεγάλη. Πολλά πειράματα έχουν γίνει και έχουν δείξει τη δυνατότητα σχηματισμού πεπτιδίων κάτω από τέτοιες συνθήκες¹⁹⁻²² και μάλιστα πεπτιδίων που να αποτελούνται από άνω των 10 αμινοξέων. Υπάρχει και η άποψη ότι η κατάλυση σχηματισμού των πρώτων πεπτιδίων με πηλό, δεν έπαιξε σπουδαίο ρόλο, συγκρινόμενη με τις άλλες αντιδράσεις που θα συζητήσουμε παρακάτω, αλλά συνέβαλε στην επιμήκυνση της αλυσίδας και στη σταθεροποίησή της έναντι της υδρόλυσης¹⁴.

3) Αντιδράσεις επαγόμενες από παράγοντες συμπύκνωσης

Μια εναλλακτική πρόταση στις αντιδράσεις συμπύκνωσης, τις κατευθυνόμενες από θερμότητα, είναι η δυνατότητα του να ήταν παρόντες παράγοντες συμπύκνωσης στο προβιοτικό περιβάλλον^{14,23}. Πολλές ενώσεις έχουν προταθεί, με τυπικά παραδείγματα το ιμιδαζόλιο, το τριαζόλιο και το δικουαναμίδιο. Οι ενώσεις όμως αυτές είναι απίθανο να βρίσκονταν σε τέτοια ποσότητα που απαιτούνταν στην προβιοτική Γη. Έχουν προταθεί ως παράγοντες συμπύκνωσης και τα φωσφορικά που είναι πλούσια σε ενέργεια^{24,25}. Εντούτοις, η διαθεσιμότητά τους κάτω από συνθήκες υδρόλυσης με την παρουσία ιόντων μετάλλων, επιδέχεται αμφισβητήσεις και αμέσως μειώνει τη σημασία μιας τέτοιας υπόθεσης. Οι παράγοντες συμπύκνωσης δεν χρησιμοποιούνται μόνο για πολυμερισμό των αμινοξέων. Σε μια σειρά πειραμάτων, ολόκληρη κλίμακα των λιπιδίων συντέθηκε με τη βοήθεια των παραγόντων συμπύκνωσης, ακόμα και μόρια αρκετά σύνθετα όπως η φωσφατιδυλοχολίνη^{26,27,28}.

Αν και είναι λογικό το ότι ποικίλοι παράγοντες συμπύκνωσης ήταν διαθέσιμοι στην προβιοτική Γη, τέτοιοι παράγοντες χάνουν τη σπουδαιότητά τους όταν δεν είναι συγκεκριμένοι και η διαθεσιμότητά τους είναι αρκετά αμφίβολη. Ενδιαφέρουσες είναι οι μελέτες που δείχνουν

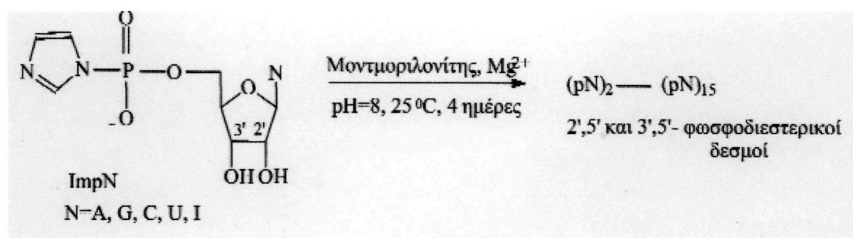
τη σημασία των ανόργανων αλάτων, όπως του NaCl και δισθενών κατιόντων του Cu^{2+} , ως παραγόντων στις αντιδράσεις συμπύκνωσης των αμινοξέων¹⁴. Ο τρόπος αυτός είναι ίσως ο απλούστερος τρόπος στο να πάρουμε πεπτίδια σε υδατικό περιβάλλον. Κατά την υπόθεση αυτή, οι παραπάνω παράγοντες έπαιξαν ρόλο στον σχηματισμό των πρώτων ολιγοπεπτιδίων και ο πηλός στην επιμήκυνση και τη σταθερότητά τους.

Να σημειωθεί ότι πειράματα σύνθεσης ολιγοπεπτιδίων σε υδρόθερμο περιβάλλον, έχουν αποδείξει ότι είναι εφικτός ο σχηματισμός ολιγοπεπτιδίων^{29,30}.

Προβιοτική σύνθεση των πολυριβονουκλεοτιδίων

Παρόλο που έχει γίνει πρόοδος στην κατανόηση της προβιοτικής σύνθεσης των RNA μονομερών, είναι γενικά αποδεκτό ότι πρέπει να γίνουν πολλά για να τεκμηριωθεί η άποψη ότι αυτά τα μονομερή σχηματίστηκαν σε επαρκείς ποσότητες στην προβιοτική Γη και οδήγησαν στον σχηματισμό των RNA ολιγομερών. Η έρευνα που έχει γίνει σχετικά με τον σχηματισμό των πολυριβονουκλεοτιδίων περιγράφηκε από τον Ferris³¹, τον Zubay και τους συνεργάτες τους³²⁻³⁴.

Η προβιοτική σύνθεση του RNA μέχρι τώρα έδειξε ότι ο πολυμερισμός των μονομερών μπορεί να γίνει σε επιφάνειες ορυκτών. Δεν υπάρχει απόδειξη σχηματισμού μεγάλων βιοπολυμερών από μόνα τους σε υδατικό διάλυμα απουσία ενζύμων³¹. Τα ορυκτά θα μπορούσαν να χρησιμεύσουν αφενός ως καταλύτες με εκλεκτική απορρόφηση των οργανικών μορίων από ένα μίγμα άλλων ενώσεων και αφετέρου καταλύοντας τη συμπύκνωση των μονομερών σε ολιγομερή. Με αυτόν τον τρόπο επιτεύχθηκε⁴ η σύνθεση των 6-14 ολιγονουκλεοτιδίων, μέσω κατάλυσης από μοντμοριλονίτη ενεργών 5' μονονουκλεοτιδίων σε υδατικό διάλυμα pH 8, στους 25°C.



Η αντίδραση γίνεται με 5' ενεργοποιημένα φωσφορο-ιμιδαζολιδο-αδενοσίνη, -γουανοσίνη, -ουριδίνη, -κυτιδίνη και -ινοσίνη^{5,35-38}. Τα RNA ενώνονται με 2', 5'- και 3', 5'-φωσφορестεριστικούς δεσμούς, πυροφωσφορестεριστικούς δεσμούς που περιέχουν κυκλικά και γραμμικά ολιγονουκλεοτίδια.

Πέρα από την κατάλυση του σχηματισμού του φωσφοδιεστερικού δεσμού ο μοντμοριλονίτης έχει επίδραση και στο μέρος όπου σχηματίζεται ο φωσφοδιεστερικός δεσμός. Τα νουκλεοτίδια των πουρινών αδενίνης και υποξανθίνης έδωσαν κυρίως 3', 5'-φωσφοδιεστερικούς δεσμούς (67 και 90%, αντίστοιχα) ενώ τα νουκλεοτίδια των πυριμιδινών ουρακίλης και κυτοσίνης ενώθηκαν κυρίως με δεσμούς 2', 5' (50-75%). Τα διμερή και τριμερή που σχηματίστηκαν από την αντίδραση των ImpN απουσία μοντμοριλονίτη περιείχαν περίπου 90% 2', 5'-δεσμούς.

Όσον αφορά τη θέση στην οποία σχηματίζεται ο φωσφοδιεστερικός δεσμός, αυτή ποικίλει ανάλογα με τις ομάδες των ενεργοποιητών. Η χρήση για παράδειγμα των 1-μεθυλοαδενίνης ή της 4-διμεθυλοαμινο-πυριμιδίνης ως ενεργοποιητών έχει ως αποτέλεσμα τον σχηματισμό ολιγομερών όπου κυριαρχεί (90%) ο 3', 5'-φωσφοδιεστερικός δεσμός⁵.

Ένα χαρακτηριστικό του προτεινόμενου RNA κόσμου (βλ. κεφάλαια 9 και 10) έχει να κάνει με την ικανότητα του RNA να καταλύει τις αντιδράσεις άλλων οργανικών ενώσεων. Είναι απίθανο τα ολιγομερή, που αποτελούνται από 10-15 μονομερή και που σχηματίστηκαν με κατάλυση από επιφάνειες ορυκτών, να έχουν τριτοταγή δομή τέτοια ώστε να συνδέονται και να καταλύουν τις αντιδράσεις άλλων RNA. Φτιάχτηκαν ολιγο(A) μεγέθους 50 μονομερών περίπου, που ονομάζονται «τροφοδότες αντιδράσεων», όπου ένα ενεργοποιημένο ολιγο(A) προστέθηκε σε ένα δεκαμερές πρωταρχικό τμήμα (primer) ενωμένο σε μοντμοριλονίτη⁴⁰. Μετά από 14 μέρες τροφοδοσίας με ολιγομερή, ανιχνεύτηκαν στα προϊόντα ολιγομερή αποτελούμενα από 30-50 μονομερή. Αυτού του μεγέθους τα ολιγομερή θεωρούνται ότι έχουν την ικανότητα να καταλύουν αντιδράσεις^{1,41}. Τα πειράματα αυτά δείχνουν ότι στην αρχέγονη Γη ήταν δυνατόν να σχηματιστούν μεγάλα ολιγομερή από ενεργοποιημένα μονομερή αντιδρώντας με μικρά ολιγομερή, συνδεδεμένα στην επιφάνεια των ορυκτών που

δρουν ως καταλύτες. Βέβαια, τα πειράματα πρέπει να γίνουν όχι με ολιγομερή, αλλά με πολυνουκλεοτίδια, όπως είναι η άμεση προτεραιότητα της ερευνητικής ομάδας του Ferris⁴².

Όπως αναφέρθηκε πρόσφατα, ελέγχονται εργαστηριακά οι αντιδράσεις που είναι δυνατόν να συμβούν σε υδρόθερμα περιβάλλοντα. Αναφέρθηκε ότι σε προσομοιωμένο υδρόθερμο περιβάλλον σχηματίστηκαν διμερή και τριμερή της μονοφωσφορικής αδενοσίνης από AMP. Οι αντιδράσεις αυτές έγιναν σε υδατικό διάλυμα όπου τα αντιδραστήρια μετακινούνταν συνεχώς από ζεστές σε κρύες περιοχές. Ο σχηματισμός των ολιγομερών ήταν πιο αποτελεσματικός όταν διαλύματα των θερμών περιοχών από τους 110°C εξήλθαν απότομα σε κρύα περιβάλλοντα και παρέμειναν στους 0°C. Θα μπορούσαν έτσι τα υδρόθερμα περιβάλλοντα να δώσουν ολιγονουκλεοτίδια χωρίς την παρουσία παραγόντων ενεργοποίησης, καθώς την απαιτούμενη ενέργεια για ενεργοποίηση των μονομερών την παίρνουν από τη θερμική ενέργεια του περιβάλλοντος⁴³.

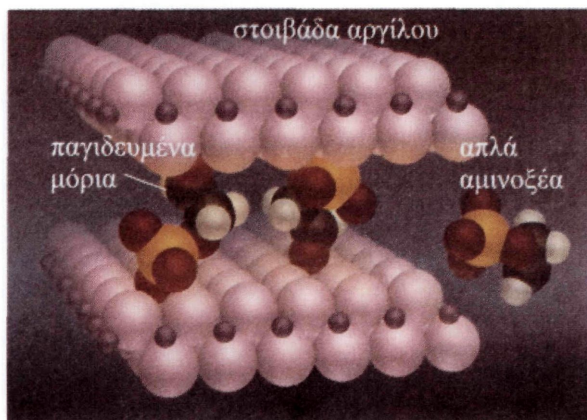
Ποια ορυκτά βοηθούν στον σχηματισμό βιοπολυμερών

Από τη στιγμή που διαπιστώθηκε ότι είναι δυνατόν να έπαιξαν σημαντικό ρόλο οι επιφάνειες κάποιων ορυκτών στον σχηματισμό βιοπολυμερών, προέκυψε το ερώτημα για το είδος των ορυκτών καθώς και των διεπιφανειακών αντιδράσεων που συνέβησαν. Έτσι εξετάστηκαν κάποιοι ζεόλιθοι (ορυκτά παρόμοια με τους πηλούς, τα οποία χρησιμοποιούνται ως γημοί), θεωρώντας ότι υπήρχαν στη Γη και ότι έπαιξαν σημαντικό ρόλο κατά τη διήθηση των υδατικών διαλυμάτων και τη συγκράτηση από αυτούς των οργανικών ενώσεων (ή τουλάχιστον κάποιων από αυτών)⁴⁴. Οι ζεόλιθοι θα μπορούσαν να προσφέρουν καταλυτική δράση αφού δεσμεύουν οργανικές ενώσεις. Με αυτόν τον τρόπο τις προστάτευαν και από φωτοχημικές διασπάσεις.

Γενικά, η προσρόφηση των οργανικών μορίων σε ανόργανα στερεά έχει από καιρό θεωρηθεί μια προβιοτική διαδικασία³. Οι πουρίνες και οι πυριμιδίνες που βρίσκονται σε ένα υδατικό περιβάλλον προσροφούνται αυθόρμητα από ανόργανα στερεά, αυτό έχει παρατηρηθεί στις επιφάνειες γραφίτη⁴⁵⁻⁴⁹, MoS₂⁴⁶⁻⁵⁰, κρυσταλλικού χρυσού⁵¹ και πηλών^{52,53}. Έχουν μελετηθεί, σε ορισμένες περιπτώσεις, με ηλεκτρονι-

κή μικροσκοπία και έχουν καθοριστεί οι δυνάμεις που δρουν με την επιφάνεια και το υπόστρωμα. Είναι δυνάμεις van der Waals και δεσμοί υδρογόνου. Επίσης γίνονται μελέτες για τη διαφορετική προσρόφηση των πουρινών και πυριμιδινών, σε διάφορα ορυκτά, όπως στον γρανίτη⁵⁴. Έχουν ερευνηθεί, μέχρι σήμερα, διάφορα ορυκτά και το πιο αποτελεσματικό μέχρι στιγμής είναι ο μοντμοριλονίτης.

Στην εικόνα 7.2 απεικονίζεται το πώς κάποια ορυκτά, όπως ο άργιλος, μπορούν να παγιδεύσουν μόρια, τα οποία στη συνέχεια αντιδρούν μεταξύ τους προς σχηματισμό περισσότερο πολύπλοκων μορίων.



ΕΙΚΟΝΑ 7.2.

Ορυκτά μπορούν να συνεισφέρουν στον σχηματισμό πιο πολύπλοκων μορίων.

Κάποιες ή και όλες αυτές οι διαδικασίες πιθανόν να συμμετείχαν στη δημιουργία βιοπολυμερών (πρωτεΐνες, νουκλεϊνικά οξέα) στην πρωταρχική Γη. Πώς όμως προήλθε το σύστημα που αυτοαντιγράφεται και αυτορυθμίζεται; Το πρώτο γενετικό σύστημα αντιγραφής είναι σήμερα ένα από τα πιο επίμαχα θέματα της προέλευσης της ζωής. Ποιο ήταν το πρώτο μόριο που αυτοαντιγράφηκε; Ήταν το σημερινό DNA, το RNA, κάποιο πολυπεπτίδιο ή κάποιο άλλο μόριο; Πριν ασχοληθούμε με το θέμα αυτό (βλ. κεφάλαιο 9) θα προσπαθήσουμε να ορίσουμε το τι είναι στοιχειώδης ζωή, δηλαδή τις ελάχιστες απαιτήσεις που πρέπει να έχει ένα σύστημα για να το θεωρήσουμε «ζωντανό» (βλ. κεφάλαιο 8). Αποτελεί, για παράδειγμα, ένας αριθμός μορίων RNA που αντιγράφονται και εξελίσσονται ένα στοιχειώδες ζωντανό σύστημα;

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Szostak, J. W. and Ellington, A. D. (1993) «*In vivo* selection of functional RNA sequences», in R. F. Gesteland and J. F. Atkins (eds.), *The RNA World*, Cold Spring Harbor, NY, Cold Spring Harbor Laboratory Press, pp. 511-533.
2. Kiedrowski, Günter von (1996) «Primordial soup or crêpes?» *Nature* 381:59-61.
3. Bernal, J. D. (1951) *The Physical Basics of Life*, London: Routledge & Kegan Paul.
4. Ferris, J. P. (1993) «Catalysis and prebiotic RNA synthesis». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 23:307-315.
5. Ferris, J. P. and Ertem, G. (1993) «Montmorillonite catalysis of RNA oligomer formation in aqueous solution. A model for the prebiotic formation of RNA». *J. Am. Chem. Soc.* 115:12270-12275.
6. Leslie, E. and Orgel, L. E. (1998) «Polymerization on the Rocks: Theoretical introduction». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 28:227-234.
7. Wächtershäuser, G. (1988) «Before enzymes and templates: theory of surface metabolism» *Microbiol. Rev.* 52:452-484.
8. Morowitz, H. J. (1992) *The Origins of Cellular Life: Metabolism Recapitulates Biogenesis*. New Haven: Yale University Press.
9. Chang, S., Flores, J. and Ponnampertuma, C. (1969) «Peptide formation mediated by hydrogen cyanide tetramer: a possible prebiotic process». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 64:1011-1015.
10. Chung, N. M., Lohrmann, R. and Orgel, L. E. (1971) «Template catalysis of acetyl transfer reactions». *Biochim Biophys Acta.* 228:536-543.
11. Ehler, K. W. and Orgel, L. E. (1976) «N,N.-carbonyldiimidazole-induced peptide formation in aqueous solution». *Biochim Biophys Acta.* 434:233-243.
12. Weber, A. L. and Orgel, L. E. (1979) «The formation of peptides from glycine thioesters». *J. Mol. Evol.* 13:193-202.
13. Hawker, J. R. Jr. and Oró, J. (1981) «Cyanamide mediated syntheses of peptides containing histidine and hydrophobic amino acids». *J. Mol. Evol.* 17:285-294.

14. Rode, B. M. (1999) «Peptides and the in of life». *Peptides*. 20:773-786.
15. Fox, S. W. and Harada, K. (1960) «The thermal copolymerization of amino acids common to protein». *J. Am. Chem. Soc.* 82:3745-3751.
16. Cairn-Smith, A. G. (1971) *The Life Puzzle*. Toronto: University of Toronto Press.
17. Lahav, N. and White, D. H. (1980) «A possible role of fluctuating clay-water systems in the production of ordered prebiotic oligomers». *J. Mol. Evol.* 16:11-17.
18. Theng, B. K. G. (1974) «Organic reactions catalyzed by clay mineral». In: *The Chemistry of Clay-organic Reactions*. Bristol: Hilger, pp. 261-91.
19. Katchalsky, A. (1973) «Prebiotic synthesis of biopolymers on inorganic templates». *Naturwiss.* 60:215-220.
20. Paecht-Horowitz, M. and Eirich, F. R. (1988) «The polymerization of amino acid adenylates on sodium-montmorillonite with preadsorbed peptides». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 18:359-387.
21. Hill, Jr A. R., Böhler, C. and Orgel, L. E. (1998) «Polymerization on the rocks: Negatively-charged α -amino acids». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 28:235-243.
22. Liu, R. and Orgel, L. E. (1998) «Polymerization on the rocks: α -amino acids and arginine». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 28:245-257.
23. Hulsof, J. and Ponnampereuma, C. (1976) «Prebiotic condensing agents in an aqueous medium: a review of condensing agents». *Origins Life*, 7:197-224.
24. Rabinowitz, J., Flores, J., Kresbach, R. and Rogers, G. (1969) «Peptide formation in the presence of linear or cyclic polyphosphates». *Nature* 224:795- 796.
25. Yamanaka, J., Inomata K., Yamagata, Y. (1988) «Condensation of oligoglycines with trimeta- and tetrametaphosphate in aqueous solutions». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 18:165-178.
26. Eichberg, J., Sherwood, E. D., Epps, E. and Oró, J. (1977) «Cyanamide mediated syntheses under plausible primitive Earth conditions. IV. The synthesis of acylglycerols». *J. Mol. Evol.* 10:221-230.
27. Epps, D. E., Sherwood, E., Eichberg, J. and Oró, J. (1978) «Cyanamide mediated syntheses under plausible primitive Earth conditions. V. Synthesis of phosphatidic acids». *J. Mol. Evol.* 11:279-292.
28. Rao, M., Eichberg, J. and Oró, J. (1982) «Synthesis of phosphatidylcholine under possible primitive Earth conditions». *J. Mol. Evol.* 18:196-202.

29. Imai, E., Honda, H., Hatori, K., Matsuno, K. (1999) «Autocatalytic synthesis of oligoglycine in a simulated submarine hydrothermal system». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 29:249-259.
30. Imai, E., Honda H., Hatori K., Brack, A. and Matsuno, K. (1999) «Elongation of oligopeptides in a simulated submarine hydrothermal system». *Science*, 283:831-833.
31. Ferris, J. P. (1987) «Prebiotic synthesis-problems and challenges». *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 52:29-35.
32. Zubay, G. (1994) «A feasible prebiotic pathway to the purines». *Chemtracts-Biochem. Mol. Biol.* 5:179-189.
33. Zubay, G. (1998) «Studies on the lead-catalyzed synthesis of aldopentoses». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 28:13-26.
34. Reimann, R. and Zubay, G. (1999) «Nucleoside phosphorylation: A feasible step in the prebiotic pathway to RNA». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 29:229-247.
35. Ding, P. Z., Kawamura, K. and Ferris, J. P. (1996) «Oligomerization of uridine phosphorimidazolides on montmorillonite: A model for the prebiotic synthesis of RNA on minerals». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 26:151-171.
36. Ertem, G. and Ferris, J. P. (1997) «Template-directed synthesis using heterogeneous templates produced by montmorillonite catalysis. A possible bridge between the prebiotic and RNA worlds». *J. Am. Chem. Soc.* 119:7197- 7201.
37. Prabahar, K. J. and Ferris, J. P. (1997) «Adenine derivatives as phosphate-activating groups for the regioselective formation of 3',5'-linked oligoadenylates on montmorillonite: Possible phosphate-activating groups for the prebiotic synthesis of RNA». *J. Am. Chem. Soc.* 119:4330-4337.
38. Kawamura, K. and Ferris, J.P. (1999) «Clay catalysis of oligonucleoside formation: Kinetics of the reaction of the 5' -phosphorimidazolides of nucleotides with the non-basic heterocycles uracil and hypoxanthine». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 29:563-591.
39. Gilbert, W. (1986) «The RNA world». *Nature* 319:618-620.
40. Ferris, J. P., Hill, A. R., Liu, Jr. R. and Orgel, L. E. (1996) «Synthesis of long prebiotic oligomers on mineral surfaces». *Nature* 381:59-61.
41. Joyce, G. F. and Orgel, L. E. (1993) «Prospects for understanding the origin of the RNA World». In *The RNA World* (eds. R.F. Gesteland and J.F. Atkins JF). Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, New York, pp. 1-25.
42. <http://www.mbl.edu/CASLS/FERRIS.ABS.html>
43. Ogasawara, H., Yoshida, A., Imai, E., Honda, H., Hatori, K. and Matsuno, K. (2000) «Synthesizing oligomers from monomeric

- nucleotides in simulated hydrothermal environments». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 30:519-526.
44. Smith, J. V. (1998) «Biochemical evolution. I. Polymerization on internal, organophilic silica surfaces of dealuminated zeolites and feldspars». *PNA* 95:3370-3375.
 45. Srinivasan, R., Murphy, J. C., Fainchtein, R. and Pattibiraman, N. (1991) «Electrochemical STM of condensed guanine on graphite». *J. Electroanal. Chem.* 312:293-300.
 46. Heckl, W. M., Smith, D. P.E., Binnig, G., Klagges, H., Hänsch, T. W. and Maddocks, J. (1991) «Two-dimensional ordering of the DNA base guanine observed by scanning tunneling microscopy». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88:8003-8005.
 47. Sowerby, S. J., Heckl, W. M. and Petersen, G. B. (1996) «Chiral symmetry breaking during molecular self-assembly of achiral purine molecules at the solid-liquid interface». *J. Mol. Evol.* 43:419-424.
 48. Sowerby, S. J. and Petersen, G. B. (1997) «Scanning tunneling microscopy of uracil monolayers self-assembled at the solid/liquid interface». *J. Electroanal. Chem.* 433:85-90.
 49. Sowerby, S. J. and Petersen, G. B. (1999) «Scanning tunnelling microscopy and molecular modelling of xanthine monolayers self-assembled at the solid-liquid interface: Relevance to the origin of life». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 29:597-614.
 50. Sowerby, S. J., Stockwell, P. A., Heckl, W. M. and Petersen, G. B. (2000) «Self-programmable, self-assembling two-dimensional genetic matter». *Origins Life Evol. Biosphere*, 30:81-99.
 51. Tao, N. J., DeRose, J. A. and Lindsay, S. M. (1993) «Self-assembly of molecular superstructures studied by in situ scanning tunneling microscopy: DNA bases on Au(111)». *J. Phys. Chem.* 97:910-919.
 52. Winter, D. and Zubay, G. (1995) «Binding of adenine and adenine-related compounds to the clay montmorillonite and the mineral hydroxylapatite». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 25:61-81.
 53. Komiyama, M., Gu M., Shimaguchi, T., Wu, H. M. and Okada, T. (1998) *Appl. Phys. A Mater. Sci. Process* 66:S635-S637.
 54. Sowerby, S. J., Cohn, C. A., Heckl, W. M. and Holm, N. G. (2001) «Differential adsorption of nucleic acid bases: Relevance to the origin of life». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 98:820-822.

Η ΔΗΜΙΟΥΡΓΙΑ ΤΗΣ ΖΩΗΣ

Κεφάλαιο 8ο:

Η έννοια της στοιχειώδους ζωής

Κεφάλαιο 9ο:

Το πρώτο γενετικό υλικό

Κεφάλαιο 10ο:

Η μετάβαση από τον αβιοτικό κόσμο στον κόσμο του RNA και του DNA

Κεφάλαιο 11ο:

Προβιοτικός σχηματισμός μεμβρανών

Κεφάλαιο 12ο:

Τα υποθαλάσσια υδρόθερμα συστήματα και η δημιουργία της ζωής

Κεφάλαιο 13ο:

Άλλες θεωρίες και απόψεις για την προέλευση της ζωής

Κεφάλαιο 14ο:

Πηγές ενέργειας για τους πρώτους σχηματισμούς της ζωής

Κεφάλαιο 15ο:

Το αίνιγμα της προέλευσης της οπτικής ισομέρειας στους ζωντανούς οργανισμούς

Κεφάλαιο 16ο:

Συνθέτοντας ζωή

Η έννοια της στοιχειώδους ζωής

“The units of life are cells”

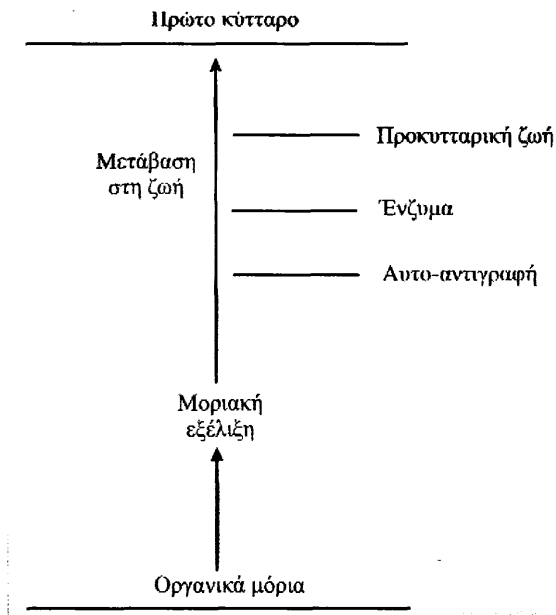
Lynn Margulis¹

Για να εξετάσουμε τις πρώτες διαδικασίες της δημιουργίας της ζωής θα πρέπει να καθορίσουμε τις ελάχιστες, αλλά απαραίτητες, προϋποθέσεις που πρέπει να έχει ένα σύστημα ώστε να θεωρείται ζωντανό. Υπάρχει πληθώρα απόψεων για το τι σημαίνει «στοιχειώδης ζωή», ίσως επειδή ο κάθε ορισμός συνδέεται με ένα ιδιαίτερο σενάριο σχετικό με την προέλευση της ζωής²⁻¹⁴. Είναι, βέβαια, ενδιαφέρον να παρακολουθήσει κανείς τις αλλαγές που έγιναν στους ορισμούς με τον χρόνο και την αντιστοιχία τους με την εξέλιξη της επιστήμης (πρώτα κυριαρχούσαν οι πρωτεΐνες, αργότερα τα νουκλεϊνικά οξέα ή ο μεταβολισμός κ.ο.κ.), αλλά αυτό είναι θέμα που άπτεται της ιστορίας των επιστημών. Ο ορισμός της ζωής έχει αντίκτυπο στην έρευνα για την ύπαρξη εξωγήινης ζωής, καθώς και στην πειραματική προσέγγιση της προέλευση της ζωής στη Γη. Έτσι, ο σχεδιασμός πειραμάτων που επρόκειτο να εκτελεστούν στην Ευρώπη¹⁵ (δορυφόρος του Δία) ή στον Άρη¹⁶, εξαρτήθηκε από τα πιστεύω για το τι είναι ζωή και από το τι παρατηρήσεις θα μπορούσαμε να έχουμε ως απόδειξη για την ανίχνευσή της.

Σύμφωνα με το σχεδιάγραμμα της επόμενης σελίδας, η δημιουργία της κυτταρικής ζωής στη Γη ήταν μια διαδικασία που άρχισε από τον σχηματισμό της Γης μέχρι την εμφάνιση του πρώτου κυττάρου. Πριν από το πρώτο κύτταρο σίγουρα θα υπήρχαν κάποιοι προκυτταρικοί σχηματισμοί, οι οποίοι αποτελούσαν μορφές ζωής. Η μελέτη της προ-

έλευσης της ζωής, δεν μπορεί να μελετά απλά τη ζωή όπως είναι σήμερα, αλλά να εξετάζει πώς αρχικά ήταν, δηλαδή τις μεταβατικές μορφές που προηγήθηκαν της κυτταρικής ζωής. Και βέβαια, η εικόνα γίνεται πιο σύνθετη εάν συμπεριλάβουμε και την τεχνητή ζωή, τη ζωή δηλαδή όπως θα μπορούσε να είναι!¹⁷. Αν δεχτούμε ότι¹⁸ «ο σκοπός μιας πειραματικής αιτιολογημένης χημείας δεν είναι, κυρίως, να σκιαγραφήσει το μονοπάτι με το οποίο η ζωή στη Γη θα μπορούσε να είχε ξεκινήσει, αλλά να εφοδιάσει με πειραματικές αποδείξεις, μέσω της υλοποίησης μοντέλων συστημάτων («τεχνητή χημική ζωή»), ότι η ζωή μπορεί να ξεκινήσει ως αποτέλεσμα οργάνωσης της οργανικής ύλης», τότε η διαφορά μεταξύ τεχνητής ζωής και χημικής προέλευσης της ζωής θα ήταν λιγότερο δραματική¹².

Αν πάλι μελετήσουμε το σχεδιάγραμμα της εικόνας 8.1, θα δούμε ότι τα πράγματα δεν είναι απλά. Αν αγνοήσουμε την οπτική ισομέρεια, ένα από τα μεγάλα προβλήματα που θα πρέπει να επισημάνουμε είναι ότι δεν υπάρχει κλειστό σύστημα το οποίο να παίρνει ενέργεια από κάπου, π.χ. από το περιβάλλον, για τον πολυμερισμό των μονομερών του, την εμφάνιση του μεταβολισμού του, την εμφάνιση των ενζύμων του, το γενετικό του σύστημα κ.λπ.



ΕΙΚΟΝΑ 8.1.

Αναπαράσταση των πιθανών σταδίων της προέλευσης της ζωής.

Ο απλούστερος ορισμός της ζωής είναι ο ορισμός που χρησιμοποιείται ευρέως από την επιστημονική κοινότητα που ασχολείται με την προέλευσή της: «η ζωή είναι ένα αυτοσυντηρούμενο χημικό σύστημα που θα μπορούσε να υφίσταται δαρβινική εξέλιξη»¹⁹.

Ο Δαρβίνος μάς διδάξε ότι η προσαρμογή των οργανισμών στο περιβάλλον τους με τον μηχανισμό της φυσικής επιλογής διέπει όχι μόνο τη μορφή του οργανισμού, αλλά και την τελευταία αντίδραση, δηλαδή το τελευταίο ένζυμο του κάθε οργανισμού²⁰. Μεταβολές στη δομή του DNA, εφόσον επιβιώσει ο οργανισμός, μεταφέρονται ως πληροφορίες και μπορεί να μεταφραστούν ως μεταβολές στη δομή μιας πρωτεΐνης ή στον ρυθμό παραγωγής της. Το γεγονός αυτό θα οδηγήσει έμμεσα ή άμεσα στο να αφήσει ο νέος οργανισμός περισσότερους απόγονους με τελικό αποτέλεσμα να δημιουργηθεί μια νέα ποικιλία ή ακόμα και ένα νέο είδος ζωντανού οργανισμού.

Για τους οπαδούς του RNA κόσμου ο ορισμός τροποποιείται ως εξής: «ζωή είναι ένας πληθυσμός μορίων RNA που είναι ικανά να αυτοαντιγράφονται και να εξελίσσονται». Ταυτίζεται όμως ο δαρβινικός ορισμός της προέλευσης της ζωής με τη δαρβινική εξέλιξη; Τι ονομάζουμε συνεπώς δαρβινική εξέλιξη και πώς αυτή συνδέεται με την εμφάνιση της ζωής στη Γη;

ΤΟ ΧΑΡΑΜΑ ΤΗΣ ΔΑΡΒΙΝΙΚΗΣ ΕΞΕΛΙΞΗΣ

Ο κόσμος της προβιοτικής χημείας έδωσε τη θέση του στον κόσμο της πρωταρχικής βιολογίας όταν η δαρβινική εξέλιξη άρχισε να λειτουργεί για πρώτη φορά. Κατά την περίοδο της προβιοτικής χημείας, οι χημικές διαδικασίες μπορεί να δημιούργησαν ένα αξιόλογο επίπεδο πολυπλοκότητας. Ανάλογα με τη φύση του προβιοτικού περιβάλλοντος, μπορεί να υπήρχαν αμινοξέα, υδροξυοξέα, σάκχαρα, πουρίνες, πυριμιδίνες και λιπαρά οξέα, που θα μπορούσαν να ενώνονται για να σχηματίσουν πολυμερή με τυχαίες αλληλουχίες και ανάμικτη στερεοχημεία. Κάποια από αυτά τα πολυμερή μπορεί να είχαν ιδιόζουσες ιδιότητες, όπως προσκόλληση σε συγκεκριμένες επιφάνειες ορυκτών, ασυνήθιστη αντίσταση στην αποικοδόμηση ή τάση σχηματισμού υπερμοριακών συσσωματωμάτων. Βαθμιαία κάθε πολυμερές θα υπέκυπτε σε αποικοδόμηση.

Μια ιδιαίτερη τάξη πολυμερών είναι αυτά που είναι ικανά για αυτοαντιγραφή. Αν και την αυτοαντιγραφή συχνά τη μεταφράζουμε αντιγραφή δομικών συστατικών, ενός προς ένα, του πολυμερούς, μια άποψη βασισμένη στη γνωστή αντιγραφή των νουκλεϊνικών οξέων, αυτό που στην πραγματικότητα απαιτείται είναι να δημιουργηθεί ένα επιπλέον μόριο πολυμερούς με την ίδια αλληλουχία. Αν ο ρυθμός της παραγωγής των νέων αντιγράφων υπερβαίνει τον ρυθμό της αποικοδόμησης των υπαρχόντων αντιγράφων, τότε μια συγκεκριμένη αλληλουχία πολυμερούς συνεχίζει να υπάρχει με τον χρόνο.

Τα φυσικά περιβάλλοντα υπόκεινται σε κλιμακούμενες συνθήκες, κυμαινόμενες από ημερήσιες και εποχιακές διακυμάνσεις έως απρόβλεπτα και ενδεχομένως κατακλυσμιαία γεγονότα. Όταν το περιβάλλον αλλάξει, οι ιδιαίτερες ιδιότητες που συνδέονται με κάποιο πολυμερές μπορεί να μην χρησιμοποιούνται και η ικανότητα για αυτοαντιγραφή να χαθεί. Η διατήρηση σε ένα περιβάλλον που αλλάζει απαιτεί έναν γενικότερο μηχανισμό αυτοαντιγραφής που επιτρέπει την αλληλουχία του πολυμερούς να αλλάζει κάπως με τον χρόνο, αλλά να διατηρεί τη μεγαλύτερη δυνατή πληροφορία που μεταφέρει. Το πολυμερές πρέπει απαραίτητα να αντιγράφεται με τον ίδιο τρόπο ανεξάρτητα από την αλληλουχία του. Οι ποικιλίες του μορίου που θα δημιουργηθούν από διάφορα λάθη θα πρέπει επίσης να μπορούν να αντιγραφούν.

Μια και υπάρχει ένας γενικότερος μηχανισμός αντιγραφής που επιτρέπει την ύπαρξη ποικιλιών, η δαρβινική εξέλιξη θα μπορούσε να αρχίσει να δρα. Αυτό σηματοδοτεί την έναρξη της ζωής. Από το σημείο αυτό η φυσική ιστορία της Γης παίχτηκε ως η επιτυχία της κυρίαρχης αλληλουχίας του πολυμερούς και των ιδιοτήτων που σχετίζονται με αυτή²¹.

Υπάρχουν κάποια προβλήματα με τον δαρβινικό ορισμό της ζωής. Είναι πιθανόν, η πρώιμη κυτταρική ζωή στη Γη ή σε κάποιους άλλους κόσμους να πέρασε μια περίοδο αναπαραγωγής χωρίς αντιγραφή κατά τη διάρκεια της οποίας η δαρβινική εξέλιξη δεν είχε ακόμη εδραιωθεί⁵. Σε αυτή την υπόθεση, οι υπάρξεις που ήταν βασισμένες σε πρωτεΐνες ικανές για μεταβολισμό προηγήθηκαν της ανάπτυξης της αντιγραφής που ήταν βασισμένη στα νουκλεϊνικά οξέα. Θεωρητικά, τουλάχιστον, θα μπορούσαμε να φανταστούμε έναν μηχανισμό

βιολογικής εξέλιξης ο οποίος να μην είναι δαρβινικός. Εάν ανακαλυφθούν τέτοιοι οργανισμοί δεν μπορούμε να πούμε ότι δεν είναι ζωντανοί. Τι γίνεται επίσης με τους στείρους οργανισμούς, όπως το μουλάρι, που δεν αναπαράγονται και συνεπώς δεν είναι ικανοί για δαρβινική εξέλιξη; Αυτοί δεν είναι ζωντανοί οργανισμοί; Ίσως εδώ θα πρέπει να κάνουμε διάκριση ανάμεσα σε ζωή και ζωντανές οντότητες για να προστατεύσουμε τον παραπάνω ορισμό.

Υπάρχουν επίσης και κάποιες ενστάσεις σχετικά με τη λέξη «δαρβινική», καθώς ο δαρβινισμός αναφέρεται σε πληθυσμούς. Όταν έχουμε ένα μόνο σύστημα, αυτό δεν θα είναι ζωντανό; Αν βρεθεί κάποιο σύστημα σε έναν άλλο πλανήτη, πόσος χρόνος απαιτείται για να πούμε ότι εξελίσσεται;

Επίσης, σύμφωνα με τον ορισμό αυτό μπαίνουν και κάποια άλλα ερωτήματα όπως: Είναι ο πλανήτης μας ζωντανός όπως έχει προτείνει ο Lovelock^{22,23} και οι Margulis και Sagan²⁴; Μπορούμε να δημιουργήσουμε ρομπότ ή άλλα τεχνητά προϊόντα και να τα ονομάσουμε ζωντανά; Ονομάζουμε ένα αυτο-αναπαραγόμενο κυτταρικό σύστημα με πρωταρχικό μεταβολισμό και χωρίς γονίδια, όπως πρότειναν ο Oparin²⁵ ή ο Dyson⁵, ζωντανό;

Μια από τις συνέπειες του ορισμού αυτού είναι και το μέγεθος της πρωταρχικής ζωής. Εξυπηρετεί τον RNA κόσμο και υπονοεί την παρουσία μίας εξωτερικής πηγής ενέργειας και/ή αντιδρώντων συστατικών για τη διατήρηση της ζωής.

Πολλοί ερευνητές θεωρούν ότι ο δαρβινικός ορισμός της ζωής είναι ανεπαρκής, γιατί δεν απαιτεί τη συνθήκη, ότι η πρώτη ζωή προστατευόταν από τις ιδιοτροπίες του περιβάλλοντος της πρωταρχικής Γης με κάποιο φράγμα π.χ. μεμβράνη. Κατά τον Luisi, ζωή είναι: «ένα σύστημα που χωρικά καθορίζεται από ημιπερατό σύνορο, το οποίο δημιουργείται από το ίδιο και το οποίο αυτοσυντηρείται μετατρέποντας εξωτερική ενέργεια/ συστατικά μέσω των δικών του διαδικασιών παραγωγής συστατικών»¹². Αυτή η μορφή ζωής, βέβαια, απαιτεί και επιπρόσθετα βιομόρια όπως πρωτεΐνες, καθώς και μονομερή για τον σχηματισμό της μεμβράνης.

Θα πρέπει να σημειωθεί ότι και άλλα βιοπολυμερή θα μπορούσαν να αντικαταστήσουν το RNA, είτε ως πρόδρομα είτε ως εναλλακτικά μόρια. Για παράδειγμα, πεπτίδια που έχουν συντεθεί στο εργαστήριο

(όχι με προβιοτικές αντιδράσεις), αυτο-αντιγράφονται με συνένωση κατευθυνόμενα από εκμαγείο^{26,27} ή και άλλα μόρια ανάλογα των νουκλεϊνικών οξέων, τα οποία αναφέρονται λεπτομερειακά στο επόμενο κεφάλαιο.

Ο Orgel λέει για τη ζωή: «Έχουμε να εξηγήσουμε τη μετάβαση από την ανόργανη ύλη στα κύτταρα· δεν έχουμε να ορίσουμε τη “ζωή” ως αφηρημένη έννοια»²⁸. Θα μπορούσαμε, κλείνοντας το κεφάλαιο αυτό, να σημειώσουμε τον ορισμό που έδωσε ο Manfred Eigen για τη ζωή²⁹: «Ζωή είναι μια δυναμική κατάσταση της ύλης που είναι οργανωμένη από πληροφορίες και μπορεί να εξελιχθεί με βάση τον μηχανισμό της φυσικής επιλογής».

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

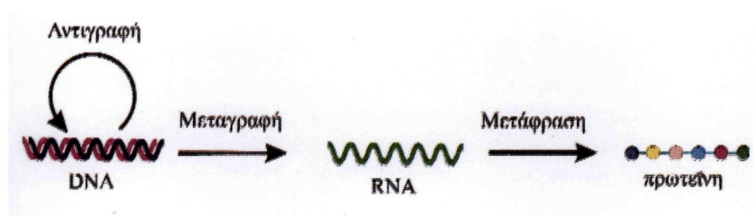
1. Margulis, L. (1998) *Symbiotic Planet: A New Look at Evolution*. Basic Books.
2. Schrödinger, E. (1945) *What Is Life?* Cambridge Univ. Press.
3. Monod, J. (1970) *Chance and Necessity*, Alfred A. Knopf, London.
4. Feinberg, G. and Shapiro, R. (1980) *Life Beyond Earth* (William Morrow and Col, New York).
5. Dyson, F. (1985) *Origins of Life* Cambridge U. Press.
6. Kamminga, H. (1988) «Historical perspective: the problem of the origin of life in the context of developments in biology», *Origins Life Evol. Biosphere*, 18:1-11.
7. Fleischaker, G. R. (1990) «Origins of life: An operational definition», *Orig. Life Evol. Biosphere*, 20:127-137.
8. Joyce, G. F (1994a), «Forward», in D. W. Deamer, G. R. Fleischaker (eds.), *Origins of Life: the Central Concepts* (Jones & Bartlett, Boston), pp. xi-xii.
9. Joyce, G. F. (1994b) «The RNA world: Life before DNA and protein», in *Extraterrestrials-Where Are they? II*, ed. B. Zuckerman, M. Hart. Cambridge: Cambridge U. Press.
10. Snapiro, R. and Feinberg, G. (1995) «Possible forms of life in environments very different from the earth», in B. Zuckennan and M H. Hart (eds.), *Extraterrestrials: Where Are they?* (Cambridge U. Press), pp. 165-172.
11. Rizzotti, M. *et al.* (eds.) (1996) *Defining Life* Padova U. Press.
12. Luisi, P. L. (1998) «About various definitions of life», *Orig. Life Evol. Biosphere*, 28:613-622.
13. Koshland, D. E. (2002) «The seven pillars of life». *Science*, 295:2215-2216.
14. Cleland, C. E. and Chyba, C. F. (2002) «Defining life». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 32:387-393.
15. Chyba, C. F. and Phillips, C. B. (2001) «Possible ecosystems and the search for life on Europa», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98:801-804.
16. Conrad, P. O. and Nealon, K. R (2001) «A non-earth-centric approach to life detection». *Astrobiology* 1:15-24.

17. Langton, Ch. (1992) in the foreword to *Artificial Life II*, New York, Addison-Wesley.
18. Eschenmoser, A. and Volkan Kisakürek, M. (1996) «Chemistry and the origin of life» *Helv. Chim. Acta* 79:1249-1959.
19. Joyce, J. (1994) in D. W. Deamer, and G. R. Fleischaker (eds.), the foreword of *Origins of Life: The Central Concepts*, Jones and Bartlett, Boston.
20. Γεωργιάτσος, Ι. Γ. (2001) *Εισαγωγή στη βιοχημεία* Εκδόσεις Γιαχούδη Γιαπούλη, Θεσσαλονίκη, σελ. 5.
21. Joyce, G. F. (2002) «The antiquity of RNA-based evolution». *Nature*, 418:214-221.
22. Lovelock, J. E. (1979) *A New Look on Life on Earth*, Oxford University Press.
23. Lovelock, J. E. (1988) *The Ages of Gaia*, Norton.
24. Margulis, L. and Sagan, D. (1995) *What is Life?*, Weidenfeld and Nicholson, London.
25. Oparin, A. I. (1938) *Origin of Life*, New York, McMillan.
26. Lee, D. H., Granja, J. R., Martinez, J. A., Severin, K., and Ghadiri, M. R. (1996) «A self-replicating peptide». *Nature*, 382:525-528.
27. Severin, K., Lee, D. H., Martinez, J. A., and Ghadiri, M. R. (1997) «Peptide self-replication via template-directed ligation». *Chemistry-A European J.* 3:1017-1024.
28. Orgel, L. E. (1973) *The Origins of Life: Molecules and Natural Selection*, John Wiley and Sons, Inc., pp 92-93.
29. Eigen, M. (1992) *Steps towards Life* Oxford U. Press, Oxford.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 9ο

Το πρώτο γενετικό υλικό

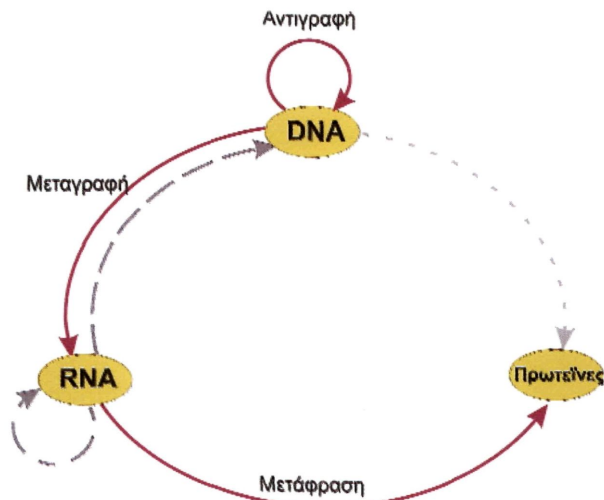
Τα τελευταία χρόνια γίνονται διάφορα ενδιαφέροντα πειράματα για την εύρεση και μελέτη των αυτοαντιγραφόμενων μορίων που υπήρχαν πριν από το DNA και του πρώτου αυτοαντιγραφόμενου συστήματος. Στο σύγχρονο κύτταρο, το κεντρικό δόγμα της μοριακής γενετικής (το απλουστευμένο, δηλαδή πριν ανακαλυφθεί η αντίστροφη μεταγραφή) είναι ότι η ροή των πληροφοριών ξεκινά από το DNA δίδοντας RNA (μεταγραφή), που με τη σειρά του δίνει πρωτεΐνες (μετάφραση). Για να αντιγραφεί όμως το DNA, χρειάζεται ένζυμα και άλλες πρωτεΐνες. Οι πρωτεΐνες παράγονται με την αποκωδικοποίηση του DNA το οποίο περιέχει αποθηκευμένες πολλές πληροφορίες. Αυτό δημιούργησε το παράδοξο πρόβλημα της κότας ή του αυγού. Ποιο έγινε πρώτο, οι πρωτεΐνες και στη συνέχεια φτιάχτηκε το DNA ή το DNA που στη συνέχεια έφτιαξε τις πρωτεΐνες; Στην εικόνα 9.1 φαίνεται η ροή της γενετικής πληροφορίας, το «κεντρικό δόγμα της γενετικής», όπως το διατύπωσε ο Francis Crick το 1958. Το 1970 τροποποιήθηκε όπως φαίνεται στην εικόνα 9.2.



ΕΙΚΟΝΑ 9.1.

Το κεντρικό δόγμα της γενετικής.

Στα τέλη της δεκαετίας του 1960, ο Carl Woese¹, ο Francis Crick² και ο Leslie Orgel³ είχαν προβλέψει θεωρητικά, σε μια προσπάθεια να εξηγήσουν την προέλευση της ζωής, ανεξάρτητα ο καθένας, ότι το RNA θα μπορούσε να είχε προηγηθεί του DNA και μίλησαν για τον «RNA κόσμο» -έναν κόσμο στον οποίο το RNA κατέλυε όλες τις αντιδράσεις που ήταν αναγκαίες για την επιβίωση και αντιγραφή των οντοτήτων που υπήρχαν την εποχή εκείνη. Επίσης διατύπωσαν την άποψη ότι το RNA θα μπορούσε να αναπτύξει μεταγενέστερα την ικανότητα να ενώνει αμινοξέα σε πρωτεΐνες. Αυτό το σενάριο θα μπορούσε να είχε συμβεί, σημείωναν, αν το προβιοτικό RNA είχε δύο ιδιότητες οι οποίες σήμερα δεν είναι εμφανείς: την ικανότητα της αντιγραφής χωρίς τη βοήθεια των πρωτεϊνών και την ικανότητα να καταλύει κάθε βήμα της πρωτεϊνικής σύνθεσης. Προτίμησαν το RNA έναντι του DNA ως το μόριο από το οποίο προέρχεται το γενετικό σύστημα επειδή τα ριβονουκλεοτίδια του



ΕΙΚΟΝΑ 9.2.

Το κεντρικό δόγμα της μοριακής γενετικής. Τα συνεχή βέλη δείχνουν τους τύπους της μεταφοράς της γενετικής πληροφορίας που συμβαίνει σε όλα τα κύτταρα. Οι ιδιαίτεροι τύποι μεταφοράς σημειώνονται με διακοπτόμενα βέλη: RNA-κατευθυνόμενο RNA πολυμεράση παρατηρείται σε ορισμένους RNA ιούς και σε κάποια φυτά. RNA-κατευθυνόμενη DNA πολυμεράση (αντίστροφη τρανσκριπτάση) απαντάται σε RNA ιούς. Η κατευθυνόμενη σύνθεση πρωτεϊνών από το DNA είναι άγνωστη, αλλά δεν φαίνεται να είναι αδύνατη. Οι πρωτεΐνες μπορούν να είναι μόνο αποδέκτες της γενετικής πληροφορίας^{5,6}.

RNA συνθέτονται ευκολότερα από τα δεοξυριβονουκλεοτίδια του DNA. Επίσης, γιατί μπορούσαν να φανταστούν τρόπους με τους οποίους το DNA θα μπορούσε να εξελιχθεί από το RNA και κατόπιν, ως πιο σταθερό μόριο να το εκτοπίσει από την έδρα της κληρονομικότητας⁴.

Δεκαπέντε χρόνια αργότερα από τη στιγμή που προτάθηκε η RNA κατάλυση, από τα εργαστήρια του Thomas Cech⁷, στο πανεπιστήμιο του Colorado και του Sydney Altman⁸, στο πανεπιστήμιο του Yale, ανακαλύφθηκε ότι RNA μόρια είχαν καταλυτικές ιδιότητες (έλαβαν το βραβείο Nobel για τις εργασίες αυτές). Τα μόρια αυτά ονομάζονται πλέον *ριβόζυμα*, για να τα αντιδιαστείλουν από τα *ένζυμα* που είναι πρωτεΐνες. Βέβαια, τα πρώτα ριβόζυμα που ανακαλύφθηκαν δεν έκαναν τίποτε περισσότερο από το να κόβουν και να ενώνουν προϋπάρχοντα RNA, εντούτοις θεωρήθηκε δυνατό, ότι θα μπορούσε να υπάρξει ένα RNA μόριο που θα περιείχε και τις γενετικές πληροφορίες και θα κατέλυε τη σύνθεση RNA αλυσίδων. Ο γρίφος της κότας ή του αυγού φαινόταν να λύνεται.

Το 1986, ο Walter Gilbert⁹, χημικός στο πανεπιστήμιο Harvard, επινόησε τον όρο «*κόσμος του RNA*» για να καθορίσει ένα υποθετικό στάδιο της εξέλιξης της ζωής στο οποίο «*τα μόρια και οι συμπαραγόντες του RNA ήταν ένα επαρκές σύνολο ενζύμων που επιτελούσε τις χημικές αντιδράσεις, τις αναγκαίες για τις πρώτες κυτταρικές δομές*». Σήμερα, το γεγονός ότι η εξέλιξη της ζωής περικλείει μια φάση όπου το RNA ήταν το κυρίαρχο βιολογικό μακρομόριο αποτελεί πλέον ένα είδος δόγματος.

Σύμφωνα με τη θεωρία αυτή, το RNA κατέλυε τις αντιδράσεις που απαιτούνταν για τη ζωή με τη βοήθεια των μετάλλων, πυριμιδινών, αμινοξέων και άλλων μικρών μορίων ως συμπαραγόντων. Στη συνέχεια ο μεταβολισμός έγινε περισσότερο πολύπλοκος. Το RNA ανέπτυξε την ικανότητα να συνθέτει πολυπεπίδια, τα οποία χρησίμευαν ως πιο περίτεχνοι συμπαραγόντες. Το DNA βαθμιαία αντικατέστησε το RNA ως γενετικό πολυμερές και οι πρωτεΐνες αντικατέστησαν το RNA ως κυρίαρχο βιοκαταλύτες. Η μετατροπή στην πρωτεΐνο-κατάλυση δεν έγινε πλήρης. Το RNA εξακολουθεί να έχει έναν κεντρικό ρόλο στην πρωτεϊνική σύνθεση, πιθανόν καταλύοντας την πεπτιδυλο μεταφορά¹⁰. Υπολείμματα των αρχέγονων ριβόζυμων πιθανόν να παραμένουν ως νουκλεοτίδια, σαν συστατικά πολλών συμπαραγό-

ντων, όπως των NAD⁺, NADPH, FAD, συνενζύμου A, συνενζύμου B₁₂, ATP και της S-αδενοσυλμεθειονίνης¹¹. Ο ρόλος τους, ως συμπαράγοντες σε κάθε βήμα σχεδόν του μεταβολισμού και η κατανομή τους σε όλα τα υπάρχοντα είδη μάς οδηγούν στο συμπέρασμα ότι αυτά ήταν παρόντα στον κοινό πρόγονο όλων των κυττάρων. Αυτό με τη σειρά του μας δείχνει ότι οι πρωτοεμφανιζόμενοι πρόγονοι θα μπορούσαν να περιέχουν ακόμη πλουσιότερη ποικιλία μορίων RNA.

Άλλοι λόγοι που ενισχύουν τη θέση ότι το RNA προηγήθηκε ως γενετικό υλικό του DNA είναι ότι δεοξυριβονουκλεοτίδια, οι βασικές μονάδες του DNA, συνθέτονται από ριβονουκλεοτίδια με αναγωγή τους^{12,13}. Η θυμίνη, που βρίσκεται μόνο στο DNA, παράγεται από την ουρακίλη που βρίσκεται στο RNA. Επιπλέον, τμήματα RNA παίζουν κεντρικό ρόλο ως πρωταρχικά τμήματα για τη σύνθεση του DNA και ενδιάμεσως, όπως αναφέρθηκε προηγουμένως, πιθανόν να παίζουν τον ρόλο του καταλύτη στην πρωτεϊνική σύνθεση¹⁴.

Από τη στιγμή της ανακάλυψης του tRNA (μεταφορικό RNA), του mRNA (αγγελιαφόρο RNA) και του rRNA (ριβοσωμικό RNA) εδώ και 40 χρόνια, η έρευνα του RNA έχει αποκαλύψει αρκετούς επιπλέον ρόλους που πιθανόν να έχουν την προέλευσή τους σε αρχέγονα μονοπάτια. Στις ανακαλύψεις συμπεριλαμβάνονται η ύπαρξη πολλών μικρών σωματιδίων των ριβονουκλεοπρωτεϊνών (RNP), που ρυθμίζουν τη γονιδιακή έκφραση και τη διατήρηση του γονιδιώματος, ο ρόλος των tRNAs ή δομών που μιμούνται τα tRNAs στη μετάφραση¹⁵ και στη ρύθμιση γονιδίων¹⁶, καθώς και οδηγοί RNAs για την επιδιόρθωση του RNA των κινητοπλασטיδίων¹⁷ (guide RNAs ή gRNAs). Τα τελευταία χρόνια ανακαλύφθηκαν και τα miRNAs να έχουν ειδικό ρόλο (βλ. κεφάλαιο 10). Όλα αυτά τα μόρια που πιθανόν να έχουν επιβιώσει από τον «RNA κόσμο» επεκτείνουν τον γνωστό κατάλογο λειτουργιών του RNA και κάνουν την ύπαρξη του «RNA κόσμου» πιο πιθανή. Τα δεδομένα που διαθέτουμε στηρίζουν την ύπαρξη ολόκληρων «ριβο-οργανισμών» με πολύπλοκο RNA μεταβολισμό¹⁸.

Είναι βέβαια δύσκολο να γίνει αποδεκτή η ύπαρξη του RNA κόσμου με βάση τις λειτουργίες των RNA μορίων που διασώθηκαν μέχρι σήμερα. Το ενδεχόμενο της ύπαρξης του «RNA κόσμου» εξαρτάται από τις αντιδράσεις που τα ριβόζυμα μπορούσαν να καταλύσουν. Ένα από τα μεγάλα ερωτήματα για τον «RNA κόσμο», που

πρέπει να απαντηθεί, είναι κατά πόσον τα ριβόζυμα ήταν ικανά να καταλύουν τις αναγκαίες αντιδράσεις για την κυτταρική ζωή.

Μέχρι σήμερα δεν έχουν βρεθεί στη φύση μόρια RNA τα οποία κατευθύνουν την αντιγραφή άλλων μορίων RNA. Αλλά ο Cech και ο Szostak έχουν τροποποιήσει κάποια ριβόζυμα ώστε να εκτελούν κάποιες από τις πιο σπουδαίες αντιδράσεις για την αντιγραφή του RNA, όπως την ένωση νουκλεοτιδίων ή ολιγονουκλεοτιδίων.

Πιο πρόσφατα, ο Szostak παρουσίασε ισχυρότερες αποδείξεις ότι ένα μόριο RNA που παράχθηκε με προβιοτικό χημικό τρόπο θα μπορούσε να κάνει την αντιγραφή του RNA στην αρχέγονη Γη. Δημιούργησε μια δεξαμενή από τυχαία ολιγονουκλεοτίδια για να προσεγγίσει την τυχαία παραγωγή που θεωρούνταν ότι υπάρχει στην αρχέγονη Γη πριν από τέσσερα δισεκατομμύρια χρόνια. Από τη δεξαμενή αυτή μπορούσε να απομονώσει έναν καταλύτη που να συνδέει ολιγονουκλεοτίδια. Εξίσου σπουδαίο ήταν ότι ο καταλύτης μπορούσε να παίρνει ενέργεια για τη σύνδεση από τριφωσφορική ομάδα, δηλαδή ομάδα παρόμοια που χρησιμοποιούν οι περισσότερες βιοχημικές αντιδράσεις στα σημερινά ζωντανά συστήματα, συμπεριλαμβανομένων των αντιδράσεων για την αντιγραφή των νουκλεϊνικών οξέων. Η προσομοίωση αυτή ενισχύει την ιδέα ότι ένα μόριο RNA θα μπορούσε να συμπεριφέρεται έτσι και να προηγήθηκε των πρωτεϊνών καταλυτών (δηλαδή των ενζύμων) που όπως γνωρίζουμε εκτελούν σήμερα την αντιγραφή του γενετικού υλικού στους ζώντες οργανισμούς. Πολλά βεβαίως απομένει να γίνουν, αλλά τώρα αρχίζει να φαίνεται ότι κάποιο είδος αναπαραγωγής του RNA πιθανόν να καταλύεται από RNA.

Η προηγούμενη μέθοδος, η οποία συνδέεται με την κατάλυση και την αναγνώριση υποστρωμάτων, με τη δημιουργία βιβλιοθηκών και επιλογή μορίων RNA, εφαρμόζεται πια από αρκετούς ερευνητές¹⁹⁻²⁴. Αυτή η *in vitro* επιλογή οδήγησε σε νέα μόρια RNA που ονομάζονται απταμερή (aptamers) και που είναι ικανά να συνδέονται επιλεκτικά και ισχυρά με διάφορα βιομόρια, για παράδειγμα με τα αμινοξέα, ATP, φλαβινο- και νικοτιναμιδο- συνένζυμα. Με την καινούργια αυτή μέθοδο (*in vitro* εξέλιξη ή *in vitro* επιλογή), που αναπτύσσεται εκτενέστερα στο επόμενο κεφάλαιο, απομονώθηκαν επίσης νέα ριβόζυμα ικανά να καταλύουν ποικίλες αντιδράσεις. Οι αναλύσεις των δομών αυτών των μορίων απεκάλυψαν ότι αυτά τα RNA μόρια μπορούν να αναδιπλώνονται και να σχηματίζουν επιλεκτικές περιοχές σύνδεσης^{23,25,26}.

Μελέτες των ριβοσωμάτων, που συχνά καλούνται εργοστάσια παραγωγής πρωτεϊνών του κυττάρου, στηρίζουν ένα άλλο σπουδαίο μέρος της υπόθεσης του «RNA κόσμου»: την πρόταση ότι το RNA θα μπορούσε να δημιουργήσει τη σύνθεση των πρωτεϊνών. Τα ριβοσώματα τα οποία αποτελούνται από ριβοσωμικό RNA και πρωτεΐνες ταξιθεύουν κατά μήκος του mRNA. Καθώς τα ριβοσώματα κινούνται, ενώνουν ένα αμινοξύ με το επόμενο σχηματίζοντας μεταξύ τους πεπτιδικούς δεσμούς. Ο Noller παρατήρησε ότι το RNA των ριβοσωμάτων και όχι οι πρωτεΐνες τους καταλύουν τον σχηματισμό των πεπτιδικών δεσμών. Πρόσφατες δημοσιεύσεις που προσδιορίζουν τη δομή των ριβοσωμάτων με ακτίνες X τεκμηρίωσαν τον κεντρικό ρόλο της RNA κατάλυσης στη βιοσύνθεση του πεπτιδικού δεσμού των πρωτεϊνών^{27,28}.

Υπάρχουν λοιπόν αρκετοί λόγοι για να σκεπτόμαστε ότι ο «RNA κόσμος» υπήρχε και ότι το RNA βοήθησε στη σύνθεση των πρωτεϊνών. Εάν το συμπέρασμα είναι σωστό, το κύριο μέλημα της έρευνας για την προέλευση της ζωής είναι να εξηγήσει πώς ήλθε στο προσκήνιο ο κόσμος του RNA.

Πώς δημιουργήθηκε το RNA;

Η μεγάλη αποδοχή της υπόθεσης ότι κάποτε υπήρξε ένας «RNA κόσμος», δηλαδή ότι RNA μόρια έπαιζαν ρόλο γενετικού υλικού και καταλύτη, έχει αλλάξει την κατεύθυνση της έρευνας της προέλευσης της ζωής²⁹. Ο κεντρικός γρίφος είναι τώρα η προέλευση αυτού του κόσμου. Συγκεκριμένα, δύο ερωτήματα ζητούν απάντηση. Ήταν το RNA το πρώτο ή προηγήθηκαν ένα ή περισσότερα απλούστερα γενετικά υλικά; Πώς αυτοοργανώθηκε το πρώτο σύστημα απουσία γενετικού υλικού;

Η υπόθεση ότι το γενετικό υλικό είναι ένα πολυμερές, αναγκαία μας οδηγεί στην αναζήτηση του μονομερούς που προηγήθηκε. Επίσης, η σύνθεση των αμινοξέων, συνενζύμων κ.ο.κ. θα πρέπει να συνδέθηκε με το γενετικό υλικό. Σε περίπτωση που πιστεύουμε ότι το πρώτο γενετικό υλικό ήταν το RNA, θα πρέπει να εξηγηθεί από πού προήλθαν τα νουκλεοτίδια και πώς αυτοοργανώθηκαν. Αν πιστεύουμε ότι προϋπήρξε κάποιο ή κάποια γενετικά υλικά θα πρέπει να βρεθούν, ελπίζοντας βέβαια ότι η ανακάλυψή τους θα εξηγήσει την αλληλουχία

των γεγονότων από τα απλούστερα μόρια του πρώτου γενετικού υλικού μέχρι το RNA.

Εάν ο RNA κόσμος εξελίχθηκε *de novo* πρέπει να εξαρτήθηκε στην αρχή από μια αβιοτική πηγή νουκλεοτιδίων. Όμως, η οξειδωση, η αναγωγή, η μεθυλίωση, η σύνθεση ολιγοσακχαριτών κ.λπ. υποστηρίζονται από συνένζυμα που περιέχουν νουκλεοτίδια, προφανώς κατάλοιπα της χημείας του RNA κόσμου προτού γίνει η σύνθεση των πρωτεϊνών και που σήμερα είναι γνωστά ως χημικά απολιθώματα. Δυστυχώς, δεν μπορούμε να πούμε πόσο περίπλοκος θα μπορούσε να ήταν ο RNA κόσμος μέχρι να μάθουμε το πλήθος των αντιδράσεων που καταλύονται από τα ριβόζυμα. Φαίνεται ότι το RNA μπορούσε να καταλύει τα περισσότερα από τα στάδια, συμπεριλαμβανομένης και της σύνθεσης των νουκλεοτιδίων³⁰, καθώς και, πιθανόν, τη σύνδεση των οξειδοαναγωγικών αντιδράσεων με τη σύνθεση των φωσφοδιεστερικών και πεπτιδικών δεσμών, υποθέσεις που παραμένει να αποδειχτούν πειραματικά.

Ο Ferris και οι συνεργάτες του^{31,32} έκαναν αξιοσημείωτη πρόοδο στην οργάνωση RNA ολιγομερών από μονομερή, χρησιμοποιώντας μοντιμοριλονίτη ως καταλύτη (βλ. κεφάλαιο 7). Τα υποστρώματα νουκλεοζίτες των 5'-φωσφορυλιμιδαζολίων τα οποία χρησιμοποίησαν ήταν προφανώς μη προβιοτικά μόρια, αλλά τα πειράματα πράγματι έδειξαν ότι η χρήση ανόργανων ορυκτών ως προσροφητικές ουσίες και καταλύτες μπορούν να επιτρέψουν την παραγωγή ολιγομερών από μονομερή. Επίσης, έχει αποδειχθεί ότι χρησιμοποιώντας μονομερή είναι δυνατόν να αντιγραφούν, αν και όχι πολύ αποτελεσματικά, ολιγονουκλεοτίδια χωρίς ένζυμα³³.

Θα μπορούσε να προταθεί η εξής υπόθεση: Τα πρώτα ενεργά μονονουκλεοτίδια σχηματίζουν ολιγομερή με τη βοήθεια αργιλικού ή άλλου παρόμοιου ορυκτού. Ακολούθως, αντιγράφονται μεγαλύτερα εκμαγεία, χρησιμοποιώντας μονομερή ή μικρά ολιγομερή ως υποστρώματα, οδηγώντας στη δημιουργία μιας βιβλιοθήκης dsRNA μορίων. Τελικά, μια διπλή RNA έλικα, της οποίας η μια έλικα έχει γενικευμένη δραστηριότητα RNA πολυμεράσης, αποσυνδέεται. Η πολυμεράση αντιγράφει τη συμπληρωματική της αλυσίδα και παράγει ένα δεύτερο μόριο πολυμεράσης. Αυτό αντιγράφει το πρώτο και παράγει ένα δεύτερο συμπληρωματικό μόριο. Η όλη διαδικασία συνεχίζεται πολλές φορές

με τον τρόπο αυτό. Συνεπώς, ο κόσμος του RNA θα μπορούσε να αναδυθεί από μια δεξαμενή ενεργών νουκλεοτιδίων⁴. Έτσι, το RNA, ένα πολυμερές με μεταβλητή αλληλουχία, υπόκειται σε αυτοαντιγραφή με έναν μηχανισμό εκμαγείου³⁴. Διαφορετικές αλληλουχίες θα είχαν διαφορετικές χημικές ιδιότητες, αλλά σχεδόν όλες οι αλληλουχίες θα ήταν ικανές να σχηματίσουν Watson-Crick διπλές δομές που να διευκολύνουν την παραγωγή νέων αντιγράφων. Αν λοιπόν οι δομικοί λίθοι του RNA ήταν διαθέσιμοι στο προβιοτικό περιβάλλον, αν συνδέθηκαν και σχημάτισαν πολυνουκλεοτίδια και αν κάποια από τα νουκλεοτίδια άρχισαν να αυτοαντιγράφονται, τότε ο RNA κόσμος θα μπορούσε να αναδυθεί ως η πρώτη μορφή ζωής στη Γη^{9,35}.

Βέβαια, βασισμένοι στην τρέχουσα πληροφορία που έχουμε για την προβιοτική χημεία, είναι απίθανο να ισχύει κάτι τέτοιο. Τα νουκλεοτίδια είναι περίπλοκα μόρια. Μπορούμε βέβαια να έχουμε διαθέσιμη τη ριβόζη, τα φωσφορικά, τις πουρίνες και τις πυριμιδίνες αν και η περίπτωση των πυριμιδινών υπόκειται σε αμφισβητήσεις. Οι πιο πάνω ενώσεις θα πρέπει να συνδεθούν για να σχηματίσουν νουκλεοτίδια, αλλά αυτό γίνεται με πολύ μικρές αποδόσεις, και περιπλέκεται με την παρουσία πολύ μεγάλων ποσοτήτων και ποικιλίας μορίων ανάλογων των νουκλεοτιδίων. Η σύνθεση των σακχάρων από φορμαλδεΰδη δίνει ένα μίγμα του οποίου η ριβόζη δεν είναι το κύριο συστατικό. Η φωσφορυλίωση του νουκλεοζίτη δίνει ένα μίγμα προϊόντων³⁶. Τα νουκλεοτίδια και τα ανάλογά τους μπορεί να συνδέονται προς σχηματισμό πολυμερών με συνδυασμό 2', 5'-, 3', 5'- και 5', 5'- φωσφοδιεστερικών δεσμών, ενός αριθμού από φωσφορικά που ποικίλει ανάμεσα στα σάκχαρα της D- και L-στερεοϊσομορφής, των α- και β-ανωμερών του γλυκοσιδικού δεσμού, και ανάμικτων τροποποιήσεων των σακχάρων, φωσφορικών και βάσεων (εικόνα 9.3).

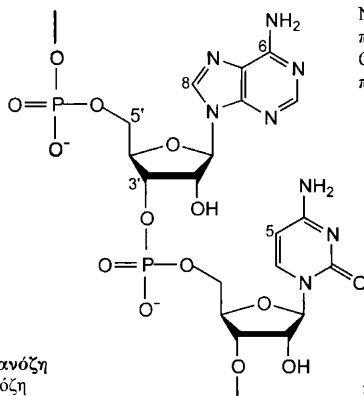
Η παρεμπόδιση των αντιδράσεων που ξεκινούν με κατεύθυνση τα D-εκμαγεία, από L-υποστρώματα είναι μια επιπλέον δυσκολία³⁷. Είναι σχεδόν αδιανόητο ότι η αντιγραφή των νουκλεϊνικών οξέων θα μπορούσε να αρχίσει, εκτός και αν υπάρχει πολύ απλούστερος μηχανισμός για την προβιοτική σύνθεση των νουκλεοτιδίων.

Ο Eschenmoser και οι συνεργάτες του είχαν αξιόλογη επιτυχία συνθέτοντας 2,4-διφωσφορική γλυκόζη σε μια πιθανή προβιοτική αντίδραση από μονοφωσφορική γλυκολαλδεΰδη και φορμαλδεΰδη³⁸.

Επομένως η άμεση προβιοτική σύνθεση νουκλεοτιδίων δεν είναι απίθανη. Ίσως να υπήρχαν ιδιαίτερες συνθήκες οι οποίες να οδήγησαν στην προνομιακή σύνθεση των ενεργών β-D-νουκλεοτιδίων ή στην προνομιακή ενσωμάτωση αυτών των μονομερών σε πολυμερή. Έτσι, διαμέσου μιας σειράς επηρεασμένων συνθέσεων και άλλων διαδικασιών εμπλουτισμού, μπορεί να υπάρχει ένα ειδικό μονοπάτι για τις μικρές ζεστές λίμνες του RNA. Είναι πάντως πολύ πιθανόν να υπήρχαν οργανωμένες μορφές πριν από τον RNA κόσμο.

- 3',5' φωσφορικά
- 2',5' πυροφωσφορικά
- 2',2' πολυφωσφορικά
- 3',3' αλκυλφωσφορικά
- 5',5'

- αδενίνη, γουανίνη
- διαμινοπουρίνη
- υποξανθίνη
- ξανθίνη
- ισογουανίνη
- N6-υποκατεστημένες
- πουρίνες
- C8-υποκατεστημένες
- πουρίνες



- β D ριβο φουρανόζη
- α L ξυλο πυρανόζη
- αραβινο
- τετρώζες
- εξώζες
- διακ λαδομένα σάκχαρα

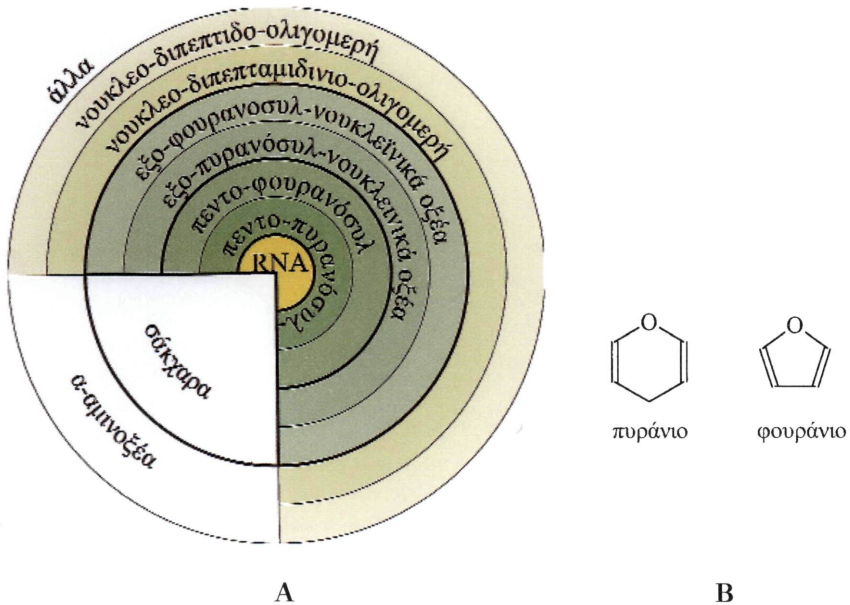
- κυτοσίνη, ουρακίλη
- διαμινοπυριμιδίνη
- διυδροουρακίλη
- οροτικό οξύ
- C5-υποκατεστημένες
- πυριμιδίνες

ΕΙΚΟΝΑ 9.3.

Πλήθος προβιοτικών ενώσεων με δομή παρόμοια του RNA. Καθένα από τα τέσσερα συστατικά του RNA (σάκχαρο, φωσφορικά, πουρίνες και πυριμιδίνες) θα μπορούσε να συνοδεύεται με ανάλογα μόρια που θα ενώνονταν με πολλούς συνδυασμούς. Με σκούρα γράμματα είναι οι ενώσεις που βρίσκονται στο RNA όπως το ξέρουμε σήμερα, καθώς και οι τρόποι σύνδεσης των ενώσεων αυτών. Θα μπορούσαν να γίνουν όλοι οι δυνατοί συνδυασμοί, π.χ. ο φωσφοδιεστερικός δεσμός να συνδέει δύο σάκχαρα είτε με 3',5' δεσμούς και να συμπεριλαμβάνει μια φωσφορική ομάδα όπως συμβαίνει σήμερα, είτε να συνδέει με 2',5' δεσμούς και να συμπεριλαμβάνει μια πυροφωσφορική ομάδα.

Πιθανά μόρια γενετικού υλικού πριν το RNA

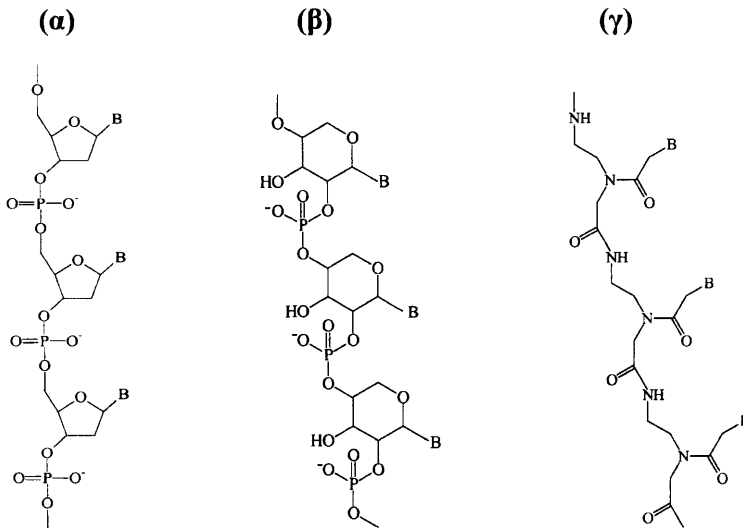
Μια άλλη προσέγγιση ξεκινά με την υπόθεση ότι η ζωή δεν άρχισε με RNA. Κάποιο άλλο γενετικό σύστημα προηγήθηκε του RNA ακριβώς όπως αυτό προηγήθηκε του DNA και των πρωτεϊνών. Πρόσφατα, η προσέγγιση αυτή συνάντησε σημαντική πρόοδο παρά την έλλειψη καθοδήγησης από τα γνωστά μεταβολικά μονοπάτια που αφορούν τη χημική φύση ενός πρόδρομου μορίου του RNA. Προφανώς, ο βιολογικός κόσμος που υπήρχε αμέσως πριν τον RNA κόσμο, είχε ήδη την ικανότητα να συνθέτει νουκλεοτίδια. Αυτό θα μπορούσε να μας βοηθήσει να σχηματίσουμε υποθέσεις γύρω από τα χημικά χαρακτηριστικά του. Αν υπήρχαν δύο ή περισσότεροι κόσμοι πριν από τον RNA κόσμο, ενδέχεται η προβιοτική χημεία να μην είχε αφήσει ίχνη στη βιοχημεία. Στην περίπτωση αυτή, η χημεία της προέλευσης της ζωής δεν εμφανίζει μεγάλες πιθανότητες να αποκαλυφθεί χωρίς λεπτομερείς έρευνες σε όλη τη χημεία που πιθανόν να διαδραματιζόταν στην πρωτόγονη Γη. Αυτή η σκοτεινή προοπτική δεν απέτρεψε την αναζήτηση εναλλακτικών γενετικών συστημάτων, στα οποία έχει σημειωθεί πρόοδος.



ΕΙΚΟΝΑ 9.4.

A. Υποψήφια εναλλακτικά μόρια, με μεγαλύτερη πιθανότητα αυτά που είναι πιο κοντά στο RNA [Eschenmoser A. (1997) «Towards a chemical etiology of nucleic acid structure». Orig. Life Evol. Biosphere 27: Η εικόνα ανασχεδιάστηκε] B. Οι δακτύλιοι του πυριμανίου και του φουρανίου.

Τα μόνα δυνητικά πληροφοριακά συστήματα που έχουν ανακαλυφθεί, εκτός από τα νουκλεϊνικά οξέα, είναι κάποια ανάλογά τους. Ο Eschenmoser³⁹ έκανε μια συστηματική μελέτη των ιδιοτήτων των αναλόγων των νουκλεϊνικών οξέων (εικόνα 9.4a) όπου φαίνεται ότι η ριβόζη αντικαταστάθηκε από άλλο σάκχαρο ή ότι ο τύπος της φουρανόζης της ριβόζης αντικαταστάθηκε από τον τύπο της πυρανόζης (εικόνα 9.4b).



ΕΙΚΟΝΑ 9.5.

DNA και δυνητικά πληροφοριακά ολιγονουκλεοτιδία. (α) DNA (β) πυρανόσυλ ανάλογο του RNA (p-RNA) και (γ) πεπτιδο νουκλεϊνικό οξύ (PNA).

Κατά τρόπο εντυπωσιακό, τα πολυνουκλεοτιδία που είναι βασισμένα στο πυρανόσυλο ισομερές της ριβόζης (**p-RNA**) (εικόνα 9.5b) σχηματίζουν διπλές έλικες τύπου Watson-Crick που είναι πολύ σταθερές. Επίσης, άλλες ιδιότητες καθιστούν το p-RNA «καλύτερο» γενετικό υλικό από το RNA⁴⁰. Το πυρανόσυλο RNA φαίνεται να είναι μια εξαιρετική επιλογή ως γενετικό σύστημα. Κατά κάποιον τρόπο, μπορεί να είναι μια βελτίωση των κανονικών νουκλεϊνικών οξέων. Όμως, η προβιοτική σύνθεση των πυρανόσυλο νουκλεοτιδίων δεν είναι πιθανόν να αποδειχτεί ως πιο εύκολη διαδικασία από τη σύνθεση των κανονικών ισομερών, αν και μια πορεία μέσω της 2,4-διφωσφορικής ριβόζης διερευνάται.

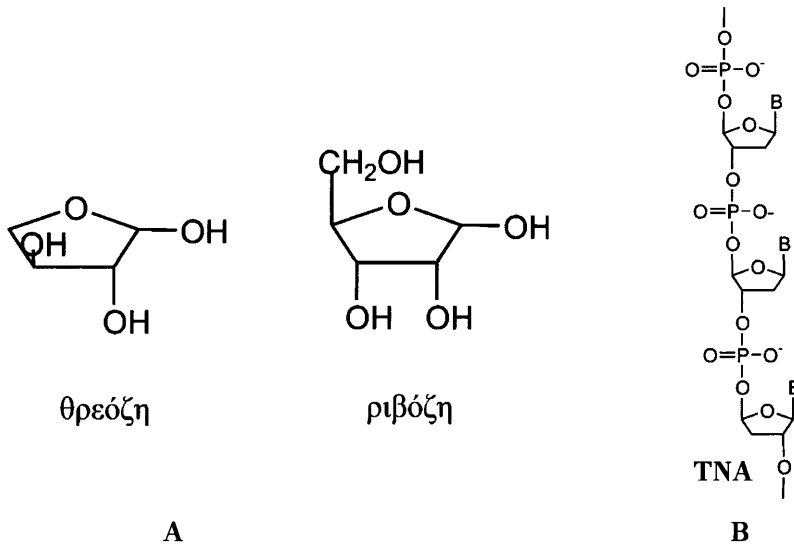
Το πεπτιδο-νουκλεϊνικό οξύ (PNA) είναι ένα άλλο ανάλογο νουκλεϊνικού οξέος που έχει μελετηθεί εκτεταμένα (εικόνα 10.5γ) και έχει προταθεί ως πρόδρομο του RNA⁴¹. Συντέθηκε από τον Nielsen και τους συνεργάτες του⁴² προσπαθώντας να συνθέσουν ένα αντινοσηματικό RNA (antisense RNA). Το PNA είναι ένα αφόρτιστο, μη χειρόμορφο μόριο ανάλογο του RNA ή του DNA. Η ραχοκοκαλιά που στα νουκλεϊνικά οξέα αποτελείται από ριβόζη και φωσφορικά, αντικαταστάθηκε από ραχοκοκαλιά μονομερών *N*-(2-αμινοαιθυλ)-γλυκίνης που ενώνονται με αμιδικό δεσμό, όπως στα πεπτίδια. Οι δε βάσεις είναι προσδεδεμένες μέσω μεθυλενοκαρβοξυλ-ομάδων.

Το PNA σχηματίζει πολύ σταθερές διπλές έλικες με συμπληρωματικό RNA ή DNA^{43,44}. Έρευνες έχουν δείξει ότι η πληροφορία μπορεί να μεταφερθεί από το PNA στο RNA και αντίστροφα, με αντιδράσεις που κατευθύνονται με εκμαγείο^{44,45} και ότι τα χιμαιρικά PNA-DNA σχηματίζουν εύκολα είτε DNA είτε PNA εκμαγεία. Ας σημειωθεί ότι η σταθερότητα των διπλών ελίκων αυξάνει με τη σειρά DNA/DNA < DNA/PNA < PNA/PNA⁴⁶. Έτσι, μια μετάβαση από έναν PNA κόσμο σε έναν RNA κόσμο είναι εφικτή. Το PNA όμως, μέχρι πρόσφατα, δεν είχε αποδειχθεί ότι είναι προβιοτικό μόριο.

Σε πρόσφατα πειράματα ο Miller και οι συνεργάτες του⁴⁷ παρασκεύασαν άμεσα με τη βοήθεια ηλεκτρικών εκκενώσεων από μίγμα CH₄, N₂, NH₃ και H₂O μονομερή του PNA. Η απλότητα των ενώσεων του PNA υπονοεί ότι η προβιοτική σύνθεσή του μπορεί να είναι εφικτή. Τότε, πιθανόν το PNA να ήταν το πρώτο γενετικό υλικό. Αξιοσημείωτο είναι ότι ο Westheimer ανέφερε το μονομερές του PNA ως ένα από τα πιθανά μονομερή που θα μπορούσαν να αντικαταστήσουν τη φωσφορική ριβόζη τέσσερα χρόνια πριν από την εύρεση του PNA⁴⁸.

Οι αποδόσεις όμως των αντιδράσεων είναι πολύ μικρές. Το PNA ως γενετικό υλικό δεν έχει τύχει ακόμα της ευρείας αποδοχής, επειδή τα PNA μονομερή σχηματίζουν κυκλικά μόρια όταν αυτά είναι ενεργά. Αυτό θα μπορούσε να κάνει πολύ δύσκολο τον πολυμερισμό των μονομερών κάτω από προβιοτικές συνθήκες.

Άλλο υποψήφιο γενετικό υλικό, που κατέχει την πρώτη θέση ως υποψήφιο μόριο γενετικού υλικού πριν το RNA, είναι το TNA (L-α-θρεοφουρανόσυλο ολιγονουκλεοτίδιο) που ανακαλύφθηκε από τον Eschenmoser και τους συνεργάτες του⁴⁹. Το TNA, όπως το DNA και το RNA, έχει ένα φωσφορυλιωμένο σάκχαρο ως ραχοκοκαλιά, και μετα-



ΕΙΚΟΝΑ 9.6

A. Οι χημικοί τύποι της θρεόζης και της ριβόζης B. Το TNA

φέρει τις πληροφορίες στην αλληλουχία των τεσσάρων διαφορετικών βάσεων (A, T, C και G). Αλλά, αντί της ριβόζης (όπως στο RNA) ή της δεοξυριβόζης (όπως στο DNA), δύο σάκχαρα που αποτελούνται από πέντε άτομα άνθρακα, το TNA περιέχει θρεόζη, ένα σάκχαρο με τέσσερα άτομα άνθρακα. Στο TNA, η φωσφορική ομάδα που ενώνει τα σάκχαρα απαντάται μεταξύ του τρίτου ατόμου άνθρακα και του δευτέρου ατόμου της γειτονικής θρεόζης ($3' \rightarrow 2'$) και όχι μεταξύ του τρίτου και του πέμπτου ($3' \rightarrow 5'$) όπως στην περίπτωση του DNA και RNA.

Το TNA σχηματίζει σταθερά ζεύγη τύπου Watson-Crick με τον εαυτό του και με το RNA. Αυτή η ικανότητα είναι σημαντική γιατί δείχνει ότι το TNA θα μπορούσε να τη χρησιμοποιήσει αναπαράγοντας τον εαυτό του. Το TNA πλεονεκτεί από το RNA λόγω της σχετικής χημικής απλότητάς του. Η θρεόζη είναι μία από τις δύο αλδοτετρόζες (τέσσερα άτομα άνθρακα) και μπορεί να συνδέεται μόνο στις θέσεις 2' και 3'. Επειδή το σάκχαρο που αποτελείται από τέσσερα άτομα άνθρακα όπως η θρεόζη μπορεί να κατασκευαστεί από δύο όμοιες μονάδες δύο ατόμων, το TNA ή τα σχετικά πολυμερή μπορεί παρασκευαστούν και να εξελιχθούν πιο εύκολα. Επιπλέον, δεν είναι δύσκολο να φανταστούμε πως ο «TNA κόσμος» θα μπορούσε να μετατρα-

πεί σε έναν «RNA κόσμο» και να διατηρεί τη συνέχιση της γενετικής πληροφορίας. Έτσι το TNA και οι συγγενείς ενώσεις θα μπορούσαν να είναι οι πρόδρομες ενώσεις του RNA στην προβιοτική Γη.

Είναι επίσης πιθανό πριν από τη βασισμένη στο RNA ζωή να προηγήθηκε η σύνθεση ενός αντιγραφόμενου και εξελισσόμενου πολυμερούς που να μην εμφάνιζε καμιά ομοιότητα με τα νουκλεϊνικά οξέα. Αυτοαντιγραφή χωρίς δαρβινική εξέλιξη έχει αποδειχτεί ότι μπορεί να γίνει για ορισμένα πεπτιδία⁵⁰ και ακόμη μικρές οργανικές ενώσεις⁵¹. Γιατί να μην ψάξουμε για κάθε πολυμερές που θα ήταν ικανό για αυτοαντιγραφή; Ένα κρίσιμο ερώτημα τότε είναι το αν αυτό αυτοαντιγράφεται αξιόπιστα για να παρέχει τη βάση της δαρβινικής εξέλιξης. Τα νουκλεϊνικά οξέα έχουν το μεγάλο πλεονέκτημα να δρουν ως εκμαγεία κάθε αλληλουχίας ανεξάρτητα, οι δε ιδιότητες του εκμαγείου κάθε συγκεκριμένου μορίου νουκλεϊνικού οξέος είναι με πολύ συγκεκριμένες αλληλουχίες. Η αντιγραφή πεπτιδίων βασισμένη σε εκμαγείο μέσα σε ένα σύμπλεγμα από α-έλικες απαγορεύει περισσότερες επιλογές από τις άλλες αυτοαντιγραφόμενες οντότητες.

Οι μελέτες που περιγράφηκαν πιο πάνω, υπονοούν ότι υπάρχουν πολλοί τρόποι σύνδεσης μεταξύ των βάσεων των νουκλεοτιδίων ώστε να σχηματίσουν αλυσίδες οι οποίες θα σχηματίσουν διπλές έλικες τύπου Watson-Crick. Ίσως μια δομή αυτού του είδους να ανακαλυφθεί και να συντίθεται εύκολα κάτω από προβιοτικές συνθήκες. Εάν συμβαίνει αυτό, θα είναι ένα πιθανό υποψήφιο σύστημα για να θεωρηθεί πρωταρχικό γενετικό υλικό. Όμως, αυτό που παραμένει να διερευνηθεί είναι αν το πρώτο γενετικό υλικό μπορεί να μην περικλείει βάσεις νουκλεοζιτών. Δύο ή περισσότερα απλά μόρια θα μπορούσαν να έχουν τις ιδιότητες που χρειάζεται ώστε να σχηματίσουν ένα γενετικό πολυμερές -για παράδειγμα, ένα θετικά και ένα αρνητικά φορτισμένο αμινοξύ. Δεν είναι σίγουρο, όμως, ότι υπάρχουν αυτού του είδους οι σταθερές δομές. Το RNA είναι καθαρά προσαρμοσμένο στον σχηματισμό διπλής έλικας. Δεν είναι πολύ πιθανόν να υπάρχουν απλούστερα μόρια που να υποκαθιστούν τα νουκλεοτίδια σύμφωνα με κάποιους ερευνητές. Ίσως η προσκόλληση σε επιφάνειες ορυκτών να είναι ένα είδος υποκατάστασης του RNA, αλλά αυτό θα πρέπει να τεκμηριωθεί με πειράματα. Χωρίς πειραματικές αποδείξεις καμιά υπόθεση δεν μπορεί να τεκμηριωθεί.

Ο Cairns-Smith το 1982, πολύ πριν γίνει αυτή η επιχειρηματολογία δημοφιλής, υπογράμμισε το πόσο απίθανο είναι ένα μόριο τόσο τέλει σαν το RNA να μπορεί να εμφανιστεί *de novo* στην αρχέγονη Γη. Έκανε τότε μια πολύ ριζοσπαστική πρόταση, ότι η πρώτη μορφή ζωής δεν ήταν βασισμένη σε οργανικό πολυμερές, αλλά μάλλον ήταν ένας αυτοαντιγραφόμενος πηλός⁵². Η πληροφορία θα μπορούσε να αντιστοιχεί στην κατανομή των φορτίων ή των σχημάτων της επιφάνειας του πηλού, και η αντιγραφή θα μπορούσε να περιλαμβάνει το αντίγραφο της πληροφορίας στο νεοσχηματιζόμενο στρώμα πηλού. Προτάσεις αυτού του είδους προκαλούν τους χημικούς να σκεφτούν ευρύτερα για τη φύση της κληρονομήσιμης χημικής πληροφορίας και να επινοήσουν πειράματα ώστε να ελέγξουν τέτοιες ιδέες.

Ο Cairns-Smith πρότεινε ότι η σύνθεση οργανικών μορίων έγινε μέρος της ανταγωνιστικής στρατηγικής του κόσμου του πηλού και των ανόργανων γονιδιωμάτων και τέλειωσε με τη δημιουργία των οργανικών δημιουργημάτων. Η υπόθεσή του για μια ανόργανη ζωή απέτυχε να τύχει πειραματικής υποστήριξης. Η ιδέα παραμένει λανθάνουσα, καθώς δεν έχει ερευνηθεί. Ο Cairns-Smith προτείνει επίσης την πιθανότητα ότι πριν το RNA προηγήθηκαν ένα ή περισσότερα γραμμικά οργανικά γονιδιώματα⁵³.

Τα παραπάνω δείχνουν ότι υπάρχει ένα μεγάλο χάσμα μεταξύ της πολυπλοκότητας των μορίων τα οποία εύκολα συντίθενται σε πειράματα προσομοίωσης και των μορίων που είναι γνωστά ότι σχηματίζουν πιθανές δομές που μπορούν να αντιγραφούν και να αποθηκεύουν πληροφορίες. Έτσι αρκετοί ερευνητές πιστεύουν ότι ο μεταβολισμός ήρθε πριν από τα γενετικά αυτά μόρια^{54,55,56} και προτείνουν ότι μπορεί να υπάρξει μια αξιόλογη οργάνωση μιας σειράς χημικών αντιδράσεων απουσία γενετικού πολυμερούς. Επομένως, το πρώτο γενετικό πολυμερές εμφανίστηκε σε ένα ήδη ιδιαίτερο βιοχημικό περιβάλλον. Επειδή είναι δύσκολο να προβλέψουμε μια κυκλική σειρά χημικών αντιδράσεων που να παράγει νουκλεοτίδια, στη θεωρία αυτή ταιριάζει ένα απλούστερο γενετικό σύστημα που να προηγήθηκε του RNA.

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Woese, C. (1967) «The evolution of the genetic code». in Woese C. *The Genetic Code*. New York: Harper & Row, pp.179-195.
2. Crick, F. H. C. (1968) «The origin of the genetic code». *Journal of Molecular Biology* 38:367-379.
3. Orgel, L. E. (1968) «Evolution of the genetic apparatus». *Journal of Molecular Biology* 38:381-393.
4. Orgel, L. E. (1994) «The origin of life on the Earth». *Scientific American* 271:52-61.
5. Crick, F. (1970) «Central dogma of molecular biology». *Nature*, 227:561-563.
6. Voet, D. and Voet, J. G. *Biochemistry* (2nd ed.), New York: John Wiley & Sons, 1995.
7. Kruger, K., Grabowski, P., Zaug, A. J., Sands, J., Gottschling, D. E. and Cech, T. R. (1982) «Self-splicing RNA: Autoexcision and autocyclization of the ribosomal RNA intervening sequence of *Tetrahymena*». *Cell* 31:147-157.
8. Guerrier-Takada, C., Gardiner, K., Marsh, T., Pace, N., Altman, S. (1983) «The RNA moiety of ribonuclease P is the catalytic subunit of the enzyme». *Cell* 35:849-857.
9. Gilbert, W. (1986) «The RNA world». *Nature* 319:618.
10. Green, R. and Noller, H. F. (1997) «Ribosomes and translation». *Annu. Rev. Biochem.* 66:679-716.
11. White, H. B. (1976). «Coenzymes as fossils of an earlier metabolic state». *J. Mol. Evol.* 7:101-104.
12. Sutherland, J. D. and Whitfield, J. N. (1997) «Studies on a potentially prebiotic synthesis of RNA». *Tetrahedron* 53:11595-11626.
13. Reichard, P. (1993) «From RNA to DNA, why so many ribonucleotide reductases?» *Science* 260:1773-1777.
14. Nitta, I., Kamada, Y., Noda, H., Ueda, T. and Watanabe, K. (1998) «Reconstitution of peptide bond formation with *Escherichia coli* 23S ribosomal RNA domains». *Science* 281:666-669.
15. Maizels, N. and Weiner, A. M. (1994) «Phylogeny from function: evidence from the molecular fossil record that tRNA originated in replication, not translation». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91:6729-6734.

16. Romby, P., Brunel, C., Caillet, J., Springer, M., Grunberg-Manago, M., Westhof, E., Ehresmann, C. and Ehresmann, B. (1992) «Molecular mimicry in translational control of E. coli threonyl-tRNA synthetase gene. Competitive inhibition in tRNA aminoacylation and operator-repressor recognition switch using tRNA identity rules». *Nucleic Acids Res.* 20:5633-5640.
17. Blum, B., Bakalara, N. and Simpson, L. (1990) «A model for RNA editing in kinetoplastid mitochondria: “guide” RNA molecules transcribed from maxicircle DNA provide the edited information». *Cell*, 60:189-198.
18. Landweber, L. F. (1999) «Experimental RNA evolution». *Trends Ecol Evol.* 14:353-358.
19. Lehman, N. and Joyce, G. F. (1993) «Evolution in vitro: analysis of a lineage of ribozymes» *Current Biology* 3:723-734.
20. Gold, L., Polisky, B., Uhlenbeck, O., Yarus, M. (1995) «Diversity of oligonucleotide functions». *Annu. Rev. Biochem.* 64:763-797.
21. Lorsch, J. R., Szostak, J. W. (1996) «Chance and necessity in the selection of nucleic acid catalysts». *Acc. Chem. Res.* 29:103-110.
22. Jaeger, L. (1997) «The new world of ribozymes» *Current Opinion Struct. Biol.* 7:324-335.
23. Osborne, S. E., Ellington, A. D. (1997) «Nucleic acid selection and the challenge of combinatorial chemistry» *Chem. Rev.* 97:349-370.
24. Breaker, R. R. (1997) «*In vitro* selection of catalytic polynucleotides» *Chem. Rev.* 97:371-390.
25. Feigon, J., Dieckmann, T., Smith, F. W. (1996) «Aptamer structures from A to Zeta». *Chem. & Biol.* 3:611-617.
26. Heus, H. A. (1997) «RNA aptamers» *Nature Struct. Biol.* 4:597-600.
27. Ban, N., Nissen, P., Hansen, J., Moore, P. B., Steitz, T. A. (2000) «The complete atomic structure of the large ribosomal subunit at 2.4 Å resolution». *Science*, 289:905-920.
28. Muth, G. W., Ortoleva-Donnelly, L., Strobel, S. A. (2000) «A single adenosine with a neutral pKa in the ribosomal peptidyl transferase center». *Science* 289:947-950.
29. Gesteland, R. F. and Atkins, J. F. (1993) *The RNA World: The Nature of Modern RNA Suggests a Prebiotic World*, Cold Spring Harbor Laboratory Press.
30. Unrai, P. J. and Bartel, D. P. (1998) «RNA-catalysed nucleotide synthesis». *Nature* 395:260-263.
31. Ferris, J. P. and Ertem, G. (1993) «Montmorillonite catalysis of RNA oligomer formation in aqueous solution. A model for the prebiotic formation of RNA» *J. Am. Chem. Soc.* 115:12270-12275.

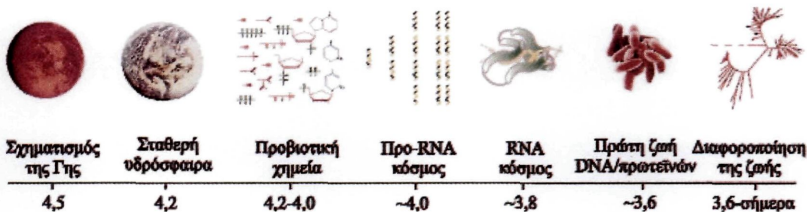
32. Kawamura, K. and Ferris, J. P. (1994) «Kinetic and mechanistic analysis of dinucleotide and oligonucleotide formation from the 5'-phosphorimidazolide of adenosine on Na⁺-montmorillonite» *J. Am. Chem. Soc.* 116:7564-7572.
33. Hill, A. R., Wu, T. and Orgel, L. E. (1993) «The limits of template-directed synthesis with nucleoside-5'-phosphoro(2-methyl)imidazolides». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 23:285-290.
34. von Kiedrowski, G. (1986) «A self-replicating hexadeo xynucleotide». *Angew. Chem.* 25:932-935.
35. Joyce, G. F. (1989) «RNA evolution and the origins of life». *Nature*, 338:217-224.
36. Ferris, J. P. (1987) *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* LII:29-39.
37. Joyce, G. F., Visser, G. M., van Boeckel, C. A., van Boom, J. H., Orgel, L. E. and van Westenen, L. (1984) «Chiral selection in poly(C)-directed synthesis of oligo(G)». *Nature* 310:602-604.
38. Muller, D., Pitsch, S., Kittaka, A., Wagner, E., Wintner, C. E. and Eschenmoser, A. (1990) *Helv. Chim. Acta* 73:1410-1468.
39. Eschenmoser, A. (1997) «Towards a chemical etiology of nucleic acid structure». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 27:535-553.
40. Pitsch, S., Krishnamurthy, R., Bolli, M., Wendeborn, S., Holzer, A., Minton, M., Lesuer, C., Schloenvogt, I., Jaun, B. and Eschenmoser, A. (1995) «Pyranose-RNA ('p-RNA'): Base-pairing selectivity and potential to replicate». *Helv. Chim. Acta* 78:1621-1635.
41. Nielsen, P. E. (1993) «Peptide nucleic acid (PNA): a model structure for the primordial genetic material?» *Orig. Life Evol. Biosphere*, 23:323-327.
42. Egholm, M., Buchardt, O., Nielsen, P. E. and Berg, R. H. (1992) «Peptide nucleic acids (PNA). Oligonucleotide analogues with an achiral peptide backbone» *J. Am. Chem. Soc.* 114:1895-1897.
43. Egholm, M., Buchardt, O., Christensen L., Behrens C., Freier, S. M., Driver, D. A., Berg, R. H., Kim, S. K., Norden, B. and Nielsen, P. E. (1993) «PNA hybridizes to complementary oligonucleotides obeying the Watson-Crick hydrogen-bonding rules». *Nature* 365:566-568.
44. Schmidt, J. G., Christensen, L., Nielsen, P. E. and Orgel, L. E. (1997) «Information transfer from DNA to peptide nucleic acids by template-directed syntheses». *Nucleic Acids Res.* 25:4792-4796.
45. Schmidt, J. G., Nielsen, P. E. and Orgel, L. E. (1997) «Information transfer from peptide nucleic acids to RNA by template-directed syntheses». *Nucleic Acids Res.* 25:4797-4802.
46. Koppitz, M., Nielsen, P. E. and Orgel, L. E. (1998) «Formation of oligonucleotide-PNA-chimeras by template-directed ligation». *J. Am. Chem. Soc.* 120:4563-4569.

47. Nelson, K. E., Levy, M. and Miller, S. L. (2000) «Peptide nucleic acids rather than RNA may have been the first genetic molecule». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97:3868-3871.
48. Westheimer, F. H. (1987) «Why nature chose phosphates». *Science*, 235:1173-1178.
49. Schöning, P., Scholz, S., Guntha, X., Wu, R., Krishnamurthy and Eschenmoser A. (2000) «Chemical etiology of nucleic acid structure: The -Threofuranosyl-(3'2') oligonucleotide system K-U». *Science* 290:1347-1351.
50. Lee, D. H., Granja, J. R., Martinez, J. A., Severin, K., Ghadri, M. R. (1996) «A self-replicating peptide». *Nature*, 382:525-528.
51. Tjivikua, T., Ballester, P. and Rebek, J. Jr. (1990) «A self-replicating system». *J. Am. Chem. Soc.* 112:1249-1250.
52. Cairns-Smith, A. G. (1982) *Genetic Takeover and the Mineral Origins of Life*, Cambridge University Press.
53. Cairns-Smith, A. G. and Davis, C. J. (1977) in *Encyclopaedia of Ignorance* (Duncan, R. and Weston-Smith, M., eds), pp. 397-403, Pergamon Press.
54. Kauffman, S. A. (1986) «Autocatalytic sets of proteins» *J. Theor. Biol.* 119:1-24.
55. Wächtershäuser, G. (1988) «Before enzymes and templates-theory of surface metabolism». *Microbiol. Rev.* 52:452-484.
56. De Duve, C. (1991) *Blueprint for a Cell: The Nature and Origin of Life*, Neil Patterson.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 10ο

Η μετάβαση από τον αβιοτικό κόσμο στον κόσμο του RNA και του DNA

Ο «κόσμος του RNA» είναι μια υποθετική αρχέγονη περίοδος πριν από την εμφάνιση της σύνθεσης των κωδικοποιημένων πεπτιδίων. Κατά την περίοδο αυτή οι κύριοι βιολογικοί καταλύτες ήταν RNA αντί για πρωτεΐνες, των οποίων η βιοσύνθεση θα επιτυγχανόταν στο μέλλον. Θα μπορούσε βέβαια να είχαν χρησιμοποιηθεί συγχρόνως και άλλοι καταλύτες. Κατά την περίοδο αυτή, το RNA ήταν το κυρίαρχο μόριο της ζωής. Έχουν γίνει πολλά πειράματα και υποθέσεις για τον RNA κόσμο και ίσως είναι η πιο ολοκληρωμένη πρόταση για τη μετάβαση από τον αβιοτικό κόσμο στον κόσμο μας, όπου κυριαρχούν οι πρωτεΐνες, με αποθήκευση της γενετικής πληροφορίας από το DNA. Παρακάτω θα γίνει μια ανασκόπηση των κυριότερων πειραμάτων και υποθέσεων που έγιναν για τον κόσμο του RNA, προσπαθώντας να ανατρέξουμε στα γεγονότα που οδήγησαν στον κόσμο μας, το βασισμένο σε DNA-RNA-πρωτεΐνες-λιπίδια, καθώς και τα στάδια πριν και μετά τον RNA κόσμο. Στην εικόνα 10.1 αναπαριστώνται τα χρονικά στάδια που πιστεύουμε ότι υπήρξαν κατά τη μετάβαση από τον αβιοτικό κόσμο στους πρώτους οργανισμούς.



ΕΙΚΟΝΑ 10.1.

Χρονική εξέλιξη των γεγονότων της ιστορίας της ζωής στη Γη (οι χρονολογίες σε δισεκατομμύρια χρόνια) [Joyce, G. F. *Nature* (2002) 418:111-258].

Προ-RNA κόσμος

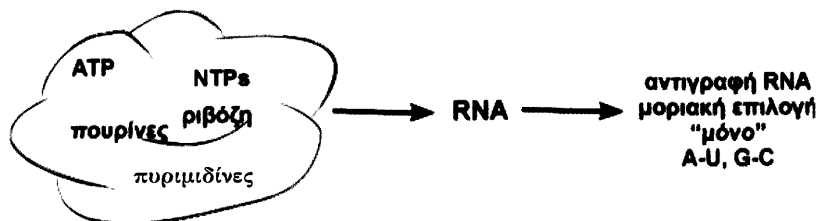
Αυτή η περίοδος περιλαμβάνει όλα τα στάδια που οδήγησαν από τα βασικά προϊόντα της κοσμικής χημείας στα πρώτα αντιγραφόμενα μόρια RNA. Αν και έχει γίνει αρκετή έρευνα, τα στάδια αυτά πρέπει να διερευνηθούν ακόμα περισσότερο.

Σήμερα πολλοί πιστεύουν, ότι πρέπει να προϋπήρξε του RNA κόσμου και ένας άλλος κόσμος (ή και άλλοι). Κάποιοι σχηματισμοί της αβιοτικής χημείας θα πρέπει ούτως ή άλλως να υπήρξαν πριν έρθει το RNA στο προσκήνιο. Κατά τον Christian de Duve υπήρχε ένα σύνολο άγνωστων χημικών αντιδράσεων που παρήγαγαν τον κόσμο του RNA και τον κράτησαν σε όλη τη διάρκεια της ύπαρξής του. Αυτό το σύνολο των αντιδράσεων το ονόμασε «πρωτομεταβολισμό», σε αντίθεση με τον μεταβολισμό που είναι ένα σύνολο ενζυμικών αντιδράσεων, οι οποίες στηρίζουν ακόμα και σήμερα όλους τους ζωντανούς οργανισμούς¹. Ο πρωτομεταβολισμός (που εξελίχθηκε με τον χρόνο) ήταν σε λειτουργία μέχρι να τον αντικαταστήσει ο μεταβολισμός όπως τον γνωρίζουμε σήμερα. Αρκετά στάδια μπορούμε να διακρίνουμε κατά τη μετάβαση από την προβιοτική χημεία στον σύγχρονο μεταβολισμό.

Μπορεί να μην γνωρίζουμε την προβιοτική χημεία που οδήγησε στον RNA κόσμο, όμως κάποια κύρια χαρακτηριστικά των αντιδράσεων που περιλαμβάνονται στον προ-RNA κόσμο μπορούν να προσδιοριστούν με βάση τις σημερινές γνώσεις².

Σε ένα πρώτο στάδιο έπρεπε να αναπτυχθεί μια μεταβολική οδός με την οποία οργανικά υλικά θα μετατρέπονταν σε RNA. Επομένως, έπρεπε να σχηματισθούν τα συστατικά που απαρτίζουν τα ριβονουκλεοτίδια. Από εκεί και πέρα τα ριβονουκλεοτίδια έπρεπε να συνδεθούν μεταξύ τους και να παράγουν τα πρώτα μόρια RNA. Όπως αναφέρθηκε στο προηγούμενο κεφάλαιο, προσπάθειες να αναπαράχθούν αυτά τα γεγονότα στο εργαστήριο, μόνο μερικώς πέτυχαν, που σημαίνει ότι δεν είναι ακόμη κατανοητή η πολυπλοκότητα της χημείας που περικλείει το στάδιο αυτό. Από την άλλη μεριά είναι θεμελιώδους σημασίας το γεγονός ότι αυτές θα πρέπει να ήταν σημαντικές αντιδράσεις που οδήγησαν και κράτησαν τον κόσμο του RNA για μεγάλο διάστημα. Αντίθετα, η ιδέα ότι λίγα μόρια RNA τυχαία συνδυάζονται από κάποια συγκυρία και στη συνέχεια αναπαράγονται

και ενισχύονται, δεν είναι πειστική. Δεν θα μπορούσε να υπάρχει αντιγραφή χωρίς τη συνεχή χημική στήριξη με παροχή των αναγκαίων υλικών και φυσικά ενέργειας.



ΕΙΚΟΝΑ 10.2.
Σχηματική αναπαράσταση πιθανών σταδίων στον προ-RNA κόσμο.

Η ανάπτυξη της αντιγραφής του RNA θα πρέπει να είναι το δεύτερο στάδιο της εξέλιξης προς τον κόσμο του RNA (εικόνα 10.2). Το πρόβλημα δεν είναι τόσο απλό όσο φαίνεται με την πρώτη ματιά, όμως προσπάθειες για να κατασκευαστεί ένα μόριο RNA ικανό να καταλύει την αντιγραφή άλλου RNA (βλέπε παρακάτω) έχουν αρχίσει να δίνουν κάποια ενθαρρυντικά αποτελέσματα.

Μετά την καθιέρωση της αντιγραφής του RNA, θα ήταν δυνατή η εξέλιξη σύμφωνα με τη δαρβινική άποψη. Εξαιτίας των αναπόφευκτων λαθών στην αντιγραφή, ένας αριθμός μεταλλαγμένων μορίων θα πρέπει να δημιουργήθηκε από το αρχικό εκμαγείο. Μερικές από αυτές τις μεταλλάξεις θα πρέπει να αντιγράφηκαν γρηγορότερα από άλλες ή αποδείχτηκαν περισσότερο σταθερές. Έτσι προοδευτικά απομακρύνθηκαν από την όλη διαδικασία τα μόρια με τα λιγότερα πλεονεκτήματα. Βαθμιαία ένα απλό μοριακό είδος, που συνδύαζε την αντιγραφή και τη σταθερότητα σε βέλτιστο βαθμό κάτω από τις τότε συνθήκες που επικρατούσαν, έγινε το κυρίαρχο. Αυτό, σε μοριακό επίπεδο, είναι ακριβώς ο μηχανισμός που προτείνεται από τον Δαρβίνο για την εξέλιξη των οργανισμών: τυχαία μετάλλαξη, ανταγωνισμός, επιλογή και επαύξηση της καταλληλότερης οντότητας. Το σενάριο αυτό δεν είναι μόνο θεωρητικό κατασκεύασμα. Έχει αναβιώσει πολλές φορές στο εργαστήριο με τη βοήθεια ενός ενζύμου που συμμετέχει στην αντιγραφή των ιών ήδη από το 1967, από τον βιοχημικό Sol Spiegelman. Η μέθοδος βελτιώθηκε την προηγούμενη δεκαετία και είναι ένα από τα σημαντικότερα εργαλεία για την κατανόηση των

διεργασιών που συνέβησαν κατά τα αρχικά στάδια της δημιουργίας της ζωής (βλ. παρακάτω για *in vitro* επιλογή – εξέλιξη – SELEX).

Φαίνεται εξαιρετικά απίθανο ότι ο πρωτομεταβολισμός παρήγαγε μόνο τις τέσσερις βάσεις που βρίσκονται στο RNA, την αδενίνη (A), την ουρακίλη (U), τη γουανίνη (G) και την κυτοσίνη (C), έτοιμες για κάποια αξιοσημείωτη συγκυρία για να γίνουν ζεύγη και να επιτρέπουν την αντιγραφή. Οι χημικές ενώσεις δεν έχουν κανενός είδους προνοητικότητα εκτός του να αναγνωρίζουν με καταπληκτική ακρίβεια συγγενικές δομές και να αντιδρούν. Κατά πάσα πιθανότητα, οι τέσσερις βάσεις προέκυψαν μαζί με άλλες παρόμοιες ουσίες που αποτελούνταν από έναν ή περισσότερους δακτυλίους που περιείχαν άνθρακα και άζωτο. Σύμφωνα με τον παρόντα κατάλογο τέτοιες ουσίες θα μπορούσαν να περιλαμβάνουν, μεταξύ των άλλων ενώσεων, μέλη της οικογένειας των πουρινών (οι οποίες συμπεριλαμβάνουν τις A και G), πυριμιδινών (που συμπεριλαμβάνουν τις U, T και C), νικοτιναμιδίου, φλαβίνης και πτερινών. Το πρώτα μόρια, όπως τα νουκλεϊνικά οξέα, προφανώς περιείχαν πολλές από αυτές τις ενώσεις. Τα μόρια πλούσια σε A, U, G και C, προοδευτικά επιλέχθηκαν και επαυξήθηκαν, εφόσον κάποιος στοιχειώδης συνθετικός μηχανισμός εξαρτημένος από εκμαγείο επέτρεψε να προκύψουν τα ζεύγη βάσεων. Το RNA με τη σημερινή μορφή πρέπει να ήταν προϊόν της μοριακής επιλογής¹.

Το σύνολο των χημικών αντιδράσεων του πρωτομεταβολισμού θα πρέπει να ήταν ένα δίκτυο αρκετά σύνθετων χημικών διαδικασιών. Ειδικότερα, φαίνεται πιθανό το ATP και τα άλλα NTPs που χρησιμεύουν ως πρόδρομα μόρια για τη σύνθεση του RNA στους σημερινούς οργανισμούς να διαδραμάτισαν κάποιο ρόλο στον πρωτομεταβολισμό, πιθανώς ως ενεργειακοί μεταφορείς, πριν συμμετάσχουν στον σχηματισμό των πρώτων μορίων RNA. Η εναλλακτική λύση, η οποία φαίνεται λιγότερο πιθανή, είναι ότι το RNA εμφανίστηκε από έναν διαφορετικό μηχανισμό και ήταν η πηγή των πρώτων NTPs.

Μια άλλη ιδιότητα του πρωτομεταβολισμού είναι ότι πρέπει να είχε στηριχθεί σε ένα σύνολο από αντιδράσεις ικανές να διατηρηθούν κατά τη διάρκεια του χρόνου –που θα μπορούσε να είναι αρκετές χιλιετίες– και απαραίτητες για να προκύψει ο μεταβολισμός (ο καταλύμενος από ένζυμα). Αυτό το πρώτο σύνολο αντιδράσεων θα μπορούσε να είχε σταδιακά εμπλουτισθεί από αντιδράσεις που καταλύο-

νταν από ριβόζυμα. Αυτό δεν αποκλείει την ανάγκη για μια συνεχή πρωτομεταβολική υποστήριξη, ιδιαίτερα από τη στιγμή που υπάρχουν σοβαρές αμφιβολίες όσον αφορά το καταλυτικό φάσμα που θα μπορούσε να έχει καλυφθεί από τα πρώτα ριβόζυμα.

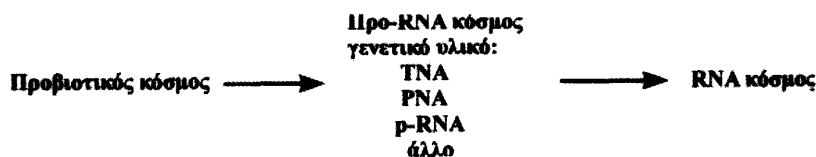
Τέλος, οι μεταβολικές αντιδράσεις του πρωτομεταβολισμού θα πρέπει να αποτελούν συνέχεια με αυτές του σύγχρονου μεταβολισμού.

Έτσι, μια βασική έκβαση του σταδίου πριν τον RNA κόσμο ήταν ο σχηματισμός των πρώτων αντιγράψιμων μορίων RNA. Με αυτήν την έκβαση, οι πληροφορίες μπήκαν στα βιογονικά συστήματα, εισάγοντας τους σπόρους της γενετικής συνέχειας, γενετικής παραλλακτικότητας και φυσικής επιλογής. Αυτό, όμως, ήταν μια καιροσκοπική συνέπεια των διαδικασιών που ήταν ουσιαστικά χημικές στη φύση και παρήγαγαν πιθανότατα μια ετερόκλητη συλλογή από διαφορετικά μόρια σαν τα πολυνουκλεοτίδια. Η χημεία μόνο, όπως αναφέρθηκε, δύσκολα θα μπορούσε να σχηματίσει επιλεκτικά πολυνουκλεοτίδια που θα περιείχαν ακριβώς εκείνα τα δύο ζεύγη βάσεων, A και U, και G και C, τα οποία συμβαίνει να έχουν τις αμοιβαία συμπληρωματικές δομές. Τέτοια – τυχερή – σύμπτωση αποπνέει πάρα πολύ προκαθορισμό για να είναι φυσική. Φαίνεται πιθανότερο ότι τα αληθινά RNAs ήταν αρχικά σπάνια στα προϊόντα της χημείας και ότι επιλέχτηκαν και ενισχύθηκαν πάρα πολύ μόλις μπόρεσαν να χρησιμεύσουν ως εκμαγεία. Έτσι, εγκαινιάστηκε η αντιγραφή.

Σύμφωνα με την προτεινόμενη υπόθεση, το προγονικό RNA προέκυψε ως το πρώτο προϊόν από μια νέα διαδικασία, τη μοριακή επιλογή, η οποία διαδραμάτισε στη συνέχεια σημαντικό ρόλο στην εμφάνιση των συγκεκριμένων μορίων RNA που συνδύασαν βέλτιστα τη σταθερότητα και ικανότητα αντιγραφής. Ο μηχανισμός αυτός χρησιμοποιείται πια και στο εργαστήριο και ονομάζεται *in vitro* επιλογή (*in vitro* selection, SELEX), αλλά ουσιαστικά είναι *in vitro* εξέλιξη-επιλογή.

Μια εναλλακτική πρόταση όπως αναφέρθηκε στο προηγούμενο κεφάλαιο, είναι να υπήρχε άλλο γενετικό υλικό πριν από τον RNA κόσμο (εικόνα 10.3). Η μετάβαση στο RNA από έναν κόσμο με άλλο γενετικό υλικό (TNA, PNA ή κάποιο άλλο) θα πρέπει να είχε πολύ διαφορετικό χαρακτήρα, ανάλογα με το αν το προγονικό μόριο ήταν παρόμοιο ή όχι με τα νουκλεϊνικά οξέα. Αν το πρόδρομο μόριο μπορούσε να συνταιριάζει, σχηματίζοντας ζεύγη, με το RNA, τότε η μετά-

βαση πιθανόν θα ήταν βαθμιαία. Η γενετική πληροφορία ίσως να διατηρήθηκε με «μεταγραφή» από το προ-RNA στο RNA, παραχωρώντας κάποια πλεονεκτήματα βασισμένα στις λειτουργίες των μορίων στα οποία είχαν μεταγραφεί. Από τη στιγμή που το RNA έγινε αυτοαντιγραφόμενο, θα μπορούσε να οικειοποιηθεί τον ρόλο του γενετικού υλικού και το προ-RNA γενετικό υλικό θα γίνονταν βαθμιαία δευτερεύον. Αν όμως το πρόδρομο μόριο δεν ήταν ένα μόριο σαν τα νουκλεινικά οξέα, η εμφάνιση του RNA θα πρέπει να περιέχει μια διαδικασία «μετάφρασης», μετατρέποντας την πληροφορία τη βασισμένη στο προ-RNA μόριο, στη βασισμένη στο μόριο του RNA ή μια νέα γενετική ανάληψη ελέγχου (genetic takeover)³ κατά την οποία καμιά από τις γενετικές πληροφορίες του προ-RNA δεν πέρασε στο RNA.



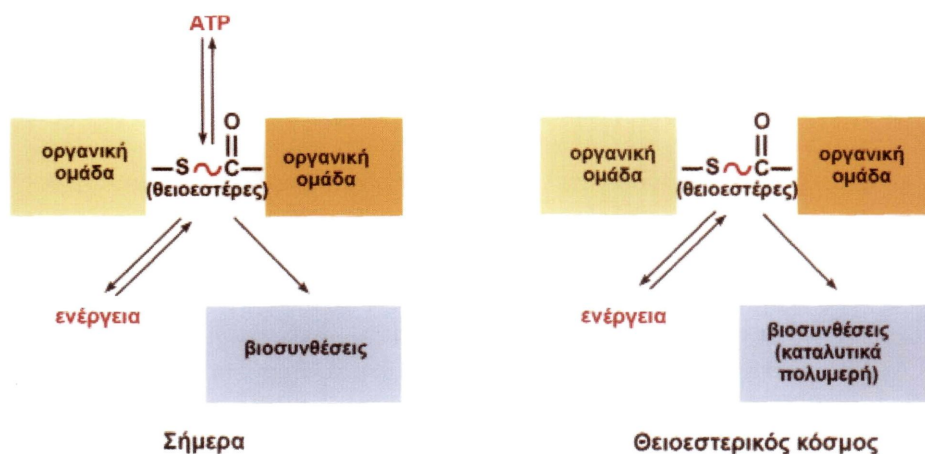
ΕΙΚΟΝΑ 11.3.

Προ-RNA κόσμος με διαφορετικό γενετικό υλικό.

Η καταλυτική δραστηριότητα που περιέβαλε το προ-RNA μόριο, ακόμη και να είχε μεγάλη ομοιότητα με το RNA, θα πρέπει να μεταφέρθηκε στο RNA με περαιτέρω εξελικτική βελτίωση. Οι καταλυτικές δυνατότητες των TNA, PNA και των άλλων προτεινόμενων πρόδρομων του RNA μορίων, δεν έχουν ακόμα ερευνηθεί, αλλά κάθε πειστική υπόθεση σχετικά με την προ-RNA ζωή, θα πρέπει να υπολογίζει αν και κατά πόσο το πρότερο γενετικό σύστημα έχει διευκολύνει την εμφάνιση του RNA. Από τη στιγμή που εμφανίστηκε το RNA και έγινε χρήσιμο για το σύστημα το οποίο τελούσε δαρβινική εξέλιξη («ζωντανός οργανισμός» με τον ορισμό που δόθηκε για τη στοιχειώδη ζωή), αναμένεται να ακολουθήσαν περαιτέρω εξελικτικές καινοτομίες που σχετίζονταν με τη σύνθεση και την αξιοποίηση του RNA. Με τον τρόπο αυτό η προ-RNA ζωή θα πρέπει να βοήθησε στο ξεπέρασμα των προβλημάτων από περιττά ή ανεπιθύμητα μόρια, παρέχοντας λύσεις που ανακαλύφθηκαν μέσω της φυσικής επιλογής. Τελικά, τα μόρια του RNA θα έγιναν υπεύθυνα για τη διασφάλιση της διαθεσιμότητας και της ικανότητας αντιγραφής των, εισάγοντας την εποχή της δαρβινικής εξέλιξης της βασισμένης στο RNA⁴.

Ο θειοεστερικός κόσμος

Θα μπορούσαν, συνεπώς, τα ίχνη του πρώιμου πρωτομεταβολισμού να υπάρχουν μέσα στον σύγχρονο μεταβολισμό. Έχουν γίνει αρκετές προτάσεις αυτού του είδους. Η πρόταση του Christian de Duve επικεντρώνεται γύρω από τον δεσμό μεταξύ θείου και του άνθρακα μιας ακυλο-ομάδας, η οποία δίνει έναν θειοεστέρα. Θεωρεί δε τον θειοεστερικό δεσμό ως αρχέγονο κατά την εξέλιξη της ζωής.



ΕΙΚΟΝΑ 10.4.

Η θέση των θειοεστέρων ως κεντρικά μόρια στον σημερινό κόσμο και στον «θειοεστερικό κόσμο».

Ένας θειοεστέρας σχηματίζεται όταν μια θειόλη (R-SH) ενώνεται με ένα καρβοξυλικό οξύ (R'-COOH). Κατά την αντίδραση αυτή απελευθερώνεται ένα μόριο νερού και αυτό που μένει είναι ένας θειοεστέρας (R-S-CO-R'). Τα αντιδρώντα συστατικά πιθανόν να υπήρχαν στην προβιοτική σούπα. Βέβαια, τα κύρια συστατικά που βρέθηκαν στο πείραμα του Miller και στους μετεωρίτες ήταν αμινοξέα και καρβοξυλικά οξέα, ενώ θειόλες προβλέπεται να εμφανίστηκαν σε περιοχές ηφαιστείων που ήταν πλούσιες σε υδρόθειο (H₂S). Για να αντιδράσουν τα συστατικά και να μετατραπούν σε θειοεστέρες, απαιτούνταν ενέργεια. Υπάρχουν αρκετοί πιθανοί μηχανισμοί για την παραγωγή τους. Προς το παρόν, αν υποθέσουμε ότι οι θειοεστέρες ήταν παρόντες, ποιος περιμένουμε να ήταν ο ρόλος τους;

Ο θειοεστερικός δεσμός είναι αυτό που οι βιοχημικοί ονομάζουν δεσμό υψηλής ενέργειας, ισοδύναμο με τον φωσφορικό δεσμό της τριφωσφορικής αδενοσίνης (ATP), το μόριο το οποίο είναι ο κύριος προμηθευτής ενέργειας στους ζώντες οργανισμούς. Οι θειοεστέρες είναι υποχρεωτικά ενδιάμεσα σε αρκετούς μηχανισμούς-κλειδιά στους οποίους το ATP είτε χρησιμοποιείται είτε ξαναδημιουργείται. Οι ενώσεις αυτές εμπλέκονται στη σύνθεση όλων των εστέρων, συμπεριλαμβανομένων αυτών που βρίσκονται σε σύνθετα λιπίδια. Επίσης παίρνουν μέρος στη σύνθεση πολλών άλλων ουσιών που υπάρχουν σε ένα κύτταρο όπως πεπτίδια, λιπαρά οξέα, στερόλες, τερπένια, πορφυρίνες κ.ά. Ο θειοεστέρας είναι πιο κοντά από το ATP στον μηχανισμό που χρησιμοποιεί ή αποδίδει ενέργεια. Με άλλα λόγια οι θειοεστέρες θα μπορούσαν να παίξουν τον ρόλο του ATP σε έναν θειοεστερικό κόσμο, στον οποίο αρχικά έλειπε το ATP.

Μεταξύ των ουσιών που οι σημερινοί οργανισμοί φτιάχνουν από θειοεστέρες, είναι ένας αριθμός βακτηριακών πεπτιδίων που αποτελούνται από 10 ή περισσότερα αμινοξέα. Η ανακάλυψη αυτή έγινε από το Lippmann, ο οποίος το 1953 πήρε το βραβείο Nobel για την ανακάλυψη του συνενζύμου A, και θεωρείται ο «πατέρας της βιοενεργητικής». Αλλά και πριν από αυτό, ο Wieland από τη Γερμανία βρήκε το 1951, ότι πεπτίδια σχηματίζονται αυθόρμητα από θειοεστέρες αμινοξέων σε υδατικό περιβάλλον. Η ίδια αντίδραση θα μπορούσε να συμβαίνει σε έναν θειοεστερικό κόσμο, όπου τα αμινοξέα ήταν παρόντα με τη μορφή των θειοεστέρων. Μεταξύ των πεπτιδίων και των ανάλογων πολυμερών κάποια μόρια θα μπορούσαν να είναι δομικά και λειτουργικά όμοια με τις μικρές καταλυτικές πρωτεΐνες που εγκαινίασαν τον μεταβολισμό. Έτσι προτάθηκε ότι τα πολυμερή που παρήχθησαν από τους θειοεστέρες παρείχαν τα πρώτα ένζυμα-καταλύτες του πρωτομεταβολισμού.

Αυτή η υπόθεση υπονοεί βεβαίως ότι οι θειοεστέρες θα μπορούσαν να σχηματισθούν αβιογενώς στην πρωταρχική Γη¹. Θα μπορούσαν να δημιουργηθούν από θειόλες και οξέα, αν και σε χαμηλή απόδοση, σε θερμό και όξινο περιβάλλον. Θα ήταν δυνατόν να σχηματισθούν απουσία νερού, για παράδειγμα, στην ατμόσφαιρα. Ίσως, το πιο πιθανό ενδεχόμενο είναι ότι οι θειοεστέρες σχηματίστηκαν, όπως στον παρόντα κόσμο, με αντιδράσεις που συνδυάστηκαν με διαδικασίες απόδοσης κάποιας ενέργειας. Ο χημικός Arthur Weber περιέγραψε

αρκετούς απλούς μηχανισμούς αυτού του είδους που θα μπορούσαν να λειτουργούν κατά τις πρωταρχικές συνθήκες της Γης.

Μέχρις εδώ αυτές οι ιδέες είναι πολύ θεωρητικές ώστε να γεφυρωθεί το χάσμα μεταξύ πρωτομεταβολισμού και μεταβολισμού με κλειδί τους ρόλους που έπαιξαν οι θειοεστέρες. Πειραματικά αποτελέσματα που υποστηρίζουν το μοντέλο του κόσμου των θειοεστέρων έχουν δημοσιευτεί από τους Wieland, Lipmann and Weber. Αποδείξεις ήρθαν και από το εργαστήριο του Miller (όπως αναφέραμε στο κεφάλαιο 5), όπου κάτω από πιθανές προβιοτικές συνθήκες παρουσία κυστεαμίνης, β-αλανίνης και παντοϊκού οξέος παρασκευάστηκε η παντεθεινή. Το μόριο αυτό είναι μια πολύ σημαντική θειόλη, μια καταλυτική μονάδα για τις αντιδράσεις που περιελάμβανε ο θειοεστερικός κόσμος.

Εκτός από την πρόταση του de Dune για τον θειοεστερικό κόσμο, υπάρχει και η πρόταση για έναν «ανόργανο πυροφωσφορικό κόσμο»⁵. Δεν αποκλείονται κάποιοι πιθανοί δεσμοί μεταξύ των κόσμων αυτών, καθώς και με τον «Σιδήρου-Θείου κόσμο» που αναπτύσσεται σε επόμενο κεφάλαιο⁶.

Ο κόσμος του RNA

Με την εγκαινίαση της αντιγραφής του RNA και τη βελτίωση αυτής μέσω μοριακής επιλογής, έχουμε έναν «κόσμο» όπου κυριαρχούν τα μόρια του RNA. Η κεντρική διεργασία του RNA κόσμου ήταν η αντιγραφή του RNA, η καταλυόμενη από RNA. Το RNA είχε διπλό ρόλο, όπως αναφέρθηκε, τον ρόλο της κατάλυσης (ριβόζυμο) και τον ρόλο της αποθήκευσης της γενετικής πληροφορίας. Κι εδώ τα γενικά χαρακτηριστικά της ζωής της βασισμένης στο RNA και της εξέλιξης του κόσμου αυτού, μπορούν να εξαχθούν από τη μελέτη των απαιτήσεων της δαρβινικής εξέλιξης και των βιοχημικών ιδιοτήτων του RNA. Θα αναφερθούν τα χαρακτηριστικά αυτά και στη συνέχεια τα πειραματικά δεδομένα που έχουμε, ιδιαίτερα με τα πειράματα της *in vitro* εξέλιξης-επιλογής.

Κατά τη διάρκεια αυτού του σταδίου, που αντιστοιχεί στον εξοικειωμένο «RNA κόσμο», μεγάλες εξελίξεις φαίνεται να είχαν γίνει. Ένα πρωτόγονο RNA γονιδίωμα συγκεντρώθηκε, αναπτύχθηκε η πρωτεϊνική σύνθεση η εξαρτώμενη από RNA, εγκαθιδρύθηκε ένας γενετικός κώδικας και συντέθηκαν τα πρώτα πρωτεϊνικά ένζυμα².

Κύριες εξελίξεις του RNA κόσμου

- ♦ Πρωτόγονο γονιδίωμα (RNA)
- ♦ Πρωτεϊνοσύνθεση
- ♦ Γενετικός κώδικας
- ♦ Πρώτα ένζυμα

Η τεχνική της *in vitro* εξέλιξης/επιλογής

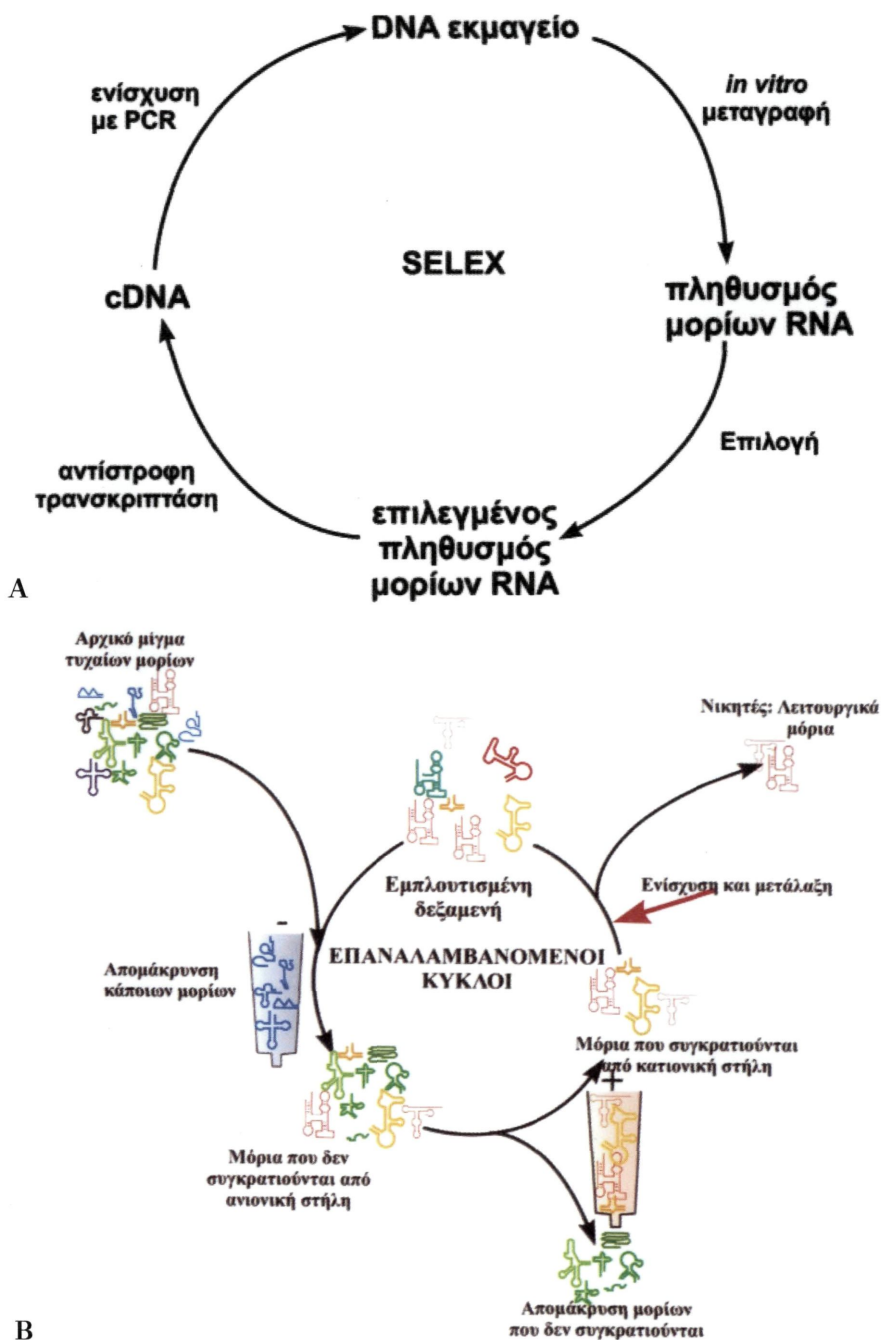
Όπως ήδη αναφέρθηκε στο προηγούμενο κεφάλαιο και στις αρχές αυτού, χρησιμοποιείται ευρύτατα για την εξερεύνηση του RNA κόσμου μια τεχνική που ονομάζεται *in vitro* επιλογή/εξέλιξη (*in vitro* selection-evolution, SELEX). Επειδή δεν υπάρχουν πολλά γνωστά ριβόζυμα στη φύση, έχει επινοηθεί η απόκτηση καινούργιων ριβοζύμων με εξέλιξη στον δοκιμαστικό σωλήνα. Η ιδέα εφαρμόστηκε από τον βιοχημικό Sol Spiegelman ήδη από το 1967 για την εύρεση ενός ενζύμου, αλλά για την εύρεση ριβοζύμων εφαρμόστηκε από το εργαστήριο του Szostak τα τελευταία χρόνια και χρησιμοποιείται ευρύτατα πλέον από πολλούς ερευνητές.

Η *in vitro* εξέλιξη ως τεχνική χρησιμοποιείται για να ερευνήσει τις λειτουργικές ικανότητες του RNA γρήγορα, συστηματικά και με κατευθυνόμενο τρόπο. Στην ουσία, αυτή η διαδικασία μιμείται την δαρβινική εξέλιξη, δηλαδή την «επιβίωση του καταλληλότερου», μόνο που αυτή πραγματοποιείται στο επίπεδο μεμονωμένων μορίων και στον δοκιμαστικό σωλήνα σε αντιδιαστολή με την κλασική δαρβινική εξέλιξη που πραγματοποιείται στους μεμονωμένους οργανισμούς και στη φύση. Η αφετηρία είναι μια πολύ μεγάλη ομάδα των συνθετικών μορίων RNA με ποικίλες ακολουθίες των τεσσάρων νουκλεοτιδίων του. Χρησιμοποιούνται τυπικές μοριακές μέθοδοι της βιολογίας για την υποβολή της αρχικής λίμνης νουκλεοτιδίων σε επιλεκτική πίεση, δημιουργία πολλαπλάσιων αντιγράφων από τις ακολουθίες που επιλέγονται και προετοιμασία για τις επόμενες λίμνες με τους επαναλαμβανόμενους κύκλους επιλογής και ενίσχυσης.

Οι αρχικές λίμνες μπορούν να περιέχουν από ελάχιστα όσο και χιλιάδες ή ακόμη και τρισεκατομμύρια διαφορετικές ακολουθίες RNA, ανάλογα με το πείραμα.

Πιο συγκεκριμένα, όπως η εξέλιξη των οργανισμών στη φύση, η εξέλιξη του RNA στο εργαστήριο περιλαμβάνει επαναλαμβανόμενους

κύκλους εκλεκτικής ενίσχυσης, συσχετίζοντας την επιβίωση των ειδών του RNA με την καταλληλότητα τους⁷⁻⁹. Στο εργαστήριο, η ικανότητα προσδιορίζεται από τους εκτελεστές των πειραμάτων, οι οποίοι βασίζονται στην ικανότητα του RNA να καταλύει μια ιδιαίτερη χημική αντίδραση. Τα μόρια που επιλέγονται, ενισχύονται χρησιμοποιώντας συνηθισμένες τεχνικές της μοριακής βιολογίας, συνήθως την αντίστροφη μεταγραφάση (τρανσκριπτάση) ακολουθούμενη από ενίσχυση χρησιμοποιώντας την αλυσιδωτή αντίδραση πολυμεράσης (PCR) και κατόπιν προωθώντας τη μεταγραφή. Τυχαίες μεταλλάξεις μπορεί να εισάγονται κατά τη διάρκεια της διαδικασίας της ενίσχυσης, προκειμένου να διατηρηθεί η ποικιλότητα του πληθυσμού. Μέσω επαναλαμβανόμενων κύκλων επιλεκτικής ενίσχυσης και μετάλλαξης, ένας πληθυσμός μορίων RNA μπορεί να συμμετέχει σε καθορισμένο έργο, εφόσον έχουν την ικανότητα να το κάνουν⁴. Μια σχεδιαστική απεικόνιση¹⁰ της *in vitro* επιλογής φαίνεται στην εικόνα 10.5. Στην εικόνα 10.5A αναπαριστάται η όλη μέθοδος, ενώ στην 10.5B δίνεται έμφαση στην επιλογή κάποιων ριβοζύμων.



ΕΙΚΟΝΑ 10.5.

Σχηματική αναπαράσταση της *in vitro* εξέλιξης- επιλογής (SELEX).

Το RNA καταλύει την αντιγραφή του RNA

Το περισσότερο μελετημένο, αλλά κατά κανένα τρόπο αποκλειστικό, μοντέλο για την αντιγραφή του RNA, αφορά τον πολυμερισμό ενεργών μονονουκλεοτιδίων που κατευθύνεται από εκμαγείο. Εναλλακτικά, η αντιγραφή μπορεί να περιλαμβάνει τη σύνδεση ολιγονουκλεοτιδίων ή ακόμη μεγαλύτερων υπομονάδων¹¹. Το συνηθισμένο μοντέλο όμως είναι ανάλογο με τα γνωστά βιολογικά συστήματα και αντικατοπτρίζει τις ανάγκες για την καταλυόμενη (από RNA) αντιγραφή του RNA.

Τα νουκλεοτίδια μπορούν να ενεργοποιηθούν με αρκετούς τρόπους. Η βιολογική στρατηγική της χρησιμοποίησης των 5' τριφωσφορικών νουκλεοζιτών (NTPs) είναι ιδιαίτερα ελκυστική επειδή ο δεσμός μεταξύ των α- και β-φωσφορικών παρέχει μια ισχυρή θερμοδυναμική δύναμη που οδηγεί μια αντίδραση, και ακόμη ο δεσμός αυτός είναι σταθερός σε συνηθισμένα υδατικά περιβάλλοντα^{12,13}. Επιπλέον, ο πολυμερισμός των NTPs συνοδεύεται με απελευθέρωση ανόργανων πυροφωσφορικών, που είναι μικρά μόρια και μπορούν εύκολα να διαχυθούν μακριά από το κέντρο αντίδρασης, αποφεύγοντας έτσι την αναστολή από τα προϊόντα. Λόγω της κινητικής του σταθερότητας όμως, ο α.β-φωσφοεστέρας αντιδρά αργά με την 3'-υδροξυλομάδα του RNA εκτός και αν η αντίδραση καταλύεται. Ο ρυθμός μιας μη καταλυόμενης σύνδεσης δύο γειτονικών ολιγονουκλεοτιδίων που δεσμεύονται σε εκμαγείο, το ένα από πλευρά 2',3'-υδροξυλομάδας και το άλλο στο 5'-τριφωσφορικό, είναι μόνο $\sim 10^{-7} \text{min}^{-1}$ σε pH 7 και θερμοκρασία 37° C¹⁴. Αυτός ο ρυθμός είναι παρεμφερής με το ρυθμό υδρόλυσης ενός απλού φωσφοδιεστέρα RNA, κάτω από τις ίδιες συνθήκες¹⁵.

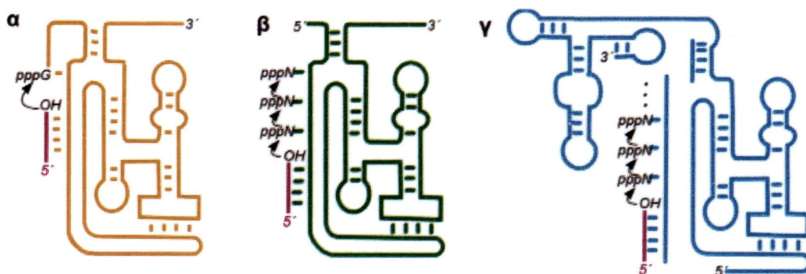
Δεν υπάρχει γνωστό ριβόζυμο στη βιολογία που να καταλύει τον πολυμερισμό των NTPs τον κατευθυνόμενο από εκμαγείο, αλλά τέτοια μόρια αποκτήθηκαν χρησιμοποιώντας την εξέλιξη στον δοκιμαστικό σωλήνα.

Υπάρχουν αρκετά παραδείγματα για *in vitro* εξελιχθέντα ριβόζυμα, τα οποία καταλύουν την κατευθυνόμενη από εκμαγείο σύνδεση του 3' υδροξυλίου ενός νουκλεοτιδίου με την 5' θέση ενός τριφωσφορικού ολιγονουκλεοτιδίου. Το καλύτερα μελετημένο από αυτά είναι η λιγάση της τάξης I, που πρωτοαπομονώθηκε πριν από μια δεκαετία¹⁶ (εικόνα 10.6α). Το ριβόζυμο αυτό εξελίχθηκε από ένα αρχικό μίγμα

που περιείχε περισσότερες από 10^{15} τυχαίες αλληλουχίες RNAs. Τα ριβόζυμα-λιγάσες που εξελίχθηκαν από αυτή τη δεξαμένη χωρίζονται σε τρεις κατηγορίες ανάλογα με τη δευτεροταγή δομή τους και την ειδικευση της περιοχής της σύνδεσης¹⁷. Τα ριβόζυμα των τάξεων II και III καταλύουν τον σχηματισμό 2',5' φωσφοδιεστερικών δεσμών. Το ριβόζυμο της τάξης I περιέχει μια εσωτερική περιοχή εκμαγείο, που συνδέει ένα υπόστρωμα συμπληρωματικό του RNA και κατευθύνει την προσβολή του 3'-υδροξυλίου του υποστρώματος στο 5'-τριφωσφορικό του ριβοζύμου, σχηματίζοντας ένα 3',5'-φωσφοδιεστέρα¹⁸. Το ριβόζυμο αυτό περιέχει ~120 νουκλεοτίδια και λειτουργεί με έναν καταλυτικό ρυθμό της τάξης των $\sim 100 \text{ min}^{-1}$, που αντιστοιχεί σε έναν βαθμό επαύξησης $\sim 10^9$ φορές σε σύγκριση με τη μη καταλυόμενη αντίδραση. Η λιγάση της τάξης I επίσης καταλύει τον πολυμερισμό των NTPs, προσθέτοντας περισσότερα από έξι νουκλεοτίδια στο 3' άκρο ενός πρωταρχικού τμήματος RNA¹⁹ (εικόνα 10.6β).

Η λιγάση της τάξης I χρησιμοποιήθηκε ως αφετηρία για περαιτέρω πειράματα εξέλιξης και είχαν ως αποτέλεσμα ένα ριβόζυμο με πολύ περισσότερη δραστικότητα πολυμερισμού NTP (εικόνα 10.6γ). Το τελικό εξελιγμένο ριβόζυμο περιέχει ~200 νουκλεοτίδια και καταλύει την επέκταση ενός πρωταρχικού τμήματος RNA σε ένα εξωτερικό εκμαγείο RNA, προσθέτοντας περισσότερα από 14 διαδοχικά νουκλεοτίδια σε 24 ώρες. Δρα με μια πιστότητα μέσου όρου $\sim 97\%$ ανά νουκλεοτίδιο. Αυτή η δραστικότητα δεν είναι επαρκής για να στηρίξει την αντιγραφή των RNAs που καταλύεται από RNA τα οποία είναι τόσο μεγάλα όσο ο ίδιος ο καταλύτης. Όμως, δεν φαίνεται να υπάρχει κάποιο εμπόδιο στο να επιτευχθεί το απαιτούμενο επίπεδο δραστικότητας, εφόσον υπάρχει μια αρκετά αποτελεσματική μέθοδος έρευνας στην εξέλιξη των ριβοζύμων⁴.

Πολύ πιθανόν να υπάρχουν πολλά διαφορετικά μόρια RNA που καταλύουν τον πολυμερισμό των NTPs που κατευθύνεται από εκμαγείο. Τα ριβόζυμα hc λιγάσες, που επίσης αποκτήθηκαν με *in vitro* εξέλιξη²⁰ (με διαφορετική στρατηγική), δεν έχουν σημαντική δομική ομοιότητα ή ομοιότητα στην αλληλουχία με τη λιγάση της τάξης I, αλλά καταλύουν επίσης την επέκταση ενός πρωταρχικού τμήματος RNA σε ένα εξωτερικό εκμαγείο RNA²¹. Δύο άλλα *in vitro* επιλεγμένα ριβόζυμα, οι λιγάσες L1 και R3, καταλύουν τον σχηματισμό των 3',5'-



ΕΙΚΟΝΑ 10.6

Διαδοχικές φάσεις στην *in vitro* εξέλιξη-επιλογή ενός ριβοζύμου RNA πολυμεράσης
 α. Το ριβοζύμο λιγάση τάξης I καταλύει κατευθυνόμενο από εκμαγείο τη σύνδεση του 3' άκρου ενός RNA πρωταρχικού τμήματος (κόκκινο) στο 5' άκρο του ριβοζύματος.
 β. λιγάση της τάξης I επίσης καταλύει την προσθήκη των τριών νουκλεοζιτών 5'-τριφωσφορικών (NTPs) στο 3' άκρο του πρωταρχικού τμήματος κατευθυνόμενη από ένα εσωτερικό εκμαγείο.
 γ. πολυμεράση προερχόμενη από τη τάξη I καταλύει την προσθήκη πάνω από 14 NTPs με ένα εξωτερικό RNA εκμαγείο. [Από Joyce, G. F. *Nature* (2002) 418:111-258 ανασχεδιασμένο].

φωσφοδιεστερικών δεσμών με εσωτερικό εκμαγείο^{22,23}. Είναι αξιοσημείωτο ότι το τελευταίο ριβοζύμο περιέχει μόνο τρεις από τις τέσσερις αζωτούχες βάσεις, λείπει εντελώς η κυτοσίνη. Με μια διεξοδική εξερεύνηση του τεράστιου αριθμού δυνατών αλληλουχιών RNA αναμένεται να παραχθούν πολυάριθμες λιγάσες, πολλές από τις οποίες θα μπορούσαν να εξελιχθούν σε NTP πολυμεράσες. Κάθε μια από αυτές θα μπορούσε να είναι ανεκτική σε πλήθος μεταλλάξεων⁴.

Μολονότι μπορεί να είναι πιθανός ένας μεγάλος αριθμός ριβοζύμων RNA πολυμερασών, συνολικά αποτελούν μόνο ένα ελάχιστο κλάσμα από έναν τεράστιο αριθμό δυνατών αλληλουχιών RNA. Για μόρια RNA που περιέχουν 100 νουκλεοτίδια, υπάρχουν 4^{100} (~ 10^{60}) δυνατές αλληλουχίες. Μια δεξαμένη με ένα αντίγραφο από το καθένα από τα μόρια αυτά, θα είχε μάζα μεγαλύτερη από 10^{13} φορές από τη Γη.

Δεν απαιτείται απλά από το ριβοζύμο να εκτελεί τη χημεία του πολυμερισμού, αλλά επίσης να το κάνει με τέτοια πιστότητα ώστε να διατηρεί την πληροφορία για αλληπάλληλες γενιές. Περιστασιακές μεταλλάξεις χρειάζονται για να διατηρηθεί η ποικιλότητα σε έναν εξελισσόμενο πληθυσμό, αλλά πάρα πολλές μεταλλάξεις σε αριθμό κάνουν το σύστημα να μην μπορεί να διατηρεί τα μόρια που πλεονεκτούν.

Μεταβολικές λειτουργίες στον RNA κόσμο

Αν και η κεντρική διεργασία του RNA κόσμου ήταν η αντιγραφή των γονιδιωμάτων του RNA, κάποιες μορφές μεταβολισμού πρέπει να στήριζαν αυτό τον μηχανισμό. Όπως ταιριάζει με τον δεύτερο νόμο της θερμοδυναμικής, η αύξηση της τάξης (δηλαδή η μείωση της εντροπίας) που συμβαίνει σε ένα γενετικό σύστημα επιτυγχάνεται με δαπάνη ενέργειας από ενώσεις που περιέχουν δεσμούς υψηλής ενέργειας. Η ενσωμάτωση των NTP στο RNA πολυμερές προσδιορίζεται ως απλός μεταβολισμός (πρωτομεταβολισμός κατά τον de Duve), αλλά και πάλι θα πρέπει να προσδιοριστεί η πηγή των ενεργοποιημένων NTPs. Κάποια από τα υλικά θα παρέχονταν από το περιβάλλον, όπως για παράδειγμα, ριβόζη και άλλα σάκχαρα, ανόργανα πολυφωσφορικά, και οι δομικοί λίθοι των πουρινών και των πυριμιδινών. Χημικές διεργασίες στο περιβάλλον θα πρέπει να οδήγησαν σε πιο σύνθετα μόρια, αντλώντας ενέργεια από τον ήλιο, τις ηλεκτρικές εκκενώσεις και την γεωθερμική δραστηριότητα. Αυτές οι αντιδράσεις δεν μπορούν να θεωρηθούν μέρος του μεταβολισμού, επειδή δεν έγιναν από γενετικά κωδικοποιημένους καταλύτες, αλλά όπως αναφέρθηκε δεν γνωρίζουμε τίποτα για τους καταλύτες του πρωτομεταβολισμού. Υπάρχει η άποψη ότι οι καταλύτες του προ-RNA κόσμου που έδωσαν τα NTP να μην ήταν ορυκτά αλλά πιο πολύπλοκες ενώσεις². Οι τελικές λεπτομέρειες όμως που οδηγούσαν σε μια ιδιαίτερη χημική οργάνωση, προφανώς θα είχαν απαιτήσει τη βοήθεια εξελιχθέντων καταλυτών, που στην υπόθεση του RNA κόσμου, αυτοί οι καταλύτες ήταν τα ριβόζυμα.

Ριβόζυμα που καταλύουν κάποια στάδια της σύνθεσης των νουκλεοτιδίων έχουν επιτευχθεί με *in vitro* εξέλιξη. Ένα τέτοιο ριβόζυμο καταλύει τον σχηματισμό ενός νουκλεοτιδίου από πυριμιδίνη και ενεργοποιημένη ριβόζη²⁴. Αυτή είναι αξιοσημείωτα δύσκολη αντίδραση στην προβιοτική χημεία²⁵, αλλά επιτεύχθηκε χρησιμοποιώντας RNAs τυχαίας αλληλουχίας. Άλλο εξελιγμένο *in vitro* ριβόζυμο καταλύει την 5' φωσφορύλιωση των πολυνουκλεοτιδίων, χρησιμοποιώντας ATP-γ-S (ή ATP) ως δότη φωσφορικών²⁶. Στην εικόνα 10.7 αναπαριστώνται τα υποθετικά βήματα της σύνθεσης RNAs που καταλύονται από ριβόζυμα.

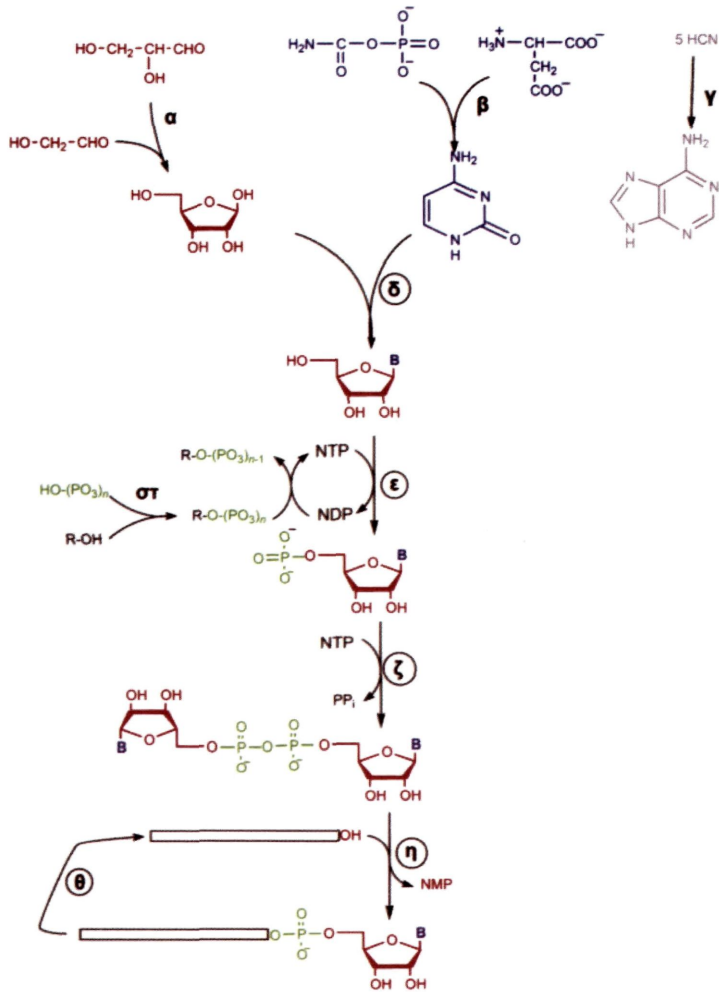
Υπάρχουν αρκετές σημαντικές αντιδράσεις στη σύνθεση των νουκλεοτιδίων που δεν έχουν ακόμα επιτευχθεί από κάποιο ριβόζυμο. Ο σχηματισμός της ριβόζης από απλές αλδεϋδες θα ήταν ένα σπουδαίο

επίτευγμα. Ο σχηματισμός των αλκυλοφωσφατασών, όπως της φωσφορικής γλυκόζης ή της φωσφορυλ-αιθανολαμίνης θα ήταν αξιοσημείωτος, ιδιαίτερα αν τα φωσφορικά ήταν ένα ορυκτό ή κάποια άλλη ένωση που θα ήταν άφθονη στο περιβάλλον. Η σύνθεση των πουρινών (π.χ. από κυανικά) και πυριμιδινών (π.χ. από καρβαμυλική φωσφατάση και ασπαρτικό) θα ήταν επίσης σημαντικές.

Η δυνατότητα για πιο σύνθετο μεταβολισμό βασισμένο στο RNA είναι καθαρά εικασία. Δηλαδή, κάποιος μπορεί να φανταστεί ότι όλες αυτές οι αντιδράσεις του κεντρικού μεταβολισμού, που τώρα καταλύονται από πρωτεϊνικά ένζυμα κάποτε καταλύονταν από ριβόζυμα. Έχει προταθεί ότι τα συνένζυμα τα παραγόμενα από τα νουκλεοτίδια, τα οποία έχουν έναν κυρίαρχο ρόλο στις περισσότερες αντιδράσεις σήμερα, είναι υπολείμματα από έναν προηγούμενο μεταβολισμό που ήταν βασισμένος στο RNA²⁷. Μια άλλη ακραία αλλά αντίθετη άποψη είναι ότι οι μοναδικές καταλυτικές λειτουργίες του RNA στον RNA κόσμο ήταν να κατευθύνει τη σύνθεση των κωδικοποιημένων πολυπεπτιδίων. Η σύνθεση των νουκλεοτιδίων και του πολυμερισμού του κατευθυνόμενου από εκμαγείο RNA, μπορεί να ήταν στην ευθύνη των προ-RNA καταλυτών, με το RNA να χρησιμοποιείται αποκλειστικά και μόνο ως αγγελιαφόρο, αμινοάκυλο προσαρμογέας και πεπτιδυλο τρानσφεράση καταλύτης, ακριβώς ότι κάνει και σήμερα.

Πώς μπορεί κάποιος να υπολογίσει την πιθανότητα ότι οι θεωρούμενες βασισμένες στο RNA λειτουργίες υπήρξαν πράγματι στον RNA κόσμο; Πρώτον, να εμπίπτει η λειτουργία αυτή στις δυνατότητες του RNA, κατά προτίμηση ενισχυμένης μέσω της πειραματικής απόδειξης. Δεύτερον, η αντίδραση η καταλυόμενη από το RNA θα πρέπει να είχε προσφέρει κάποια πλεονεκτήματα.

Εάν και οι δύο αυτές προϋποθέσεις πληρούνται, τότε κάποιος θα μπορούσε να εξετάσει εάν υπάρχει κάποια ένδειξη των λειτουργιών των βασισμένων στο RNA, στη σύγχρονη βιολογία ή σε γεωλογικά αρχεία. Είναι δυνατόν βέβαια αυτές οι λειτουργίες να υπήρχαν στον RNA κόσμο, αλλά να μην άφησαν ίχνη που να μπορούν να ανιχνευτούν σήμερα. Επίσης, μια λειτουργία βασισμένη στο RNA, που υπάρχει στη σύγχρονη βιολογία, δεν είναι ανάγκη να έχει εγερθεί στον RNA κόσμο. Εάν όμως, αυτή η λειτουργία είναι ευρέως κατανεμημένη και στις τρεις επικράτειες των οργανισμών, τότε το επιχείρημα ότι η λειτουργία αυτή είναι κατάλοιπο του RNA κόσμου γίνεται πολύ πειστικό²⁸.



ΕΙΚΟΝΑ 10.7.

Υποθετικό μονοπάτι σύνθεσης RNA που καταλύεται από RNA. Τα γράμματα σε κύκλους δείχνουν αντιδράσεις που έχουν αποδειχτεί πειραματικά. **α**, Αλδολική συμπύκνωση της γλυκοαλδεΐδης και γλυκεραλδεΐδης προς σχηματισμό ριβόζης. **β**, Μεταφορά της καρβαμύλο ομάδας του καρβαμύλο φωσφορικού σε ασπαραγινικό και επακόλουθη κυκλοποίηση προς σχηματισμό πυριμιδίνης. **γ**, πενταμερισμός του HCN προς σχηματισμό πουρίνης. **δ**, προσθήκη της πουρίνης ή πυριμιδίνης (B) προς σχηματισμό ενός νουκλεοζίτη. **ε**, φωσφορυλίωση του νουκλεοζίτη προς σχηματισμό ενός νουκλεοτιδίου. **στ**, ενεργοποίηση ενός νουκλεοτιδίου με μεταφορά ενός τμήματος νουκλεοτιδίου NTP. **ζ**, προσθήκη ενός νουκλεοτιδίου στο 3' άκρο ενός πρωταρχικού τμήματος RNA η, αλληλάλληλες προσθήκες νουκλεοτιδίων με αποτέλεσμα την επιμήκυνση του πρωταρχικού τμήματος. **στ**, μεταφορά φωσφορικών από ένα αλκυλο φωσφορικό στο NDP προς NDP. Το NMP μετατρέπεται σε NDP με παρόμοιο τρόπο. Η τελική πηγή των φωσφορικών είναι ένα πολυφωσφορικό ορυκτό.

Περαιτέρω εξέλιξη του RNA κόσμου – Εμφάνιση της πρωτεϊνοσύνθεσης και του γενετικού κώδικα

Αν και το RNA ταιριάζει ως γενετικό μόριο και μπορεί να εξελίσσεται στο να εκτελεί ένα ευρύ φάσμα καταλυτικών καθηκόντων, έχει ωστόσο περιορισμένη χημική λειτουργικότητα και έτσι μπορεί να μην έχει τα μέσα να απαντήσει στις προκλήσεις και τις ευκαιρίες που δημιουργεί το περιβάλλον. Μια σημαντική καινοτομία της ζωής στη Γη ήταν η ανάπτυξη ξεχωριστών μακρομορίων που θα ήταν υπεύθυνα για τις περισσότερες καταλυτικές λειτουργίες, ακόμη και αν αυτά τα μόρια περιείχαν υπομονάδες που πολύ λίγο ταίριαζαν για αντιγραφή. Η επινόηση της πρωτεϊνοσύνθεσης, η οποία καθοδηγήθηκε και καταλύθηκε από το RNA, ήταν το κορυφαίο επίτευγμα του RNA κόσμου, αλλά επίσης ήταν αυτό που άρχισε και τον αφανισμό του.

Ένα από τα αρχικά στάδια της εξέλιξης του κόσμου του RNA θα πρέπει να ήταν η ανάπτυξη της σύνθεσης των πρωτεϊνών των εξαρτώμενων από RNA. Μπορεί να υποθεθεί, πάλι βάσει αυτών που είναι γνωστά, ότι αυτό το στάδιο εγκαινιάστηκε με τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ των μορίων RNA και των αμινοξέων, οδηγώντας σε προγονικά μόρια των σημερινών αμινοακυλο-tRNA. Εάν, όπως φαίνεται πιθανό, αυτές οι αλληλεπιδράσεις παρουσίασαν έναν βαθμό μοριακής εξειδίκευσης, θα μπορούσαν να έχουν παίξει κάποιο ρόλο στην επιλογή των μορίων που συμμετείχαν. Μια τέτοια διαδικασία επιλογής κατευθυνόμενη από το RNA θα μπορούσε ενδεχομένως να κρίνει τη φύση των 20 πρωτεϊνογενών αμινοξέων –ίσως συμπεριλαμβανομένης και της χειρομορφίας– των οποίων η χρήση δεν ταιριάζει με την υποτιθέμενη αφθονία τους στο πρωτομεταβολικό περιβάλλον, όπως συνάγεται από την ανάλυση των μετεωριτών και των προβιοτικών πειραμάτων χημείας. Μπαίνει κανείς σε πειρασμό να δει σε έναν τέτοιο μηχανισμό τη λύση του προβλήματος της χειρομορφίας, εκτός του RNA που είναι και αυτό ένα χειρόμορφο μόριο. Ένα ενδιαφέρον ερώτημα είναι: εάν το RNA ήταν φτιαγμένο από L-ριβόζη θα είχαν επιλεγεί τα D-αμινοξέα²;

Αντίθετα με την επιλογή των αμινοξέων, τα οποία εύλογα θεωρούνται ότι προήλθαν από το γύρω περιβάλλον, αυτή των μορίων RNA συντελέστηκε πιθανώς με τη προαναφερθείσα διαδικασία της μοριακής επιλογής. Μπορούμε να υποθέσουμε ότι η σύνδεση με τα αμινοξέα βελτίωσαν κάπως τη σταθερότητα των μορίων ή την ικανότητα

αντιγραφής τους, ή και τα δύο, κάτι που φαίνεται αρκετά εύλογο από χημικής άποψης. Ενδιαφέρουσα είναι η αποπειραθείσα αναδημιουργία, από τους Eigen και Winkler-Oswatitsch, του αρχικού RNA (το *ur-Gen*), το οποίο προβλέπουν ως μόριο πλούσιο σε GC μήκους περίπου 50-100 νουκλεοτιδίων²⁹, προγονικού των σημερινών tRNAs.

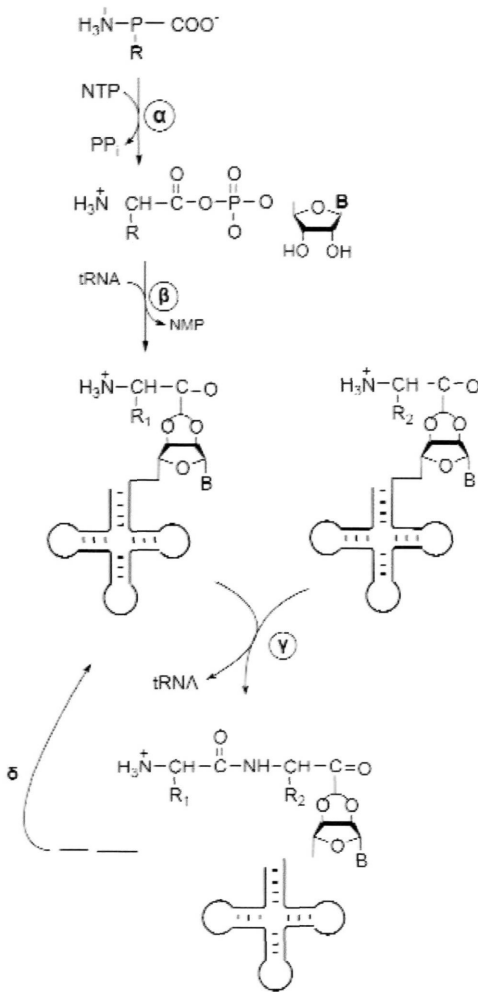
Άλλα μόρια RNA, προγονικά των rRNAs και των mRNAs, πρέπει επίσης να συμπεριελήφθησαν, αλληλεπιδρώντας με τα αμινοακυλο-RNAs με έναν τέτοιο τρόπο ώστε τα μεταφερόμενα αμινοξέα να συνδέθηκαν με πεπτιδικούς δεσμούς. Μπορεί κανείς να υποθέσει ότι αυτές οι αλληλεπιδράσεις περιελάμβαναν τις συνδέσεις μεταξύ των προγονικών tRNAs και mRNAs με τρόπο που να παρείχαν τη βάση για έναν γενετικό κώδικα².

Το RNA είναι ικανό να εκτελεί όλες τις αντιδράσεις της πρωτεϊνοσύνθεσης (εικόνα 10.8). Τα μόρια του mRNA, tRNA και rRNA που υπάρχουν σε όλους τους γνωστούς οργανισμούς κατευθύνουν τη συγκρότηση ειδικών αλληλουχιών των πολυπεπτιδίων, καθοδηγούμενα από τις αντίστοιχες αλληλουχίες του mRNA. Η ενεργοποίηση των αμινοξέων με τη μορφή των αμινοακυλο-αδενυλικών και η επακόλουθη μεταφορά των αμινοξέων στο 2'(3') άκρο των tRNAs, καταλύονται στη σύγχρονη βιολογία από την ομάδα των 20 αμινοακυλο-tRNA συνθετασών πρωτεϊνών. Τέτοιες αντιδράσεις έχουν επίσης επιτευχθεί με *in vitro* εξελιχθέντα ριβόζυμα. Ένα ριβόζυμο που περιέχει ~110 νουκλεοτιδία καταλύει την προσθήκη είτε της λευκίνης είτε της φαινυλαλανίνης στο 5' άκρο του, σχηματίζοντας έναν ανυδρίτη αμινοακυλονουκλεοτιδίου³⁰. Ένα άλλο ριβόζυμο καταλύει την αμινοακυλίωση του δικού του 2'(3') άκρου, χρησιμοποιώντας ποικίλα αμινοακυλο-αδενυλικά υποστρώματα^{31,32}. Ακόμη ένα άλλο ριβόζυμο καταλύει την αμινοακυλίωση των tRNA που είναι είτε ομοιοπολικά συνδεδεμένα στο ριβόζυμο είτε παρέχονται ως ξεχωριστό υπόστρωμα³³.

Το τελικό βήμα της πρωτεϊνοσύνθεσης αφορά τη σύνδεση των αμινοακυλο και πεπτιδυλο ολιγονουκλεοτιδίων σε γειτονικές θέσεις κατά μήκος του RNA εκμαγείου και την κατάλυση του σχηματισμού του πεπτιδικού δεσμού με μια προσβολή της α-αμινομάδας του αμινοξέος και του καρβονυλο του πεπτιδυλο εστέρα. Από κάποια χημική προοπτική αυτό είναι το ευκολότερο βήμα, γιατί άπαξ και τα αντιδρώντα πλησιάσουν μεταξύ τους, ο σχηματισμός προχωρά αυθόρ-

μητα. Έχει αποδειχτεί για παράδειγμα, ότι όταν η 2'(3')-γλυκυλο αδενοσίνη είναι καθηλωμένη σε συμπληρωματικό εκμαγείο, έπεται ο σχηματισμός του πεπτιδικού δεσμού δίνοντας διγλυκίνη³⁴. Το σύγχρονο ριβόσωμα πετυχαίνοντας άριστη κατάληψη εκμαγείου και ακριβή προσανατολισμό των αμινοακυλο- και πεπτιδυλο-tRNAs, μπορεί να χρησιμοποιεί επιπρόσθετες καταλυτικές στρατηγικές για να προωθεί τον σχηματισμό του πεπτιδικού δεσμού³⁵. Δεν είναι δύσκολο να συλλάβουμε το πώς το RNA μόνο του θα μπορούσε να φέρει σε πέρας αυτή την αντίδραση. Στη πραγματικότητα, η κρυσταλλική δομή του ριβοσώματος αποκαλύπτει ένα μέρος πεπτιδυλο τρασφεράσης το οποίο συντίθεται εξ ολοκλήρου από RNA³⁶.

Η *in vitro* εξέλιξη έχει χρησιμοποιηθεί στην εύρεση ριβοζύμων που καταλύουν τον σχηματισμό πεπτιδικού δεσμού. Αρχίζοντας με ένα μίγμα τυχαίων μορίων RNA με φαινυλαλανίνη συνδεδεμένη στο 5' άκρο τους, τα μόρια επιλέγησαν με βάση την ικανότητά τους να δρουν με ένα μεθειονυλο-αδενυλικό υπόστρωμα προς σχηματισμό ενός συνδεδεμένου διπεπτιδίου³⁷. Ένα από τα εξελιγμένα ριβόζυμα περιέχει ~190 νουκλεοτίδια και έχει ρυθμό κατάλυσης ~0,1 min⁻¹. Δέχεται αρκετά διαφορετικά αμινοακυλο αδενυλιακά προτιμώντας μεθειονίνη και μπορεί να φτιαχτεί ώστε να δρα σε πολλαπλούς κύκλους, εφοδιάζοντας το προσδεδεμένο υπόστρωμα της φαινυλαλανίνης σε ένα μικρό ολιγοπεπτίδιο μάλλον παρά στο ίδιο το ριβόζυμο³⁸. Ακριβώς όπως το ριβόζυμο λιγάση της τάξης I εξελίχθηκε να λειτουργεί ως μια RNA πολυμεράση, αυτό το πεπτιδυλο τρασφεράση ριβόζυμο μπορεί να εξελιχθεί και να σχηματίζει πολλούς αλληλάλληλους πεπτιδικούς δεσμούς.



ΕΙΚΟΝΑ 10.8.

Υποθετικό μονοπάτι για την πρωτεϊνοσύνθεση την καταλυόμενη από RNA. Τα γράμματα μέσα σε κύκλο δείχνουν αντιδράσεις που έχουν αποδειχτεί πειραματικά.

α. ενεργοποίηση ενός αμινοξέος με το σχηματισμό ενός ανυδρίτη αμινοακυλο νουκλεοτιδίου.

β. μεταφορά ενός ενεργοποιημένου αμινοξέος στο 2'(3') άκρο του tRNA. Το τόξο μεταξύ των 2' και 3' οξυγόνων δείχνει ότι το αμινοξύ μετακινείται μεταξύ των δύο θέσεων. γ. η πεπτιδυλο μεταφορά έχει ως αποτέλεσμα το σχηματισμό ενός διπεπτιδίου. δ. διαδοχικές αντιδράσεις πεπτιδυλο μεταφοράς έχουν ως αποτέλεσμα το σχηματισμό ενός πολυπεπτιδίου.

Ένα μεγάλο ερώτημα αφορά την προέλευση του γενετικού κώδικα. Η αμινοακυλίωση του RNA θα πρέπει αρχικά να είχε εφοδιάσει κάποια επιλεκτικά πλεονεκτήματα που δεν έχουν σχέση με την επακόλουθη ανάπτυξη του

μεταφραστικού μηχανισμού. Έχει προταθεί για παράδειγμα ότι η αμινοακυλίωση προστάτευε το RNA από την αποικοδόμηση³⁹, πρόσδεσε το RNA σε ένα πλεονεκτικό περιβάλλον³⁹, επισήμαινε τα γονιδιωματικά RNAs για αντιγραφή^{39,40} ή επαύξανε τις καταλυτικές ιδιότητες του RNA⁴¹. Κάποια αμινοξέα θα μπορούσε να είναι ιδιαίτερα χρήσιμα για τους ρόλους αυτούς, οδηγώντας σε επιλεκτική αμινοακυλίωση με ένα ή ενδεχομένως λίγα συναφή αμινοξέα. Διαφορετικά RNAs μπορεί να ακετυλιώθηκαν με διαφορετικά αμινοξέα, προσφέροντας τη βάση για μια οικογένεια πρόδρομων των σύγχρονων αμινοακυλ-tRNAs. Τα RNA συστατικά αυτών των πρόδρομων μορίων μπορεί

να ήταν τόσο απλά όσο μια δομή με κορμό και βρόγχους^{42,43} ή τόσο περίτεχνα όσο ένα ριβόζυμο που καταλύει τη δική τους αμινοακυλίωση^{31,33}.

Το επόμενο βήμα προς την προέλευση του γενετικού κώδικα ήταν ο σχηματισμός των πεπτιδικών δεσμών μεταξύ των αμινοξέων που ήταν προσδεδεμένα στο RNA. Τα προϊόντα αυτής της αντίδρασης θα πρέπει να έδωσαν κάποια πλεονεκτήματα, παρά το γεγονός ότι τα πεπτίδια προφανώς θα ήταν πάρα πολύ μικρά και πολύ ετερογενή στην αλληλουχία τους για να λειτουργούν ως καταλύτες. Αντί γι' αυτό, θα μπορούσε να έχουν χρησιμοποιηθεί ως συμπαράγοντες για ριβόζυμα^{44,45}, ή να είναι πιο αποτελεσματικά από τα αμινοξέα για κάποιους από τους ρόλους που προτάθηκαν παραπάνω. Ο σχηματισμός των πεπτιδικών δεσμών από τον RNA-καταλύτη θα είχε ως αποτέλεσμα έναν μεγάλο αριθμό πιθανών πεπτιδίων με διαφορετική αλληλουχία και ακόμη και αυτό το μίγμα θα μπορούσε να ήταν χρήσιμο³⁹. Περαιτέρω, η ανάπτυξη ενός πρωτόγονου μηχανισμού για τον έλεγχο της ποικιλίας των πεπτιδίων παρείχε πλεονέκτημα, και η προοδευτική βελτίωσή του μηχανισμού ήταν βεβαίως πιο πλεονεκτική. Είναι εύλογο να αποφανθούμε ότι, όπως η σύγχρονη μεταφραστική μηχανή, το προγονικό σύστημα μετάφρασης χρησιμοποίησε μόρια όπως τα αγγελιαφόρα RNA για τη συγκέντρωση των αμινοακυλο-RNAs με μια συγκεκριμένη προτεραιότητα μέσω αλληλεπιδράσεων σύζευξης Watson-Crick. Δεν είναι όμως σαφές πώς έγινε η λεπτομερής μεταβίβαση στον γενετικό κώδικα. Για τον γενετικό κώδικα, τα χαρακτηριστικά του, την προέλευση και την εξέλιξή του, αναφερόμαστε με περισσότερες λεπτομέρειες στο κεφάλαιο 18.

Πότε εμφανίστηκε το κύτταρο;

Από πολλούς πιστεύεται ότι η βασισμένη στο RNA ζωή συνεπάγεται κάποιου είδους κυτταρική διαμερισματοποίηση^{46,47}. Αυτό θα ήταν πράγματι πλεονέκτημα, γιατί θα διατηρούνταν μαζί σε ένα μέρος ένα ριβόζυμο –μια RNA ρεπλικάση– και το αντίστοιχο RNA γονιδιώμά του και γενικότερα θα διατηρούνταν τα προϊόντα ενός μεταβολισμού βασισμένου στο RNA προς όφελος του συστήματος που τα παρήγαγε. Αλλά την επινόηση της κυτταρικής διαμερισματοποίησης δεν θα

πρέπει ίσως να την πάρουμε στην κυριολεξία, αν και όλα τα κύτταρα στον σημερινό κόσμο περικλείονται από μια μεμβράνη που αποτελείται από αμφιφιλικά λιπίδια. Υπάρχουν και άλλοι τρόποι ώστε να επιτευχθεί η προνομιακή σύνδεση για το σύνολο των χημικών ενώσεων. Έχει προταθεί, για παράδειγμα, ότι μπορεί να υπήρχαν οργανωμένα κέντρα ανάλογα με τα σύγχρονα ριβοσώματα, τα ονομαζόμενα μεταβολοσώματα, όπου ποικίλα μόρια RNA και μικρά μόρια συναθροίζονταν με μη ομοιοπολικούς δεσμούς ή βραχύβιες ομοιοπολικές αλληλεπιδράσεις⁴⁸. Μικρά οργανικά μόρια θα μπορούσαν να εστεροποιούνταν με RNA και αυτοί οι ενωμένοι με τον μεταφορέα μεταβολίτες θα μπορούσαν να κρατιούνται σε κοντινή γειτνίαση μέσω RNA-RNA αλληλεπιδράσεων. Το ίδιο αποτέλεσμα θα μπορούσε να επιτευχθεί με παθητική διαμερισματοποίηση στην επιφάνεια λεπτόκοκκων αδρανών υλικών, μέσα σε αερολύματα σωματίων στην ατμόσφαιρα⁴⁹ ή μέσα στους πόρους ενός πετρώματος. Ακόμα και εάν ο RNA κόσμος (ή ο προ-RNA κόσμος) συνέθεσε διαμερίσματα, αυτά τα διαμερίσματα μπορεί να συναρμολογούνταν από κάποιες άλλες ενώσεις και όχι από σύνθετα φωσφολιπίδια, όπως για παράδειγμα, νουκλεινικά οξέα, είτε πολυπεπίδια που σχημάτιζαν β-ελάσματα⁵⁰ ή απλά τερπενοειδή⁵¹.

Πάντως σε κάποιο στάδιο της πρωτεϊνοσύνθεσης, η επιλογή των μορίων RNA που έπαιρναν μέρος σε αυτήν, έπαψε να στηρίζεται απλώς σε μια διαδικασία της μοριακής επιλογής που εξαρτιόταν από τις ιδιότητες των ίδιων των μορίων RNA. Η επιλογή πρέπει να έγινε έμμεση και εξαρτώμενη από τις ιδιότητες των προϊόντων που μεταφράζονταν από το RNA. Με διαδικασίες κυτταρικής επιλογής, όπως στους σύγχρονους μονοκύτταρους οργανισμούς, τα γονίδια επιλέχθηκαν έμμεσα, μέσω των ωφελημάτων των προϊόντων της μετάφρασης που παρείχαν στα κύτταρα στα οποία ανήκαν. Αυτό σημαίνει ότι τα πρωτοκύτταρα, προικισμένα με πλήρη γενετικό μηχανισμό και ικανά για αύξηση και πολλαπλασιασμό με διαίρεση και επομένως για συμμετοχή στον ανταγωνισμό για τους διαθέσιμους πόρους, πρέπει να ήταν παρόντα στον RNA κόσμο τουλάχιστον προς το τέλος της βασιλείας του.

Η οριοθέτηση του κυττάρου από μια μεμβράνη που περιέκλειε όλα αυτά, μπορεί να εμφανίστηκε νωρίτερα, ίσως και στο αρχικό βήμα της προέλευσης της ζωής. Πάντως δεν θα μπορούσε να έχει πραγματο-



ΕΙΚΟΝΑ 10.9.

Σχηματική αναπαράσταση δύο απόψεων για την εμφάνιση της μεμβράνης του κυττάρου. [Segré, D. and Lancet, D *EMBO Reports* (2000) 1:217–222 ευγενική χορηγία του σχεδίου από τους Segré-Lancet].

ποιηθεί αργότερα από το στάδιο, κατά το οποίο τα γονίδια επιλέγονταν με βάση τις ιδιότητες των προϊόντων των μεταφράσεών των. Στην εικόνα 10.9 παρουσιάζονται δύο απόψεις για την προέλευση του πρωτοκυττάρου σε σχέση με την εμφάνιση της μεμβράνης που το οριοθετούσε.

Χαρακτηριστικά του RNA

Το RNA έχει αρκετά χαρακτηριστικά που το κάνουν κατάλληλο ως τη βάση για ένα απλό δαρβινικό σύστημα:

- ♦ περιέχει μόνο τέσσερις διαφορετικές υπομονάδες με παρόμοιες χημικές ιδιότητες,
- ♦ οι υπομονάδες του πολυμερίζονται εύκολα όταν ενεργοποιηθούν και συνδέονται με ένα συμπληρωματικό εκμαγείο,
- ♦ είναι ένα πολυανιόν το οποίο εύκολα διαλύεται στο νερό ανεξάρτητα από την αλληλουχία του,
- ♦ σχηματίζει απλές δευτεροταγείς δομές που είναι πολύ ανεκτικές στην ποικιλότητα των αλληλουχιών του και
- ♦ μπορεί να υιοθετήσει τελείως διαφορετικές δομές που στη συνέχεια κάποιες από αυτές να δώσουν κάποιες κρίσιμες μεταλλάξεις^{52,53}.

Αυτά βεβαίως τα χαρακτηριστικά το κάνουν λιγότερο εκλεπτυσμένο αν το συγκρίνουμε με τους διαδόχους του, το DNA και τις πρωτεΐνες. Η χαμηλότερη δραστηριότητα, αλλά και η μεγαλύτερη σταθερότητα του DNA, το κάνει καλύτερη επιλογή για γενετικό υλικό, ενώ η μεγαλύτερη χημική ποικιλότητα των πρωτεϊνών, στις οποίες συμπεριλαμβάνονται ανιονικές, κατιονικές και υδρόφοβες ομάδες, κάνουν τις πρωτεΐνες καλύτερη επιλογή ως βάση για καταλυτικές λειτουργίες. Όμως, αυτά τα περισσότερο εκλεπτυσμένα μόρια θα μπορούσαν να αναδυθούν χωρίς τα θεμέλια που τέθηκαν από το RNA;

Συνοψίζοντας, το βασίλειο του «RNA κόσμου» στη Γη πιθανά να άρχισε όχι νωρίτερα από 4,2 δισεκατομμύρια χρόνια από σήμερα και να τέλειωσε όχι αργότερα από 3,6 δισεκατομμύρια χρόνια⁵⁴. Μπορεί να διήρκησε μόνο ένα μικρό μέρος από αυτό το χρονικό διάστημα (γύρω στα 3,8 δισεκατομμύρια χρόνια από σήμερα), με τον προ-RNA κόσμο να προηγήθηκε. Τα συμπεράσματα για την προέλευση και τις λειτουργίες του «RNA κόσμου» βασίστηκαν στις γνωστές χημικές και βιοχημικές ιδιότητες του RNA.

Ο μετα-RNA κόσμος (ο κόσμος του DNA-πρωτεϊνών)

Αυτό το στάδιο καλύπτει τη μακροχρόνια μετάβαση από τα πρωτόγονα πρωτοκύτταρα στον τελευταίο κοινό πρόγονο. Εκτός από την εμφάνιση του DNA, του οποίου ο χρόνος εμφάνισης είναι αβέβαιος,

ένα σημαντικό γεγονός αυτής της μετάβασης ήταν η προοδευτική ανάπτυξη των πρωτεϊνών. Πιθανότατα, άρχισε με έναν πολύ ακατέργαστο τρόπο, με έναν πρωτόγονο μηχανισμό, δημιουργώντας έναν μικρό αριθμό προϊόντων, που ήταν πιο κοντά στα ολιγοπεπτίδια απ' ό,τι στις αληθινές πρωτεΐνες, ήταν όμως χρήσιμος στα πρωτοκύτταρα ώστε να επιλεγούν. Εκείνα τα προϊόντα, όπως θα δούμε παρακάτω, περιέλαβαν τα πρώτα ένζυμα.

Ένα σημαντικό γεγονός που πρέπει να συνόδευσε αυτά τα στάδια ήταν η εξέλιξη του γενετικού κώδικα. Υπάρχουν συγκεκριμένα στοιχεία ότι ο καθολικός ο γενετικός κώδικας, μακριά από το να είναι ένα «παγιωμένο ατύχημα», όπως θεωρήθηκε κάποτε, είναι δομημένος με τέτοιο τρόπο ώστε να ελαχιστοποιηθούν οι επιβλαβείς συνέπειες των μεταλλάξεων⁵⁵ (βλ. κεφάλαιο 18). Αυτό σημαίνει ότι ο παρών γενετικός κώδικας είναι πιθανότατα η έκβαση μιας μακροχρόνιας εκλεκτικής διαδικασίας, στην οποία πολλοί διαφορετικοί κώδικες δοκιμάστηκαν μετά από μεταλλάξεις των tRNAs ή των συνθετασών των αμινοακυλο-tRNA.

Εάν ο παρών γενετικός κώδικας –που θα πρέπει να υπήρχε στον τελευταίο κοινό πρόγονο– είναι πράγματι το προϊόν της επιλογής, η ανάπτυξή του θα πρέπει να είχε πραγματοποιηθεί πολύ νωρίς, σε μία εποχή που υπήρχαν μόνο μερικές μικρές πρωτεΐνες. Αλλαγές στον γενετικό κώδικα, από τη φύση τους, έχουν επιπτώσεις στη δομή όλων των πρωτεϊνών που περιέχουν αμινοξέα, τα οποία αντικαθίστανται από άλλα ως αποτέλεσμα της τροποποιημένης κωδικοποίησης. Σε έναν σύνθετο οργανισμό, τέτοιες αλλαγές είναι θανατηφόρες. Μόνο οργανισμοί που κατέχουν έναν μικρό αριθμό των πρωτεϊνών, κατά προτίμηση μικρού μεγέθους, μπορεί να αναμένεται να ξεφύγουν από αυτή τη μοίρα, σε σπάνιες περιπτώσεις, επιτρέποντας κατά συνέπεια σε έναν νέο κώδικα να υπάρξει. Τα μιτοχόνδρια θα μπορούσαν να είναι ένα παράδειγμα από μια τέτοια περίπτωση.

Καθώς τα πρωτοκύτταρα πειραματίζονταν με τους διαφορετικούς κώδικες, ήταν πιθανόν επίσης να συμμετείχαν στη δοκιμή των νέων προϊόντων μεταφράσεων, με συνέπεια την προοδευτική εμφάνιση των πρωτεϊνικών ενζύμων και την αντικατάσταση του πρωτομεταβολισμού από τον μεταβολισμό. Το πιθανότερο είναι ότι τα γεγονότα αυτά πραγματοποιήθηκαν από έναν δαρβινικό μηχανισμό: η μετάλλαξη

ενός γονιδίου εκφράζεται σε μια νέα πρωτεΐνη που συμβαίνει να έχει κάποια χρήσιμη καταλυτική δραστηριότητα και να επιτρέπει στο πρωτοκύτταρο, το οποίο επηρεάζει, να αυξηθεί και να πολλαπλασιαστεί γρηγορότερα από τα άλλα κάτω από τις επικρατούσες συνθήκες. Τελικά θα έχουμε την εκλεκτική ενίσχυση ενός πρωτοκυττάρου με ένα μεταλλαγμένο ένζυμο, καθώς και των απογόνων του κυττάρου αυτού. Επανάληψη αυτού του μηχανισμού θα οδηγούσε στην απόκτηση ενός δεύτερου ενζύμου, κατόπιν σε ένα τρίτο ένζυμο κ.ο.κ., μέχρις ότου υπάρξει ένα πρώτο σύνολο ενζύμων, ικανών να εκπληρώνουν όλες τις ανάγκες ενός αυτο-υποστηριζόμενου μεταβολισμού. Θα πρέπει να επισημανθούν δύο σημεία σε μια τέτοια υπόθεση.

Καταρχήν για να πραγματοποιηθεί η επιλογή τα νέα ένζυμα πρέπει απαραίτητως να είναι *χρήσιμα* στα πρωτοκύτταρα που αφορούν. Αυτό με τη σειρά του υπονοεί ότι τα ένζυμα πρέπει να είχαν βρει στο περιβάλλον τους ένα ή περισσότερα υποστρώματα επάνω στα οποία να ενεργούσαν και μια ή περισσότερες διεξόδους για το προϊόν (-όντα) των αντιδράσεων που κατέλυαν. Αυτά τα υποστρώματα και οι διεξοδοί πρέπει να είχαν παρασχεθεί από τον πρωτομεταβολισμό. Με άλλα λόγια, ο μεταβολισμός ο καταλυόμενος από ένζυμα, κατά κάποιο τρόπο αναγκάστηκε να ακολουθήσει τα μονοπάτια, εάν όχι τα ίδια, τουλάχιστον τα συμβατά με εκείνα του πρωτομεταβολισμού. Οι δύο χημείες ήταν *σύμφωνες*, αν και έχουν εκφραστεί απόψεις ότι μπορεί να είναι πολύ διαφορετικές².

Ένα δεύτερο σημείο είναι ότι τα πρώτα πρωτεϊνικά ένζυμα ήταν πιθανώς πολύ μικρά μόρια, ίσως να περιείχαν λιγότερο από 20 αμινοξέα. Αυτή η εκτίμηση στηρίζεται σε αποτελέσματα των Eigen και Winkler-Oswatitsch, σύμφωνα με τα οποία το αρχικό γονίδιο RNA μπορεί να ήταν περίπου μήκους 50–100 νουκλεοτιδίων²⁹. Εάν αυτές οι εκτιμήσεις του μεγέθους των πρώτων γονιδίων RNA είναι σωστές, τα πρώτα ένζυμα πρωτεΐνες μπορεί να είναι όχι μεγαλύτερα από 16 έως 33 αμινοξέα σε μήκος. Αν μερικά νουκλεοτίδια δεν μεταφράζονται, η τιμή των 20 αμινοξέων εμφανίζεται να είναι ένας αποδεκτός μέσος όρος.

Αυτή η εκτίμηση αφήνει να εννοηθεί ότι τα πεπτίδια τέτοιου μικρού μήκους μπορούν να επιδείξουν καταλυτικές δραστηριότητες. Μια άλλη επίπτωση είναι ότι την ανάπτυξη των πρώτων ενζύμων πρέπει να έχει ακολουθήσει μια προοδευτική *επιμήκυνση* των γονιδίων

και των πρωτεϊνικών προϊόντων τους. Με σχηματικό τρόπο η όλη διαδικασία μπορεί να απεικονιστεί ως εξής :

Αρχίζοντας με έναν πληθυσμό πεπτιδίων από 20 αμινοξέα (20-μερή), ο συνδυασμός αυτών θα μπορούσε να παρέχει μια ευρεία ποικιλία 40-μερών. Η ποικιλία αυτών θα μειωνόταν από την επιλογή σε έναν σχετικά μικρό αριθμό, από τον οποίο, στη συνέχεια, με συνδυασμό θα παραγόταν μια σειρά 60-μερών και 80-μερών τα οποία θα υποβαλλόταν στην επιλογή. Χάρη στην επανάληψη αυτής της διαδικασίας του συνδυασμού-επιλογής, οι πρωτεΐνες θα μπορούσαν τελικά να έχουν φθάσει στο σημερινό μήκος τους. Ας σημειωθεί ότι ο μηχανισμός αυτός θα επέτρεπε εκτενή εξερεύνηση των αλληλουχιών σε κάθε επίπεδο μεγέθους, κατά συνέπεια εξηγεί το αποκαλούμενο *sequence-space* παράδοξο (παράδοξο του Levinthal), το οποίο είναι βασισμένο σε στατιστικό υπολογισμό, που διατυπώνουν οι υπερασπιστές του «ευφυούς σχεδίου» ως απόδειξη ότι η ζωή δεν θα μπορούσε να έχει δημιουργηθεί με φυσικό τρόπο⁵⁶.

Πολλά άλλα πρέπει να συνέβησαν στα πρωτοκύτταρα προτού εμφανισθεί ο τελευταίος κοινός πρόγονος. Πολλά νέα ένζυμα, καθώς επίσης και συνένζυμα, θα πρέπει να αναπτύχθηκαν. Η μεμβράνη κυττάρων πρέπει να εναρμονίστηκε με ποικίλους μεταφορείς και δέκτες. Το κυτταρικό τοίχωμα μπορεί να κατασκευάστηκε, και φυσικά, το DNA πρέπει να είχε πάρει από το RNA τη λειτουργία της αποθήκευσης των αντιγράψιμων γενετικών πληροφοριών.

Πώς αυτό συνέβη δεν είναι γνωστό, αλλά εύκολα μπορεί κανείς να το φανταστεί. Πιθανώς, το DNA να προέκυψε από το RNA με τη βοήθεια δύο χημικών αλλαγών: απομάκρυνση του οξυγόνου της ριβόζης και μεθυλίωση της ουρακίλης. Έγινε δε η μορφή αποθήκευσης γενετικών πληροφοριών χάρη στην ανάπτυξη τριών νέων ενζύμων: της αντίστροφης μεταγραφάσης, η οποία μετέφερε τις πληροφορίες από το RNA στο DNA, της DNA πολυμεράσης, η οποία εξυπηρέτησε στην αντιγραφή του DNA, και της μεταγραφάσης, η οποία επέστρεψε τις πληροφορίες στα μόρια RNA έτσι ώστε αυτά να μπορούν να συνεχίσουν να εκτελούν τις λειτουργίες τους. Τα νέα ένζυμα ίσως να προέκυψαν από την αρχική RNA ρεπλικάση.

Πότε εμφανίστηκε το DNA ; Σε αυτήν την ερώτηση, κάποιος μπαίνει στον πειρασμό να απαντήσει: «μόλις ήταν υλικά δυνατό», αναλο-

γιζόμενος τα τεράστια πλεονεκτήματα του να βρίσκονται οι γενετικές πληροφορίες αποθηκευμένες ως ξεχωριστά αντίγραφα που δεν εξυπηρετούν καμία άλλη λειτουργία και όλα αντιγράφονται μαζί με συντονισμένο τρόπο, ενώ η έκφραση των πληροφοριών πραγματοποιείται από μόρια διαφορετικά από τη μορφή αποθήκευσης, των οποίων η σύνθεση μπορεί να ελέγχεται ατομικά και ανεξάρτητα. Εάν «το συντομότερο δυνατόν» σημαίνει «νωρίς» ή «αργά» δεν μπορούμε να το γνωρίζουμε με την παρούσα κατάσταση των γνώσεών μας.

Δεν είναι γνωστό αν η επινόηση της πρωτεϊνοσύνθεσης προηγήθηκε ή ακολούθησε την επινόηση των DNA γονιδιωμάτων. Το κύριο πλεονέκτημα του DNA έναντι του RNA ως γενετικού υλικού είναι η μεγαλύτερη χημική σταθερότητα του DNA, επιτρέποντας πολύ περισσότερο γονιδίωμα βασισμένο στο DNA. Είναι πιθανόν η σύνθεση των πρωτεϊνών να απαιτεί πολύ περισσότερη γενετική πληροφορία από ότι μπορεί να συντηρεί το RNA. Όμως, τα αρχικά μόρια των αμινοακυλο-μορίων προσαρμοστών θα πρέπει να ήταν μικρότερα σε μέγεθος και λιγότερα σε αριθμό από τα σύγχρονα tRNAs⁴². Έτσι, εάν οι αμινοακυλώσεις και οι πεπτιδυλο μεταφορές ήταν πολύ πιο απλές από τα σημερινά ριβοσώματα, ένα γονιδίωμα RNA από λίγες χιλιάδες νουκλεοτίδια θα πρέπει να ήταν αποτελεσματικό για την πρωτεϊνοσύνθεση. Το κύριο επιχείρημα υπέρ των πρωτεϊνών πριν το DNA είναι ότι τα ριβόζυμα φαίνονται να μην είναι ικανά να καταλύουν την αναγωγή της δεοξυριβόζης σε ριβόζη με τον ίδιο μηχανισμό που χρησιμοποιείται από όλες τις γνωστές ρεδουκτάσες των ριβονουκλεοτιδίων^{57,58}. Δεν αποκλείεται όμως το RNA να χρησιμοποιούσε έναν διαφορετικό μηχανισμό.

Ο πολυμερισμός που κατευθύνεται από εκμαγείο DNA είναι πιο δύσκολος από αυτόν του RNA επειδή το 3'-υδροξύλιο από το DNA είναι σημαντικά λιγότερο όξινο συγκρινόμενο με αυτό του RNA⁵⁹. Μολαταύτα, ριβόζυμα είναι ικανά να αποπρωτονιώνουν μια 3'-υδροξύλιο ομάδα του DNA, επιτρέποντας πυρηνόφιλη προσβολή σε φωσφορικά με σχηματισμό ενός 3', 5' φωσφοδιεστερικού δεσμού⁶⁰. Δεν είναι δύσκολο να φανταστούμε ότι ένα ριβόζυμο θα μπορούσε να λειτουργήσει ως μια DNA πολυμεράση. Ένα τέτοιο μόριο θα μπορούσε να προκύψει στη φύση ή στο εργαστήριο ως ένας εξελικτικός απόγονος ενός ριβοζύμου RNA πολυμεράσης. Η πληροφορία η βασισμένη στο

RNA θα μπορούσε να μεταγραφεί αντίστροφα σε DNA για ασφαλή φύλαξη, κατόπιν να διαβαστεί πάλι (αντίστροφα) από μια DNA-εξαρτώμενη RNA πολυμεράση. Βαθμιαία τα μόρια του DNA έγιναν τα αντικείμενα της αντιγραφής, ολοκληρώνοντας τη μετάβαση στον κόσμο DNA-πρωτεϊνών.

Υπάρχει το ενδεχόμενο, αυτό το περίγραμμα των αλλαγών να μην οδήγησε στον τελευταίο κοινό πρόγονο αλλά στον πρώτο κοινό πρόγονο. Μεταξύ του πρώτου και του τελευταίου κοινού προγόνου, μια μακροχρόνια εξελικτική ιστορία, που καλύπτει δεκάδες εκατομμυρίων ετών, μπορεί να ξετυλίχτηκε σε διάφορες διακλαδώσεις, έως ότου μια δυσχέρεια εμφανίστηκε και επέτρεψε μόνο σε έναν ξεχωριστό οργανισμό, τον τελευταίο κοινό πρόγονο να συνεχίσει. Διάφορες τέτοιες δυσχέρειες θεωρείται ότι έχουν στενέψει την πορεία της εξέλιξης. Ο καθολικός ευκαρυωτικός πρόγονος μπορεί να είναι το προϊόν μιας άλλης δυσχέρειας. Στην περίπτωση του τελευταίου κοινού προγόνου είναι πιθανό ότι η θερμότητα του περιβάλλοντος ήταν το αίτιο της δυσχέρειας, έτσι μπορεί να αιτιολογηθεί ο θερμοφίλος χαρακτήρας για όλα τα αρχαιότερα προκαρυωτικά⁶¹ (κεφ. 17). Το συμπέρασμα, που μερικές φορές προέρχεται από αυτήν την παρατήρηση, ότι η ζωή δημιουργήθηκε σε ένα καυτό περιβάλλον δεν είναι έτσι υποχρεωτικό, αν και θα μπορούσε να είναι αληθινό.

miRNAs: μια νέα ήπειρος στον RNA κόσμο

Τα τελευταία χρόνια, αρκετά μικρά RNAs (microRNAs ή miRNAs) που εμφανίστηκαν να μην μεταφράζονται ούτε να ανήκουν σε κάποια από τις γνωστές ομάδες των RNAs ανακαλύφθηκαν στους οργανισμούς *Caenorhabditis elegans* και *Drosophila melanogaster*. Αυτά τα μικρά RNAs δεν ανήκουν⁶²⁻⁶⁴ σε καμία από τις γνωστές κατηγορίες των RNA. Τα μικρά αυτά RNAs που ταυτοποιήθηκαν εμπίπτουν σε δύο τάξεις: το μικρά προσωρινά RNAs (small temporal RNAs, stRNAs), τα οποία συνδέονται με μόρια του mRNA και παρεμποδίζουν τη μετάφρασή τους, δηλαδή έχουν μια αρνητική μεταμεταγραφική ρύθμιση, και τα μικρά παρεμβαλλόμενα RNA (small interfering RNAs, siRNAs), τα οποία μεσολαβούν στην αποικοδόμηση συγκεκριμένων mRNA. Είναι αξιοσημείωτο ότι όλα τα stRNAs και siRNAs που προσδιορίστηκαν ήταν μήκους 22-25 νουκλεοτιδίων. Αυτό το χαρακτηριστικό έχει διευ-

κολύνει τον προσδιορισμό επιπρόσθετων μικρών ρυθμιστικών αλληλουχιών⁶²⁻⁶⁴. Η παρουσία μιας ολόκληρης τάξης των miRNAs από το *C. elegans* ως τον άνθρωπο υπονοεί ότι τα miRNAs ήταν σπουδαία καθ' όλη τη διάρκεια της εξέλιξης και ότι είναι πιθανότατα μεγάλης λειτουργικής σημασίας για πολλούς οργανισμούς, αν όχι για όλους. Γενικά πιστεύεται ότι τα miRNA προέρχονται από αρχαία γονίδια.

Δύο ερωτήματα προκύπτουν⁶⁵ τώρα στο πεδίο των miRNAs: Πώς δημιουργήθηκαν αυτά τα RNAs και τι κάνουν; Κάποια miRNAs συνωθούνται γύρω από διπλές επαναλαμβανόμενες αλληλουχίες και έτσι η έκφρασή τους πιθανώς να ρυθμίζεται μαζί. Είναι πιθανό τουλάχιστον για κάποια από αυτά, να μεταγράφονται ως ένα ενωμένο πρόδρομο μόριο, που κατόπιν με περαιτέρω επεξεργασία να γίνονται ξεχωριστά miRNAs.

Όσο για τη λειτουργία των miRNAs, κάποια ενδεχομένως να παρεμποδίζουν τη μετάφραση ή την σταθερότητα συγκεκριμένων mRNAs και μπορεί να είναι ζωτικής σημασίας για τον σωστό έλεγχο των προγραμμάτων της έκφρασης των γονιδίων. Όμως, είναι πιθανόν να πλάσουμε εντελώς διαφορετικές εκδοχές, στις οποίες τα miRNAs μπορεί να ρυθμίζουν το κυτταρικό εντοπισμό ή τη μεταφορά του RNA ή ακόμη να ρυθμίζουν εναλλακτικά σχέδια ωρίμανσης. Με βάση την ιστορία των miRNAs μπορεί να έχουμε εκπλήξεις.

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. de Duve, C. The Beginnings of Life on Earth *American Scientist* (September-October 1995).
2. de Duve, C. (2003) A Research Proposal on the Origin Of Life. Closing Lecture given at the ISSOL Congress in Oaxaca, Mexico, on July 4, 2002. *Orig. Life Evol. Biosphere*, 33: 559-574.
3. Cairns-Smith, A. G. and Davies, C. J. in *Encyclopaedia of Ignorance* (eds Duncan, R. & Weston-Smith, M.) 391-403 (Pergamon, Oxford, 1977).
4. Joyce, G. F. (2002) The antiquity of RNA-based evolution. *Nature* 418:111-258.
5. Baltschefskey, H. (1993) Chemical origin and early evolution of biological energy conversion. In *Chemical Evolution: Origin of Life* (Ponnaperuma, C. & Chela-Flores, J. eds) pp. 13-23 Hampton, VA : A Deepak.
6. Baltschefskey, H. (1996) Energy conversion leading to the origin and early evolution of life: did inorganic pyrophosphate (Ppi) precede adenosine triphosphate (ATP)? In: *Origin and Evolution of Biological Energy Conversion*. (Baltschefskey, H. ed.) pp. 1-9. New York: VCH Publishers.
7. Robertson, D. L. and Joyce, G. F. (1990) Selection *in vitro* of an RNA enzyme that specifically cleaves single- stranded DNA. *Nature* 344, 467-468.
8. Tuerk, C. and Gold, L. (1990) Systematic evolution of ligands by exponential enrichment: RNA ligands to bacteriophage T4 DNA Polymerase. *Science* 249: 505-510.
9. Ellington, A. D. and Szostak, J. W. (1990) *In vitro* selection of RNA molecules that bind specific ligands. *Nature* 346, 818-822.
10. Knight, R. D. (2001) The Origin and Evolution of the Genetic Code: Statistical and Experimental Investigations. Doctorate thesis to the faculty of Princeton University.
11. James, K.D. and Ellington, A.D. (1999) The fidelity of template-directed oligonucleotide ligation and the inevitability of polymerase function. *Orig. Life Evol. Biosphere*, 29:375-90.
12. Kirby, A. J. and Younas, M. (1970) The reactivity of phosphate esters. Diester hydrolysis. *J. Chem. Soc. B* 510-513.

13. Admiraal, S. J. and Herschlag, D. (1999) Catalysis of phosphoryl transfer from ATP by amine nucleophiles. *J. Am. Chem. Soc.* 121:5837-5845.
14. Rohatgi, R, Bartel, D. P. and Szostak, J. W. (1996) Kinetic and mechanistic analysis of nonenzymatic, template- directed oligoribonucleotide ligation. *J. Am. Chem. Soc.* 118:3332-3339.
15. Li, Y. and Breaker, R. R. (1999) Kinetics of RNA degradation by specific base catalysis of transesterification involving the 2'-hydroxyl group. *J. Am. Chem. Soc.* 121:5364-5372.
16. Bartel, D. P. and Szostak, J. W. (1993) Isolation of new ribozymes from a large pool of random sequences. *Science* 261:1411-1418.
17. McGinness, K.E. and Joyce, G.F. (2003) In search of an RNA replicase ribozyme. *Chem. Biol.* 10:5-14.
18. Ekland, E. H., Szostak, J. W. and Bartel, D. P. (1995) Structurally complex and highly active RNA ligases derived from random RNA sequences. *Science* 269:364-370.
19. Ekland, E. H. and Bartel, D. P. (1996) RNA-catalysed RNA polymerization using nucleoside triphosphates. *Nature*, 382:373-376.
20. Jaeger, L., Wright, M. C. and Joyce, G. F. (1999) A complex ligase ribozyme evolved in vitro from a group I ribozyme domain. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96:14712-14717.
21. McGinness, K. E. and Joyce, G. F. (2002) RNA-catalyzed RNA ligation on an external RNA template. *Chem. Biol.* 9:297-307.
22. Robertson, M. P. and Ellington, A. D. (1999) *In vitro* selection of an allosteric ribozyme that transduces analytes into amplicons. *Nature Biotechnol.* 17:62-66.
23. Rogers, J. and Joyce, G. F. (2001) The effect of cytidine on the structure and function of an RNA ligase ribozyme *RNA* 7:395-404.
24. Unrau, P. J. and Bartel, D. P. (1998) RNA-catalysed nucleotide synthesis *Nature* 395:260-263.
25. Orgel, L. E. and Lohrmann, R. (1974) Prebiotic chemistry and nucleic acid replication. *Acc. Chem. Res.* 7: 368-377.
26. Lorsch, J. and Szostak, J. W. (1994) *In vitro* evolution of new ribozymes with polynucleotide kinase activity. *Nature* 371:31-36.
27. White, H. B. III (1976) Coenzymes as fossils of an earlier metabolic state. *J. Mol. Evol.* 7:101-104.
28. Benner, S. A., Ellington, A. D. and Tauer, A. (1989) Modern metabolism as a palimpsest of the RNA world. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 86: 7054- 7058.
29. Eigen, M. and Winkler-Oswatitsch, R. (1981) Transfer-RNA, an Early Gene, *Naturwissenschaften* 68:282-292.
30. Kumar, R. K. and Yarus, M. (2001) RNA-catalyzed amino acid activation. *Biochemistry* 40:6998- 7004.

31. Illangasekare, M., Sanchez, G., Nickles, T. and Yarus, M. (1995) Aminoacyl- RNA synthesis catalyzed by an RNA. *Science* 267: 643-647.
32. Illangasekare, M. and Yarus, M. (1997) Small-molecule-substrate interactions with a self-aminoacylating ribozyme. *J. Mol. Biol.* 268:631-639.
33. Saito, H., Kourouklis, D. and Suga, H. (2001) An *in vitro* evolved precursor tRNA with aminoacylation activity. *EMBO J.* 20:1797-1806.
34. Weber, A. L. and Orgel, L. E. (1980) Poly(U)-directed peptide bond formation from the 2' (3')-glycyl esters of adenosine derivatives. *J. Mol. Evol.* 16:1-10.
35. Barta, A., Dörner, S. and Polacek, N. (2001) Mechanism of ribosomal peptide bond formation. *Science* 291:203 (published online at www.sciencemag.org/cgi/content/full/291/5502/203a).
36. Nissen, P., Hansen, J., Ban, N., Moore, P. B. and Steitz, T.A. (2000) The structural basis of ribosome activity in peptide bond synthesis. *Science* 289:920-930.
37. Zhang, B. and Cech, T. R. (1997) Peptide bond formation by *in vitro* selected ribozymes. *Nature*, 390:96-100.
38. Zhang, B. and Cech, T. R. (1998) Peptidyl-transferase ribozymes: *trans* reactions, structural characterization and ribosomal RNA-like features. *Chem. Biol.* 5:539-553.
39. Orgel, L. E. (1989) The origin of polynucleotide-directed protein synthesis. *J. Mol. Evol.* 29:465-474.
40. Weiner, A. M. and Maizels, N. (1987) 3' Terminal tRNA-like structures tag genomic RNA molecules for replication: implications for the origin of protein synthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84: 7383-7387.
41. Wong, J.-T. (1991) Origin of genetically encoded protein synthesis: a model based on selection for RNA peptidation. *Origins Life Evol. Biosphere*, 21:165-176.
42. Schimmel, P. and Henderson, B. (1994) Possible role of aminoacyl-RNA complexes in noncoded peptide synthesis and origin of coded synthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91:11283-11286.
43. Schimmel, P. and Ribas de Pouplana, L. (1995) Transfer RNA: from minihelix to genetic code. *Cell*, 81:983-986.
44. Roth, A. and Breaker, R. R. (1998) An amino acid as a cofactor for a catalytic polynucleotide. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95:6027-6031.
45. Joyce, G. F. (1998) Nucleic acid enzymes: playing with a fuller deck. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95:5845-5847.
46. Luisi, P. L. (1998) About various definitions of life. *Orig. Life Evol. Biosphere*, 28:613-622.
47. Szostak, I. W., Bartel, D. P. and Luisi, P. L. (2001) Synthesizing life. *Nature* 409:387-390.

48. Gibson, T. J. and Larnond, A. I. (1990) Metaholic complexity in the RNA world and implications for the origin of protein synthesis. *J. Mol. Evol.* 30:7-15.
49. Dobson, C. M., Ellison, G. B., Tuck, A. F. and Vaida, V. V. (2000) Atmospheric aerosols as prebiotic chemical reactors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97:11864-11868.
50. Brack, A. and Orgel, L. E. (1975) β structures of alternating polypeptides and their possible prebiotic significance. *Nature* 256:383-387.
51. Ourisson, G. and Nakatani, Y. (1994) The terpenoid theory of the origin of cellular life: the evolution of terpenoids to cholesterol. *Chem. Biol.* 1:11-23.
52. Fontana, W. and Schuster, P. (1998) Continuity in evolution: on the nature of transitions. *Science* 280:1451-1455.
53. Schultes, E. A. and Bartel, D. P. (2000) One sequence, two ribozymes: implications for the emergence of new ribozyme folds. *Science* 289: 448-452.
54. Joyce, G. F. (1991) The rise and fall of the RNA world. *New Biol.* 3:399-407.
55. Vogels, G. (1998) Tracking the History of the Genetic Code, *Science* 281:329-331.
56. Dembski, W. (1998) *The Design Inference*, Cambridge University Press, Cambridge.
57. Freeland, S. J., Knight, R D. and Landweber, L F. (1999) Do proteins predate DNA? *Science* 286:690-692.
58. Stubbe, J., Ge, J. and Yee, C. S. (2001) The evolution of ribonucleotide reduction revisited. *Trends Biochem. Sci.* 26:93-99.
59. Izatt, R. M., Hansen, L. D., Rytting, J. H. & Christensen, J. J. (1965) Proton ionization from adenosine. *J. Am. Chem. Soc.* 87:2760-2761.
60. Sugimoto, N., Tomka, M., Kierzek, R., Bevilacqua, P. C. & Turner, D. H. (1989) Effects of substrate structure on the kinetics of circle opening reactions of the self-splicing intervening sequence from *Tetrahymena thermophila*: evidence for substrate and Mg^{2+} binding interactions. *Nucleic Acids Res.* 17:355-371.
61. Woese, C. R. (1987) Bacterial Evolution, *Microbiol. Rev.* 51:221-271.
62. Lagos-Quintana, M., Rauhut, R., Lendeckel, W., Tuschl, T. (2001) Identification of novel genes coding for small expressed RNAs. *Science* 294:853-858.
63. Lau, N.C., Lim, L.P., Weinstein, E. G., Bartel, D. P. (2001) An abundant class of tiny RNAs with probable regulatory role in *Caenorhabditis elegans*. *Science* 294:858-862.
64. Lee, R.C. and Ambros, V. (2001) An extensive class of small RNAs in *Caenorhabditis elegans*. *Science* 294:862-864.
65. Misteli, T. (2002) *TRENDS in Cell Biology* 12:61-61.

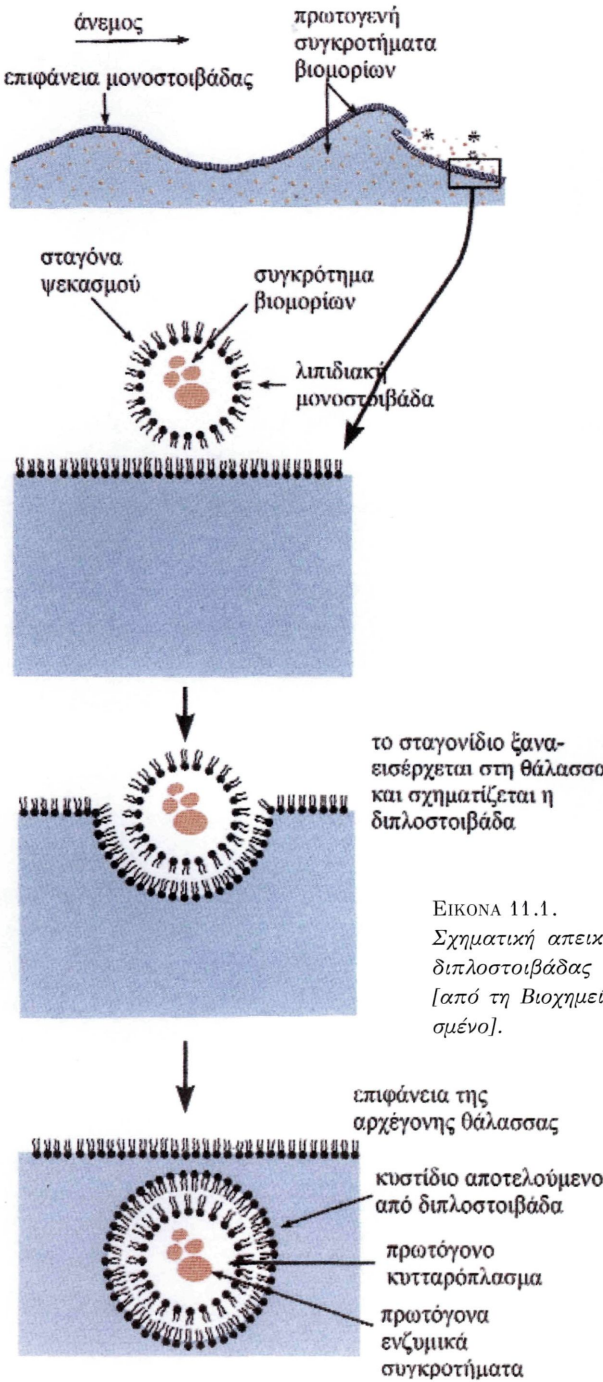
Προβιοτικός σχηματισμός μεμβρανών

Διαδικασίες αυτοσυγκρότησης σε προβιοτικά οργανικά μίγματα

Η πρώτη φορά που υποστηρίχθηκε ότι οι μεμβράνες έπαιξαν ρόλο στην προέλευση της ζωής ήταν το 1929 από τον Haldane¹. Κατά τα λεγόμενά του: «Το κύτταρο συνίσταται από πολυπληθή αριθμό χημικών μορίων κλεισμένων εσωτερικά από μια λεπτή μεμβράνη. Όταν όλη η θάλασσα ήταν ένα τεράστιο χημικό εργαστήριο, οι συνθήκες ευνοούσαν τον σχηματισμό τέτοιων μεμβρανών...». Ο Goldacre, το 1958, πρότεινε ότι οι πρώτες μεμβράνες θα μπορούσαν να παραχθούν από τη δράση των κυμάτων που μετακινούσαν λεπτά φύλλα λιπιδιακών επιφανειών² (εικόνα 11.1). Οι πρώτες πειραματικές προσεγγίσεις στο ζήτημα αυτό έγιναν είκοσι χρόνια αργότερα από τον Hargreaves⁴, τον Oτό και τους συνεργάτες τους⁵.

Ποιες ιδιότητες απαιτούνται για να ενσωματωθεί ένα μόριο σε σταθερή διπλοστοιβάδα; Όλα τα μόρια που σχηματίζουν διπλοστοιβάδα είναι αμφιφιλικά, με μια υδρόφιλη κεφαλή και μια υδρόφοβη ουρά. Αν και συνηθίζουμε, όταν σκεφτόμαστε μια μεμβράνη λιπιδίων, να περιοριζόμαστε στα φωσφολιπίδια και στη χολεστερόλη, υπάρχει στην πραγματικότητα μια εκπληκτική ποικιλία από αμφίφιλα μόρια που λαμβάνουν μέρος στη δομή των μεμβρανών. Οι πρώτες μελέτες⁶ έδειξαν ότι, ακόμη και απλές αλυσίδες αμφίφιλων μορίων, όπως αλκυλο-φωσφορικά, αλκυλο-θειικά και λιπαρά οξέα, μπορούν να αυτοσυγκροτούνται σε μεμβρανικές διπλοστοιβάδες εάν περιέχουν 10 ή περισσότερους άνθρακες στην αλυσίδα.

Έτσι, ακόμα και αν οι σύγχρονες κυτταρικές μεμβράνες (εικόνα 11.2) ενσωματώνουν φωσφολιπίδια ως τα κυρίαρχα συστατικά της

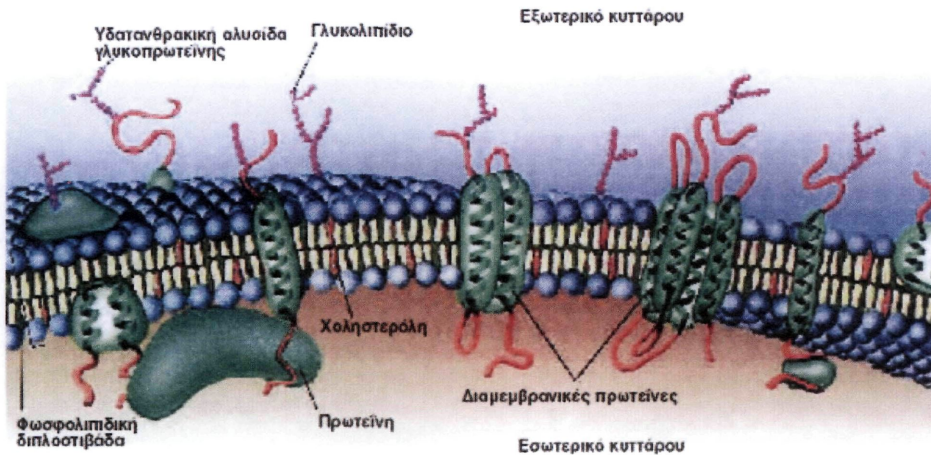


το σταγονίδιο ξανα-
εισέρχεται στη θάλασσα
και σχηματίζεται η
διπλοστοιβάδα

ΕΙΚΟΝΑ 11.1.

Σχηματική απεικόνιση του σχηματισμού της διπλοστοιβάδας στις αρχέγονες θάλασσες³ [από τη Βιοχημεία του Lehninger ανασχεδιασμένο].

διπλοστοιβάδας, δεν είναι αναγκαίο τέτοια σύνθετα μόρια να απαιτούνταν για την πρωταρχική κυτταρική ζωή. Το πιθανότερο είναι ότι απλούστερα αμφιφιλικά μόρια θα συγκροτούσαν τη μεμβράνη του πρωτοκυττάρου.



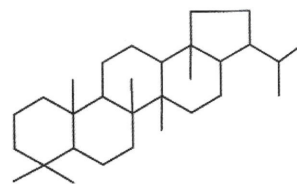
ΕΙΚΟΝΑ 11.2.

Σχηματική αναπαράσταση μιας διπλοστοιβάδας σημερινού κυττάρου⁷.

Ορισμένες φυσικοχημικές αρχές που διέπουν τις διαδικασίες αυτοσυγκρότησης και διαπερατότητας των λιπιδιακών μεμβρανών και αφορούν το επιστημονικό πεδίο της προέλευσης της ζωής είναι οι παρακάτω⁸:

1. Η συγκρότηση διπλοστοιβάδων μπορεί να γίνει από ποικίλες αμφιφιλικές ενώσεις

Οι σύγχρονες κυτταρικές μεμβράνες ενσωματώνουν φωσfolιπίδια ως κύρια συστατικά της διπλοστοιβάδας. Όμως σιγά σιγά διαπιστώνουμε την πολύ μεγάλη ποικιλία λιπιδίων από τα οποία αποτελούνται οι μεμβράνες των σύγχρονων κυττάρων. Μόρια χοληστερόλης για παράδειγμα υπάρχουν μόνο στις μεμβράνες ζωικών κυττάρων, εφόσον τα μόρια της γλυκερόλης εμφανίστηκαν μετά την παρουσία του οξυγόνου στην ατμόσφαιρα της Γης, ενώ στα Βακτήρια



Ο σκελετός των σπανοειδών

έχουν αντικατασταθεί από οπανοειδή. Στα Αρχαία δεν υπάρχουν απλά φωσφολιπίδια αλλά μόρια στα οποία οι φωσφορικές ομάδες είναι συνδεδεμένες στα δύο άκρα από διακλαδισμένες δομές υδρογονανθράκων με αιθερικούς δεσμούς (όχι εστερικούς όπως στα Βακτήρια και στα ευκαρυωτικά κύτταρα) και γλυκερόλη. Συνεπώς έχουν και τα δύο υδρόφιλα άκρα. Πάντως, όπως αναφέρθηκε, δεν είναι απαραίτητο στην πρώιμη κυτταρική ζωή να απαιτούνταν τέτοιου είδους πολύπλοκα μόρια. Πιθανόν τα μόρια που αποτελούσαν τη μεμβράνη του κυττάρου να ήταν πολύ απλούστερα.

Πίνακας 11.1 Χαρακτηριστικά των κυτταροπλασματικών μεμβρανών των Βακτηρίων, των Ευκάρυων και των Αρχαίων^{9,10}

Χαρακτηριστικά	Βακτήρια	Ευκάρυα	Αρχαία
Ποσοστό πρωτεϊνών	υψηλό	χαμηλό	υψηλό
Σύσταση λιπιδίων	φωσφολιπίδια	φωσφολιπίδια	σουλολιπίδια, γλυκολιπίδια, μη πολικά ισοπρε- νοϊδή λιπίδια, φωσφολιπίδια
Δομή λιπιδίων	ευθεία αλυσίδα	διακλαδισμένη	ευθεία αλυσίδα
Δεσμός στα λιπίδια	εστερικός δεσμός ^(α)	εστερικός δεσμός	αιθερικός δεσμός ^(β) (δι- και τετρα-αιθέρες)
Στερόλες	απουσιάζουν ^(γ)	παρούσες	απουσιάζουν

(α) Ο *Aquifex pyrophilus* περιέχει φωσφολιπίδια και λιπίδια ενωμένα με αιθερικό δεσμό

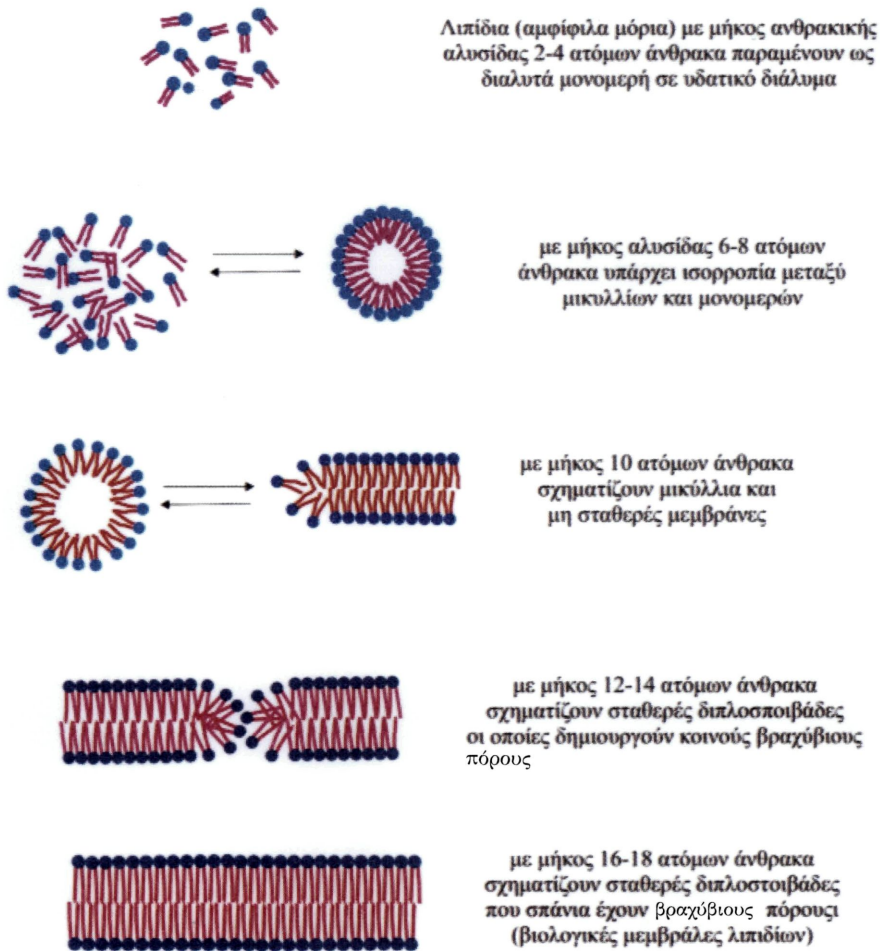
(β) Τα Αρχαία έχουν αιθερικούς δεσμούς και σχηματίζουν

- Διπλοστοιβάδες από γλυκερόλη-διαιθέρες
- Απλές στοιβάδες από διγλυκερόλη-τετρααιθέρες (πιθανόν βοηθά στην θερμική σταθερότητα)

(γ) Σε κάποια βακτήρια (*Mycoplasma*, *Ureaplasma*, *Spiroplasma*, *Anaeroplasmata*) στο κυτταρικό τους τοίχωμα υπάρχουν στερόλες.

2. Η διαπερατότητα μιας διπλοστοιβάδας λιπιδίων εξαρτάται από το μήκος της αλυσίδας των αμφιφιλικών μορίων

Με τις γνώσεις που έχουμε σήμερα σχετικά με τις αντλίες και τα κανάλια ιόντων του κυττάρου, η διπλοστοιβάδα των λιπιδίων θεωρείται ένα διαπερατό φράγμα για ιοντικά διαλύματα όπως αυτό του χλωριούχου νατρίου, αλλά και άλλων μεγαλύτερων πολικών μορίων όπως των αμινοξέων. Πώς γινόταν όμως η διέλευση μορίων μέσω της μεμβράνης όταν άρχισε η κυτταρική ζωή χωρίς να υπάρχουν οι σημε-



ΕΙΚΟΝΑ 11.3.

Αυτοσυγκρότηση των αμφιφιλικών μορίων. Όταν οι αλυσίδες είναι σχετικά μικρές, δηλαδή περιέχουν 2-4 άτομα άνθρακα, τα μόρια είναι διαλυτά στο νερό. Καθώς το μήκος της ανθρακικής αλυσίδας αυξάνει σε 6-8 άτομα άνθρακα η διαλυτότητα μειώνεται και πάνω από ορισμένες συγκεντρώσεις τα μόρια αρχίζουν να σχηματίζουν μικύλλια. [κατόπιν αδείας από τον Deamer, ανασχεδιασμένο].

ρινές υψηλής εξέλιξης πρωτεΐνες οι οποίες μεταφέρουν ουσίες διαμέσου της μεμβράνης; Πρόσφατα αποτελέσματα ερευνών έδειξαν ότι μειώνοντας το μήκος της ανθρακικής αλυσίδας των λιπιδίων από 18 σε 14 άτομα άνθρακα αυξάνει η διαπερατότητα των ιοντικών διαλυμάτων πολλών τάξεων μεγέθους. Το επίπεδο διαπερατότητας μπορεί να γίνει αποτελεσματικό ώστε να εγκλωβιστούν μεγάλα μόρια, όπως πεπτιδία και ολιγονουκλεοτίδια, αλλά και ούτως ώστε να επιτρέπουν σε εξωτερικά υποστρώματα να φτάσουν σε ένζυμα που βρίσκονται εντός της μεμβράνης. Θεωρείται πιθανό ότι οι πρώτες μεμβράνες συνθέτονταν από μικρότερες αλυσίδες λιπιδίων ώστε να υπάρχει πρόσβαση σε θρεπτικά υλικά και τα εγκλωβισμένα μακρομόρια να μπορούν να υφίστανται αύξηση και αντιγραφή στο μικροπεριβάλλον τους.

3. Η δυνατότητα εγκλωβισμού μακρομορίων σε διπλοστοιβάδες κυστιδίων κάτω από προσομοιωμένες προβιοτικές συνθήκες

Ένα άλλο ζήτημα είναι το πώς οι διπλοστοιβάδες λιπιδίων αιχμαλώτισαν μακρομόρια για πρώτη φορά, εφόσον η διπλοστοιβάδα πρέπει να παρουσιάζει ένα αδιαπέραστο όριο για μακρομόρια τα οποία πρέπει να παραμένουν μέσα στη μεμβράνη. Αυτό θα μπορούσε να γίνει με συνεχείς κύκλους ξήρανσης και ύγρανσης. Κάτω από τις συνθήκες αυτές τα μακρομόρια μπορούν να εγκλωβιστούν σε κυστίδια.

4. Η αύξηση των διπλοστοιβάδων λιπιδίων με την προσθήκη αμφιφιλικών ενώσεων που είναι παρούσες στο περιβάλλον

Δεν ήταν αρκετό για ένα πρωταρχικό κύτταρο να αντιγράφει τα συστατικά του μακρομόρια, να τα περιορίζει σε μια μεμβράνη και να τα συσσωρεύει μέσα σε αυτή. Θα έπρεπε να βρεθεί ένας τρόπος ώστε να αυξάνεται το όριο μέσα στο οποίο εσωκλείονται τα διάφορα συστατικά, δηλαδή η μεμβράνη να μπορεί να μεγαλώνει. Πειράματα προσομοίωσης έδειξαν ότι τέτοια αύξηση μπορεί πράγματι να γίνει με προσθήκη αμφιφιλικών μορίων στο σύστημα.

Στην εικόνα 11.3 αναπαριστάται η σχέση του μεγέθους των λιπιδίων με το είδος της μεμβράνης που θα σχηματίζεται.

Τα λιπίδια στην προβιοτική Γη

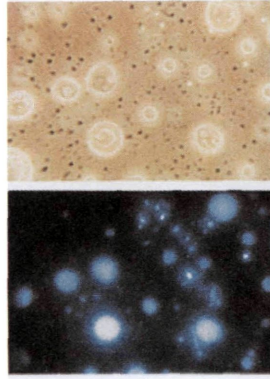
Οι μόνες αναφορές για προβιοτική σύνθεση γραμμικών υδρογονανθρακικών αλυσίδων, που να περιέχουν περισσότερα από 10 ως 12 άτομα άνθρακα με μια φορτισμένη ή πολική ομάδα στο ένα άκρο της αλυσίδας είναι αυτές που περιγράφουν τις αντιδράσεις τύπου Fisher-Tropsch από μεθανικό και οξαλικό οξύ όπως αναφέρθηκε στο κεφάλαιο 5. Αυτά τα μόρια μπορούν να αυτοσυναθροίζονται και να σχηματίζουν διάφορα κυστίδια των οποίων η διάμετρος κυμαίνεται¹¹ από 10 έως 45μm.

Μια εναλλακτική πηγή λιπιδίων στην προβιοτική Γη ήταν οι μετεωρίτες. Μόρια που εκχυλίστηκαν από τον μετεωρίτη Murchison μπορούσαν να σχηματίσουν κυστίδια ικανά να εγκλωβίσουν μια διαλυτή χρωστική ουσία¹². Η δομή του υλικού των κυστιδίων αυτών δεν είναι γνωστή ωστόσο πρόκειται μάλλον για καρβοξυλικά οξέα, γιατί αυτά αποτελούν κάποια από τα κύρια συστατικά του μετεωρίτη Murchison¹³.

Εάν τα αμφιφιλικά μόρια ήταν παρόντα στο μίγμα των οργανικών ενώσεων που υπήρχαν στην προβιοτική Γη, δεν είναι δύσκολο να φανταστούμε ότι η αυτοσυγκρότησή τους σε μοριακά σύνολα θα ήταν μια κοινότυπη διαδικασία.

Πρόσφατα αποδείχτηκε, με εργαστηριακά πειράματα προσομοίωσης, ότι με πρώτη ύλη ενώσεις που βρίσκονται στον μεσοαστρικό χώρο και με συνθήκες παρόμοιες που επικρατούν στους χώρους αυτούς μπορούν να παρασκευαστούν αμφιφιλικές ενώσεις¹⁴. Συγκεκριμένα όταν μεσοαστρικοί πάγοι που αποτελούνταν από H₂O αναμειγμένοι με CO, CO₂, CH₃OH, NH₃ και άλλες ενώσεις εκτέθηκαν σε ιονίζουσα ακτινοβολία με τη μορφή κοσμικών ακτινοβολιών, είχαν ως αποτέλεσμα να σχηματιστούν εκατοντάδες νέες ενώσεις, πολλές από τις οποίες έχουν βρεθεί σε μετεωρίτες και σε σκόνη κομητών και αστεροειδών (μεσοπλανητικά σωματίδια σκόνης). Πολλές από αυτές, όπως τα αμινοξέα¹⁵⁻¹⁷, οι αμφιφιλικές ενώσεις¹⁸ και οι κινόνες¹⁴ σχετίζονται με την προέλευση της ζωής. Όπως φαίνεται στην εικόνα 11.4, όταν τα οργανικά μόρια διαλύθηκαν σε νερό σχημάτισαν αυθόρμητα μεμβράνες που παρήγαγαν κυστίδια.

Συνεπώς θα ήταν δυνατόν αμφιφιλικά μόρια, ικανά να σχηματίζουν μεμβράνες, να συγκεντρώθηκαν στον μεσοαστρικό χώρο και να



ΕΙΚΟΝΑ 11.4.

Η επάνω εικόνα δείχνει τα κυστίδια όπως φαίνονται στο ορατό φως. Κατά έναν ενδιαφέροντα τρόπο, οι μεμβράνες σε αυτές τις δομές φθορίζουν, δηλαδή απορροφούν την UV ακτινοβολία και επανεκπέμπουν την ενέργεια στα ορατά μήκη κύματος. Η κάτω εικόνα παρουσιάζει το ίδιο τομέα με μόνη διαφορά ότι το δείγμα φωτίζεται από UV και τα κυστίδια «φεγγοβολούν»¹⁹.

διανεμήθηκαν σε επιφάνειες πλανητών όπως ήταν η γη, όπου αναμίχθηκαν με τις ενδογενείς ενώσεις. Τα μόρια αυτά, που αυθόρμητα σχηματίζουν κυστίδια, εύκολα θα μπορούσαν να εγκλωβίσουν μακρομόρια, συμπεριλαμβανομένων των νουκλεϊνικών οξέων και των πολυμερασών¹⁴.

Ένα μοντέλο πρωτοκυττάρου

Το ότι αμφιφιλικές ενώσεις που βρέθηκαν σε μετεωρίτες μπορούν να αυτοσυγκροτούνται και να δίνουν μεμβρανικές διπλοστοιβάδες κάνει πιθανό το γεγονός ότι μόρια όπως τα λιπίδια ήταν διαθέσιμα στην αρχέγονη Γη και μπορούσαν να παρέχουν έτσι τις πρώτες δομικές κυτταρικές οριοθετήσεις. Ένα επόμενο βήμα ήταν να αναπτυχθούν εργαστηριακά απλά κυτταρικά μοντέλα για τη μελέτη προέλευσης του πρωτοκυττάρου. Ένα τέτοιο απλό μοντέλο περιλαμβάνει κάποια μακρομόρια που περιβάλλονται από διπλοστοιβάδες λιπιδίων. Τα λιποσώματα είναι αυτοσυναθροιζόμενες σφαιρικές διπλοστοιβάδες λιπιδίων, μεγέθους βακτηρίων και αποτελούν ένα χρήσιμο μοντέλο για μελέτες σχετικά με την προέλευση της κυτταρικής ζωής. Τα λιποσώματα είναι ικανά να αιχμαλωτίζουν μεγάλα μόρια όπως ένζυμα και

νουκλείνικά οξέα, αλλά οι διπλοστοιβάδες τους είναι σχετικά αδιαπέραστες σε μικρότερες πολικές και ιοντικές διαλυμένες ουσίες.

Στα σύγχρονα κύτταρα η αύξηση και η αναπαραγωγή απαιτεί τη μεταφορά θρεπτικών συστατικών διαμέσου της κυτταρικής μεμβράνης και χρησιμοποιεί σύμπλοκα πρωτεϊνών για να διευκολύνει τη διαδικασία της μεταφοράς. Προτού εξελιχθούν αυτές οι πρωτεΐνες, πιστεύεται ότι τα λιπίδια είχαν τέτοιο μέγεθος ώστε η διπλοστοιβάδα που σχημάτιζαν να χαρακτηριζόταν από τέτοια διαπερατότητα που να επέτρεπε την είσοδο σε κάποιες ουσίες. Έχοντας αυτό υπόψη παρασκευάστηκαν λιποσώματα με ενδιάμεσο μήκος αλυσίδων χρησιμοποιώντας διμυριστούλ-φωσφατυδιλοχολίνη που περιέχει 14 άτομα άνθρακα. Τα λιποσώματα αυτά μπορούν αποτελεσματικά να εγκλωβίσουν ένζυμα αλλά και να είναι αρκετά διαπερατά ώστε να επιτρέπουν την είσοδο μορίων που προστίθενται εξωγενώς.

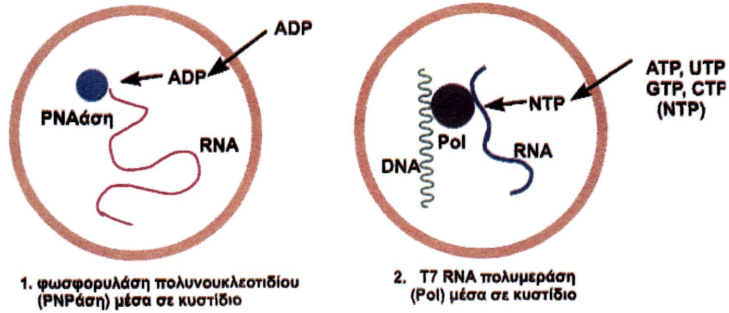
Δοκιμάστηκε πρώτα ο εγκλωβισμός μιας RNA πολυμεράσης της φωσφορυλάσης των πολυνουκλεοτιδίων²⁰. Το ένζυμο αυτό δεν εξαρτάται από εκμαγείο για τη σύνθεση του RNA και μπορεί να χρησιμοποιεί διφωσφορικά νουκλεοτίδια, όπως το ADP σε διπλό ρόλο, είτε ως πηγή ενέργειας, είτε ως μονομερές για να το ενσωματώνει σε αλυσίδα RNA. Αφού προστέθηκε εξωτερικά ADP παρασκευάστηκε τόσο RNA όσο μπορούσε να χωρέσει το λιπόσωμα.

Σε επόμενα πειράματα εγκλωβίστηκαν πιο σύνθετα μόρια, όπως μια καταλυτική πολυμεράση και ένα εκμαγείο DNA το οποίο δρούσε ως ένα είδος «γονιδίου» που κατευθύνει τη σύνθεση του RNA. Κάτω από τις συνθήκες αυτές έγινε μεταγραφή του DNA σε RNA από την πολυμεράση του RNA.

Όλα αυτά τα αποτελέσματα δίνουν μια προοπτική συνέχισης τέτοιων πειραμάτων για τη μελέτη της δημιουργίας της ζωής. Βεβαίως στην πρωταρχική Γη υπήρχε πολύ μεγάλη ποικιλία αμφιφιλικών μορίων που μπορούσαν να κάνουν διάφορες διπλοστοιβάδες. Τα λιποσώματα αυτού του είδους είναι ένα καλό εργαλείο για τη μελέτη μοντέλων δημιουργίας «ζωντανών» κυττάρων.

Ο «κόσμος των λιπιδίων»

Αν και τα πειράματα των Orain και Fox με τα κολλοειδή και τα συσσωματώματα ήταν σπουδαία ιστορικά βήματα²¹, η προσοχή των ερευ-



ΕΙΚΟΝΑ 11.5.

Δραστηριότητα RNA πολυμεράσης μέσα σε κυστίδιο. 1. φωσφορυλάση πολυνουκλεοτιδίου συνθέτει RNA χρησιμοποιώντας ADP ως υπόστρωμα. Το ADP μπορεί να φθάσει στο ένζυμο με παθητική διάχυση μέσω βραχύβιων ατελειών της λιπιδικής διπλοστοιβάδας. 2. T7 RNA πολυμεράση χρησιμοποιεί ένα εκμαγείο DNA για να κατευθύνει τη σύνθεση του RNA και έχει αποδειχτεί ότι συνθέτει RNA μέσα σε λιποσώματα, όπως φαίνεται στην εικόνα. Η σύνθεση μορίων RNA με μεταγραφή από εκμαγείο DNA των αλληλουχιών των βάσεων είναι μια βασική λειτουργία όλης της κυτταρικής ζωής [κατόπιν αδείας του Deamer, επανασχεδιασμένη].

νητών σήμερα έχει μεταφερθεί από τα κολλοειδή φαινόμενα και την πρωτεϊνική χημεία στα νουκλεϊνικά οξέα. Ήδη αναφερθήκαμε στον «κόσμο του RNA» ως μια υπόθεση η οποία υποστηρίζεται από πολλά πειραματικά δεδομένα. Διάφορα σενάρια προσπαθούν επίσης να καλύψουν το χάσμα του κόσμου πριν από τον «κόσμο του RNA».

Μεταξύ άλλων υπάρχουν όμως και υποθέσεις που προβλέπουν την αναπαραγωγή κάποιων ενώσεων χαλαρά συνδεδεμένων²²⁻²⁵. Υποψήφια μόρια είναι τα λιπίδια όπως και άλλα αμφιφιλικά μόρια. Έχει προταθεί ότι οι μεμβράνες θα μπορούσαν να είναι κληρονομήσιμο υλικό καθώς οι περισσότερες παράγονται από άλλες μεμβράνες και δεν δημιουργούνται *de novo*. Έχει μάλιστα εκφραστεί και η υπόθεση για «κόσμο των λιπιδίων». Στον συγκεκριμένο κόσμο κυριαρχούσαν οργανικά μόρια μεσαίου μεγέθους ικανά να αυτοοργανώνονται με μη ομοιοπολικούς δεσμούς ώσπου αργότερα ο κόσμος αυτός έδωσε θέση σε έναν άλλο όπου κυριαρχούσαν τα βιοπολυμερή.

Η ιδέα ότι τα λιπίδια και άλλα αμφίφιλα μόρια θα μπορούσαν να χρησιμεύσουν ως ενδιάμεσα στην προβιοτική εξέλιξη έχει εξεταστεί εργαστηριακά²⁶⁻²⁸. Η συγκεκριμένη πρόταση ήταν ότι οι μεμβράνες λιπιδίων μπορεί να είναι ένα κληρονομικό δυναμικό, καθώς οι περισ-

σότερες παράγονται από άλλες μεμβράνες και δεν δημιουργούνται *de novo*^{29,30}. Αυτές οι εναλλακτικές προσεγγίσεις ωστόσο έχουν κερδίσει λιγότερη προσοχή, καθώς δεν υπάρχει μεγάλη πειραματική υποστήριξη, αλλά και μια ολοκληρωμένη υπόθεση που να περικλείει την αποθήκευση πληροφοριών και την εξέλιξη του όλου συστήματος.

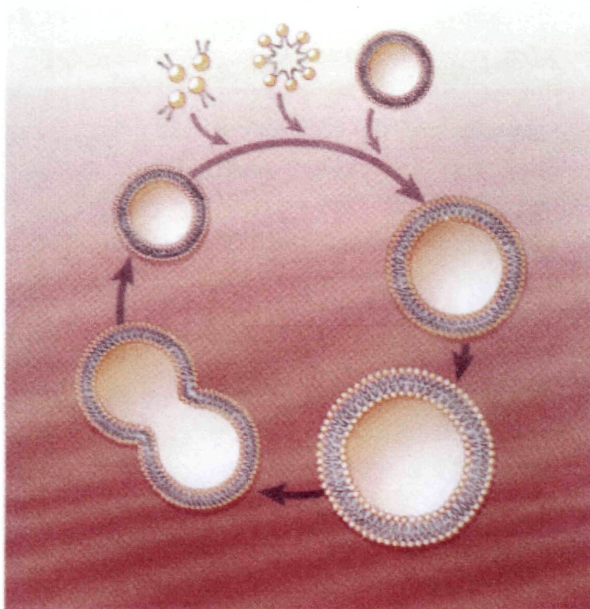
Σύμφωνα με τις τελευταίες προσεγγίσεις τα πρωτοκύτταρα σχηματίστηκαν αυθόρμητα και με σχάσεις-συντήξεις οδηγήθηκαν στην εξέλιξή τους, η οποία ήταν αποτέλεσμα της σταθερότητας των πρωτομεμβρανών τους. Αυτό, βέβαια, έγινε πολύ πριν έρθουν στο προσκήνιο τα πολυνουκλεοτίδια και τα πολυπεπτίδια.

Έχουν αναφερθεί περιπτώσεις χημικών αντιδράσεων όπου η ταχύτητα αυξάνεται παρουσία κάποιων λιπιδιακών μικκυλίων ή λιποσωμάτων³¹⁻³³. Έτσι, από αυτούς που εισήγαγαν την υπόθεση του «κόσμου των λιπιδίων» εισήχθη και η έννοια του «λιπόζυμο» αναλογικά με το ένζυμο και το ριβόζυμο.

Οι περισσότερες περιπτώσεις κατάλυσης μικκυλίων περιλαμβάνουν υδρολυτικές αντιδράσεις. Αύξηση της ταχύτητας σε αντιδράσεις σύνθεσης έχει παρατηρηθεί στη σύνθεση μη βιολογικών επιφανειοδραστικών ουσιών³³ και στην κατάλυση από τα λιποσώματα του ολιγομερισμού των αμινοξέων²⁸. Η τελευταία ιδιότητα, δηλαδή η κατάλυση από τα λιποσώματα του σχηματισμού ολιγοπεπτιδίων ενδιαφέρει άμεσα τον τομέα της προέλευσης της ζωής. Οι υδροφοβικές αλληλεπιδράσεις είναι βασική ιδιότητα των κυστιδίων. Τα υδρόφοβα αμινοξέα και τα απλά διπεπτίδια αυτών ήταν προβιοτικές ενώσεις. Η ιδέα της αλληλεπίδρασης μεταξύ των πεπτιδίων και των μεμβρανών έχει θεωρηθεί σπουδαία³⁴, αλλά λίγα πειράματα έχουν γίνει για ολιγομερισμό/ πολυμερισμό με τη βοήθεια των μεμβρανών³⁴⁻³⁸.

Στην εικόνα 11.6 αναπαριστάται η αύξηση των κυστιδίων και η διαίρεσή τους.

Συνοψίζοντας θα μπορούσαμε να υποστηρίξουμε με ισχυρά επιχειρήματα ότι αμφιφιλικά μόρια υπήρχαν στην προβιοτική Γη. Τέτοια μόρια πιθανόν να προήλθαν από τη μεσοαστρική ύλη, αλλά θα μπορούσαν να υπάρχουν σε κάθε πλανήτη με νερό στην επιφάνειά του. Οι μεμβράνες που σχηματίστηκαν από αμφιφιλικά μόρια, τουλάχιστον αυτές που χρησίμευσαν στη δημιουργία και την εξέλιξη της ζωής, θα πρέπει να αποτελούνταν από μια ποικιλία αμφιφιλικών μορίων,



ΕΙΚΟΝΑ 11.6.

Αύξηση και διαίρεση κυστιδίων. Η μεμβράνη των κυστιδίων μπορεί να μεγαλώσει, είτε βαθμιαία, είτε με διακριτά βήματα και μπορεί να διαιρεθεί, είτε αυθόρμητα, είτε κάτω από την επίδραση εξωτερικών περιβαλλοντικών δυνάμεων. [Szostak et al. (2001) Nature 409:389].

μικρού ή μεσαίου μεγέθους, ώστε να επιτρέπουν αφενός τη συγκέντρωση των μακρομορίων στο εσωτερικό τους και αφετέρου να μπορούν να διαπερνούν τη μεμβράνη διάφορα μόρια, καθώς θα απουσίαζαν οι περίτεχνες δίοδοι που υπάρχουν στα σημερινά κύτταρα. Είναι ιδιαίτερα ενδιαφέρον ότι κάποια είδη RNA αλληλεπιδρούν με λιπιδικές διπλοστοιβάδες και παράγουν κανάλια τα οποία επιτρέπουν τη διέλευση ιόντων³⁹.

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Haldane, J. B. S. (1929) «The origin of life». *The Rationalist Annual* 148:3-10.
2. Goldacre, R. J. (1958) «Surface films: Their collapse on compression, the shapes and sizes of cells, and the origin of life» in J. F. Danielli, K. G. A. Pankhurst and A. C. Riddiford (eds), *Surface Phenomena in Biology and Chemistry*. Pergamon Press, New York, pp. 12-27.
3. Lehninger, A. L. (1975), *Biochemistry*, 2nd edition, New York, Worth Publishers, Inc.
4. Hargreaves, W. R., Mulvihill, S. and Deamer, D. W. (1977) «Synthesis of phospholipids and membranes in prebiotic conditions». *Nature* 266:78-80.
5. Oró, J., Sherwood, E., Eichberg, J. and Epps, D. (1978) «Formation of phospholipids under primitive Earth conditions and the role of membranes in prebiological evolution». in D. W. Deamer (ed.), *Light-Transducing Membranes: Structure, Function and Evolution*. Academic Press, New York, pp. 1-21.
6. Hargreaves, W. R. and Deamer D. W. (1978) «Liposomes from ionic, single-chain amphiphiles». *Biochemistry* 17:3759-3768.
7. Εικόνα 12.2 από το διαδίκτυο.
8. http://evolution.berkeley.edu/evosite/resources/readings_deamer2.shtml
How Did It All Begin? The Self-Assembly of Organic Molecules and the Origin of Cellular Life by David W. Deamer.
9. http://trishul.sci.gu.edu.au/courses/ss12bmi/microbe_structure.html
10. <http://www.cas.muohio.edu/~stevenjr/mbi202/archaea202.html>
11. Walde, P., Wick, R., Fresto, M., Mangone, A. and Luisi, P. L. (1994) «Autopoietic self-replication of fatty acid vesicles». *J. Am. Chem. Soc.* 116:11649-11654.
12. Deamer, D. W., and Pashley, R. M. (1989) «Amphiphilic components of the Murchison carbonaceous chondrite: Surface properties and membrane formation». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 19:21-38.
13. Cronin, J. R., Pizzarello, S. and Cruickshank, D. P. (1988). «Organic matter in carbonaceous chondrites, planetary satellites, asteroids and comets». in *Meteorites and the Early Solar System*. J. F. Kerridge and M.

- S. Matthews (eds). Tuscon, Ariz.: University of Arizona Press, pp. 819-857.
14. Deamer, D. W., Dworkin, J. P., Sandford, S. A., Bernstein, M. P. and Allamandola, L. J. (2003) «The first cell membranes» *Astrobiology* 2:371-381.
 15. Bernstein, M. P., Dworkin, J. P., Sandford, S. A. and Allamandola, L. J. (2001) «Ultraviolet irradiation of naphthalene in H₂O ice: implications for meteorites and biogenesis». *Meteor. Planet. Sci.* 36:351-358.
 16. Bernstein, M. P., Dworkin, J. P., Sandford, S. A., Cooper, G. W. and Allamandola, L. J. (2002) «The formation of racemic amino acids by ultraviolet photolysis of interstellar ice analogs». *Nature* 416:401-403.
 17. Munoz, Caro G. M., Meierhenrich, U. J., Schutte, W. A., Barbier, B., Arcones Segovia, A., Rosenbauer, H., Thiemann, W. H.-P., Brack, A., and Greenberg, J. M. (2002) «Amino acids from ultraviolet irradiation of interstellar ice analogues». *Nature* 416:403-406.
 18. Dworkin, J. P., Deamer, D. W., Sandford, S. A., and Allamandola, L. J. (2001) «Self-assembling amphiphilic molecules: synthesis in simulated interstellar/ precometary ices». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98:815-819.
 19. <http://www.astrochemistry.org/>
 20. Chakrabarti, A., Breaker, R. R., Joyce, G. F., and Deamer, D. W. (1994) «Production of RNA by a polymerase protein encapsulated within phospholipid vesicles». *J. Mol. Evol.* 39:555-559.
 21. Walde, P., Goto, A., Monnard, P.A., Wessicken, M. and Luisi, P. L. (1994) «Oparin's reactions revisited: enzymatic synthesis of poly (adelynic acid) in micelles and self reproducing vesicles». *J. Am. Chem. Soc.* 116:7541- 7547.
 22. Dyson, F. (1985) *Origins of Life* Cambridge, Cambridge University Press.
 23. Farmer, J. D., Kauffman, S. A. and Packard, N. H. (1986) «Autocatalytic replication of polymers». *Physica* 22D:50-67.
 24. Motowitz, H. J. (1992) *Beginning of Cellular Life*. London. Yale University Press.
 25. Dyson, F. J. (1999) *Origins of Life* Cambridge, Cambridge University.
 26. Ourisson, G. and Nakatani, Y. (1994) «The terpenoid theory of the origin of cellular life: the evolution of terpenoids to cholesterol». *Chem. Biol.* 1:11-23.
 27. Norris, V. and Raine, D. J. (1998) «A fission-fusion origin for life». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 28:523-37.
 28. Luisi, P. L., Walde, P. and Oberholzer, T. (1999) «Lipid vesicles as possible intermediates in the origin of life». *Current Opinions in Colloid & Interface Science* 4:33-39.

29. Cavalier-Smith, T. (1995) *Biodiversity and Evolution*, M. Kato and Y. Doi. Tokyo, National Science Museum Foundation.
30. Szathmáry, E. (1999) «Chemes, genes, memes: A revised classification of replicators». *Lectures on Mathematics in the Life Sciences*, 26:1-10.
31. Fendler, H. J. and Fendler, E. J. (1975) *Catalysis in Micellar and Macromolecular Systems*, New York, Academic Press.
32. Cuccovia, I. M., Quina, F. H. and Chaimovich, H. (1982) «A remarkable enhancement of the rate of ester thiolysis by synthetic amphiphile vesicles». *Tetrahedron* 38:917-920.
33. Kust, P. R. and Rathman, J. F. (1995) «Synthesis of surfactants by micellar autocatalysis: N,N-dimethyldodecylamine N-oxide». *Langmuir* 11:3007-3012.
34. Morowitz, H. J. (1992) *The Beginnings of Cellular Life*. New Haven: Yale University Press.
35. Fokta, T., Gros, L., Ringsdorf, H. (1982) «Formation of oriented polypeptides and polamides in monolayers and liposomes». *Makromol. Chem. Rapid Commun.* 3:167-174.
36. Shibata, A., Yamashita, S., Ito, Y. and Yamashita, T. (1986) «Polymerization of amino acid under liposomal environment». *Biochim. Biophys. Acta* 854:147-150.
37. Shibata, A., Yamashita, S., Ueno, S. and Yamashita, T. (1989) «Polymerization of amino acids in liposomal membrane under reduced pressure and normal pressure». *Bull. Chem. Soc. Jpn.* 62:257-261.
38. Li, Z-C. and Li, F-M. (1996) «In situ polycondensation of amino-acid modified liposomes and their properties». *React. Fund. Polym.* 30:299-308.
39. Vlassov, A., Khvorova, A., and Yarus, M. (2001) «Binding and disruption of phospholipid bilayers by supramolecular RNA complexes». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98:7706-7711.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 12ο

Τα υποθαλάσσια υδρόθερμα συστήματα και η δημιουργία της ζωής

Τα τελευταία χρόνια εμφανίστηκε μια νέα τάση στις θεωρίες σχετικά με την προέλευση της ζωής που εγκατέλειπε την ετεροτροφική υπόθεση. Στις νέες αυτές θεωρίες τα πρωτοκύτταρα προβλέπεται ότι αναπτύσσονται αυτοτροφικά. Η διαδικασία αρχίζει από μια στοιχειώδη διάταξη των μορίων στα οποία τα προγονικά μόρια είναι συνεχώς κοντά το ένα με το άλλο έως ότου να ενσωματωθούν μεταξύ τους και να συνεχίσουν προοδευτικά με πιο σύνθετες δομές¹. Οι προγονικές δομές που είναι αγκιστρωμένες σε ορυκτά, όπως για παράδειγμα σε σιδηροπυρίτη (FeS_2), αυξάνονται και μετεξελίσσονται στο πρωτοκύτταρο. Σε αυτή τη νέα τάση κυριαρχεί «πρώτα ο μεταβολισμός» σε αντίθεση με την ως τώρα θεωρία κατά την οποία το γενετικό σύστημα προηγήθηκε του μεταβολισμού, δηλαδή ίσχυε το «πρώτα η αντιγραφή».

Αυτή η νέα τάση προσέγγισης σχετίζεται σε έναν βαθμό και με τη μεταστροφή των απόψεών μας για τον κυτταρικό μεταβολισμό¹. Παραδοσιακά, το κύτταρο παρομοιαζόταν με έναν σάκο γεμάτο από ένζυμα, τις ενδιάμεσες ενώσεις του μεταβολισμού να διαχέονται ελεύθερα στο κυτταρόπλασμα και να ανταμώνουν τυχαία ένζυμα. Αυτή η άποψη είχε να κάνει και με την αντίληψη που είχαμε για τη δημιουργία της ζωής, αυτή της πρωταρχικής σούπας. Καθώς ο μεταβολισμός όμως μελετήθηκε καλύτερα *in vivo*, έγινε φανερό ότι αυτή η απλή εικόνα είναι εσφαλμένη. Σε πολλά μεταβολικά μονοπάτια τα ενδιάμεσα προϊόντα του μεταβολισμού μεταφέρονται, άμεσα ή μέσω καναλιών, στα επόμενα ένζυμα του μονοπατιού²⁻⁵. Αυτές οι δομές είναι συχνά συνδεδεμένες με μεμβράνες ή με τον κυτταροσκελετό.

Αν είναι βέβαιο ότι η ζωή είχε τις ρίζες της από την αρχή σε οργανωμένες μεταβολικές δομές, η επόμενη ερώτηση είναι πώς εμφανίστηκαν αυτές οι δομές.

Υπάρχει η άποψη ότι η ζωή σχηματίστηκε στα υδρόθερμα συστήματα, βαθιά στη θάλασσα, σε υποθαλάσσιες αναβλύσεις στον πυθμένα των ωκεανών, όπου το υπερθερμασμένο νερό πλούσιο σε ιόντα μεταβατικών στοιχείων και υδρόθειο αναμιγνύεται απότομα με κρύο νερό της θάλασσας. Αυτές οι υδρόθερμες αναβλύσεις είναι χώροι άφθονων βιολογικών δραστηριοτήτων, μεγάλο μέρος από τις οποίες δεν εξαρτάται από την ηλιακή ενέργεια.

Ο ωκεανογράφος Corliss μαζί με τον Ballard ήταν οι πρώτοι που ανακάλυψαν αυτές τις ρωγμές το 1977, ενώ εξερευνούσαν ένα ηφαιστειακό διάκενο στον πυθμένα του Ειρηνικού ωκεανού κοντά στα νησιά Galapagos (τα νησιά όπου ο Δαρβίνος έκανε τις παρατηρήσεις του σχετικά με την εξέλιξη και τη φυσική επιλογή). Πριν από αυτό, οι ωκεανογράφοι θεωρούσαν τον πυθμένα των ωκεανών κρύο, έρημο και χωρίς αξία. Ο Corliss έξω από το βαθυσκάφος του αποκάλυψε έναν διαφορετικό κόσμο. Να πώς περιγράφεται με κάπως ποιητικό τρόπο η ανακάλυψη του Corliss:

«Περιεργαζόμενος έξω από το πλεούμενό του, ο Corliss έγινε ο πρώτος μάρτυρας μιας χώρας θαυμάτων, οστρακοειδών μεγέθους παπουτσιού, σκουληκιών σχεδόν δύο μέτρων και χιονοθύελλας παράξενων μικροβίων που άκμαζαν στις αναβλύσεις, οι οποίες εκτόξευαν ένα διαβολεμένο συνονθύλευμα από τρεμοφεγγίζοντα υλικά. Εάν αυτά τα πλάσματα μπορούν και ζουν σε ένα λουτρό δριμύτατων χημικών ουσιών και θερμότητας προερχόμενων από το εσωτερικό του πλανήτη, συλλογίστηκε αργότερα, τότε πιθανόν αυτό να είναι το μέρος όπου άρχισε η ζωή».

Στην εικόνα 12.1 απεικονίζονται δύο από τα είδη ζωής που υπάρχουν κοντά σε τέτοιες περιοχές και που παρόμοια θα πρέπει να αντικρίσαν οι παραπάνω εξερευνητές. Στην εικόνα 12.1Α υπάρχουν κάποια πωγωνοφόρα (*Riftia pachyptila* –μοιάζουν με σωληνοειδή σκουλήκια), ενώ στην εικόνα 12.1B συνυπάρχουν πωγωνοφόρα με κάποια δίθυρα. Τα πωγωνοφόρα που απεικονίζονται ζουν στην επιφάνεια του πυθμένα του ωκεανού, σε βάθος μεγαλύτερο από 2 χιλιόμετρα, κοντά στις υδρόθερμες αναβλύσεις και μοιάζουν με γιγαντιαία κραγιόν.

Μπορούν να φτάσουν σε ύψος 3 μέτρων. Το άσπρο μέρος τους αποτελείται από χιτίνη που είναι ένα σκληρό υλικό. Οι οργανισμοί αυτοί δεν έχουν ούτε στόμα, ούτε μάτι ή στομάχι-έντερο. Η επιβίωσή τους εξαρτάται από μια συμβιωτική σχέση με τα δισεκατομμύρια των βακτηρίων που ζουν μέσα τους. Αυτά τα βακτήρια μετατρέπουν τις χημικές ουσίες που εκτοξεύουν οι υδρόθερμες αναβλύσεις σε τροφές για το πωγωνοφόρο. Η διαδικασία αυτή της μετατροπής των χημικών ουσιών σε τροφή ονομάζεται χημειοσύνθεση. Δεδομένου ότι ένα πωγωνοφόρο δεν έχει στόμα, αναρωτιέται κανείς πώς τα βακτήρια μπαίνουν σε αυτό. Έχει διαπιστωθεί ότι, κατά τη διάρκεια των αρχικών σταδίων του, το πωγωνοφόρο έχει στόμα και έντερο, έτσι μπορούν να μπουν τα βακτήρια. Αλλά καθώς αυτό μεγαλώνει, τα συγκεκριμένα χαρακτηριστικά γνωρίσματα εξαφανίζονται. Ενώ το πωγωνοφόρο εξαρτάται για τη λήψη ενέργειας από την τροφή των βακτηρίων τα οποία είναι ζωντανά μέσα στο σώμα του, ο οργανισμός αυτός μερικές φορές παρέχει την τροφή σε άλλους βαθύβιους κατοίκους. Έτσι τα ψάρια και τα καβούρια μπορούν για παράδειγμα να τρώνε από το κόκκινο λοφίο του πωγωνοφόρου.

Η εικόνα 12.2 δείχνει μια μεγαλύτερη ποικιλία διάφορων ασπόνδυλων οργανισμών από διάφορα περιβάλλοντα κοντά σε υδρόθερμες βαθύβιες αναβλύσεις του Ινδικού ωκεανού.



A

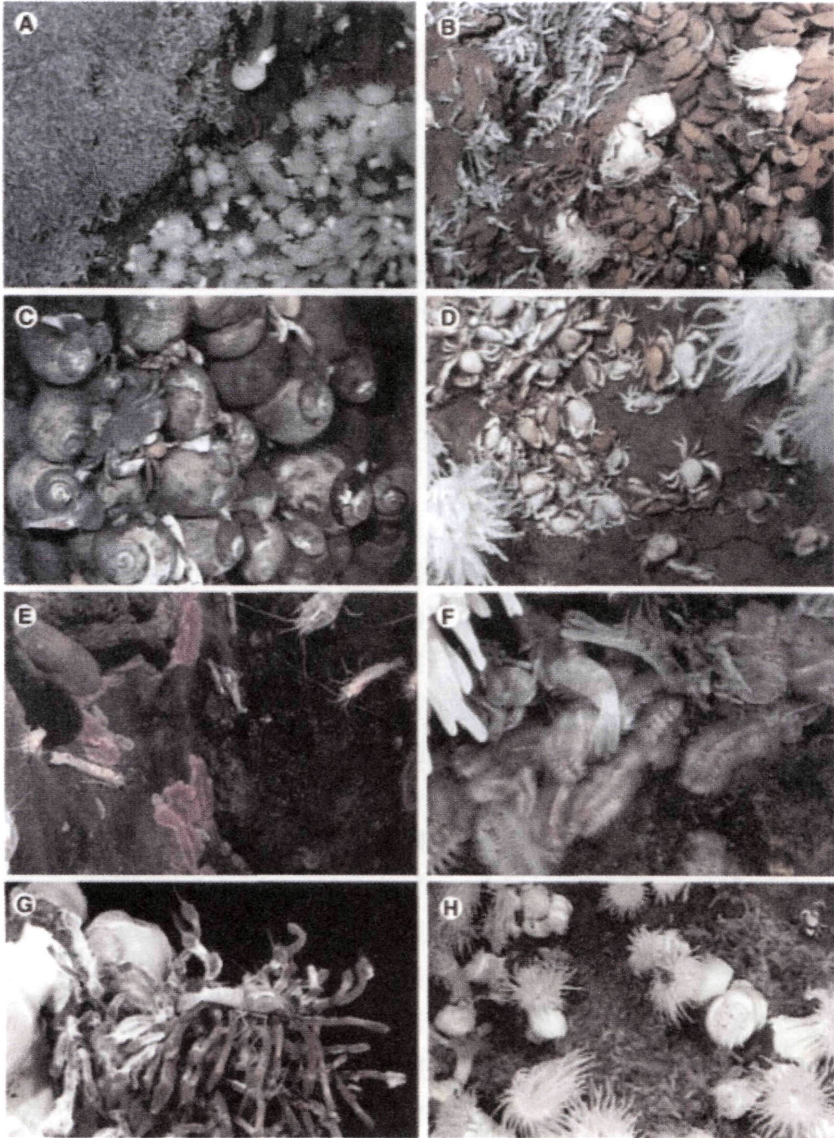


B

ΕΙΚΟΝΑ 12.1.

A. Πωγωνοφόρα (*Riftia pachyptila*) B. Πωγωνοφόρα και δίθυρα

(Ευγενική χορηγία C. L. Van Dover, The College of William and Mary)



ΕΙΚΟΝΑ 12.2.

Άσπόνδυλα κοντά σε υποθαλάσσιες υδρόθερμες αναβλύσεις. (Α) μικρές γαρίδες (*Rimicaris* aff. *exoculata* πάνω αριστερά) και ανεμώνες (*Marianactis* sp. κάτω δεξιά) (Β) δίδυρα (*Bathymodiolus* aff. *brevior*), μικρές γαρίδες και ανεμώνες (C) τριχωτά γαστερόποδα (*Alviniconcha* n. sp.) και καβούρια (*Austinograea* n.sp.) (D) καβούρια και ανεμώνες (Ε) στροβιλιστοί πλατυέλμινθοι και γαρίδες (*Chorocaris* n. sp. και *R.* aff. *exoculata*) [πολύχαιτοι (*Archinome* sp.) (G) θυσανόποδα (*Neolepas* n. sp.) και γαρίδες (H) ανεμώνες και εξωσκελετοί από γαρίδες [ανατυπωμένο κατόπιν αδείας από: Van Dover C. L. et al. (2001) «Biogeography and ecological setting of Indian ocean hydrothermal vents». *Science* 294:818-823. Copyright (2001) AAAS].

Η πρόταση του Corliss⁷ ότι η ζωή ξεπρόβαλε από τις υδρόθερμες βαθύβιες αναβλύσεις δεν ελέγχθηκε πειραματικά για πολλά χρόνια. Οι περισσότεροι ερευνητές οι οποίοι ασχολούνταν με την προέλευση της ζωής ήταν προσανατολισμένοι στο σενάριο της προβιοτικής σούπας, ότι δηλαδή η ζωή δημιουργήθηκε στην επιφάνεια της Γης, σε μικρές λίμνες ή σε παρόμοιες περιοχές. Μόνο τα τελευταία χρόνια οι επιστήμονες, μετά τις ενδιαφέρουσες απόψεις του Wächtershäuser, ερευνούν τις πιθανές βιοχημικές αντιδράσεις που είναι δυνατόν να γίνουν στις υδρόθερμες αναβλύσεις. Μια σειρά πρόσφατων πειραμάτων έδειξαν ότι οι δριμείς συνθήκες που επικρατούν σε αυτές μπορούν να ευνοήσουν μερικά από τα χημικά βήματα που θεωρούνται αναγκαία για τα πρώτα στάδια της ζωής. Τα αποτελέσματα αυτά έχουν στρέψει την προσοχή πολλών ερευνητών στα υδρόθερμα συστήματα, έχουν ενδυναμώσει την πεποίθηση για ύπαρξη ζωής πέρα από τον πλανήτη μας.

Το πλέον λεπτομερές σχεδιάγραμμα, σχεδόν βήμα προς βήμα, των αντιδράσεων από τις οποίες θα μπορούσε να ξεκινήσει η ζωή, επεξεργάστηκε ο Günter Wächtershäuser, Γερμανός οργανικός χημικός⁸. Δεκαεπτά χρόνια πριν, ο Wächtershäuser συνέλαβε μια διαδικασία σύμφωνα με την οποία βασικά ανόργανα χημικά συστατικά μέσω μιας αλυσίδας αντιδράσεων μετατρέπονται σε οργανικές ενώσεις, σε βιολογικά μόρια δομικά συστατικά της ζωής⁹. Το σενάριο αυτό ταιριάζει σε περιβάλλοντα όπως είναι τα υδρόθερμα συστήματα στον ωκεάνιο πυθμένα¹⁰. Υπέθεσε ότι η αντίδραση μεταξύ θειούχου σιδήρου (II), FeS, και υδροθείου H₂S (μια αντίδραση που δίνει σιδηροπυρίτη -FeS₂- και υδρογόνο) θα μπορούσε να παρέχει την ενέργεια που είναι αναγκαία για την αναγωγή του διοξειδίου του άνθρακα σε μόρια τα οποία θα μπορούσαν να στηρίζουν τη δημιουργία της ζωής. Κατά τη γνώμη του, η ζωή έχει την προέλευσή της στην επιφάνεια των σουλφιδίων του σιδήρου. Η υπόθεση ότι αυτοί οι σύνθετοι μεταβολικοί κύκλοι αυτο-οργανώνονται στην επιφάνεια διαφόρων ορυκτών και ότι τα σημαντικά προϊόντα τους δεν διαφεύγουν ποτέ από την επιφάνεια είναι ουσιαστικό μέρος αυτής της θεωρίας. Κατά τη γνώμη του Wächtershäuser η προβιοτική σούπα δεν συνέβαλε ποτέ στην προέλευση της ζωής. Χαρακτηριστικά δηλώνει: «*σύμφωνα με τη θεωρία μου, μπορείτε να φανταστείτε να σχηματίζεται ζωή συνεχώς, ακόμη και σήμερα*».

Σημαντικό είναι ότι οι αντιδράσεις γίνονται στις επιφάνειες ορυκτών, δηλαδή σε δύο διαστάσεις. Η πιθανότητα να γίνουν σε τρεις διαστάσεις σύμφωνα με τον Wächtershäuser είναι πολύ μικρές. Η διάχυση δεν θα επέτρεπε να συνεχίζεται μια μεταβολική οδός. «Είναι σαφές για μένα ότι αυτό ήταν αδύνατο» λέει. «Υπάρχουν τόσες πολλές δυνατότητες ότι μπορεί να χαθεί στην απεραντοσύνη του χάους. Αλλά μόλις μειώσουμε τις διαστάσεις γίνεται πολύ εύκολο»¹¹. «Στη θεωρία μου, όλα παρήχθησαν στην επιφάνεια. Δεν παίρνει πολύ χρόνο, συμβαίνει γρήγορα».

Ο Wächtershäuser δημοσίευσε τη θεωρία του το 1988 και οι ιδέες του βαθμιαία κέρδισαν σοβαρή αποδοχή, ιδιαίτερα μετά τα εργαστηριακά πειράματα του 1997 που υποστήριξαν μέρος της θεωρητικής του εργασίας.

Ο Stetter και οι συνεργάτες του έχουν επιβεβαιώσει την πρόσφατη υπόθεση ότι το υδρόθειο παρουσία θειούχου σιδήρου (II), δρα ως αναγωγικός παράγοντας¹². Οι ερευνητές αυτοί ανήγαγαν για παράδειγμα ακετυλένιο σε αιθάνιο, και μερκαπτοοξικό οξύ σε οξικό οξύ, αλλά δεν ανέφεραν καθόλου για την αναγωγή του CO₂. Σε πρόσφατα όμως πειράματα, ο Wächtershäuser και οι συνεργάτες του, έδειξαν ότι FeS καθηλωμένο με NiS ανάγει μονοξείδιο του άνθρακα και μετατρέπει CO και CH₃SH σε ενεργό θειοεστέρα CH₃-CO-SCH₃ ο οποίος υδρολύεται σε οξικό οξύ¹³. Εφόσον το μονοξείδιο του άνθρακα μπορεί να βρισκόταν σε μεγάλες ποσότητες στα αέρια που διέφευγαν από τις σχισμές, τα ευρήματα του Wächtershäuser θα μπορούσαν να αποδειχτούν σπουδαία. Εάν επιπλέον αποδειχτεί ότι σουλφίδια των μετάλλων μπορούν να καταλύουν τη σύνθεση ποικίλων οργανικών μορίων από μονοξείδιο του άνθρακα η θεωρία αυτή θα γίνει πολύ περισσότερο ελκυστική.

Ο Wächtershäuser με τη συνεργάτιδά του Huber παρασκεύασαν πεπτιδία (διπεπτιδία και τριπεπτιδία) από αμινοξέα με βάση μια προσομοίωση των αρχικών γεωχημικών (ηφαιστειογενών ή υδροθερμικών) συνθηκών¹⁴. Συγκεκριμένα χρησιμοποίησαν L-φαινυλαλανίνη, L-τυροσίνη, L,D-τυροσίνη με CO σε επιφάνειες (Ni, Fe)S παρουσία H₂S (ή CH₃SH) σε 100°C και pH 7-10 σε αναερόβιες, υδατικές συνθήκες. Ενδιαφέρον είναι ότι χρησιμοποιώντας L-φαινυλαλανίνη και L-τυροσίνη παρασκεύασαν δύο επιμερή διπεπτιδία ως αποτέλεσμα

ρακεμοποίησης. Σύμφωνα και με τη θεωρία αυτή, κατά τη χημειοαυτοτροφική καταγωγή της ζωής δεν ήταν απαραίτητη η ομοχειρομορφία κατά τα πρώτα στάδια. Τα αποτελέσματα αυτά υποστηρίζουν τη θερμοφιλή καταγωγή της ζωής σε επιφάνειες σουλφιδίων μετάλλων μετάπτωσης και την πρόωμη εμφάνιση των πεπτιδίων στην εξέλιξη του πρωταρχικού μεταβολισμού¹⁴.

Σύμφωνα λοιπόν με τη θεωρία του Wächtershäuser ο μεταβολισμός ήρθε πριν από όλα τα άλλα. Άπαξ και δημιουργήθηκε ένας πρωταρχικός μεταβολισμός, αυτός άρχισε να λειτουργεί μόνος του και μόνο αργότερα ενεργοποιήθηκαν οι άλλες σημερινές βασικές λειτουργίες του, όπως ο γενετικός κώδικας.

Ο Wächtershäuser επικεντρώθηκε στην καρδιά του σύγχρονου μεταβολισμού, τον κύκλο του κιτρικού οξέος. Όλα τα κύτταρα χρησιμοποιούν αυτή τη σειρά των αντιδράσεων για να εξάγουν ενέργεια από την τροφή. Ο κύκλος έχει αλλαγές σε αρκετές χημικές ενώσεις, αλλά πάντοτε αρχίζει με οξικό οξύ. Μέσα στο κύτταρο, δύο άτομα άνθρακα απομακρύνονται βαθμιαία από ένα μόριο οξικού οξέος ως διοξείδιο του άνθρακα σε μια αντίδραση που δίνει ενέργεια.

Επειδή ο κύκλος του κιτρικού οξέος υπάρχει σε όλους τους σύγχρονους οργανισμούς, ο Wächtershäuser υπέθεσε ότι οι αντιδράσεις που αποτελούν τον κύκλο είναι κοντά στη χημεία της δημιουργίας της ζωής, με μια σημαντική όμως παραλλαγή. Σε έναν κόσμο με έλλειψη οξυγόνου, στον κόσμο των υδρόθερμων αναβλύσεων, τα θερμοφιλά βακτήρια θέτουν σε λειτουργία τον κύκλο του κιτρικού οξέος αντίστροφα. Αντί να αποδίδουν CO_2 και να φτιάχνουν ενέργεια, ενσωματώνουν τα άτομα του άνθρακα ώστε να φτιάχνουν πιο σύνθετα οργανικά μόρια. Σύμφωνα λοιπόν με τον Wächtershäuser τα μόρια που αποτελούν τη ζωή δημιουργήθηκαν με αυτό τον τρόπο. Διατύπωσε τη θεωρία ότι γύρω από τις υδρόθερμες σχισμές μεταλλικά ιόντα που βρίσκονται σε αφθονία καταλύουν αντιδράσεις ώστε να παραχθεί οξικό οξύ. Σε επόμενο βήμα τα ιόντα καταλύουν την προσθήκη ενός μορίου άνθρακα στο οξικό οξύ με την παρασκευή μιας χημικής ένωσης με τρία άτομα άνθρακα, του πυροσταφυλικού οξέος, το οποίο είναι μια άλλη χημική ένωση-κλειδί στον κύκλο του κιτρικού οξέος και επίσης αντιδρά με αμμωνία προς σχηματισμό αμινοξέων, τα οποία με τη σειρά τους πολυμερίζονται προς σχηματισμό των πρωτεϊνών.

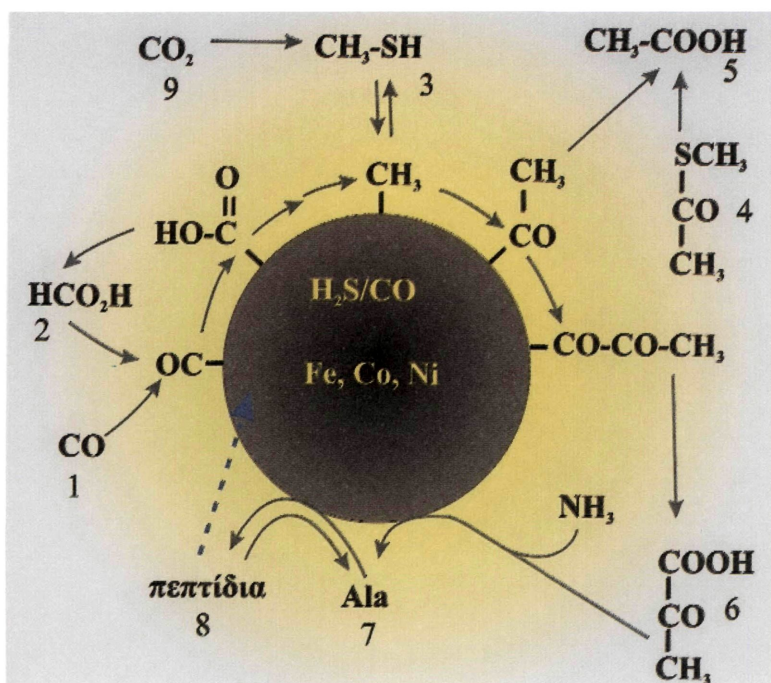
Αφού ο Wächtershäuser έκανε το λεπτομερές σχεδιάγραμμα άρχισε να δραστηριοποιείται για να αποδείξει κάθε βήμα. Παρήγαγε με τη συνεργάτιδά του Claudia Huber μεγάλες ποσότητες οξεικού οξέος στους 100°C. Αυτή είναι μια θερμοκρασία τυπική στις παρυφές των υδρόθερμων συστημάτων στις βαθύβιες αναβλύσεις, όπου το νερό της θάλασσας το οποίο αναβλύζει από τη ρωγμή του ωκεάνιου πυθμένα αναμιγνύεται με το γειτονικό παγωμένο νερό του ωκεανού.

Οι κριτικές αναφέρουν ότι ο Wächtershäuser πειραματίζεται μόνο σε μια περιορισμένη ζώνη του περιβάλλοντος των αναβλύσεων. Κοντά στον πυρήνα των υδρόθερμων συστημάτων οι θερμοκρασίες είναι κοντά στους 350°C. Επίσης, υποστηρίχθηκε ότι κάποιες ενώσεις κρίσιμες για τη ζωή δεν θα μπορούσαν να επιζήσουν σε τέτοια μέρη για περισσότερο από λίγα λεπτά ή μερικές μέρες¹⁵.

Την απάντηση σε αυτό έδωσαν τα πειράματα του Brandes μέσα σε κάψουλες με μεγάλες ενέργειες και θερμοκρασίες. Τα πειράματα σε τέτοιες πιέσεις και θερμοκρασίες δεν είναι εύκολα. Να πώς περιγράφονται: «Στο εργαστήριο του, ο Brandes, γεμίζει με νερό και κονιοροποιημένο βράχο μια 24 καρατίων χρυσή κάψουλα, όχι μεγαλύτερη από μια συνηθισμένη βιταμίνη. Εισάγει με ένεση αέρια σαν αυτά που εκτοξεύει ένα ηφαίστειο και κατόπιν σφραγίζει το σκεύος. Τελικά, τοποθετεί το αστραφτερό περίαπτον μέσα στη «βόμβα», μια συσκευή απομονωμένη από τον υπόλοιπο κόσμο με ατσάλινα τοιχώματα παρμένα από ένα παλιό θωρηκτό. Μέσα σε αυτό, το μίγμα πολιορκείται από μεγάλες θερμοκρασίες και πιέσεις που συνθλίβουν κόκαλα, δυνάμεις σαν εκείνες που υπάρχουν σε υποθαλάσσιες αναβλύσεις. Ο Brandes και οι συνεργάτες του κατόπιν κοιτάζουν μέσα στη τυραννισμένη κάψουλα για αποδείξεις για τα χημικά βήματα που πυροδότησαν τις αρχές της ζωής.

Χρησιμοποιώντας, όχι τίποτα περισσότερο από το κοκτέιλ των χημικών εκκρίματων των υπόγειων υδρόθερμων σχισμών, οι ερευνητές προσπαθούν να εντοπίσουν τις αντιδράσεις που συμβαίνουν εκεί».

Η υπόθεση της προέλευσης της ζωής από τον Wächtershäuser οδήγησε τα πειράματα στο συγκεκριμένο επιστημονικό πεδίο, σε ένα είδος αναγέννησης⁹. Παρακάτω δίνεται ένα σχεδιάγραμμα αντιδράσεων ενός κόσμου σιδήρου-θείου¹⁶ (εικόνα 12.3).



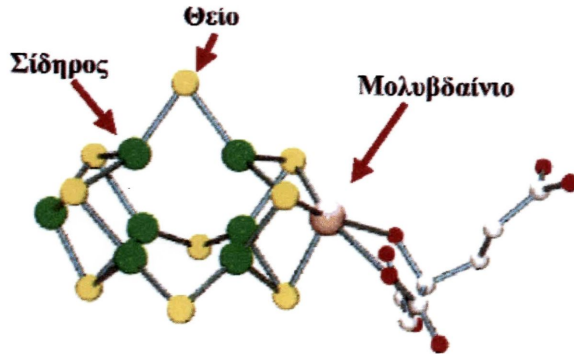
ΕΙΚΟΝΑ 12.3.

Αντιδράσεις στον κόσμο σιδήρου-θείου. Το διάστικτο βέλος αντιπροσωπεύει ανατροφοδότηση ligand [ανατυπωμένο κατόπιν αδείας από Wächtershäuser G. (2000) «Origin of life: Life as we don't know it». Science 289:1307-1308. Copyright (2000) AAAS].

Στο σχεδιάγραμμα αναπαριστώνται οι αντιδράσεις μετατροπής του CO (1) σε πεπτίδια (8) τα οποία έχει αποδειχτεί ότι μπορούν να γίνουν: σχηματισμός του μεθυλο-θειο-οξικού¹³ (4), πυροσταφυλικού¹⁷ (6), αλανίνης (7) με αναγωγική αμίνωση του πυροσταφυλικού^{18,19} και των πεπτιδίων (8) με ενεργοποίηση των αμινοξέων¹⁴ με CO/H₂O. Το ζήτημα είναι να υπερνικηθούν οι ασυμφωνίες των συνθηκών των διαφόρων αντιδράσεων και να τεκμηριωθούν οι σωστές συνθήκες για την αυτοκατάλυση (αναπαραγωγή) και εξέλιξη¹⁶. Το σύστημα αυτό θα πρέπει να είναι μια αρχική έκδοση του κύκλου του κιτρικού οξέος, στον οποίο τα (μεθυλο) θειοοξικά και πυροσταφυλικά που παίρνουν μέρος και/ή το ligand (πεπτίδιο) ανατροφοδοτούν το καταλυτικό μεταλλικό κέντρο.

Είναι ενδιαφέρον ότι άτομα σιδήρου και θείου είναι κέντρα πολλών ενζύμων που μεταφέρουν ηλεκτρόνια για τις ενεργειακές ανάγκες του

κυττάρου. Αυτό είναι ένα ακόμα στοιχείο που συνηγορεί στη χημειο-αυτότροφη προέλευση της ζωής και μάλιστα από τα υδρόθερμα συστήματα που βρίσκονται στον ωκεάνιο πυθμένα, καθώς σε τέτοια μέρη αφθονούν στοιχεία όπως Fe, S, Mo τα οποία με τη σειρά τους υποδηλώνουν ένα τέτοιο μέρος όπου εμφανίστηκε η ζωή (εικόνες 12.4 και 12.5).



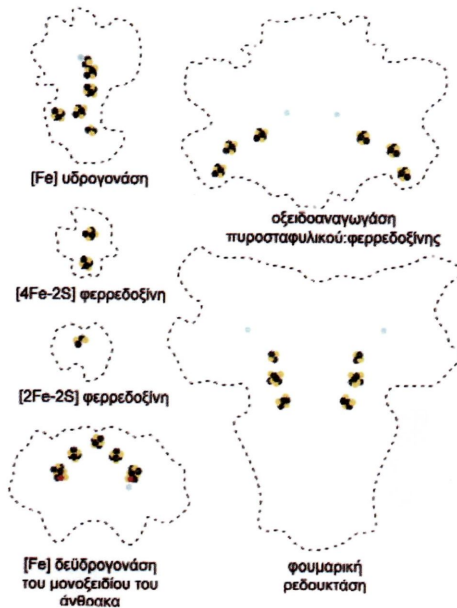
ΕΙΚΟΝΑ 12.4.

Ενεργό κέντρο του ενζύμου νιτρογενάση²⁰. Χρησιμεύει για την καθήλωση του αζώτου. Ανάγει το N_2 σε NH_3 .

Ο Wächtershäuser θεωρεί σημαντική στη διαδικασία της προέλευσης της ζωής την αυτοκατάλυση. Όσο για το αν μια από τις αυτοκαταλυόμενες διαδικασίες άρχισε να παράγει λιπίδια τότε αυτά θα μπορούσαν να διαμορφώσουν μια λιπιδιακή μεμβράνη γύρω από το σύστημα ώστε να δημιουργήθηκε έτσι το πρώτο κύτταρο. Το κύτταρο θα άφησε την επιφάνεια στην οποία παράχθηκε και αργότερα θα ανέπτυξε το επιμελημένο σύστημα αποθήκευσης πληροφοριών που ενσωματώθηκε στα σημερινά μόρια DNA.

Ο Wächtershäuser είναι μια ιδιαίζουσα περίπτωση επιστήμονα που ασχολείται με τον τομέα της προέλευσης της ζωής. Φίλος του μεγάλου φιλόσοφου του 20ού αιώνα Karl Popper, έχει επηρεαστεί από τη φιλοσοφία του. Αυτό φαίνεται και από τις επιστημονικές του δημοσιεύσεις²⁷. Εργαζόταν για χρόνια σε μια εταιρία κατοχύρωσης ευρεσιτεχνιών, παρόμοια θέση με του Einstein. Δεν είναι συνηθισμένο να ασχολείται κάποιος μη πανεπιστημιακός με τον επιστημονικό τομέα της προέλευσης της ζωής. Γενικά υπάρχει μια έντονη διαμάχη ανάμε-

σα στον ίδιο και σε άλλους ερευνητές, πράγμα που ίσως πηγάζει από τη φιλοσοφία του, την επηρεασμένη από τον Popper και τον Kuhn. Πώς του έρχονται οι ιδέες; «Αναπάντεχα, κάνοντας άλλες δουλειές. Δεν υπάρχει τίποτε πιο εχθρικό για τις ιδέες από το να μένεις αδρανής σε μια παραλία. Θα πρέπει να είσαι πολύ, πολύ πολυάσχολος». Βεβαίως, ήδη από αρχές της δεκαετίας του 1980, τον απασχολούσε το πρόβλημα της εμφάνισης της ζωής.

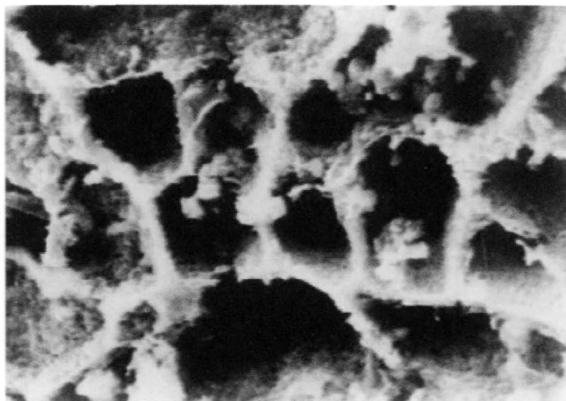


ΕΙΚΟΝΑ 12.5.

Η θέση των κέντρων Fe, S σε μερικές πρωτεΐνες που καταλύουν οξειδοαναγωγικές αντιδράσεις. [ε]-υδρογονάση²¹, οξειδοαναγωγή πυροσταφυλικού: φερρεδοξίνης²², [4Fe-4S] φερρεδοξίνη²³, [2Fe-2S] φερρεδοξίνη²⁴, δευδρογονάση του μονοξειδίου του άνθρακα²⁵ και φουμαρική ρεδοκτάση, μια μεμβρανική πρωτεΐνη²⁶. Τα μπλε σημεία δείχνουν τις ενεργές περιοχές. [Ευγενική χορηγία Martin W. and Russell M. J. (2003) *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 358:59-85].

Την άποψη της προέλευσης της ζωής από θερμόφιλους οργανισμούς έρχεται να υποστηρίξει και ένα μικροαπολίθωμα θερμόφιλων οργανισμών, 3.235 εκατομμυρίων χρόνων, το οποίο βρέθηκε πρόσφατα, το 2000, σε ηφαιστειογενή θειούχο κρατήρα στην Αυστραλία. Από τον τόπο στον οποίο βρέθηκε φαίνεται ότι ήταν θερμόφιλος χημειοτροφικός οργανισμός ο οποίος κατοικούσε σε υποθαλάσσιο υδρόθερμο περιβάλλον²⁸.

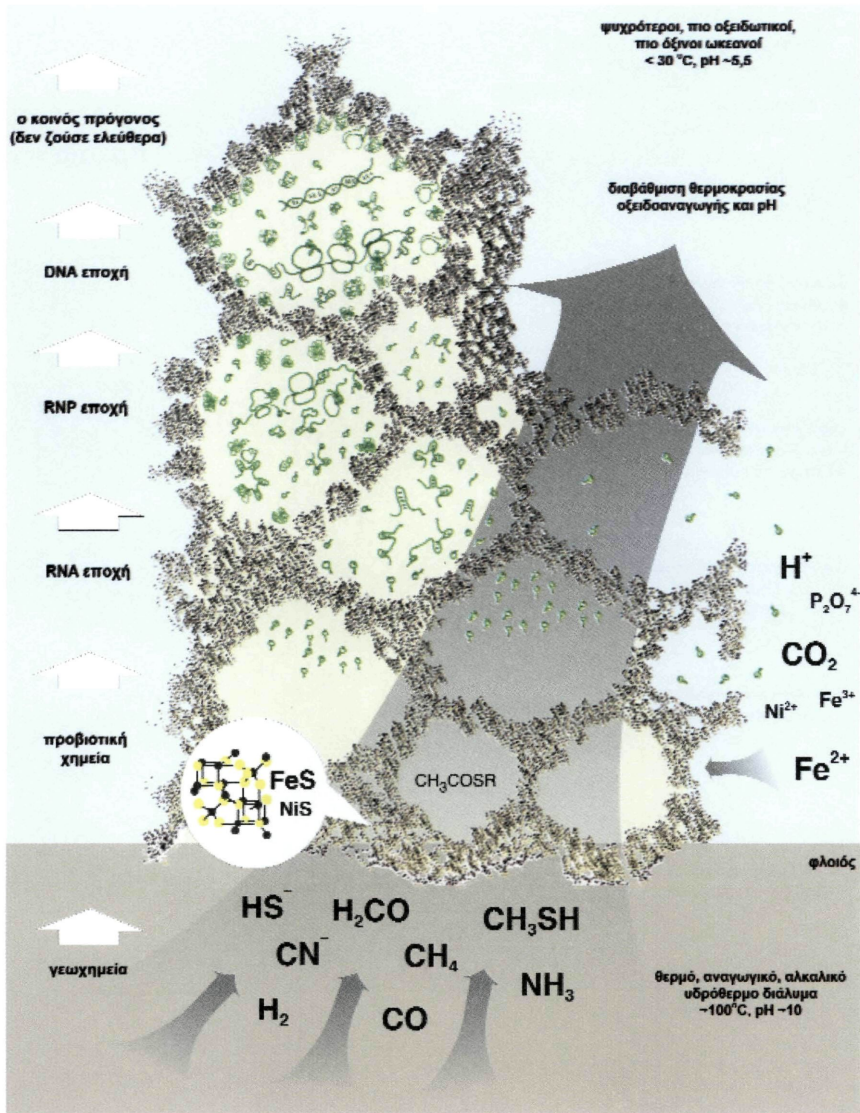
Μια άλλη άποψη παρόμοια με του Wächtershäuser είναι αυτή των Martin και Russel²⁹. Οι δύο απόψεις έχουν πολλά κοινά σημεία. Η άποψη των Martin και Russel για την προέλευση των κυττάρων είναι πιο ολοκληρωμένη, πράγμα που έχει να κάνει και με τον χρόνο δημοσίευσής της (2003). Είναι η πρόταση που παρουσιάζεται συνοπτικά μέσα από τα σχήματα των επόμενων σελίδων. Η υπόθεση αυτή συνδυάζει τη χημειοαυτοτροφική προέλευση της ζωής, όπου οι αρχικές αντιδράσεις έγιναν σε κοιλότητες σιδηροπυρίτη, με το στάδιο όπου κυριαρχούσε το RNA. Στη θεωρία των Martin και Russel, σημαντικό ρόλο παίζουν οι κοιλότητες των ορυκτών, κοιλότητες που προσομοιάζουν την κυτταρική διαμερισματοποίηση (εικόνα 12.6). Στις εικόνες 12.7, 12.8 και 12.9 φαίνεται μια συνοπτική αναπαράσταση της όλης πορείας της εμφάνισης της ζωής μέχρι την εμφάνιση των Ευκάρυων σύμφωνα με την τελευταία υπόθεση.



ΕΙΚΟΝΑ 12.6.

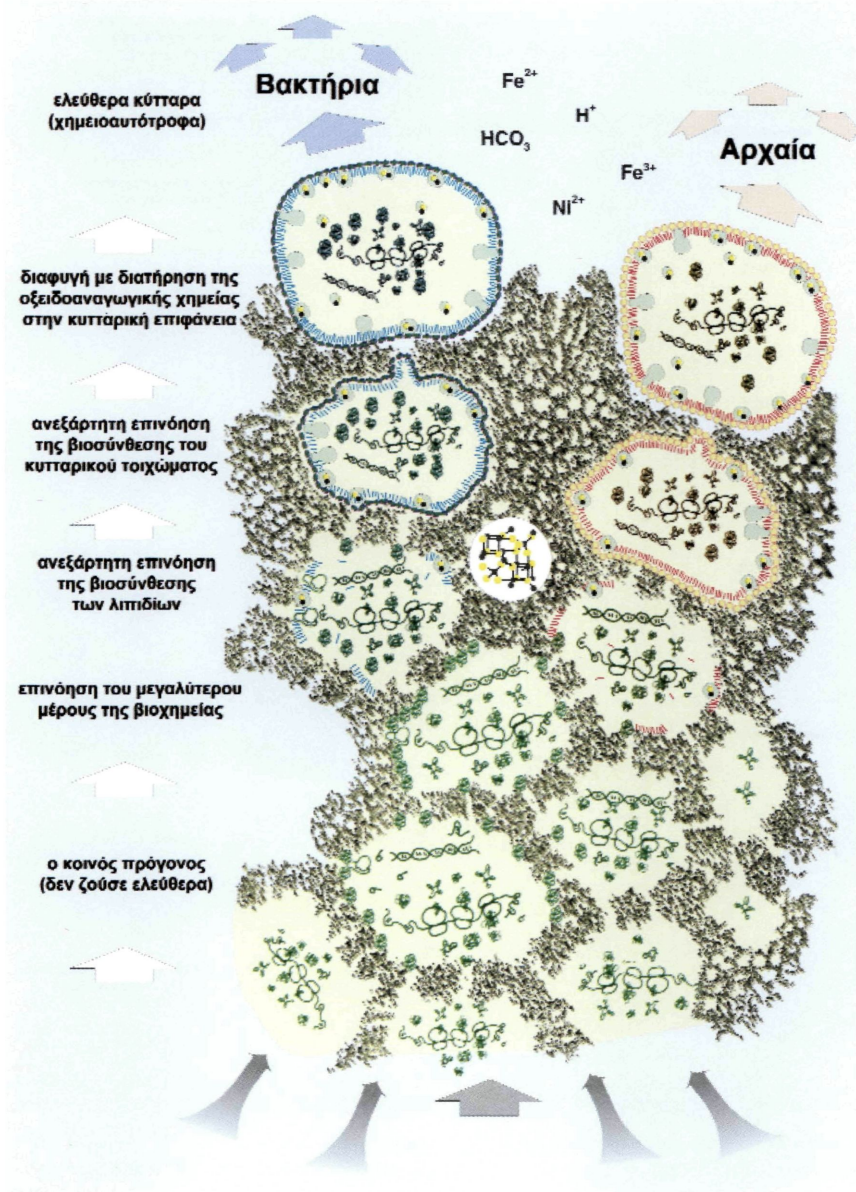
Ηλεκτρονική φωτογραφία κοιλοτήτων ανάλογων με αυτών που θα μπορούσαν να στεγάζουν και να δημιουργήσουν πρωκυτταρικές μορφές ζωής. [Ευγενική χορηγία Martin W. and Russel M. J. (2003) Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 358:59-85].

Σύμφωνα με την τελευταία υπόθεση ο τελευταίος κοινός πρόγονος δεν ζούσε ελεύθερος. Για τον τελευταίο κοινό πρόγονο αναφερόμαστε στο κεφάλαιο 17 και για την υπόθεση υδρογόνου (την προέλευση των Ευκάρυων) στο κεφάλαιο 20.



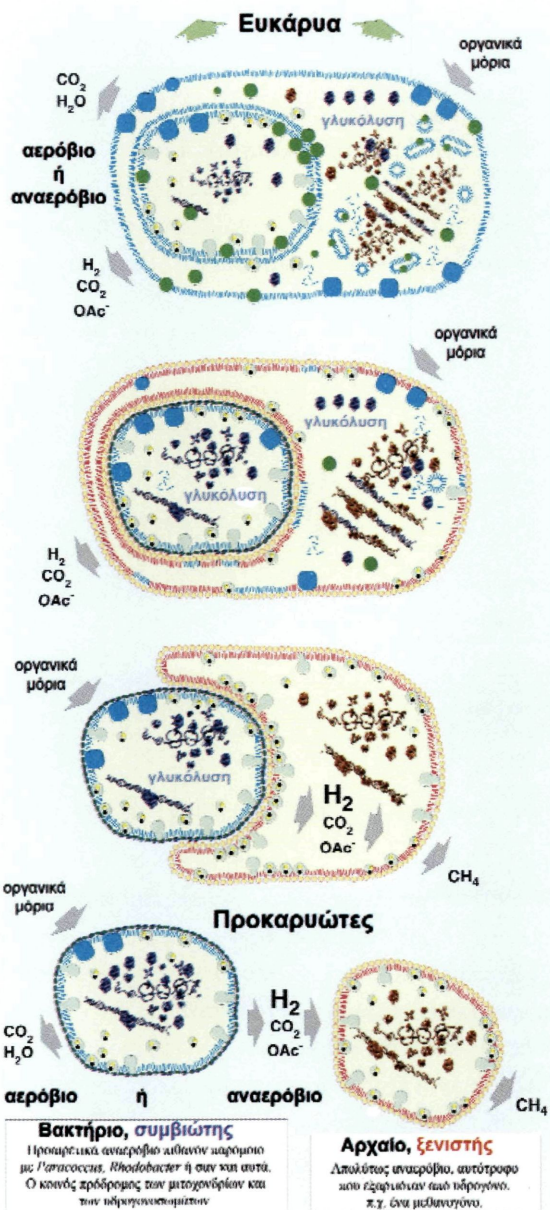
ΕΙΚΟΝΑ 12.7.

Μοντέλο προέλευσης της ζωής σε μια βαθμίδωση οξειδοαναγωγής, pH και θερμοκρασίας σε ένα υδρόθερμο υποθαλάσσιο σύστημα. Χρησιμοποιούνται οι όροι RNA, RNP και DNA εποχή (αντί για κόσμος) για να υπογραμμιστεί ότι δεν μπορούσε να υπάρξει εξέλιξη των νουκλεϊνικών οξέων χωρίς τη στήριξη της γεωχημείας, αργότερα της βιογεωχημείας και τελικά της βιοχημείας με την παροχή μιας σταθερής ροής επαρκών συγκεντρώσεων πρόδρομων πολυμερών (π.χ. νουκλεοτιδίων) και έτσι να υποστηρίζεται οποιαδήποτε είδους αντιγραφής²⁹ [Ευγενική χορηγία των Martin W. and Russell M. J. (2003) *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 358:59-85].



ΕΙΚΟΝΑ 12.8.

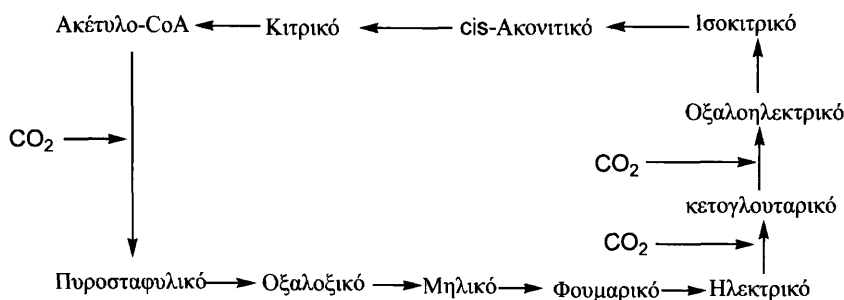
Συνέχεια της εικόνας 13.5. Εδώ υπάρχει το μοντέλο της προέλευσης των μεμβρανών των προκαρυωτικών κυττάρων από διαμερίσματα FeS . Σημειώνεται ότι σύμφωνα με το μοντέλο αυτό ο τελευταίος κοινός πρόγονος δεν ήταν «ελεύθερο» κύτταρο [ευγενική χορηγία των Martin W. and Russell M. J. (2003) *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 358:59-85].



ΕΙΚΟΝΑ 12.9.

Περίληψη του μοντέλου της προέλευσης των Ευκάρυων. Αναπαριστάται η «υπόθεση υδρογόνου», στην οποία αναφερόμαστε εκτενέστερα στο κεφάλαιο 20. Σύμφωνα με την υπόθεση αυτή, η προέλευση του ενδοπλασματικού δικτύου προηγήθηκε της προέλευσης του πυρήνα. [ευγενική χορηγία Martin W. and Russell M. J. (2003) *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 358:59-85].

Απόψεις που υποστηρίζουν τον μεταβολισμό σαν το κέντρο της ζωής έχουν παράλληλα εκφραστεί και από άλλους, όπως για παράδειγμα ο Morowitz, ο οποίος σκιαγράφησε και αυτός τον κύκλο του κιτρικού οξέος ως πρωταρχική δύναμη. Σε αντίθεση όμως με τον Wächtershäuser, καθώς και τους Martin και Russel, οι σκέψεις του είναι ακόμα διαποτισμένες με την πρωταρχική σούπα. Παρακάτω (εικόνα 12.10) αναπαριστάται ο αναγωγικός κύκλος του κιτρικού οξέος όπως τον προτείνουν ο Morowitz και οι συνεργάτες του³⁰.

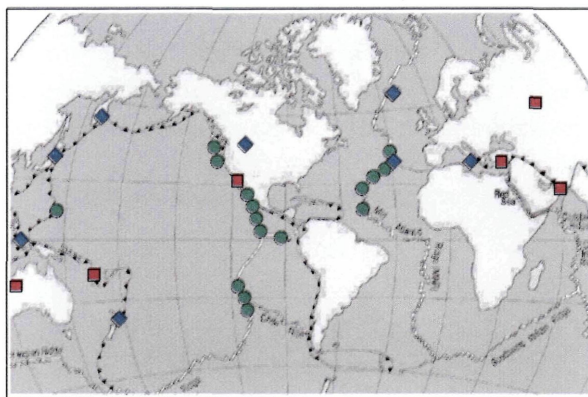


ΕΙΚΟΝΑ 12.10.

Ο αναγωγικός κύκλος του κιτρικού οξέος βρέθηκε στα Βακτήρια και στα Αρχαία, στα αερόβια και τα αναερόβια, στα μεσόφιλα και στα θερμοφιλα³⁰.

Τα υδρόθερμα συστήματα και το περιβάλλον τους ως τόπος δημιουργίας ζωής

Από τη στιγμή που έγινε γνωστό ότι κοντά στις βαθύβιες αναβλύσεις οι οποίες βρίσκονται στις περιοχές ανάμεσα στις λιθوسفαιρικές πλάκες, βρέθηκε ζωή, διαφορετική μάλιστα από αυτή που γνωρίζουμε, πλήθος επιστημόνων άρχισε να ασχολείται με τα υδρόθερμα συστήματα και κυρίως με αυτά που βρίσκονται στον πυθμένα των ωκεανών. Πλήθος δημοσιεύσεων και ανακοινώσεων, τα τελευταία χρόνια, περιγράφουν τις συνθήκες που επικρατούν στα συστήματα αυτά, δηλαδή τη χημεία τους και την ιστορική τους εξέλιξη. Στα υδρόθερμα συστήματα, βεβαίως, περιλαμβάνονται τόσο αυτά που βρίσκονται στην ξηρά, όσο και αυτά που βρίσκονται στη θάλασσα (εικόνα 12.11).



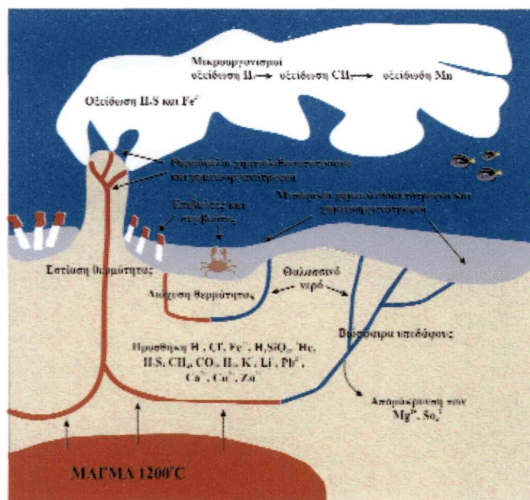
ΕΙΚΟΝΑ 12.11.

Παγκόσμιος χάρτης που παρουσιάζει μερικές υδρόθερμες περιοχές βαθιά στη θάλασσα, (κύκλοι), υδροθερμικές περιοχές στη στεριά (ρόμβοι) και αρχαία ηφαιστειακά ογκώδη κοιτάσματα σουλφιδίων (τετράγωνα)³¹. [ανατυπωμένη από *Trends in Microbiology Reysenbach A.-L. and Cady S. L. «Microbiology of ancient and modern hydrothermal systems», pp. 79-86. Copyright (2001), με άδεια της Elsevier*].

Οι υδρόθερμες διαδικασίες έπαιξαν σπουδαίο ρόλο στην εξέλιξη του πλανήτη μας. Αυτές οι διαδικασίες συνδέουν τη λιθόσφαιρα, την υδρόσφαιρα και τη βιόσφαιρα σε ένα συνεχώς εξελισσόμενο δυναμικό σύστημα^{32,33}. Οι υδρόθερμες διαδικασίες στην ξηρά είναι ενεργές από τη στιγμή που το νερό συμπυκνώθηκε και σχημάτισε την υδρόσφαιρα, το πιθανότερο γύρω στα 4,4 δισεκατομμύρια πριν. Αν και τα χερσαία συστήματα είναι εξαιρετικά ενδιαφέροντα για το πεδίο της δημιουργίας της ζωής, προμήθευσαν την επιφάνεια με πλήθος ενώσεων καθώς και με ενέργεια από το εσωτερικό της Γης. Τα υποθαλάσσια ωστόσο είναι ίσως πιθανότερα μέρη για τη δημιουργία της ζωής.

Τα μέρη όπου ανακαλύφθηκαν οι βαθύβιες αναβλύσεις είναι πολύ δυσπρόσιτα και γι' αυτό άργησαν να ανακαλυφθούν από τον άνθρωπο. Είναι χαρακτηριστικό ότι, αν και υπάρχουν στον πλανήτη μας, οι υδρόθερμες βαθύβιες αναβλύσεις ανακαλύφθηκαν οχτώ χρόνια μετά από την «κατάκτηση» της Σελήνης. Τα υδρόθερμα αυτά υποθαλάσσια συστήματα είναι περιοχές όπου διά μέσου του φλοιού της Γης διαφεύγει θερμότητα από το εσωτερικό της. Οι υδρόθερμες ρωγμές υπάρχουν σε μέρη όπου ενώνονται δύο τεκτονικές πλάκες και όπου οι θερμοκρασίες του μάγματος μπορεί να φτάνουν τους 1.300° C. Κοντά στο κέντρο αυτών των σχισμών το χύο θαλασσίνο νερό διαρρέεται

μέσα στον φλοιό διαμέσου ενός δικτύου ρωγμών και διοχετεύεται προς τη σχισμή (εικόνα 12.12). Ενώ το νερό βυθίζεται πιο πολύ στον φλοιό, θερμαίνεται καθώς περνά από τις δεξαμενές μάγματος. Από τη στιγμή που το νερό βρίσκει τον δρόμο του, στο κέντρο των ρωγμών,



ΕΙΚΟΝΑ 12.12.

Διαγραμματική απεικόνιση μιας διατομής ενός βαθύβιου υδροθερμικού συστήματος που απεικονίζει τις πιθανές θέσεις για τις διαφορετικές μικροβιακές κοινότητες. Καθώς το κρύο οξυγονωμένο νερό της θάλασσας (μπλε) ταξιδεύει μέσω των σχισμών στον γήινο φλοιό, το νερό της θάλασσας θερμαίνεται και αντιδρά με τα περιβάλλοντα ορυκτά. Το χημικά αλλαγμένο νερό της θάλασσας ή το υδροθερμικό ρευστό υψηλής θερμοκρασίας (κόκκινο), αναγκάζεται να πάει προς τα πίσω στον θαλάσσιο πυθμένα. Δεδομένου ότι το υδροθερμικό ρευστό αναμιγνύεται στον θαλάσσιο πυθμένα, τα ορυκτά κατακρημνίζονται στο διάλυμα για να σχηματίσουν πορώδεις δομές σουλφιδίων, οι οποίες είναι ιδανικές θέσεις για τους θεμόφιλους μικροοργανισμούς. Το ανερχόμενο υδροθερμικό λοφίο είναι πλούσιο σε πηγές ενέργειας για τους μικροοργανισμούς. Επιπλέον, τα ζώα και οι περιβάλλοντες βράχοι παρέχουν περιοχές σύνδεσης για μια ποικιλία μεσόφιλων μικροοργανισμών³¹ [από Trends in Microbiology Reysenbach A.-L. and Cady S. L. «Microbiology of ancient and modern hydrothermal systems», pp. 79-86 Copyright (2001), με άδεια της Elsevier. Η εικόνα επανασχεδιάστηκε].

εξαναγκάζεται να κινηθεί προς τα πάνω μέσω της επιφάνειας του φλοιού λόγω της θερμότητας. Καθώς το νερό ανεβαίνει, συλλέγει ορυκτά από τα περιβάλλοντα ιζήματα. Τα ορυκτά αυτά θρυμματίζονται από τη θερμότητα, ελευθερώνονται στην επιφάνεια. Πρώτα από όλα, ενώσεις του θείου ανακινούνται μέσω αναβλύσεων, καθώς και άλλα στοιχεία, όπως υδρογόνο, άζωτο και σίδηρος τα οποία ελευθερώνο-

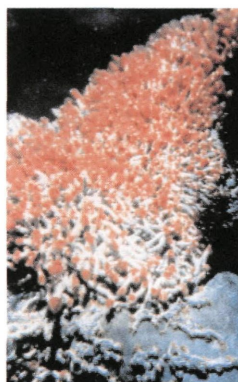
νται σε σκούρα σύννεφα που ονομάζονται «μαύρες καπνοδόχοι» (εικόνα 12.13A). Το θερμασμένο νερό κινείται γρήγορα και με δύναμη προς τα πάνω και αναμιγνύεται με το κρύο νερό στην επιφάνεια του φλοιού. Αυτή η διαδικασία είναι σημαντική επειδή η θερμική ενέργεια και οι ψηλές θερμοκρασίες χρειάζονται για να σχηματιστούν οργανικές ενώσεις, αλλά αυτές οι νεοσυντιθέμενες ενώσεις σταθεροποιούνται μόνο αφού φτάσουν σε χαμηλότερες θερμοκρασίες.



A

ΕΙΚΟΝΑ 12.13.

A. Μαύρη καπνοδόχος B. Πυγωναφόρα στη βάση μιας μαύρης καπνοδόχου ενός υδρόθερμου συστήματος³⁴.



B

Τα υδρόθερμα συστήματα κυριάρχησαν σε όλη τη γεωλογική ιστορία της Γης και τα αρχαϊκά υδρόθερμα ιζήματα θα μπορούσαν να παρέχουν τις ενδείξεις για την κατανόηση της πρώιμης βιόσφαιρας της Γης. Τα σύγχρονα υδρόθερμα συστήματα στηρίζουν έναν μεγάλο αριθμό μικροοργανισμών και μακροοργανισμών (εικόνα 12.13B) και παρέχουν έτσι καλές συγκρίσεις για την παλαιοντολογική ερμηνεία των αρχαίων υδροθερμικών συστημάτων. Πάνω από 300 νέα είδη χημειοαυτότροφων βακτηρίων έχουν βρεθεί στα συστήματα αυτά. Όλα τα μικροαπολιθώματα που συνδέονται με τα αρχαία υδρόθερμα ιζήματα, που αναφέρθηκαν μέχρι σήμερα, είναι νηματώδη και η περιορισμένη ανάλυση σταθερών ισοτόπων προτείνει ότι αυτά τα μικροαπολιθώματα ήταν πιθανώς αυτότροφα.

Επομένως η μορφολογία και ο τρόπος μεταβολισμού του άνθρακα είναι ιδιότητες των μικροοργανισμών από τα σύγχρονα υδροθερμικά συστήματα τα οποία παρέχουν πολύτιμες πληροφορίες για την ερμη-

νεία του γεωλογικού αρχείου χρησιμοποιώντας τις μορφολογικές και ιστοτοπικές μαρτυρίες³¹.

Ας σημειωθεί ότι η χημεία των υδρόθερμων βαθύβιων αναβλύσεων διαφέρει από σύστημα σε σύστημα, αλλά και μέσα στο ίδιο σύστημα σε διάφορες χρονικές περιόδους της ύπαρξής του.

Εάν η ζωή δημιουργήθηκε στα υδρόθερμα συστήματα στην αρχαϊκή περίοδο (3,8-2,5 δισεκατομμύρια χρόνια πριν) και εάν ήταν χημειολιθοαυτότροφοι θερμόφιλοι οι πρόγονοι της ζωής είναι ζητήματα που παραμένουν εκκρεμή³⁵⁻³⁸. Όμως το πιθανότερο είναι τα υδροθερμικά περιβάλλοντα να υποστήριξαν την πρώιμη εξέλιξη των χημειολιθοτροφικών και θερμόφιλων οργανισμών.

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Edwards, M. R. (1998) «From a soup or a seed? Pyritic metaboic complexes in the origin of life». Reviews *TREE* 13:178-181.
2. Srere, P. A. (1987) «Complexes of sequential metabolic enzymes». *Annu. Rev. Biochem.* 56:89-124.
3. Ovadi, J. (1991) «Physiological significance of metabolite channelling». *J. Theor. Biol.* 152:1-22.
4. Clegg, J. S. (1992) «Cellular infrastructure and metabolic organization». *Curr. Top. Cell. Regul.* 33:3-14.
5. Agutter, P. S., Malone, P. C. and Wheatley, D. N. (1995) «Intracellular transport mechanisms:a critique of diffusion theory». *J. Theor. Biol.* 176:261-272.
6. <http://www.ocean.udel.edu/deepsea/level-2/creature/tube.html>
7. Corliss, J. B (1985) «Life is a strange attractor: The emergence of life in Archaean submarin hot springs». http://www.syslab.ceu.hu/corliss/Origin_of_Life_Intro.html.
8. Orgel, L. E (1998) «The origin of life: A review of facts and speculations». *Trends in Biochemical Sciences* 23:491-495.
9. Wächtershäuser, G. (1988) «Before enzymes and templates: theory of surface metabolism». *Microbiol. Rev.* 52:452-484.
10. Wächtershäuser, G. (1992) «Groundworks for an evolutionary biochemistry: the iron-sulphur world». *Prog. Biophys. Mol. Biol.* 58:85-201.
11. <http://www.rense.com/general11/lifeor.htm>
12. Blochl, E., Keller, M., Wächtershäuser, G. and Stetter, K. O. (1992) «Reactions depending on iron sulfide and linking geochemistry with biochemistry» *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 89:8117-8120.
13. Huber, C. and Wächtershäuser, G. (1997) «Activated acetic acid by carbon fixation on (Fe,Ni)S under primordial conditions». *Science* 276:245-247.
14. Huber, C. and Wächtershäuser, G. (1998) «Peptides by activation of amino acids with CO on (Ni,Fe)S surfaces: implications for the origin of life». *Science* 281:670-672.
15. Monastersky, R. (1997) «Deep dwellers». *Science News* 151:192-193.

16. Wächtershäuser, G. (2000) «Origin of life: Life as we don't know it», *Science* 289:1307-1308.
17. Fry, I. (2000) *The Emergence of Life on Earth*. Rutgers Univ. Press, New Brunswick, NJ.
18. Hafenbradl, D., Keller, M., Wächtershäuser, G. and Stetter, K. O. (1995) «Primordial amino acids by reductive amination of α -oxo acids in conjunction with the oxidative formation of pyrite». *Tetrahedron Lett.* 36:5179-5182.
19. Huber, C. and Wächtershäuser, G. (2003) «Primordial reductive amination revisited». *Tetrahedron Lett.* 44:1695-1697.
20. http://nai.arc.nasa.gov/seminars/5_Cody/CodySeminar.pdf
21. Peters, J. W. (1999) «Structure and mechanism of iron-only hydrogenases». *Curr. Opin. Struct. Biol.* 9:670-676.
22. Chabriere, E., Charon, M. H., Volbedam, A., Pieullem, L., Hatchikian, E. C. and Fontecilla-Camps, J. C. (1999) «Crystal structures of the key anaerobic enzyme pyruvate: ferredoxin oxidoreductase, free and in complex with pyruvate». *Nat. Struct. Biol.* 6:182-190.
23. Macedo-Ribeiro, S., Martins, B. M., Pereira, P. J., Buse, G., Huber, R. and Soulimane, T. (2001) «New insights into the thermostability of bacterial ferredoxins: high-resolution crystal structure of the seven-iron ferredoxin from *Thermus thermophilus*». *J. Biol. Inorg. Chem.* 6:663-674.
24. Kostic, M., Pochapsky, S. S., Obenauer, J., Mo, H., Pagani, G. M., Pejchal, R. and Pochapsky, T. C. (2002) «Comparison of functional domains in vertebrate-type ferredoxins». *Biochemistry* 41:5978-5989.
25. Lindahl, P. A. (2002) «The Ni-containing carbon monoxide dehydrogenase family: light at the end of the tunnel?» *Biochemistry* 41:2097-2105.
26. Lancaster, C. R. D., Kröger, A., Auer, M. and Michel, H. (1999) «Structure of fumarate reductase from *Wolinella succinogenes* at 2.2 Å resolution». *Nature* 403:377-385.
27. Wächtershäuser, G. (1997) «The origin of life and its methodological challenge». *J. Theor. Biol.* 187:483-494.
28. Rasmussen, B. (2000) «Filamentous microfossils in a 3,235-million-year-old volcanogenic massive sulphide deposit». *Nature* 405:676-679.
29. Martin, W. and 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». *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 358(1429):59-83; discussion 83-85.
30. Morowitz, H. J., Kostelnik, J. D., Yang, J., Cody, G. D. (2000) «The origin of intermediary metabolism». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97:7704-7708.

31. Reysenbach, A. -L. and Cady, S. L. (2001) «Microbiology of ancient and modern hydrothermal systems». *TRENDS in Microbiology* 19:79-86.
32. http://gsa.confex.com/gsa/2002AM/finalprogram/abstract_43539.htm
33. Farmer, J. D. (2000) «Hydrothermal systems: Doorways to early biosphere evolution». *GSA Today* 10:1-9.
34. National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), www.photolib.noaa.gov/nurp/images/big/nur04512.jpg
35. Baross, J. A. and Hoffman, S. E. (1986) «Submarine hydrothermal vents and associated gradient environments as sites for the origin and evolution of life». *Naval Res. Rev.* 38:2-12.
36. Pace, N. R. (1991) «Origin of life - facing up to the physical setting». *Cell* 65:531-533.
37. Doolittle, W. F. (1999) «Phylogenetic classification and the universal tree». *Science* 284:2124-2129.
38. Galtier N., Tourasse N. and Gouy M. (1999) «A nonhyperthermophilic common ancestor to extant life forms». *Science* 283:220-221.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 13ο

Άλλες θεωρίες και απόψεις για την προέλευση της ζωής

Το μοντέλο της προέλευσης της ζωής βαθιά κάτω από την επιφάνεια της Γης

Σύμφωνα με μια άλλη άποψη, διαφορετική από αυτές που έχουν διατυπωθεί μέχρι τώρα, η ζωή πιθανόν να μην δημιουργήθηκε ούτε στην επιφάνεια της Γης ούτε βαθιά στους ωκεανούς αλλά να προέρχεται από το υπέδαφος¹ (μερικά χιλιόμετρα ίσως κάτω από την επιφάνεια της Γης). Η πρόταση αυτή διατυπώθηκε² για πρώτη φορά πριν από μια δεκαετία, από τον Thomas Gold, αστρονόμο του Πανεπιστημίου του Cornell. Το σημαντικότερο πλεονέκτημα αυτής της πρότασης είναι ότι έτσι υπήρχε προστασία από τα μεγάλα καταστροφικά γεγονότα που συνέβαιναν στην πρωταρχική Γη, όπως οι εκρήξεις ηφαιστειών και οι συγκρούσεις της Γης με μεγάλα ουράνια σώματα που έκαναν την επιφάνειά της ένα εξόχως αφιλόξενο μέρος για την ύπαρξη οποιασδήποτε μορφής ζωής. Γενικά οι αλλαγές σε παγκόσμια κλίμακα ήταν μικρότερες στο υπέδαφος και αυτό ίσως να ήταν ιδιαίτερα σημαντικό για τη δημιουργία των πρώτων κυττάρων. Όταν η επιφάνεια της Γης ψύχθηκε, έγινε πιο φιλόξενη και τα βακτήρια του υπεδάφους μετακινήθηκαν στην επιφάνειά της καθώς το έδαφος με το υπέδαφος αλληλοσυνδέονται με την ανταλλαγή αερίων μεταξύ τους.

Η ζωή στο υπέδαφος θα ήταν προστατευμένη και από την επιβλαβή υπεριώδη ακτινοβολία. Εξάλλου η προστασία από την υπεριώδη ακτινοβολία είναι αναγκαία για τη δημιουργία της ζωής. Ενώ η ακτινοβολία αυτή θεωρείται ως μια πιθανή πηγή ενέργειας για τη δημιουργία των πρώτων μορίων, ταυτόχρονα όμως είναι και ανασταλτικός παράγοντας για τη δημιουργία της ζωής και έτσι τα πρώτα μόρια

έπρεπε να προστατευτούν από αυτή. Στη θεωρία της προβιοτικής σούπας την προστασία από την ακτινοβολία UV θα μπορούσαν να παρέχουν οι κοιλότητες των ορυκτών ή ακόμη και το νερό³.

Το βάθος, κάτω από το έδαφος, όπου πιθανόν να δημιουργήθηκε η ζωή εξαρτάται από τη συγκέντρωση των υλικών που ήταν αναγκαία για τη συγκρότησή της. Έχει προταθεί από τον ίδιο ερευνητή μια άλλη «αιρετική» άποψη ότι υπήρχε φυσικό αέριο και πετρέλαιο όταν η Γη σχηματίστηκε⁴ συνεπώς και υδρόφοβο μέσο για τη δημιουργία μεμβρανών. Πιθανόν τα κύτταρα να έπαιρναν την ενέργειά τους από το υδρογόνο. Η δημιουργία των πρώτων μορίων θα πρέπει να έγινε αποκλειστικά με θερμοσύνθεση και έτσι δεν χρειάστηκαν αρχικά οι καταλύτες-ένζυμα.

Μια παραλλαγή αυτής της πρότασης είναι να ταξίδεψε η βακτηριακή ζωή στη Γη με κάποια υπολείμματα από διάφορα ουράνια σώματα και να φιλοξενήθηκε στα πρώτα της στάδια στο υπέδαφος.

Το μοντέλο της παγωμένης Γης (παγωμένων ωκεανών)⁵

Το μοντέλο αυτό είναι μια εκδοχή της προβιοτικής σούπας. Λαμβάνει υπ' όψιν τη χαμηλότερη φωτεινότητα του Ήλιου που πιστεύεται ότι υπήρχε την εποχή εκείνη και την πιθανή παγωμένη επιφάνεια της Γης. Με το μοντέλο αυτό, ξεπερνιέται το πρόβλημα της υδρόλυσης των πολυμερών. Το μοντέλο αυτό υποστηρίχθηκε από τον ωκεανογράφο Jeffrey Bada και θα μπορούσαμε να το παρομοιάσουμε με «κρύα σούπα κάτω από πάγο» (εικόνα 13.1).

Υπολογίζεται ότι, κατά το πρώτο χρονικό διάστημα της δημιουργίας του ηλιακού συστήματος, ο Ήλιος είχε μια φωτεινότητα που ήταν μόλις το 70% της σημερινής φωτεινότητάς του. Λαμβάνοντας υπ' όψιν το ποσό της ακτινοβολίας που εκπέμπει σήμερα ο Ήλιος, την παρούσα ατμοσφαιρική σύνθεση της Γης και χρησιμοποιώντας ένα απλό μοντέλο ισορροπίας της ενέργειας, θα διαπιστώσουμε ότι με μείωση της ηλιακής ακτινοβολίας της τάξης του 15% θα έχουμε θερμοκρασία στην επιφάνεια της Γης που φθάνει στο σημείο πήξης του θαλασσινού νερού. Αν οι ωκεανοί ήταν παγωμένοι θα είχαμε και το φαινόμενο της αντανάκλασης της ηλιακής ακτινοβολίας με αποτέλεσμα ένα μεγάλο ποσοστό ενέργειας του Ήλιου που έπεφτε στη Γη να αντανακλού-



ΕΙΚΟΝΑ 13.1.

Μοντέλο των παγωμένων ωκεανών. Τα προϊόντα των αντιδράσεων της προβιοτικής χημείας προστατεύονταν από την ακτινοβολία UV.

νταν. Ως αποτέλεσμα, η Γη θα ήταν ένας παγωμένος πλανήτης με θερμοκρασίες που θα έφταναν τους -40°C στην επιφάνειά της.

Ένας παγωμένος ωκεανός δεν σημαίνει ότι είναι και ολοκληρωτικά παγωμένος. Υπάρχει ροή θερμικής ενέργειας από το εσωτερικό της Γης διαμέσου του ωκεάνιου φλοιού, θερμική ενέργεια που οφείλεται στις ραδιενεργές διασπάσεις. Πάλι με υπολογισμούς, χρησιμοποιώντας μαθηματικά μοντέλα, θα έχουμε ένα πάχος στρώματος πάγου μόνο 300 μέτρων. Υπενθυμίζεται ότι ο μέσος όρος του βάθους των ωκεανών είναι περίπου 4km. Αυτό σημαίνει ότι το μεγαλύτερο μέρος των ωκεανών δεν ήταν παγωμένο. Επίσης να θυμηθούμε ότι τα αμινοξέα μπορούν να συντεθούν στους ωκεανούς, π.χ. στα βαθύβια υδροθέρμα συστήματα. Αλλά και οι προσκρούσεις των μεγάλων ουράνιων σωμάτων με τη Γη που συνέβαιναν κατά τα πρώτα 500-600 εκατομμύρια χρόνια θα συνέβαλαν στο να παραχθούν διάφορες ενώσεις λόγω των υψηλών θερμοκρασιών που αναπτύσσονταν. Εάν αυτές οι ενώσεις κατέληγαν στον ωκεανό και αν τα αέρια που θεωρούμε σπουδαία, όπως το μεθάνιο και η αμμωνία, παγιδεύονταν κάτω από τον πάγο, θα υπήρχαν όλες οι απαραίτητες ενώσεις για τη σύνθεση των αμινοξέων και άλλων οργανικών ενώσεων.

Πώς θα μπορούσαν όμως να λιώσουν οι παγωμένοι ωκεανοί; Η Γη βομβαρδιζόταν αρκετά συχνά στην αρχική της ιστορική διαδρομή από μεγάλα ουράνια σώματα. Μπορεί να υπολογιστεί πόσο μεγάλο πρέπει να είναι ένα αντικείμενο για να καταφέρει να λιώσει τον πάγο διάφορων μεγεθών πάχους. Το μέγεθος των σωμάτων που ήταν αναγκαίο για να λιώσει πάγος πάχους 300 μέτρων για το χρονικό διάστημα πριν 4 με 3,7 δισεκατομμύρια χρόνια, θεωρείται ότι πρέπει να ήταν 80km. Και αυτό συνέβαινε. Ακόμα και μικρότερα αντικείμενα θα μπορούσαν να κάνουν τρύπες στον πάγο. Δεδομένου ότι το νερό απορροφά περισσότερη θερμότητα από τον ήλιο, λόγω χαμηλότερης αντανάκλασης, θα μπορούσαν να αρχίσουν να λιώνουν οι πάγοι των ωκεανών.

Μια παγωμένη Γη είναι σημαντική από την άποψη της οργανικής χημείας. Το επιχείρημα ότι μια αρχικά παγωμένη Γη θα ήταν για πάντα παγωμένη δεν ισχύει αφού εύκολα μπορεί να λιώσει από συγκρούσεις με διάφορα ουράνια σώματα. Η θερμοκρασία -2°C είναι πολύ σημαντική για την προβιοτική χημεία, εφόσον σε αυτήν υπάρχει η μέγιστη σταθερότητα των οργανικών ενώσεων. Η ιδέα ότι η Γη ήταν θερμή, μας προβληματίζει σε σχέση με τη σταθερότητα, καθώς οι οργανικές ενώσεις που σχηματίζονταν αποσυνθέτονταν γρήγορα. Υγροποιημένα αέρια, σημαντικά για την προβιοτική σύνθεση, όπως μεθάνιο και αμμωνία, θα μπορούσαν να συγκρατούνται από το στρώμα του πάγου ώστε να μην διαφεύγουν στην ατμόσφαιρα και να καταστρέφονται.

Έτσι, προτάθηκε ότι οι περιοδικοί κύκλοι «λιώσιμο-πάγωμα», σε έναν πλανήτη που δεχόταν πολλές προσκρούσεις από μεγάλα σώματα και δεν είχε μια ατμόσφαιρα πλούσια σε αέρια θερμοκηπίου, έπαιξαν σημαντικό ρόλο στο σκηνικό της προέλευσης της ζωής.

Η υπόθεση της διπλής προέλευσης

Ο βιοφυσικός F. Dyson σε μια σειρά διαλέξεων, οι οποίες δημοσιεύτηκαν στο βιβλίο *Προελεύσεις της ζωής*, ανέπτυξε την υπόθεση ότι η ζωή μπορεί να έχει δύο αρχές⁶. Η πρώτη, ότι πιθανόν να δημιουργήθηκε από τις πρωτεΐνες και η δεύτερη, από τα νουκλεϊνικά οξέα. Οι πρώτοι πρωτεϊνικοί οργανισμοί πρέπει να υπήρχαν για μεγάλο χρονικό διάστημα, να τρέφονταν, να αναπτύσσονταν και να εξελίσσονταν σταδιακά σε όλο και πληρέστερους μεταβολικούς οργανισμούς. Από

την άλλη μεριά, οι νουκλείνιοι οργανισμοί πρέπει να ήταν εξαρχής παράσιτα, αναγκασμένα να αναζητούν πρωτεϊνικούς οργανισμούς και να χρησιμοποιούν τα προϊόντα του πρωτεϊνικού μεταβολισμού ώστε να εξασφαλίσουν την αντιγραφή τους.

Η ιδέα στηρίχτηκε σε μια παρατήρηση του διάσημου μαθηματικού Von Neumann που αποσαφήνισε τη λογική σχέση ανάμεσα στην αντιγραφή και τον μεταβολισμό (Von Neumann, 1948). Ο Neumann συσχέτισε τις λειτουργίες των έμβιων οργανισμών με τις λειτουργίες των μηχανικών αυτομάτων. Τα αυτόματα, ένα δημιούργημα της σκέψης του, τα χρησιμοποίησε για να περιγράψει τους ηλεκτρονικούς υπολογιστές. Αρχικά περιλάμβαναν δυο κύρια στοιχεία. Αργότερα, όταν οι ιδέες του Neumann υιοθετήθηκαν από τη βιομηχανία των ηλεκτρονικών υπολογιστών, τα εν λόγω στοιχεία ονομάστηκαν λογισμικό (software) και υλικός εξοπλισμός (hardware): Ο υλικός εξοπλισμός επεξεργάζεται τις πληροφορίες, ενώ το λογισμικό τις ενσωματώνει. Αυτά τα δύο στοιχεία έχουν ακριβή ανάλογα στα ζώντα κύτταρα: οι πρωτεΐνες είναι ο υλικός εξοπλισμός και τα νουκλείνικα οξέα είναι το λογισμικό. Οι πρωτεΐνες αποτελούν ουσιώδες χαρακτηριστικό του μεταβολισμού. Ο Neumann περιέγραψε επακριβώς, αν και συνοπτικά, τη λογική σχέση ανάμεσα στα δυο προαναφερόμενα στοιχεία. Ένα αυτόματο, για να αναπαραχθεί, χρειάζεται απαραίτητα και τα δυο στοιχεία. Πρέπει ακόμα να αναφέρουμε ότι επικρατεί η ενδιαφέρουσα άποψη ότι ο υλικός εξοπλισμός προηγείται του λογισμικού. Ένα αυτόματο δηλαδή, με υλικό εξοπλισμό μόνο και χωρίς λογισμικό, μπορεί να υπάρχει και να διατηρεί τον «μεταβολισμό» του, να ζει ανεξάρτητα, εφόσον βρίσκει τροφή να καταβροχθίσει ή αριθμούς να αναλώσει. Αντίθετα, ένα αυτόματο με λογισμικό, αλλά χωρίς υλικό εξοπλισμό είναι αναγκαστικά παράσιτο: Λειτουργεί υποχρεωτικά σε έναν κόσμο με άλλα αυτόματα, από τα οποία πρέπει να «δανειστεί» τον υλικό εξοπλισμό τους. Αντιγράφεται μόνον όταν βρίσκει κάποιο συνεργατικό αυτόματο-ξενιστή, όπως ακριβώς ο βακτηριοφάγος αντιγράφεται μόνον όταν συναντήσει συνεργατικό βακτήριο.

Ο Neumann παρατήρησε ότι, ανεξάρτητα από το πόσο στενά συνδέονται ο μεταβολισμός και η αντιγραφή στον σημερινό βιολογικό κόσμο, είναι λογικά ξεχωριστές έννοιες. Μπορούμε έτσι να υποθέσουμε την ύπαρξη μικροοργανισμών με αμιγή υλικό εξοπλισμό που

μπορούν να μεταβολίζονται, όχι όμως να αντιγράφονται. Είναι, επίσης, δυνατόν να υποθέσουμε την ύπαρξη μικροοργανισμών με μόνο καθαρό λογισμικό που μπορούν να αντιγράφονται, αλλά όχι να μεταβολίζονται. Χωρίζοντας με αυτόν τον τρόπο τις λειτουργίες της ζωής μπορούμε να αναμένουμε ότι οι μικροοργανισμοί του δεύτερου είδους είναι, αναγκαστικά, παράσιτα των μικροοργανισμών του πρώτου είδους. Η παραπάνω λογική ανάλυση των λειτουργιών της ζωής μάς βοηθά να καταλάβουμε και να ανασκευάσουμε τη μεροληπτική άποψη υπέρ της αντιγραφής, η οποία είναι εμφανής σε όλη την ιστορία της μοριακής βιολογίας. Μικροοργανισμοί εξειδικευμένοι στην αντιγραφή ρέπουν στον παρασιτισμό.

Οι μοριακοί βιολόγοι στα πειράματα τους προτιμούν τα παράσιτα εξαιτίας της απλούστερης δομής τους συγκριτικά με τη δομική πολυπλοκότητα των ξενιστών τους, και φυσικά επειδή προσφέρονται για ποσοτικούς χειρισμούς. Για χάρη της ισορροπίας της φύσης, όμως, πρέπει να υπάρχει κάποια αντισταθμιστική ροπή: οι ξενιστές πρέπει να υπήρχαν πριν από τα παράσιτα. Η επιβίωση των ξενιστών είναι προϋπόθεση για την επιβίωση των παρασίτων. Κάποιος πρέπει να φάει και να μεγαλώσει ώστε να μπορεί να προσφέρει κατοικία σε όσους μπορούν μόνο να αναπαράγονται. Στον κόσμο της μικροβιολογίας, όπως και στον κόσμο των ανθρώπινων κοινωνιών και των οικονομικών αλληλεξαρτήσεων, αποκλείεται να είναι όλοι παράσιτα.

Κατά συνέπεια, δυο είναι οι εύλογες πιθανότητες για την προέλευση της ζωής: Η ζωή είτε άρχισε αποκλειστικά μία φορά και οι λειτουργίες της αντιγραφής και του μεταβολισμού υπήρχαν κιόλας από την αρχή σε υποτυπώδη μορφή και συνδέονταν στενά μεταξύ τους, είτε άρχισε δύο φορές ως δύο ξεχωριστές μορφές, τη μία ικανή να μεταβολίζεται αλλά όχι να αντιγράφεται πιστά και την άλλη ικανή να αντιγράφεται αλλά όχι να μεταβολίζεται. Αν η ζωή είχε δύο αρχές, η πρώτη πρέπει να έγινε με τις πρωτεΐνες και η δεύτερη με τα νουκλεϊνικά οξέα.

Ένα σύστημα δύο πολυμερασών

Στο ερώτημα ποια ήταν τα πρώτα βιομόρια που έπαιξαν καθοριστικό ρόλο στη ζωή, το RNA ή οι πρωτεΐνες, οι περισσότεροι απαντούν ότι ήταν το RNA, άλλοι απαντούν ότι ήταν οι πρωτεΐνες και κάποιοι

απαντούν ότι ήταν και τα δύο. Οι τελευταίοι, δηλαδή, υποστηρίζουν τη θεωρία της συνεξέλιξης^{7,8} υπονοώντας την αρχική συνύπαρξη και αργότερα την αμοιβαία εξάρτηση των δύο τύπων μορίων.

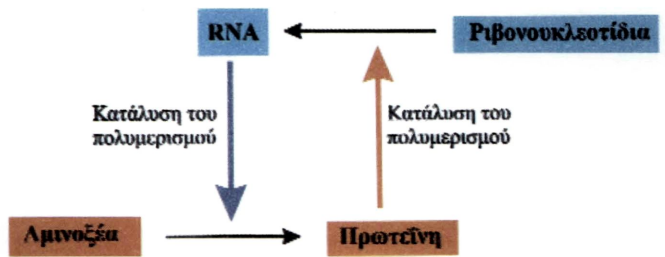
Παρακάτω παρουσιάζεται συνοπτικά ένα απλό σύστημα ενός αμοιβαία καταλυτικού ζεύγους RNA-πρωτεϊνών^{9,10}.

Εξαιτίας του γεγονότος ότι στα σύγχρονα κύτταρα η RNA πολυμεράση είναι πρωτεΐνη και η πεπτιδυλοτρανσφεράση αποτελείται από RNA, προτάθηκε η ύπαρξη μιας αμοιβαίας καταλυτικής εξάρτησης μεταξύ αυτών των δύο ειδών μορίων. Αυτή η εξάρτηση μπορεί να είναι ένα «παγιωμένο ατύχημα». Το σύστημα είναι ένας συνδυασμός ενός μορίου RNA ικανού να καταλύει τον πολυμερισμό αμινοξέων και την προκύπτουσα πρωτεΐνη που λειτουργεί ως RNA πολυμεράση. Παρά την προφανή απλότητά του, το σύστημα έχει μεγάλη δυνατότητα να εξελιχθεί σε ένα πρωτόγονο ριβόσωμα, και περαιτέρω στη ζωή όπως αυτή είναι σήμερα. Αυτό το μοντέλο παρέχει μια πιθανή εξήγηση για την προέλευση της αλληλεπίδρασης μεταξύ των νουκλεϊνικών οξέων και της πρωτεΐνης. Με βάση αυτό το σύστημα, δόθηκε ένας νέος ορισμός της ζωής, ως ενός συστήματος του νουκλεϊνικού οξέος και των πρωτεϊνικών πολυμερασών, με μια σταθερή πηγή τροφοδότησης μονομερών, ενέργειας και προστασίας.

Το σύστημα λοιπόν απαρτίζεται από δύο συστατικά στοιχεία. Το πρώτο είναι ένα μόριο RNA ικανό να καταλύει τον σχηματισμό πεπτιδικού δεσμού. Το δεύτερο, ένα ολιγοπεπτίδιο που συνυπήρχε και ήταν ικανό να καταλύει την αντιγραφή του RNA (εικόνα 13.2). Η ικανότητα των μορίων του RNA να καταλύουν τον σχηματισμό των πεπτιδικών δεσμών επέτρεψε τη σύνθεση των ολιγοπεπτιδίων από αμινοξέα που ήταν διαθέσιμα. Οι δραστηκότετες της πεπτιδυλομεταφοράς και αμινοακυλίωσης δεν ήταν ειδικές και δεν διέκριναν τα διάφορα αμινοξέα μεταξύ τους με αποτέλεσμα τον σχηματισμό διαφορετικών ολιγοπεπτιδίων. Η σύσταση των αμινοξέων στις πρώτες πρωτεΐνες θα πρέπει να ήταν παρόμοια με τη σύσταση των αμινοξέων του περιβάλλοντος στο οποίο βρίσκονταν¹⁰.

Το μοντέλο του σακχάρου

Έχει προταθεί μια προβιοτική διαδικασία παραγωγής πεπτιδίων με αντιδρώντα τη φορμαλδεϋδη (HCHO), την αμμωνία (NH₃) και το



ΕΙΚΟΝΑ 13.2.

Σχηματική αναπαράσταση αμοιβαίας κατάλυσης: Το RNA καταλύει τον πολυμερισμό των πρωτεϊνών και αντιστρόφως.

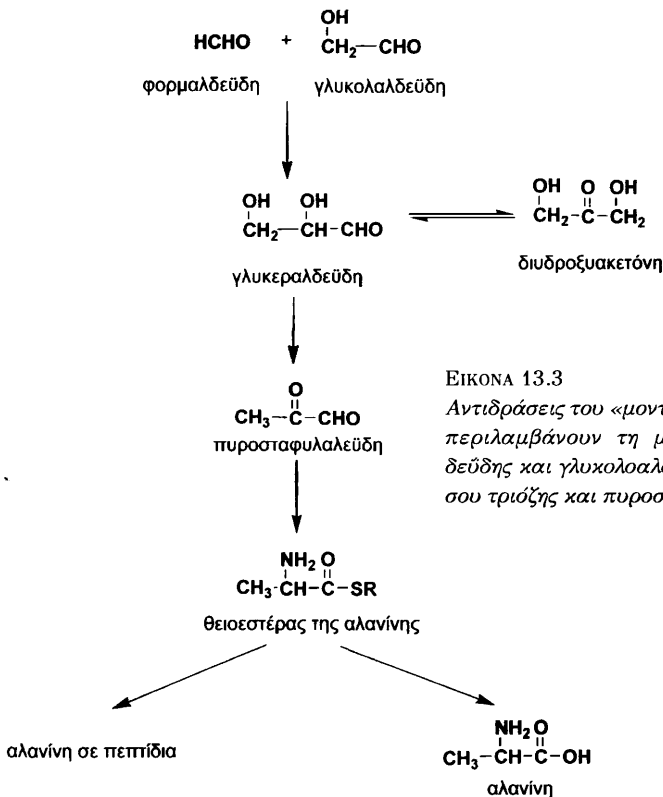
υδρόθειο (H_2S), μόρια που πιστεύεται ότι υπήρχαν στην αρχέγονη Γη. Έχει αποδειχθεί ότι με αντίδραση της φορμαλδεΰδης με γλυκολαλδεΰδη ($CH_2(OH)CHO$) και αμμωνία, παρουσία μιας θειόλης ως καταλύτη, προφανώς μέσω ενδιάμεσων θειοεστέρων των αμινοξέων, είναι δυνατόν να σχηματιστούν πεπτιδία^{11,12}. Οι ερευνητές που έχουν προτείνει το μοντέλο αυτό το ονόμασαν «το μοντέλο του σακχάρου» επειδή αρχικά αντιδρώντα αλλά και ενδιάμεσα μόρια είναι σάκχαρα με τελική μετατροπή τους σε αμινοξέα. Η εικόνα 13.3 δείχνει κάποια στάδια του σχηματισμού αλανίνης και των πεπτιδίων της από φορμαλδεΰδη, γλυκολαλδεΰδη και αμμωνία.

Στο πρώτο στάδιο της αλδολικής συμπύκνωσης η φορμαλδεΰδη και η γλυκολαλδεΰδη μετατρέπονται σε γλυκεραλδεΰδη που μετατρέπεται αντιστρεπτά στην ισομερή της διυδροξυακετόνη^{13,14}. Στη δεύτερη αντίδραση, η γλυκεραλδεΰδη με β -αφυδάτωση δίνει πυροσταφυλαλδεΰδη^{15,16}, που στη συνέχεια, παρουσία αμμωνίας και μιας θειόλης, μετατρέπεται σε θειοεστέρα της αλανίνης. Τελικά, ο θειοεστέρας της αλανίνης ή υδρολύεται σε αλανίνη ή ενσωματώνεται σε πεπτιδία.

Πρόσφατα αποδείχτηκε ότι οι δύο πρώτες αντιδράσεις (η αλδολική συμπύκνωση και η αφυδάτωση) καταλύονται από πρωτοταγείς και δευτεροταγείς αμίνες, συμπεριλαμβανομένων των αμινοξέων όπως η αλανίνη¹⁷. Από τη στιγμή που τα αμινοξέα είναι προϊόντα της παραπάνω διαδικασίας, η καταλυτική τους συμπεριφορά υπονοεί ότι η διαδικασία αυτή έχει μια αυτοκαταλυτική ικανότητα που θα μπορούσε να επιτρέψει την «εξέλιξη» της σε μια νέα δυναμική κατάσταση που δημιουργείται από τη δράση των προϊόντων ως καταλυτών. Όμως, μια καταλυτική διαδικασία που περιλαμβάνεται στην προέλευση της ζωής

χρειάζεται να είναι περιορισμένη σε ένα μέρος για να επιβιώσει από τα καταστροφικά αποτελέσματα των διαλυτικών δυνάμεων, ιδιαίτερα από τη διάλυση στο νερό που οδηγεί τελικά στη γρήγορη απώλεια των προϊόντων που αυτοκαταλύουν την αντίδραση στο γενικότερο περιβάλλον. Ένα περιορισμένο καταλυτικό σύστημα θα μπορούσε να λειτουργήσει ως ένας καταλυτικός αντιδραστήρας ροής που σταθερά αντλεί νέα υποστρώματα για αντικατάσταση των υποστρωμάτων που έχουν μετατραπεί σε προϊόντα καταλυτικά. Τα προϊόντα του συστήματος μπορεί είτε να παραμένουν στον ίδιο χώρο και πιθανόν να συνεισφέρουν στην αύξηση του ή να αφήνουν τον χώρο αυτό.

Οι ερευνητές που πρότειναν αυτό το μοντέλο, χρησιμοποίησαν¹⁸ έναν καταλυτικό αντιδραστήρα ροής και διαπίστωσαν ότι η μετατροπή των τριοζών σε πυροσταφυλαδεύδη καταλύεται από πολυ-L-λυσίνη που περιέχεται σε ένα μικρό σύστημα διαπίδωσης. Το σύστημα αυτό χρησιμοποιήθηκε, λόγω του ότι ήταν πολύ απλό και αποτε-



ΕΙΚΟΝΑ 13.3
Αντιδράσεις του «μοντέλου των σακχάρων» που περιλαμβάνουν τη μετατροπή της φορμαλδεϋδης και γλυκολαλδεϋδης σε αλανίνη διαμέσου τριοζης και πυροσταφυλοαλδεϋδης.

λεί σύστημα προσομοίωσης των πραγματικών συστημάτων αυτοκατάλυσης που θα μπορούσαν να υπάρχουν στην προβιοτική Γη. Τέτοια απλά συστήματα θα μπορούσαν να είναι ο εγλεισμός σε λιποσώματα^{19,20}, η απορρόφηση σε ορυκτά^{21,22} και η συσσωμάτωση σε καταλυτικά πολυμερή^{23,24}.

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Trevors, J. T. (2002) «The subsurface origin of microbial life on the Earth». *Res Microbiol.* 153:487-491.
2. Gold, T. (1992) «The deep, hot biosphere». <http://www.people.cornell.edu/pages/tg21/DHB.html> ἢ
Gold, T. (1992) «The deep, hot biosphere». *Proc. Natl. Acad. Sci.* 89:6045-6049.
3. Levy, M., Miller, S. L., Oró, J. (1999) «Production of guanine from NH_4CN polymerizations». *J. Mol. Evol.* 49:165-168.
4. Gold, T. *The Deep Hot Biosphere*, Copernicus Books, New York, 2001.
5. Bada, J. L. (1994) «The organic chemistry of the early earth» based on a presentation to the American Association for the Advancement of Science, February 20.
<http://www.biologie.uni-osnabrueck.de/store/exobiologie/jeffrey.htm>
6. Dyson, F. J. (1985) *Origins of Life*, Cambridge University Press.
7. Lahav, N. (1993) «The RNA-world and co-evolution hypotheses and the origin of life: implications, research strategies and perspectives». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 23:329-344.
8. Lahav, N. and Nir, S. (1997) «Emergence of template-and-sequence-directed (TSD) syntheses: I. A bio-geochemical model». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 27:377-395.
9. Trifonov, E. N. and Bettecken, T. (1997) «Sequence fossils, triplet expansion, and reconstruction of earliest codons». *Gene* 250:1-6.
10. Kunin, V. (2000) «A system of two polymerases-A model for the origin of life». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 30:459-466.
11. Weber, A. L. (1998) «Prebiotic amino acid thioester synthesis: Thiol-dependent amino acid synthesis from formose substrates (formaldehyde and glycolaldehyde) and ammonia». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 28:259-270.
12. Weber, A. L. and Orgel, L. E. (1979) «The formation of peptides from glycine thioesters». *J. Mol. Evol.* 13:193-202.
13. Harsch, G., Bauer, H. and Voelter, W. (1984) «Kinetik, Katalyse und Mechanismus der Sekundarreaktion in der Schlussphase der Formosenreaktion». *Justus Liebig's Ann. Chem.* 4, 623-635.

14. Gutsche, C. D., Redmore, D., Buriks, R. S., Nowotny, K., Grassner, H. and Armbruster, C. W. (1967) «Base catalyzed triose condensations». *J. Am. Chem. Soc.* 89:1235-1245.
15. Feather, M. S. and Harris, J. F. (1973) «Dehydration Reactions of Carbohydrates», in R. S. Tipson and D. Horton (eds), *Advances in Carbohydrate Chemistry and Biochemistry*, vol. 28, Academic Press, New York, pp. 161-224.
16. Fedoronko, M. and Konigstein, J. (1969) «Kinetics of mutual isomerization of trioses and their dehydration to methylglyoxal». *Collect. Czech. Chem. Commun.* 34:3881-3894.
17. Weber, A. L. (2001) «The sugar model: Catalysis by amines and amino acid products». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 31:71-86.
18. Weber, A. L. (2001) «The sugar model: catalytic flow reactor dynamics of pyruvaldehyde synthesis from triose catalyzed by poly-l-lysine contained in a dialyzer». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 31:231-240.
19. Deamer, D. W. (1997) «The first living systems: A bioenergetic perspective». *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 61:239-261.
20. Pohorille, A. and Wilson, M. A. (1995) «Molecular dynamics studies of simple membrane water interfaces: Structure and functions in the beginnings of cellular life». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 25:21-46.
21. Orgel, L. E. (1998) «Polymerization on the rocks: Theoretical introduction». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 28:227-234.
22. Ding, P. Z., Kawamura, K. and Ferris, J. P. (1996) «Oligomerization of uridine phosphorimidazoles on montmorillonite: A model for the prebiotic synthesis of RNA on minerals». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 26:151-171.
23. Kenyon, D. H. and Nissenbaum, A. (1976) «Melanoidin and aldocyanoin microspheres: implications for chemical evolution and early precambrian micropaleontology». *J. Mol. Evol.* 7:245-251.
24. Fox, S. W. (1980) «Metabolic microspheres: Origins and evolution». *Naturwissenschaften* 67:378-383.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 14ο

Πηγές ενέργειας για τους πρώτους σχηματισμούς της ζωής



Όπως αναφέρθηκε στο κεφάλαιο 3, πιστεύεται ότι υπήρχαν άφθονες πηγές ενέργειας που θα μπορούσαν να συμβάλουν στον σχηματισμό των πρώτων μορίων τα οποία θα αποτελούσαν τα μελλοντικά υλικά των πρώτων οργανισμών.

Ποιες ενεργειακές πηγές από αυτές που ήταν διαθέσιμες χρησιμοποιήσαν τα προβιοτικά συστήματα, είτε γενικά είτε σε τοπική κλίμακα, στα διάφορα μικροπεριβάλλοντα; Σίγουρα δεν σημαίνει ότι θα χρησιμοποιήσαν άμεσα την αφθονότερη από όλες τις άλλες πηγές ενέργειας και οι πρώτοι οργανισμοί.

Παρακάτω εξετάζονται συγκεκριμένες μορφές ενέργειας που ήταν διαθέσιμες για τις πρώιμες μορφές ζωής. Ταυτόχρονα, αξιολογούνται ως προς το κατά πόσο μια δεδομένη πηγή ενέργειας θα μπορούσε αληθοφανώς να ενσωματωθεί σε έναν πρωτόγονο μικροοργανισμό για να

οδηγήσει σε μεταβολικές διαδικασίες¹. Κάποια από αυτά αναφέρθηκαν στα προηγούμενα κεφάλαια. Εδώ ταξινομούνται και αξιολογούνται.

ΘΕΡΜΙΚΗ ΕΝΕΡΓΕΙΑ

Για τις αντιδράσεις πολυμερισμού αμινοξέων και νουκλεοτιδίων αναφερθήκαμε στο κεφάλαιο 8. Σε αρχικές εργασίες², οι Fox και Harada έδειξαν ότι απλή θέρμανση μίγματος αμινοξέων σε θερμοκρασία 160°C παρήγαγε πολυμερείς ουσίες τις οποίες ονόμασαν πρωτεΐνοειδή. Τα πολυμερή, κάτω από ορισμένες συνθήκες, θα μπορούσαν να δημιουργήσουν σφαιρικές δομές αναφερόμενες ως πρωτοκύτταρα. Αργότερα αποδείχτηκε ότι, αν δοθεί ο κατάλληλος χρόνος, παρόμοια πολυμερή μπορούν να σχηματιστούν σε χαμηλότερες θερμοκρασίες³. Ο Fox συνέχισε να εξετάζει τα πρωτεΐνοειδή και τα πρωτοκύτταρα για τις χημικές ιδιότητές τους, συμπεριλαμβανομένης της καταλυτικής λειτουργίας και της μεταγωγής φωτός. Αυτή η προσέγγιση ως επί το πλείστον έχει εγκαταλειφθεί. Δεν είναι εύκολο να φανταστούμε πώς τα πρωτεΐνοειδή θα μπορούσαν να εξελιχθούν σε συστήματα αντιγραφής που σήμερα είναι συνδεδεμένα με τα νουκλεϊνικά οξέα. Επιπλέον, χρησιμοποιήθηκαν μεγάλες συγκεντρώσεις αμινοξέων στα πειράματα⁴, που δεν είναι ιδιαίτερα πιθανό να υπήρχαν στα περιβάλλοντα της αρχέγονης Γης.

Πάντως η θερμότητα, απουσία νερού, δεν είναι μια πηγή χρήσιμης ενέργειας γιατί μπορεί να διασπάσει επιπλέον τις οργανικές ουσίες με πυρόλυση.

ΧΗΜΙΚΗ ΕΝΕΡΓΕΙΑ

Στο προβιοτικό περιβάλλον θα πρέπει να υπήρχαν άφθονες πηγές χημικής ενέργειας. Η χημική ενέργεια που βρίσκεται στις ουσίες της διατροφικής αλυσίδας και που απελευθερώνεται στα σύγχρονα κύτταρα μέσω του μεταβολισμού συμβάλλει σε τέτοιου είδους επιχειρήματα και ενισχύει την υπόθεση ότι η πρώιμη ζωή ήταν ετεροτροφική. Αλλά και ο μεταβολισμός θα μπορούσε να αναπτυχθεί από συγκεκριμένες αντιδράσεις που ήταν αυθόρμητες στην αρχέγονη Γη⁵.

Σήμερα, τα μεταβολικά μονοπάτια καταλύονται από μια σειρά ενζύμων που, όχι μόνο επιταχύνουν τις αντιδράσεις με τεράστιους συντελε-

στές, αλλά επίσης ρυθμίζουν και τη ροή του μεταβολισμού. Μπορεί μια δεδομένη πηγή ενέργειας να οδηγήσει σε ένα σύνθετο προβιοτικό περιβάλλον που περιείχε μίγματα διαλυμένων οργανικών ουσιών στα συγκεκριμένα είδη αντιδράσεων; Ή θα μπορούσαν οι διαδικασίες της ζωής να έχουν αρχίσει μόνο σε ένα εξειδικευμένο μικροπεριβάλλον που μειώνει την πολυπλοκότητα και με αυτόν τον τρόπο περιορίζει τα πιθανά μονοπάτια των αντιδράσεων; Παρακάτω, γίνεται ανασκόπηση κάποιων συγκεκριμένων πηγών ενέργειας που έχουν προταθεί.

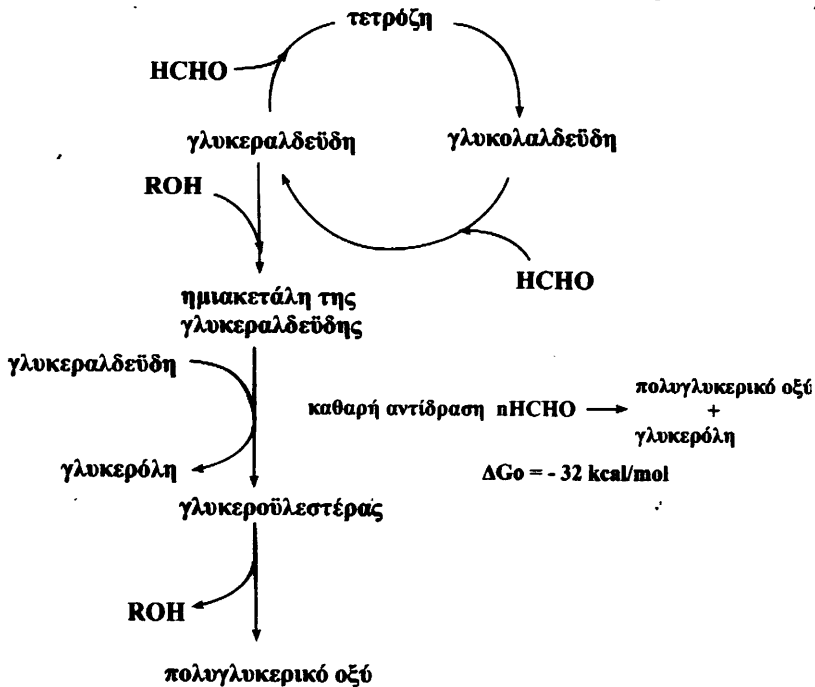
Ενέργεια πυροφωσφορικών δεσμών

Έχει υποστηριχτεί ότι η ενέργεια που περικλείεται σε πυροφωσφορικούς δεσμούς είναι μια ελκυστική πηγή ενέργειας για τους πρώτους μικροοργανισμούς⁶⁻⁸. Πυροφωσφορικοί δεσμοί σχηματίζονται εύκολα όταν ανόργανα φωσφορικά ξηραθούν και θερμομανθούν σε θερμοκρασίες της τάξης των 200°C, συνθήκες παρόμοιες με αυτές που κάποιος μπορεί να βρει σε ηφαίστεια⁹. Ένα τουλάχιστον πυροφωσφορικό ορυκτό έχει περιγραφεί, ενισχύοντας έτσι την άποψη ότι τα πυροφωσφορικά ήταν διαθέσιμα στο αρχέγονο γήινο περιβάλλον¹⁰. Ένα άλλο πολύ ευνοϊκό επιχείρημα είναι η πανταχού παρούσα χρήση της ενέργειας των πυροφωσφορικών δεσμών στους σύγχρονους οργανισμούς. Θα πρέπει να υπάρχει ένα σημείο στο οποίο να συνδέθηκε ο πυροφωσφορικός δεσμός με τις διαδικασίες της ζωής και φαίνεται πιθανό οι πιο αρχέγονοι μικροοργανισμοί να είχαν μεταβολικά μονοπάτια που να περιέκλειαν πυροφωσφορικούς δεσμούς ως πηγές ενέργειας.

Η ιδέα των πυροφωσφορικών, ως πιθανής πηγής ενέργειας για τα πρώτα κύτταρα, έχει όμως σημαντικούς περιορισμούς. Δεν έχει τεκμηριωθεί η πηγή των φωσφορικών αλάτων, οι συγκεντρώσεις αυτών, αλλά κυρίως το πώς ο πυροφωσφορικός δεσμός συνδέθηκε με τις διαδικασίες της ζωής. Η χημεία των φωσφορικών στον σημερινό κυτταρικό μεταβολισμό βασίζεται στη μεταφορά ομάδας ή στην υδρόλυση, οι οποίες καταλύονται από ένζυμα. Αν απουσιάζουν τα μεταβολικά μονοπάτια που καταλύονται από ένζυμα, δεν υπάρχει καμία φανερή οδός ώστε τέτοιου είδους αντιδράσεις να μπορούσαν να ενσωματωθούν στις αρχέγονες μορφές της ζωής.

Γλυκεραλδεϋδη

Προτάθηκε ότι η γλυκεραλδεϋδη και οι εστέρες του γλυκερικού οξέος θα μπορούσαν να είναι κεντρικά μόρια στη χημική εξέλιξη που οδήγησε στον μεταβολισμό^{11,12}. Μια τέτοια ακολουθία αντιδράσεων παρουσιάζεται στην εικόνα 14.1. Υπάρχουν αρκετά ελκυστικά χαρακτηριστικά στο μοντέλο αυτό. Κατ' αρχάς, η γλυκεραλδεϋδη είναι ένα σχετικά απλό μόριο το οποίο θα μπορούσε να συντεθεί από τη φορμαλδεϋδη που παράγεται στην ατμόσφαιρα¹³, έχοντας έτσι μια συνεχή πηγή. Μόλις συντεθεί, μπορεί να λάβει μέρος σε ποικίλες άλλες αντιδράσεις όπως φαίνεται στην εικόνα 14.1. Το αποτέλεσμα είναι να μπορεί να παράγει πολλές χρήσιμες ενώσεις όπως γλυκερόλη και θειοεστέρες της γλυκερόλης¹⁴ που είναι πλούσιοι σε ενέργεια. Έχει διατυπωθεί η άποψη ότι μια τέτοια οδός θα μπορούσε να εξελιχθεί στον σύγχρονο μεταβολισμό.



ΕΙΚΟΝΑ 14.1.

Βιοσύνθεση του πολυγλυκερικού οξέος από φορμαλδεϋδη.

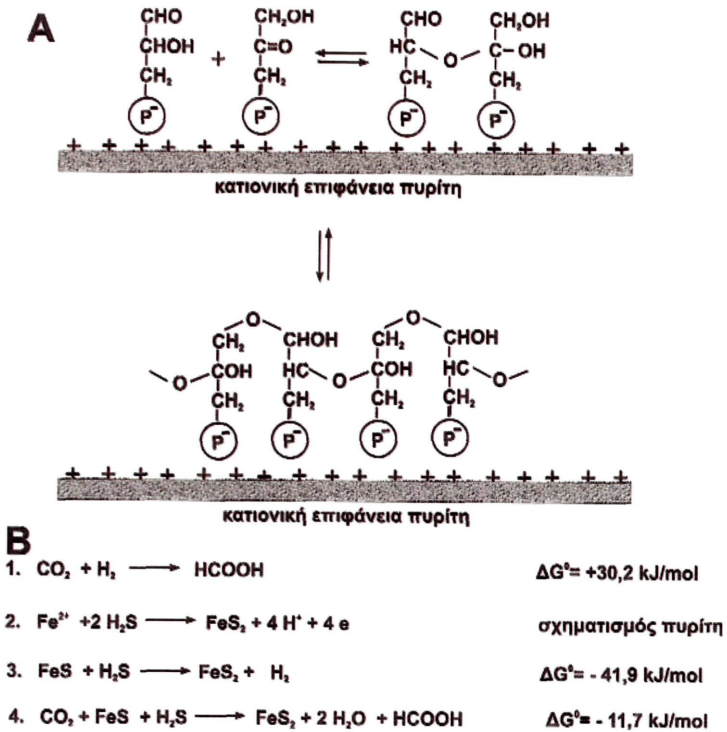
Ένα εμπόδιο στη θεωρία αυτή είναι ότι δεν υπάρχει γνωστός τρόπος που να συνδέει τις αντιδράσεις της γλυκεραλδεϋδης με τις αρχικές αντιδράσεις της ζωής δηλαδή κατάλυση, σύνθεση πολυμερών και αντιγραφή των μακρομορίων. Έχει επισημανθεί ότι η ίδια η γλυκεραλδεϋδη μπορεί να πολυμεριστεί σε πολυγλυκερικό οξύ¹⁵ και ότι τα πολυμερή αυτά θα μπορούσαν να δράσουν ως καταλύτες και γενετικά μόρια. Όμως κανένα πειραματικό στοιχείο να ελέγχει την πιθανότητα αυτού του σημείου δεν είναι διαθέσιμο.

Ο σιδηροπυρίτης ως πηγή χημικής ενέργειας και μοριακής τάξης

Ίσως το πιο επιμελημένο σχέδιο για μια αρχέγονη πηγή ενέργειας και τα συνδεδεμένα αρχέγονα μεταβολικά μονοπάτια είναι αυτό του Wächtershäuser^{16,17}, όπως αναφέρθηκε στο κεφάλαιο 12. Σύμφωνα με αυτό, τα πρώτα μεταβολικά μονοπάτια έγιναν στις επιφάνειες του ορυκτού σιδηροπυρίτη (FeS_2). Σε τέτοιες επιστρώσεις γίνονται διάφορες αντιδράσεις στις οποίες συγκαταλέγονται αντιδράσεις πολυμερισμού, σύνθεση της αλυσίδας των λιπιδίων από παράγωγα του ισοπρενίου, και μετατροπή του διοξειδίου του άνθρακα σε μυρμηκικό οξύ. Μια οικογένεια των πολυμερών υλικών αναφέρονται ως τριβουνοκλεινικά οξέα, τα οποία έχουν τη δυνατότητα να δρουν ως ραχοκοκαλιά ενός πρωτόγονου γενετικού υλικού.

Ο σιδηροπυρίτης, ειδικότερα, έχει διάφορα χαρακτηριστικά γνωρίσματα που τον κάνουν σχετικό με την προέλευση των μεταβολικών οδών. Για παράδειγμα, ο Wächtershäuser σημείωσε ότι το ορυκτό αυτό έχει μια κατιονική επιφάνεια, έτσι οι ανιονικές οργανικές ενώσεις θα απορροφούνταν πιθανώς στην επιφάνειά του μέσω ηλεκτροστατικών αλληλεπιδράσεων. Τέτοια υμένα θα μπορούσαν κατόπιν να υποβληθούν σε ένα είδος μεταβολισμού επιφάνειας οδηγούμενα από αντιδράσεις που ευνοούνται θερμοδυναμικά. Για παράδειγμα η φωσφορική γλυκεριναλδεϋδη και η φωσφορική διυδροξυακετόνη θα μπορούσαν να πολυμεριστούν στις επιφάνειες πυρίτη, όπως φαίνεται στην εικόνα 14.2A.

Ένα άλλο παράδειγμα, ίσως αυτό που προκαλεί περισσότερο την περιέργεια, είναι ότι ο σχηματισμός του σιδηροπυρίτη μπορεί να χρησιμεύσει ως μια πηγή αναγωγικού παράγοντα¹⁷. Μια τέτοια αντίδραση παρουσιάζεται στο σχήμα 14.2B, κατά την οποία ο σιδηρούχος



ΕΙΚΟΝΑ 14.2.

Παραδείγματα πιθανών αντιδράσεων που περιλαμβάνουν τον σιδηροπυρίτη. (Α) Υποθέτοντας ότι ο σιδηροπυρίτης έχει μια κατιονική επιφάνεια, ποικίλα ανιονικά αντιδραστήρια θα προσροφούνταν στην επιφάνεια και θα υποβάλλονταν ενδεχομένως σε αντιδράσεις μεταξύ τους. Το παράδειγμα που παρουσιάζεται εδώ είναι η προσρόφηση της 3-φωσφορικής γλυκεριναδεϋδης στην επιφάνεια, που ακολουθείται από πολυμερισμό. (Β) Η συμμετοχή του σιδηροπυρίτη σε μια αντίδραση μπορεί να οδηγήσει να γίνει μια αντίδραση η οποία δεν ευνοείται ενεργειακά. Παραδείγματος χάριν, η αναγωγή του διοξειδίου του άνθρακα από το υδρογόνο έχει μια θετική ελεύθερη ενέργεια Gibbs (αντίδραση 1). Όμως, ο σχηματισμός σιδηροπυρίτη από τον δισθενή σίδηρο και το σουλφίδιο του υδρογόνου είναι αντίδραση που ευνοείται ενεργειακά. Εάν η αναγωγή του διοξειδίου του άνθρακα συνδέεται με αυτήν την αντίδραση (αντιδράσεις 3 και 4), η σύνθεση του μυρμηκικού οξέος (μια αναγμένη μορφή του διοξειδίου του άνθρακα) ευνοείται ενεργειακά.

σίδηρος αντιδρά με το υδρόθειο για να παράγει πυρίτη και ελεύθερα ηλεκτρόνια. Θα πρέπει να σημειωθεί ότι ο σιδηρούχος σίδηρος διατηρεί την κατάσταση του θένους του μέσα στον πυρίτη, έτσι τα ηλεκτρόνια προέρχονται από το υδρόθειο. Η αντίδραση είναι ενεργειακά ιδιαίτερα ευνοϊκή επειδή ο πυρίτης αφαιρείται από την αντίδραση ως ουσιαστικά αδιάλυτο ίζημα. Προτάθηκε ότι ο σχηματισμός του πυρίτη θα μπορούσε να συνδεθεί με τη αναγωγή του διοξειδίου του άνθρακα σε μια αντίδραση που ευνοείται θερμοδυναμικά, όπως φαίνεται στα βήματα 2 και 3 της εικόνας 14.2B. Πολλές άλλες αντιδράσεις επίσης προτάθηκαν οι οποίες σχετίζονται με τον σύγχρονο μεταβολισμό. Είναι πιθανόν να συντέθηκαν ενώσεις παρόμοιες με τα λιπίδια στην επιφάνεια του σιδηροπυρίτη και να αυτοσυγκροτήθηκαν σε δομές διπλοστοιβάδας. Οι μεμβράνες που σχηματίστηκαν θα μπορούσαν να αποκοπούν και να παράγουν έτσι τις κυτταρικές μορφές ζωής οι οποίες ίσως να διατήρησαν τα μεταβολικά μονοπάτια που αναπτύχθηκαν αρχικά επάνω στην επιφάνεια του σιδηροπυρίτη.

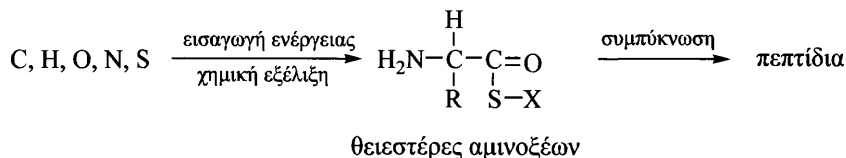
Αν και αυτή η πρόταση έχει διάφορα έξυπνα χαρακτηριστικά, είναι επίσης ανοικτή σε κρίσιμα σχόλια. Κάποιοι πειραματικοί έλεγχοι των ιδεών όπως ήδη αναφέρθηκε στο κεφάλαιο 12 έχουν γίνει με κάποια επιτυχία. Φυσικά οι αντιδράσεις που αναφέρονται παραπάνω είναι ένα ελάχιστο ποσοστό των αντιδράσεων που μπορούν να συμβούν στην επιφάνεια του σιδηροπυρίτη.

Ενεργοποιημένα μονομερή

Μια άλλη μορφή προβιοτικής χημικής ενέργειας είναι υπό μορφή ενεργοποιημένων μονομερών. Σε αυτό το σενάριο υποτίθεται ότι ήταν διαθέσιμη κάποια πηγή βιομορίων, σχετικά υψηλής ενέργειας, έτσι ώστε οι αντιδράσεις πολυμερισμού να ευνοούνταν από ενεργειακή άποψη.

Λόγω του ρόλου των θειοεστέρων στα σύγχρονα κύτταρα, ο de Dune πρότεινε ότι πιθανά ενεργοποιημένα μονομερή είναι οι θειοεστέρες των αμινοξέων (εικόνα 14.3). Η σύνθεση πεπτιδίων από τέτοιους εστέρες συμβαίνει αυθόρμητα¹⁸ και μια οδός προς τους θειοεστέρες έχει αποδειχθεί¹⁹. Επίσης προτάθηκε συγκεκριμένη αντίδραση για τη σύνθεση των θειοεστέρων¹⁴. Καμία όμως προφανής συνεχής πηγή θειοεστέρων δεν έχει τεκμηριωθεί. Επιπλέον, ακόμα κι αν οι θειοε-

στέρες ήταν παρόντες, δεν υπάρχει κανένα καταλυτικό εκμαγείο διαθέσιμο να τους καθοδηγήσει σε συγκεκριμένα σχέδια, έτσι ώστε τα πεπτίδια που θα προέκυπταν θα ήταν τυχαίων αλληλουχιών, χωρίς σαφή δυνατότητα για αυτοαντιγραφή.



ΕΙΚΟΝΑ 14.3.

Προτάθηκε ότι η προβιοτική σύνθεση ενεργοποιημένων μονομερών θα μπορούσε να γίνει στην προβιοτική Γη. Παραδείγματα τέτοιων ενώσεων είναι οι θειοεστέρες των αμινοξέων που φαίνονται στο σχήμα. Αυτοί με αντιδράσεις συμπύκνωσης σχηματίζουν πεπτίδια.

Οι ιμιδοεστέρες των αμινοξέων και των νουκλεοτιδίων είναι μια άλλη εκδοχή ενεργοποιημένων ενδιάμεσων. Αυτή η αντίδραση μελετήθηκε και ερευνήθηκε εκτενώς κατά τη διάρκεια των προηγούμενων δύο δεκαετιών.

ΗΛΙΑΚΗ ΕΝΕΡΓΕΙΑ

Μετά τη χημική ενέργεια, οι δύο πιο κοινές πηγές ενέργειας που χρησιμοποιούνται από τους σημερινούς προκαρυωτικούς οργανισμούς είναι η ηλιακή ενέργεια και τα ιοντικά δυναμικά, που συνήθως αναφέρονται ως χημειωσμητική ενέργεια. Εάν κάποια από αυτές, όμως, χρησιμοποιούνταν από έναν αρχέγονο μικροοργανισμό, οι συγκεκριμένες χημικές και φυσικές δομές θα έπρεπε να ήταν διαθέσιμες. Η μεταγωγή φωτεινής ενέργειας απαιτεί μια χρωστική ουσία για να απορροφήσει την ηλιακή ενέργεια, ενώ η χημειωσμητική ενέργεια απαιτεί μια μεμβράνη με ικανότητα να διατηρεί τις ηλεκτροχημικές διαβαθμίσεις για κάποιο χρονικό διάστημα.

Αλλά ποια ήταν τα πιθανά συστήματα χρωστικών ουσιών που ήταν διαθέσιμα; Η ηλιακή ενέργεια θεωρείται ότι ήταν η αφθονότερη πηγή ενέργειας στη προβιοτική γη, ακριβώς όπως είναι και σήμερα. Για να αιχμαλωτιστεί όμως η ενέργεια, το φως πρέπει πρώτα να απορροφηθεί μέσω κάποιας φωτοχημικής διαδικασίας και κατόπιν να μεταχθεί σε άλλες χρησιμοποιήσιμες μορφές ενέργειας και όχι να υποβαθμιστεί

σε θερμότητα ή φθορισμό. Επίσης, μια αρχική φωτοσυνθετική διαδικασία θα πρέπει να έχει εξελικτική συνέχεια με τη σύγχρονη φωτοσύνθεση. Η φύση των πρώτων χρωστικών συστημάτων παραμένει ένα ανοικτό ζήτημα. Μια προσέγγιση είναι να εξεταστούν οι πρώιμες χρωστικές ουσίες όχι ως προϊόντα των βιοσυνθετικών οδών, αλλά μάλλον ως θρεπτικά συστατικά του οργανικού μίγματος που ήταν διαθέσιμο στις πρώιμες μορφές ζωής, υπό την ίδια έννοια που τα σύγχρονα κύτταρα εξαρτώνται από τις θρεπτικές ουσίες του περιβάλλοντος, όπως τα απαραίτητα λιπαρά οξέα, τα απαραίτητα αμινοξέα και οι βιταμίνες.

Υπάρχουν καθόλου ουσίες που μπορούν να εκπληρώσουν αυτόν τον ρόλο; Στις ουσίες που έχουν προταθεί ότι υπήρχαν στην αρχέγονη Γη περιλαμβάνονται ο Fe^{II} , σύνθετα ιόντα όπως τα σιδηροκυανιούχα^{20,21}, οι πορφυρίνες²², τα πρωτενοειδή⁴ και οι πολυκυκλικοί αρωματικοί υδρογονάνθρακες (PAHs)²³.

Αλλά ποιες ιδιότητες θα περιμέναμε να εκπληρώνει μια πρωτόγονη χρωστική ουσία; Οι χρωστικές ουσίες των σύγχρονων φωτοσυνθετικών συστημάτων χρησιμοποιούν την ηλιακή ενέργεια για να μεταφέρουν ηλεκτρόνια από το νερό στο διοξειδίο του άνθρακα, καθιστώντας με αυτόν τον τρόπο τη χημική ενέργεια διαθέσιμη για τη βίωση. Καθώς τα ηλεκτρόνια ταξιδεύουν μέσω μιας σύνθετης αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων, η ενέργεια διατηρείται υπό μορφή ηλεκτροχημικού δυναμικού πρωτονίων, ενέργεια πυροφωσφορικών δεσμών και αναγωγικού δυναμικού. Αυτή είναι μια ιδιαίτερα εξελιγμένη ακολουθία αντιδράσεων που γίνεται πλέον κατανοητή σε μοριακό επίπεδο. Είναι απίθανο ένα τέτοιο σύστημα να μπορούσε να αναπηδήσει από ένα προβιοτικό μίγμα. Θα πρέπει επομένως να χωριστεί η ακολουθία των αντιδράσεων σε μεμονωμένα βήματα και να εξεταστεί εάν πιθανές προβιοτικές συναθροίσεις από οργανικές ενώσεις είναι ικανές για κάποιο βήμα. Ένας κατάλογος από τα γενικότερα βήματα θα περιλάμβανε (i) τη μεταφορά των ηλεκτρονίων από ένα μόριο χρωστικής δότη σε ένα μόριο αποδέκτη, (ii) την παραγωγή διαβάθμισης πρωτονίων κατά πλάτος των μεμβρανών, (iii) την υδρόλυση του νερού σε υδρογόνο και οξυγόνο και (iv) τον σχηματισμό πυροφωσφορικών δεσμών.

Παραγωγή διαβαθμίσεων pH

Ο Deamer ήταν ο πρώτος που εξέτασε αντιδράσεις οι οποίες θα μπορούσαν να χρησιμοποιηθούν από ένα πρωτοκυτταρικό σύστημα ώστε να παραχθεί διαβάθμιση πρωτονίων στις μεμβράνες. Μια τέτοια αντίδραση θα περιλάμβανε μια χρωστική που θα απορροφούσε το φως. Η χρωστική ουσία, θα μπορούσε με κάποιον τρόπο, να υποστεί μια σχετικά απλή φωτοχημική αντίδραση που να απελευθερώνει ή να λαμβάνει πρωτόνια, καταλήγοντας σε μια διαβάθμιση πρωτονίων και αιχμαλωτίζοντας έτσι ένα μέρος της ηλιακής ενέργειας. Σε κάποιο σημείο στην πρόωρη εξέλιξη, η ενέργεια διαβάθμισης θα πρέπει να συνδέθηκε με άλλες χρήσιμες διαδικασίες όπως τη μεταφορά θρεπτικών ουσιών ή τη σύνθεση χημικών δεσμών.

Ένα μοντέλο που μελετήθηκε περιλάμβανε ένα διαλυτό σύστημα που είχε τις φωτοχημικές ιδιότητες του σιδήρου και το όλο αυτό σύστημα ήταν μέσα σε καψίδιο. Έχει προταθεί ότι τα σύμπλοκα ιόντα του σιδήρου ήταν πιθανά συστατικά των αρχέγονων ωκεανών²⁰ και η χημεία των συστημάτων αυτών έχει αποτελέσει το αντικείμενο πολυάριθμων ερευνών. Τα σιδηροκυανιούχα έχουν την ενδιαφέρουσα ιδιότητα ότι σε διάλυμα μπορούν να απορροφήσουν στο εγγύς-UV φως και να απελευθερώσουν κυανιούχα ιόντα²⁴. Επειδή το υδροκυάνιο είναι ένα ασθενές οξύ με pKa 9,2, σε ουδέτερες τιμές pH τα κυανιούχα μπορούν να συνδέονται με πρωτόνια και να παράγουν μια αξιοσημείωτη αύξηση στο pH του διαλύματος, π.χ. μερικά δευτερόλεπτα μετά από φωτισμό το pH του μη ρυθμιστικού διαλύματος 1 mM σιδηροκυανιούχου καλίου αυξάνεται από 6 σε 9. Εάν τα σιδηροκυανιούχα είναι ενθυλακωμένα σε λιποσώματα, διαβαθμίσεις pH μπορούν να παραχθούν κατά πλάτος των μεμβρανών με τον φωτισμό²⁴. Τέτοια αποτελέσματα δείχνουν πόσο απλό μπορεί να είναι να παραχθούν διαβαθμίσεις pH. Αν και η φωτοχημική αυτή αντίδραση του τοποθετημένου μέσα σε κυστίδιο σιδηροκυανιούχου άλατος δεν φαίνεται να έχει καμία φανερή συγγένεια με κάποιο μονοπάτι που να μπορεί να εξελίχθηκε στην πρωτόγονη φωτοσύνθεση, το σύστημα παρέχει ένα μοντέλο έρευνας πρώιμων χημειοσωματικών διαδικασιών.

Ένα περισσότερο πιθανό σύστημα χρωστικών ουσιών μπορεί να είναι οι πολυκυκλικοί αρωματικοί υδρογονάνθρακες (PAHs). Παράγωγα των PAH αντιπροσωπεύουν πάνω από 90% του οργανικού υλι-

κού των ανθρακούχων χονδριτών²⁵ (είδος μετεωριτών). Είναι, επίσης, πιθανά συστατικά των μικρομετεωριτών και των κομητών και έτσι είναι λογικό να θεωρηθεί ότι οι PAH θα ήταν διαθέσιμοι στο αρχέγονο γήινο περιβάλλον. Πολλά παράγωγα PAH απορροφούν το φως στην εγγύς-UV και στη μπλε περιοχή του φάσματος της ορατής ακτινοβολίας. Επειδή είναι σχετικά μη πολικά, τα μόρια των PAH τείνουν να κατανέμονται στις μεμβράνες και οι φωτοχημικές αντιδράσεις θα μπορούσαν έτσι να μεταγάγουν την ενέργεια του φωτός άμεσα σε χημειοσωματικό δυναμικό. Διάφορα συστήματα μοντέλων PAH έχουν διερευνηθεί σε μία προσπάθεια να παγιδευτούν τα απελευθερωμένα πρωτόνια κατά πλάτος μιας μεμβράνης υπό μορφή χημειοσωματικών διαβαθμίσεων πρωτονίων.

Οι πορφυρίνες ως πρωτόγονες χρωστικές ουσίες

Πολύ καιρό πριν, ήδη από το 1957, έχει προταθεί ότι παράγωγα πορφυρινών ήταν πιθανοί πρόδρομοι των σύγχρονων φωτοσυνθετικών συστημάτων χρωστικών ουσιών²⁶. Σε πιο πρόσφατες έρευνες, έχειδειχθεί ότι οι πορφυρίνες μπορούν να ενσωματωθούν στις διπλοστοιβάδες λιπιδίων και σε πειράματα διεγερμένων καταστάσεων λόγω φωτός μπορεί να παραχθεί τάση και ιοντικά ρεύματα κατά πλάτος της μεμβράνης. Από τα πειραματικά μοντέλα που έχουν χρησιμοποιηθεί χαρακτηριστικό είναι ένα που αποτελούνταν από τρία τμήματα: μια πορφυρίνη συνδεδεμένη με μια κινόνη και μια αλυσίδα καροτενίου (μια χρωστική ουσία, έναν δότη ηλεκτρονίων και έναν αποδέκτη ηλεκτρονίων). Αυτά μπορούν να διαχωρίσουν φορτία διαμέσου μιας διπλοστοιβάδας στην οποία είναι ενσωματωμένα²⁷. Ένα άλλο μοντέλο στηρίζεται σε μια οκτααιθυλο-πορφυρίνη μαγνησίου²⁸.

Σύλληψη της ελεύθερης ενέργειας από τα πρωτόγονα κύτταρα

Πόσο πιθανό είναι κάποιο προτεινόμενο είδος ενέργειας να μπορούσε να ενσωματωθεί σε ένα κυτταρικό μικροπεριβάλλον; Ίσως όλα τα προτεινόμενα είδη ενέργειας να μπορούσαν να οδηγήσουν αντιδράσεις σε συνθήκες εργαστηρίου με καθαρές ενώσεις, αλλά η ενέργεια από τις διάφορες πηγές στην αρχέγονη Γη πιθανόν να διασκορπιζόταν, εκτός αν μπορούσε να αιχμαλωτιστεί από μια μεμβράνη. Μια

ιδανική πηγή ενέργειας είναι η συνεχώς ανανεώσιμη η οποία μπορεί να οδηγήσει μια ενθυλακωμένη αντίδραση δίνοντας την ενέργεια σε ένα ή περισσότερα στάδια μιας πρωταρχικής μεταβολικής οδού. Χωρίς αυτές τις απαιτήσεις, ένα δεδομένο σύστημα από αντιδραστήρια θα έρθει γρήγορα σε ισορροπία.

Σε περίπτωση που έχουμε στον νου μας ένα πρωτόγονο κύτταρο που περιβάλλεται από μια λιπιδιακή διπλοστοιβάδα, οι λιγότερες χρήσιμες μορφές ενέργειας είναι εκείνες που συμπεριλαμβάνουν ιόντα τα οποία δεν διασχίζουν εύκολα μια μεμβράνη. Από την άποψη αυτή τα πυροφωσφορικά, τα σιδηροκυανιούχα, οι θειοεστέρες των αμινοξέων και τα ενεργοποιημένα νουκλεοτίδια θα ήταν οι λιγότερο πιθανές πηγές ενέργειας.

Οι πιθανότερες πηγές ενέργειας είναι αυτές που ενσωματώνουν μικρά, ουδέτερα μόρια. Για παράδειγμα, μεταβολικά μονοπάτια όπως αυτά που προτείνονται από τον Weber με τη γλυκεραλδεΐδη είναι λογικά από αυτή την άποψη. Η γλυκεραλδεΐδη θα διαπερνούσε εύκολα μια μεμβράνη για να χρησιμοποιήσει ως μια πηγή αρχικής ενέργειας.

Πιθανόν, η καλύτερη πηγή ενέργειας θα ήταν μια μεμβράνη με συνδεδεμένο κάποιο σύστημα χρωστικών ουσιών που θα μπορούσε να αναπτύξει ένα χημειοσμητικό δυναμικό διαμέσου της μεμβράνης. Αυτό θα μπορούσε να οδηγηθεί είτε από μια οδό μεταφοράς ηλεκτρονίων που θα εξαρτιόταν από το φως που θα ανέπτυσε ένα δυναμικό μεμβράνης ή από μια αντλία πρωτονίων ανάλογη με τη βακτηριοροδοψίνη. Τα παράγωγα των PAH είναι μια ενδιαφέρουσα πιθανότητα εφόσον ήταν μάλλον άφθονα στην αρχέγονη Γη και ενσωματώνονταν εύκολα στις διπλοστοιβάδες λιπιδίων. Όμως, στερούνται της προφανούς συνέχειας με τη σύγχρονη φωτοσύνθεση. Οι πορφυρίνες έχουν σαφώς εξελικτική συνέχεια, αλλά καμία καλή συνθετική οδός πορφυρίνης δεν έχει τεκμηριωθεί σε προβιοτικό περιβάλλον. Βεβαίως, ακόμα και αν ένα σύστημα χρωστικών ουσιών τεκμηριωθεί θα πρέπει να βρεθεί και ο μηχανισμός που το συνδέει με την παραγωγή δεσμών υψηλής ενέργειας. Όλα αυτά είναι ερωτήματα που δεν μπορούν ακόμα να απαντηθούν.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Deamer, D. W. (1997) «The first living systems: a bioenergetic perspective». *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 61:239-261.
2. Fox, S. W. and Harada, K. (1958) «Thermal copolymerization of amino acids to a product resembling protein». *Science* 128:1214-1216.
3. Rohlfsing, D. L. (1976) «Thermal polyamino acids: synthesis at less than 100°C». *Science* 193:68-70.
4. Fox, S. W. and Dose, K. (1972) «Molecular evolution and the origin of life». In Marcel Dekker, Inc., New York, N.Y.
5. Morowitz, H. J. (1992) *Beginnings of Cellular Life*. Yale University Press, New Haven, Conn.
6. Baltscheffsky, H. (1971) «Inorganic pyrophosphate and the origin and evolution of biological energy transformation», pp. 392-419. In R. Buvet and C. Ponnampereuma (ed.), *Chemical Evolution and the Origin of Life*. North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, The Netherlands.
7. Baltscheffsky, H. (1977) «Conversion of solar energy into energy-rich phosphate compounds», pp. 199-207. In R. Buvet (ed.), *Living Systems as Energy Converters*. North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, The Netherlands.
8. Baltscheffsky, H. and Baltscheffsky, M. (1994) «Molecular origin and evolution of early biological energy conversion». *Nobel Symp.* 84:81-90.
9. Yamagata, Y., Watanabe, H., Saitoh, M. and Namba, T. (1991) «Volcanic production of polyphosphates and its relevance to chemical evolution». *Nature* 352:516-519.
10. Rouse, R. C., Peacor, D. R. and Freed, R. L. (1988) «Pyrophosphate groups in the structure of canaphite $\text{CaNa}_2\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$: first occurrence of condensed phosphate as a mineral». *Am. Mineral.* 73:168-171.
11. Weber, A. L. (1987) «The triose model: glyceraldehyde as a source of energy and monomers for prebiotic condensation reactions». *Origins Life* 17:107-119.
12. Weber, A. L. and Hsu, V. (1990) «Energy-rich glyceric acid oxygen esters: implications for the origin of glycolysis». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 20:145-150.

13. Pinto, J. P., Gladstone, G. R. and Yung, Y. L. (1980) «Photochemical production of formaldehyde in Earth's primitive atmosphere». *Science* 210:183-185.
14. Weber, A. (1984) «Nonenzymatic formation of "energy-rich" lactoyl and glyceroyl thioesters from glyceraldehyde and a thiol». *J. Mol. Evol.* 20:157-166.
15. Weber, A. L. (1989) «Model of early self-replication based on covalent complementarity for a copolymer of glycerate-3-phosphate and glycerol-3-phosphate». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 19:179-186.
16. Wächtershäuser, G. (1988) «Before enzymes and templates: theory of surface metabolism». *Microbiol. Rev.* 52:452-484.
17. Wächtershäuser, G. (1988) «Pyrite formation, the first energy source for life: a hypothesis». *Syst. Appl. Microbiol.* 10:207-210.
18. Woese, C. R. (1987) «Bacterial evolution». *Microbiol. Rev.* 51:221-271.
19. Miller, S. and Schlesinger, G. (1993) «Prebiotic syntheses of vitamin coenzymes. I. Cysteamine and 2-mercaptoethanesulfonic acid (coenzyme M)». *J. Mol. Evol.* 36:302-307.
20. Arrhenius, G. (1987) «The first 800 million years: environmental models for early Earth». *Earth Moon Planets* 37:187-199.
21. Cairns-Smith, A. G. (1978) «Precambrian solution photochemistry, inverse segregation and banded iron formations». *Nature* 276:807-808.
22. Mercer-Smith, J. A. and Mauzerall, D. C. (1984) «Photochemistry of porphyrins: a model for the origin of photosynthesis». *Photochem. Photobiol.* 39:397-405.
23. Deamer, D. W. (1992) «Polycyclic aromatic hydrocarbons: primitive pigment systems in the prebiotic environment». *Adv. Space Res.* 12:183-189.
24. Deamer, D. W. and Harang, E. (1990) «Light-dependent pH gradients are generated in liposomes containing ferrocyanide». *BioSystems* 24:1-4.
25. Cronin, J. R., Pizzarello, S. and Cruickshank, D. P. (1988) «Organic matter in carbonaceous chondrites, planetary satellites, asteroids and comets», pp. 819-857. In J. F. Kerridge and M. S. Matthews (ed.), *Meteorites and the Early Solar System*. University of Arizona Press, Tucson.
26. Granick, S. (1965) «The origin of chlorophyll», pp. 67-88. In V. Bryson and H. L. Vogel (ed.), *Evolving Genes and Proteins*. Academic Press, Inc., New York, N.Y.
27. Seta, P., Bienvenue, E., Moore, A. L., Mathis, P., Bensasson, R. V., Liddell, P., Pessiki, P. J., Joy, A., Moore, T. A. and Gust, D. (1985) «Photodrivn transmembrane charge separation and electron transfer by a carotenoporphyrylquinone triad». *Nature* 316:653-655.

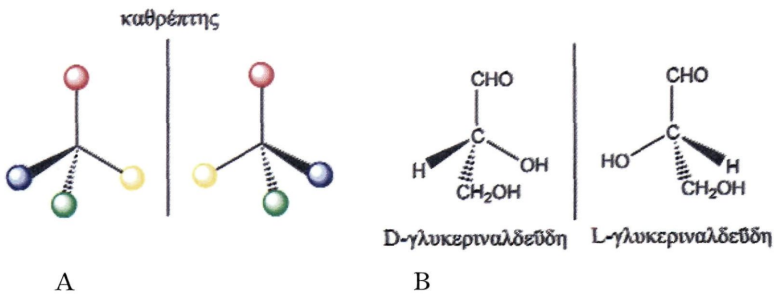
28. Sun, K. and Mauzerall, D. (1996) «Charge transfer across a single lipid-water interface causes ion pumping across the bilayer». *Biophys. J.* 71:309-316.

Η εικόνα από την πρώτη σελίδα του κεφαλαίου είναι από την ιστοσελίδα: <http://cmex-www.arc.nasa.gov/CMEX/data/Puzzle/Prebiot.htm>

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 15ο

Το αίνιγμα της προέλευσης της οπτικής ισομέρειας στους ζωντανούς οργανισμούς

Ένα πρόβλημα που δεν έχει βρει ακόμη τη λύση του είναι η προέλευση των οπτικών ισομερών που συμμετέχουν ως δομικά λιθάρια στα νουκλεϊνικά και στις πρωτεΐνες. Όπως είναι γνωστό τα μόρια με ένα ασύμμετρο άτομο άνθρακα έχουν δύο οπτικά ισομερή με σχέση αντι-κειμένου-ειδώλου. Στο παρακάτω σχήμα φαίνονται οι L- και D- διαμορφώσεις της γλυκεριναλδεΐδης (εικόνα 15.1):



Όπως είναι γνωστό μόνο τα αμινοξέα της L-μορφής κωδικοποιούνται στις πρωτεΐνες και μόνο D- σάκχαρα συμμετέχουν στον σκελετό του DNA και RNA. Το γεγονός ότι βιομόρια παρουσιάζουν μια συγκεκριμένη μορφή χειρομορφίας λέγεται ομοχειρομορφία. Ας σημειωθεί ότι η εργαστηριακή σύνθεση των αμινοξέων και των σακχάρων δίνει ρακεμικά μίγματα (δηλαδή ίσες ποσότητες και των δύο, των L- και D-εναντιομερών). Τα L- και D- μόρια έχουν παρόμοιες φυσικές και χημικές ιδιότητες. Πότε, πώς και από πού έχει την προέλευση αυτό το χαρακτηριστικό της ζωής; Η συγκεκριμένη οπτική ισομέρεια που παρουσιάζουν σήμερα τα διάφορα μόρια εμφανίστηκε πριν, κατά τη διάρκεια ή μετά την εμφάνιση της ζωής στη Γη (εικόνα 15.2); Αυτά τα

ερωτήματα προκαλούν το ενδιαφέρον των επιστημόνων από την εποχή που ο Pasteur ανακάλυψε την οπτική ισομέρεια των βιομορίων, εδώ και 150 χρόνια.

Σε συνέδριο που έγινε και εξετάστηκε ειδικά το θέμα της προέλευσης της ομοχειρομορφίας στη ζωή, φάνηκε καθαρά ότι δεν υπάρχει γενικά αποδεκτή εξήγηση και ότι πιθανόν σημαντικό ρόλο να έπαιξε η ίδια η βιοχημεία των μορίων και όχι τόσο οι αβιοτικές φυσικές διαδικασίες¹.

Κάποιοι φυσικοί και θεωρητικοί χημικοί βλέπουν την ομοχειρομορφία ως αναπόφευκτο επακόλουθο των γενικών θεμελιωδών φυσικών διαδικασιών που έλαβαν μέρος είτε άμεσα στην αρχέγονη Γη είτε σε περιβάλλοντα έξω από αυτήν. Άλλοι θεωρούν ότι ένα καθαρά χειρόμορφο μέσο είναι αναγκαίο για την προέλευση της ζωής και ότι χωρίς τη μοριακή ομοχειρομορφία δεν θα μπορούσε να υπάρξει ζωή. Αντίθετα, κάποιοι βιοχημικοί θεωρούν τη μοριακή ομοχειρομορφία, μάλλον ως ένα επακόλουθο της ζωής παρά ως την απαιτούμενη προϋπόθεση για τη ζωή καθαυτή.

Όπως γνωρίζουμε στη φύση υπάρχουν τέσσερις αλληλεπιδράσεις (συχνά τις ονομάζουμε και δυνάμεις): Η ισχυρή, η ηλεκτρομαγνητική, η ασθενής και η βαρυτική αλληλεπίδραση, με σειρά μειούμενης ισχύος.

Η ηλεκτρομαγνητική αλληλεπίδραση είναι υπεύθυνη για τη συγκρότηση των ατόμων και των μορίων. Η ασθενής και η ισχυρή, πυρηνικές αλληλεπιδράσεις, είναι υπεύθυνες για τις διαδικασίες μέσα στον ατομικό πυρήνα ενώ η βαρυτική μας είναι οικεία από την καθημερινή ζωή. Οι τέσσερις δυνάμεις θεωρείται ότι είναι διαφορετικές όψεις μιας απλής ενοποιημένης δύναμης. Η ηλεκτρομαγνητική και η ασθενής δύναμη έχουν ενοποιηθεί επιτυχώς σε μια ηλεκτροασθενή δύναμη από τους Weinberg, Salam και Glashow². Πρακτικά, αυτό σημαίνει ότι αν η ηλεκτρομαγνητική δύναμη ενεργεί, παραπλεύρως ενεργεί και η ασθενής αλληλεπίδραση. Αυτό κανονικά δεν έχει καμιά συνέπεια επειδή η ασθενής αλληλεπίδραση είναι εκατοντάδες δισεκατομμύρια φορές ασθενέστερη από την ηλεκτρομαγνητική. Όμως, με τα χειρόμορφα μόρια τα πράγματα αλλάζουν. Η ασθενής δύναμη, είναι και η μόνη από τις τέσσερις δυνάμεις που είναι χειρική (chiral), παραβιάζει την ισοτιμία ή σπάει την οπτική συμμετρία.

Η ασθενής αλληλεπίδραση παράγει μια πάρα πολύ μικρή διαφορά ενέργειας μεταξύ των L και D μορίων και ονομάζεται ενεργειακή διαφορά παραβίασης ομοτιμίας (parity-violating energy difference). Συνεπώς, θα μπορούσε να παραχθεί μια ελαφρά περίσσεια των πιο σταθερών χειρόμορφων δομών στην προβιοτική σούπα, περίσσεια η οποία θα μπορούσε να διευρυνθεί με αυτοκαταλυτικές αντιδράσεις και να δημιουργηθεί η σημερινή ομοχειρομορφία. Η παρουσία ενός οπτικού ισομερούς σε μια αυτοκαταλυτική αντίδραση υποβοηθάει την παραγωγή του ίδιου, αλλά αναστέλλει την παρασκευή του οπτικού του αντίποδα. Πολλές βιολογικές αντιδράσεις έχουν τέτοιες ιδιότητες³.

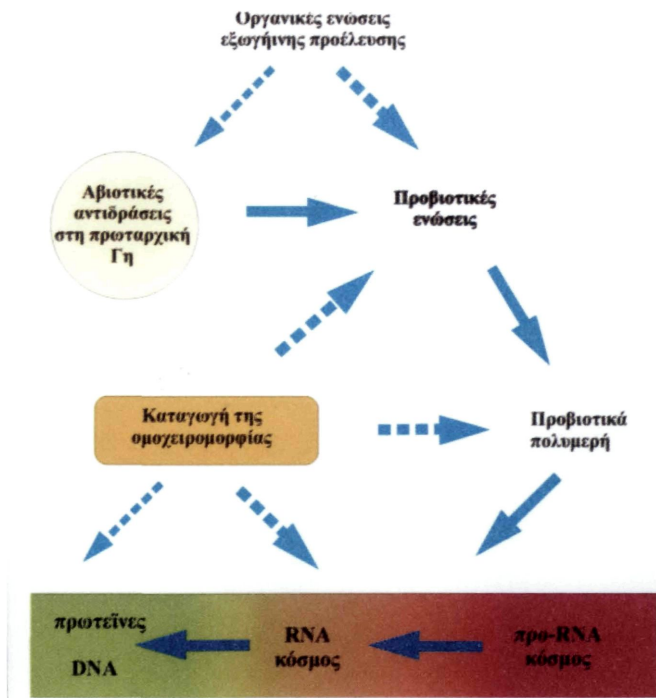
Πόσο μεγάλο ρόλο θα μπορούσε να παίξει η ασθενής αλληλεπίδραση στην προέλευση της ομοχειρομορφίας^{2,4}; Στην περίπτωση των αμινοξέων, η ενεργειακή διαφορά παραβίασης ομοτιμίας, θα μπορούσε να παράγει περίσσεια μόνο ενός εκατομμυρίου μορίων του L-εναντιομερούς σε σύνολο 6×10^{23} μορίων ή ενός mole ρακεμικού μίγματος. Θα απαιτούνταν ενίσχυση της διαδικασίας τροποποίησης της φυσικής συμμετρίας για τον εμπλουτισμό κάποιου εναντιομερούς. Ένα καλό παράδειγμα αυτοκατάλυσης είναι τα κορεσμένα διαλύματα του υπερχλωρικού νατρίου, ενός μη χειρόμορφου μορίου, το οποίο τυχαία κρυσταλλώνεται με ανάδευση σε καθαρά αριστερόστροφους ή δεξιόστροφους κρυστάλλους. Αυτό θα μπορούσε να συμβαίνει σε υποτιθέμενες προβιοτικές γεωχημικές συνθήκες;

Πέρα από την προέλευση της ομοχειρομορφίας και της αυτοκατάλυσης που θα μπορούσε να είχε συμβεί στην αρχέγονη Γη, ένας αυξανόμενος αριθμός άρθρων υποστηρίζει την άποψη της εξωγήινης προέλευσης της ομοχειρομορφίας, από υπεριώδη κυκλικά πολωμένη ακτινοβολία⁵⁻¹⁰. Σύμφωνα με τις απόψεις αυτές χειρόμορφα μόρια υπήρχαν πριν από τον σχηματισμό του ηλιακού μας συστήματος, τα οποία μεταφέρθηκαν στη Γη με κομήτες και μετεωρίτες. Ως πηγές κυκλικού πολωμένου φωτός αναφέρονται μαγνητικά αστέρια νετρονίων. Πολλές μελέτες πρέπει ακόμα να γίνουν στην κυκλική πόλωση, δεδομένου ότι αυτή είναι λιγότερο κοινή και λιγότερο μελετημένη από τη γραμμική. Προτείνονται, βέβαια, και άλλες πηγές που ακόμα όμως δεν έχουν καλά τεκμηριωθεί. Σύμφωνα με το μοντέλο αυτό, προβλέπεται ότι, αν υπάρχει ζωή σε άλλα μέρη του ηλιακού μας συστήματος (π.χ.

στον Άρη ή στους ωκεανούς της Ευρώπης που είναι δορυφόρος του Δία) θα εμφανιζόταν ίδια ομοχειρομορφία με αυτήν της Γης. Όμως, σε πλανήτες άλλων αστείων θα υπάρχει ή η ίδια ή η αντίθετη από αυτήν της Γης.

Η μικρή περίσσεια των L- αμινοξέων κατά το μοντέλο αυτό παράγεται από μια διαδικασία ασύμμετρης φωτόλυσης. Το πρόβλημα είναι ότι δεν υπάρχει άμεση απόδειξη για ύπαρξη χειρόμορφων μορίων στον μεσοαστρικό χώρο. Πάντως με βάση αυτή την υπόθεση, για να φτάσουμε στον σημερινό χειρόμορφο κόσμο, απαιτούνται οι αντιδράσεις αυτοκατάλυσης.

Η ανίχνευση περισσειας L-αμινοξέων στους μετεωρίτες Murchison και Murray δείχνει ότι η ομοχειρομορφία των βιολογικών μορίων πιθανόν να αντανακλά μια ασυμμετρία, ήδη παρούσα στα πρωταρχικά υλικά από τα οποία σχηματίστηκε το ηλιακό σύστημα.



ΕΙΚΟΝΑ 15.2.

Ομοχειρομορφία και προέλευση της ζωής.

Έχει αναφερθεί, για παράδειγμα, περίσσεια L-αλανίνης στον μετεωρίτη Murchison¹¹. Κατά τη γνώμη μιας μερίδας ερευνητών, αυτό δεν είναι απόδειξη της εξωγήινης καταγωγής της ομοχειρομορφίας, αλλά θέμα πρόσμιξης κατά την πτώση του μετεωρίτη στη Γη. Και αυτό, γιατί α-διαλκυλ-αμινοξέα που δεν βρίσκονται σε πρωτεΐνες, όπως η ισοβαλίνη που δεν είναι επιρρεπής σε προβλήματα πρόσμιξης, αποτελούν ρακεμικά μίγματα. Οι αντίθετες απόψεις, όμως, επιμένουν και νεότερα αποτελέσματα αναφέρουν περιπτώσεις άλλων εναντιομερών αμινοξέων στον συγκεκριμένο μετεωρίτη¹². Μεταξύ των άλλων, βρέθηκε σε περίσσεια και η ισοβαλίνη. Πάντως, δεν έχει ακόμα γίνει πλήρως αποδεκτή από όλους η περίσσεια L-αμινοξέων στους παραπάνω μετεωρίτες.

Κάποιος που θέλει να εξηγήσει την προέλευση της ομοχειρομορφίας στη ζωή, με προϋπάρχουσα περίσσεια χειρόμορφων μορίων στην προβιοτική σούπα, θα πρέπει να ασχοληθεί και με την αυθόρμητη ρακεμοποίηση. Σύμφωνα με την τελευταία, κάθε εμπλουτισμένο μίγμα σε κάποιο εναντιομερές θα μετατραπεί αυθόρμητα σε ρακεμικό μίγμα. Η ρακεμοποίηση των αμινοξέων στη σύγχρονη Γη είναι μια γρήγορη γεωχημική αντίδραση. Μετατρέπει βιολογικά L-αμινοξέα σε ρακεμικά μίγματα σε 1.000 χρόνια στους 50°C και σε 1.000.000 στους 0°C. Επομένως, κάθε ομοχειρόμορφο αμινοξύ στην πρωταρχική Γη πρέπει να έχει ενσωματωθεί σε σημαντικά βιομόρια και κατά κάποιον τρόπο προστατευμένα από την ρακεμοποίηση γι' αυτές τις χρονικές περιόδους. Οι σύγχρονοι οργανισμοί πρέπει ακόμα να αντιμετωπίζουν το πρόβλημα της *in vivo* ρακεμοποίησης και των επιζήμιων αποτελεσμάτων της στις πρωτεΐνες και στη δομή και λειτουργία των ενζύμων. Αυτό ίσως να ήταν και το γεγονός της προέλευσης της ομοχειρομορφίας των αμινοξέων.

Για πολλούς βιοχημικούς, η ομοχειρομορφία δεν απαιτούνταν για την έναρξη της ζωής. Σε γεωχημικές συνθήκες η D-ριβόζη, το χειρόμορφο σάκχαρο που βρίσκεται στο RNA, είναι πολύ ασταθές και αποσυντίθεται τόσο γρήγορα που θα ήταν απίθανο να ήταν συστατικό της προβιοτικής σούπας. Έτσι τα πρώτα αυτοαντιγραφόμενα μόρια, που ήταν παρόντα στον προ-RNA κόσμο, θα ήταν συστατικά μη-χειρόμορφα. Τα συστατικά της ραχοκοκαλιάς του πεπτιδονουκλεϊνικού οξέος (PNA), που είναι υποψήφιο ως γενετικό υλικό στον προ-RNA κόσμο, είναι μη χειρόμορφα. Γενικά, τα μη χειρόμορφα μόρια, όπως

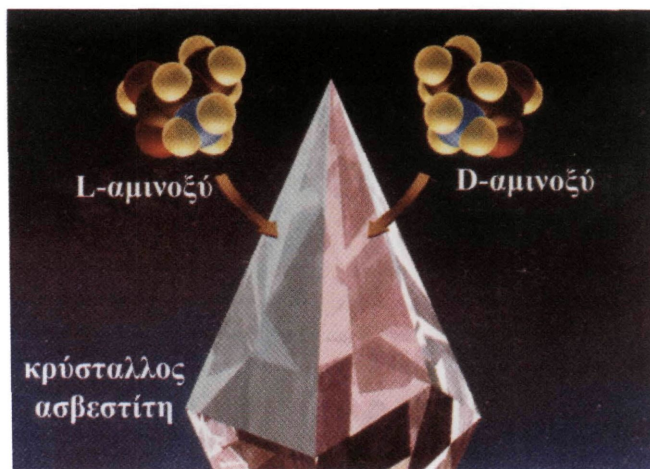
το PNA, θεωρούνται δελεαστικά υποψήφια μόρια, ως οι πρώτοι φορείς της γενετικής πληροφορίας, γιατί αυτά σχηματίζουν ζεύγη βάσεων και ελικοειδείς δομές όπως το DNA.

Σύμφωνα με πρόταση του Miller, τα ισοτακτικά πολυμερή (δηλαδή αυτά που περιέχουν μονομερή και τα οποία παρουσιάζουν την ίδια χειρομορφία) θα πρέπει να σχηματίστηκαν τυχαία στην πρωταρχική Γη, μολονότι ο αριθμός των D- και L- βασισμένων πολυμερών θα ήταν παρόμοιος. Τη σημασία αυτής της πρότασης μπορούμε να τη δούμε στα μόρια της πυρανόζης του RNA όπου υπάρχει στερεοεξειδίκευση στον σχηματισμό των βάσεων ακόμη και σε ρακεμικό μίγμα. Σύμφωνα με αυτή την εικόνα, ένα ομοχειρόμορφο ισοτακτικό πολυμερές απέκτησε, κατά τύχη, εκλεκτικό εξελικτικό πλεονέκτημα (για παράδειγμα κατάλυση ή πιο αποτελεσματική αντιγραφή) και έτσι η προέλευση της ομοχειρομορφίας θα μπορούσε να είναι στενά συνδεδεμένη με την προέλευση της ζωής. Πιθανόν, η ομοχειρομορφία της ζωής να είναι απλά προϊόν της εξέλιξης της ζωής.

Όλοι συμφωνούν ότι το παράδειγμα της παρουσίας της ομοχειρομορφίας των βιομορίων μόνο στη Γη είναι ανεπαρκές για να διαπιστώσουμε πώς έσπασε ευρύτερα η συμμετρία των μορίων στο σύμπαν. Η πρόβλεψη είναι ότι, όπου υπάρχει ζωή, η μοριακή χειρομορφία θα είναι όπως ακριβώς στη Γη. Το μοντέλο με το κυκλικά πολωμένο φως προβλέπει ίδια χειρομορφία στο ίδιο πλανητικό σύστημα, ενώ το βιοτικό μοντέλο προβλέπει ότι όπου έχει αναπτυχθεί ζωή έχει την ίδια πιθανότητα να είναι ίδιας ή αντίθετης χειρομορφίας. Η λύση του προβλήματος μπορεί, εν μέρει, να έρθει όταν εξερευνησουμε τον Άρη και αναλύσουμε τις οργανικές ενώσεις των κομητών.

Όπως αναφέρθηκε, η επίδραση των πετρωμάτων στην προέλευση της ζωής θεωρείται επίσης πολύ σημαντική. Τα τελευταία χρόνια πολλές εργασίες έχουν ως θέμα την επίδραση ορυκτών στην επιλογή οπτικών ισομερών^{13,14}. Στην εικόνα 15.3 αναπαριστάται ένας κρύσταλλος του ορυκτού ασβεσίτη ο οποίος έχει την τάση να ελκύει τα L-, D- από διαφορετικές πλευρές.

Συνοψίζοντας λοιπόν, έχουν προταθεί δύο θεωρίες για την καταγωγή της ομοχειρομορφίας: η βιοτική και η αβιοτική. Σύμφωνα με τη βιοτική θεωρία η ζωή ήταν αρχικά βασισμένη σε μη χειρόμορφα μόρια (ή



ΕΙΚΟΝΑ 15.3.

Το ορυκτό ασβεστίτης τείνει να έλκει τα αριστερόστροφα και τα δεξιόστροφα αμινοξέα σε διαφορετικές κρυσταλλικές του πλευρές. Τέτοιες διαδικασίες θα μπορούσαν να εξηγήσουν το γιατί η ζωή χρησιμοποιεί μόνο τα αριστερόστροφα αμινοξέα¹⁵ (Scientific American April 2001 p 66 Εικονογράφηση από K. Eward).

ρακεμικά), ενώ η χρήση ειδικών εναντιομερών ήρθε με την εξέλιξη. Σύμφωνα με την αβιοτική από την άλλη, μια ροπή προς την ομοχειρομορφία εικάζεται ότι κληρονομείται με τη χημική εξέλιξη και έτσι η ασυμμετρία προηγείται της προέλευσης της ζωής.

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Bada, J. L. (1995) «Origins of homochirality». *Nature* 374:594-595.
2. Barron, L. D. (1995) in *New Developments in Molecular Chirality*, ed. Mezey, P. G. (Kluwer, Dordrecht, The Netherlands), pp. 1-55.
3. wysiwyg://27/http:newschemist.com/nsplus/insight/future/macdermott.html
4. Szabo-Nagy, A. and Keszthelyi, L. (1999) «Demonstration of the parity-violating energy difference between enantiomers». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96:4252-4255.
5. Rubenstein, E., Bonner, W. A., Noyes, H. P. and Brown, G. S. (1983) «Supernovae and life». *Nature*, 306:118.
6. Bonner, W. A. and Rubenstein, E. (1987) «Supernovae, neutron stars and biomolecular chirality». *Biosystems* 20:99-111.
7. Bonner, W. A. (1991) «The origin and amplification of biomolecular chirality». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 21:59-111.
8. Bailey, J., Chrysostomou, A., Hough, J. H., Gledhill, T. M., McCall, A., Clark, S., Menard, F., Tamura, M. (1998) «Circular polarization in star-formation regions: implications for biomolecular homochirality». *Science*, 281:672-674.
9. Bonner, W. A., Greenberg, J. M., Rubenstein, E. (1999) «The extraterrestrial origin of the homochirality of biomolecules-rebuttal to a critique». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 29:215-219.
10. Bailey, J. (2001) «Astronomical sources of circularly polarized light and the origin of homochirality». *Orig Life Evol Biosphere*, 31:167-183.
11. Engel, M. H., Macko, S. A. and Silfer, J. A. (1990) «Carbon isotope composition of individual amino acids in the Murchison meteorite». *Nature*, 348:47-49.
12. Cronin, J. R. and Pizzarello, S. (1997) «Enantiomeric excesses in meteoritic amino acids». *Science* 275:951-955.
13. Hazen, R. M., Filley, T. R. and Goodfriend, G. A. (2001) «Selective adsorption of L- and D-amino acids on calcite: Implications for biochemical homochirality». *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 98:5487-5490.
14. Orme, C. A., Noy, A., Wierzbicki, A., McBride, M. T., Grantham, M., Teng, H. H., Dove, P. M. and DeYoreo, J. J. (2001) «Formation of

- chiral morphologies through selective binding of amino acids to calcite surface steps». *Nature* 411:775- 779.
15. Hazen, R. M. (2001) «Life's rocky start». *Scientific American* April 2001:60- 71.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 16ο

Συνθέτοντας ζωή

*«Η χημική σύνθεση του ιικού γονιδιώματος παρήγαγε σε συνδυασμό με *de novo* ακυτταρική σύνθεση έναν συνθετικό ιό με βιοχημικά και παθολογικά χαρακτηριστικά του ιού της πολιομυελίτιδας. Το 1828, όταν ο Wöhler συνέθεσε την ουρία, η βιταλιστική θεωρία κατέρρευσε. Εάν η δυνατότητα αντιγραφής είναι μια ιδιότητα της ζωής, τότε ο ιός της πολιομυελίτιδας είναι μια χημική ουσία $C_{332652}H_{492388}N_{98245}O_{131196}P_{7501}S_{2340}$... με έναν κύκλο ζωής.¹»*

Η σύνθεση της ουρίας από τον Wöhler, το 1828, χαρακτηρίστηκε ως μια αποφασιστική κρίσιμη καμπή στην ιστορία της χημείας. Η εργαστηριακή παραγωγή μιας ουσίας που ήταν συνδεδεμένη μέχρι τότε αποκλειστικά με τους ζωντανούς οργανισμούς παραβίασε το όριο μεταξύ ζωντανού και μη ζωντανού. Καμία μυστηριώδης «ζωική δύναμη». Σήμερα ξέρουμε ότι η ουρία είναι μια υπερβολικά απλή ουσία και ο χημικός τύπος της, CH_4N_2O , δεν θα φόβιζε ακόμη και έναν μαθητή του λυκείου. Αλλά, ακόμη και στην εποχή εκείνη, η ουρία δεν θεωρήθηκε από μερικούς ως «πραγματικό οργανικό μόριο» αλλά «μάλλον ένα περίττωμα παρά ένα συστατικό του ανθρώπινου σώματος»².

Στον αιώνα που ακολούθησε την εργαστηριακή παραγωγή της ουρίας από τον Wöhler, η χημεία και η ζωή παρέμειναν αποφασιστικά δύο ξεχωριστά πράγματα, εξαιτίας της γρήγορης και διαφορετικής ανάπτυξης των επιστημονικών τομέων της οργανικής χημείας και της βιοχημείας. Κατά περιόδους φάνηκε ότι οποιαδήποτε συζήτηση για τους ζωντανούς οργανισμούς και για τη ζωή πρέπει να απαγορευτεί στα τμήματα οργανικής χημείας. Η χημική σύνθεση των πρωτεϊνών, των νουκλεϊνικών οξέων και των ολιγοσακχαριτών δεν ήταν δραστη-

ριότητες με τις οποίες ασχολούνταν τα παραδοσιακά τμήματα της οργανικής χημείας. Όμως, τα τρομερά τεχνικά εμπόδια για τη σύνθεση των βιοπολυμερών υπερνικήθηκαν στις αρχές της δεκαετίας του 1960 με την εισαγωγή της σύνθεσης στερεάς φάσης, που εφαρμόστηκε πρώτα στα πεπτίδια και τις πρωτεΐνες από τον Merrifield. Σε μια μνημειακή προσπάθεια, προς το τέλος της δεκαετίας του 1970, επιτεύχθηκε η σύνθεση DNA, από τον Khorana, με την πρώτη σύνθεση γονιδίων. Η εισαγωγή των διαδικασιών στερεάς φάσης και της αυτοματοποίησης έφερε τη σύνθεση ολιγονουκλεοτιδίων, μικρών κομματιών DNA, στα μοριακά εργαστήρια της βιολογίας τη δεκαετία του 1980. Αλλά οι μέθοδοι αυτοί εφαρμόστηκαν σε μεμονωμένα γονίδια, με την ενζυμική ένωση συνθετικών ολιγονουκλεοτιδίων. Τα γονιδιώματα, που περιέχουν πολλά γονίδια, παρέχουν μια πολύ μεγαλύτερη συνθετική πρόκληση. Εάν η «ζωή» πρέπει να συντεθεί, τότε ο επόμενος στόχος είναι τα γονιδιώματα που παρέχουν το σχεδιάγραμμα για τη χημεία ενός οργανισμού.

Η χημική σύνθεση γονιδιωμάτων, με τη βοήθεια ενζυμικής σύνδεσης και της αλυσιδωτής αντίδρασης πολυμεράσης (PCR) εμφανίζεται έτσι να είναι εφικτή στο εργαστήριο, κάτι που μέχρι τότε ανήκε στη σφαίρα της επιστημονικής φαντασίας. Παρακάτω, αφού παρακάμψουμε τις αντιρρήσεις και τις κριτικές που υποστηρίζουν ότι είναι επικίνδυνο να παρασκευάζουμε ιούς και ότι αυτό θα πρέπει να απαγορευτεί, χωρίς βεβαίως να ισχυριστούμε ότι πρέπει να αγνοήσουμε αυτούς τους φόβους και τις ανησυχίες, θα παρακολουθήσουμε τι έχει γίνει με την *de novo* σύνθεση ζωής. Βεβαίως, τα βιοχημικά συστήματα είναι αποτελεσματικές ιστορικές συσσωρεύσεις και φαίνεται μάλλον αδύνατο για την παρασκευή ζωής να έχουμε τη συνταγή: προσθέστε νερό, συστατικά, αναμίξτε και πάρτε ζωή³. Αν βάλουμε, όμως, ένα αυτοαντιγραφόμενο μόριο μέσα σε κατάλληλο περιβάλλον, δίνοντάς του ενέργεια, θρεπτικά υλικά και δίνοντάς του τον κατάλληλο χρόνο για δαρβινική εξέλιξη, γιατί να μην μπορούμε να πάρουμε μια ζωντανή οντότητα με τα στοιχειώδη χαρακτηριστικά της ζωής; Το σημαντικό, βεβαίως, είναι να μάθουμε τους μηχανισμούς της ζωής και αυτό θα το έχουμε πετύχει πλήρως όταν μπορέσουμε να παρασκευάσουμε κυτταρική ζωή στο εργαστήριο.

Στον δρόμο για τη σύνθεση ζωής στο εργαστήριο έχουμε τρεις διαφορετικές προσεγγίσεις οι οποίες, όπως όλα στην επιστήμη, καθορίζονται από την τεχνολογία και τις σημερινές γνώσεις μας για τη ζωή: τη σύνθεση ιών, τη σύνθεση των απλούστερων βακτηρίων και τη σύνθεση πρωτοκυττάρων.

Σύνθεση ιών

Εκατόν εβδομήντα τέσσερα χρόνια μετά από τον Wöhler, το 2002, ο Wimmer με τους συνεργάτες του συνέθεσαν το συμπληρωματικό DNA του ιού της πολιομυελίτιδας και πέτυχαν την παραγωγή ενός μολυσματικού ιικού μορίου. Τηρουμένων των αναλογιών, το μήκος του γονιδιώματος των ~7500 νουκλεοτιδίων μπορεί να συγκριθεί με το πρώτο γονίδιο που συντέθηκε προς το τέλος της δεκαετίας του 1970, το οποίο είχε μήκος 207 νουκλεοτιδίων. Η σύνθεση του ιού της πολιομυελίτιδας δείχνει ότι ένας ιός ικανός για αντιγραφή, και επομένως μια μορφή ζωής, μπορεί πράγματι να συντεθεί με εργαστηριακές διαδικασίες χωρίς την επέμβαση άλλου ιικού DNA¹. Πιο πρόσφατα αναφέρθηκε η κατασκευή ενός συνθετικού γονιδιώματος του βακτηριοφάγου phiX174, ο οποίος είναι ένας ιός ικανός να μολύνει το κοινό βακτήριο *E. coli*. Η σύνθεση ενός τμήματος 5386 νουκλεοτιδίων επιτεύχθηκε σε χρόνο 14 ημερών. Βελτιωμένες μέθοδοι ενίσχυσαν την αξιοπιστία της σύνθεσης. Ακόμα μια φορά αποδείχτηκε ότι μολυσματικά ιικά μόρια μπορούσαν να παραχθούν στο εργαστήριο. Αυτά τα δύο παραδείγματα αποδεικνύουν ότι τώρα υπάρχουν πλέον μεθοδολογίες και για τη συγκρότηση μεγαλύτερων γονιδιωμάτων, που επιτρέπουν την εργαστηριακή δημιουργία οργανισμών με «ελάχιστα γονιδιώματα». Η χημεία και η βιοχημεία μπορούν τώρα να επιτρέψουν τη σύνθεση της «ζωής».

Οι ιοί ζουν στα όρια της χημείας και της βιολογίας. Οι απλούστεροι ιοί, μεταξύ αυτών ο phiX174 και ο ιός της πολιομυελίτιδας, αποτελούνται από σχετικά απλά πρωτεϊνικά καλύμματα που περικλείουν μικρά γονιδιώματα. Αυτά έχουν την ικανότητα για τη στρατολόγηση των μηχανισμών των κυττάρων ξενιστών για την αντιγραφή των ιών. Οι ιοί είναι υποχρεωτικά ενδοκυτταρικά παράσιτα που σημαίνει ότι δεν μπορούν να πολλαπλασιαστούν μόνοι τους και είναι αναμφισβήτητα η

απλούστερη συλλογή χημικών ουσιών που έχουν μερικές από τις ιδιότητες της ζωής. Οι εργασίες που αναφέρθηκαν παραπάνω δείχνουν τις δυνατότητες των μεθόδων της χημείας και της βιοχημείας, οι οποίες μας έχουν βοηθήσει, στη σύνθεση των μικρών αυτών γονιδιωμάτων.

Σύνθεση βακτηρίων

Η ομάδα του Craig Venter και των συνεργατών του που συνέθεσε το γονιδίωμα του βακτηριοφάγου phiX174 (ο Venter ήταν επικεφαλής της Celera Genomics Corporation, γνωστής για την αποκωδικοποίηση του ανθρώπινου γονιδιώματος), ασχολήθηκε με το βακτήριο *Mycoplasma genitalium*, που θεωρείται ο μικρότερος γνωστός ζωντανός οργανισμός.

Το *M. genitalium* ζει στην αναπνευστική οδό και στους πνεύμονες του ανθρώπου, δεν προκαλεί καμία γνωστή ασθένεια και έχει τα λιγότερα γονίδια από οποιοδήποτε άλλον γνωστό ζωντανό οργανισμό, ακριβώς 480.

Η ανάλυση έδειξε ότι 265 έως 350 από τα 480 γονίδια που κωδικοποιούν πρωτεΐνες στο *M. genitalium* είναι απαραίτητα για την ανάπτυξη του βακτηρίου σε εργαστηριακές συνθήκες, συμπεριλαμβανομένων περίπου 100 γονιδίων άγνωστης λειτουργίας. Η ύπαρξη 111 άγνωστων, αλλά απαραίτητων, γονιδίων δείχνει βεβαίως ότι δεν καταλαβαίνουμε ακόμα πολλά για τις βασικές λειτουργίες της ζωής.

Το *M. genitalium* είναι συγγενικό με το *M. pneumoniae*, το οποίο έχει τα ίδια 480 γονίδια συν 200 επιπλέον. Έτσι, αποφασίστηκε ότι αυτά τα 200 γονίδια δεν είναι απαραίτητα για τη ζωή. Χρησιμοποιώντας τρανσποζόνια αποδιοργάνωναν ένα προς ένα από τα 480 γονίδια και εξέταζαν αν ο οργανισμός μπορούσε να επιζήσει. Το ενδιαφέρον βεβαίως είναι ο μεγάλος αριθμός γονιδίων που είναι απαραίτητος, αν και δεν γνωρίζουμε ακόμα την ακριβή τους λειτουργία⁴.

Πειράματα έδειξαν ότι μερικά γονίδια ήταν απαραίτητα μόνο κάτω από ορισμένες συνθήκες, όταν, για παράδειγμα, έλειπαν κάποιες θρεπτικές ουσίες για τον μικροοργανισμό. Τελικά, διαπιστώθηκε με



ΕΙΚΟΝΑ 16.1.

Το *M. genitalium* είναι το μικρότερο γνωστό βακτήριο (K. Frantz, A. Albay and K. F. Bott, Univ. No Carolina).

έκπληξη, όπως δήλωσε ο Venter, ότι η ζωή εξαρτάται από ένα ορισμένο πλαίσιο. Δεν υπάρχει από μόνη της αλλά μόνο αλληλεπιδρώντας με το περιβάλλον της.

Το επόμενο επίτευγμα είναι να δημιουργηθεί ένα τεχνητό βακτήριο βασισμένο στα απαραίτητα γονίδια. Το πρώτο βήμα σε ένα τέτοιο πείραμα θα ήταν να κατασκευαστεί ένα τεχνητό χρωμόσωμα που να φέρει αυτά τα γονίδια. Έτσι θα μπορούσαν να κατασκευαστούν νέα βακτήρια.

Όπως καταλαβαίνουμε, πέρα από τη γνώση που θα αποκομίσουμε, οι νέοι οργανισμοί θα μπορούσαν να έχουν χιλιάδες πρακτικές και εμπορικές εφαρμογές: από το να καθαρίζουν τοξικές ουσίες που ρυπαίνουν τώρα το περιβάλλον μέχρι να δημιουργούν ανανεώσιμη ενέργεια με τον διαχωρισμό του νερού σε υδρογόνο και οξυγόνο.

Σύνθεση πρωτοκυττάρου

Οι δύο παραπάνω προσεγγίσεις αναφέρονται σε προσπάθειες να αντιγράψουμε τη ζωή και να τη συνθέσουμε σε αρκετά πολύπλοκο επίπεδο, γιατί ακόμα και το μικρότερο βακτήριο είναι πράγματι εξαιρετικά πολύπλοκο. Μια διαφορετική προσέγγιση, που ενδιαφέρει πιο άμεσα τον τομέα της προέλευσης της ζωής, είναι να «μιμηθούμε» τον πρώτο ή έναν από τους πρώτους οργανισμούς που εμφανίστηκαν στη Γη, πριν από 4 δισεκατομμύρια χρόνια. Προσπαθούμε έτσι να φανταστούμε το απλούστερο πιθανό σύστημα από το οποίο θα μπορούσε να έχει αρχίσει η ζωή και να το κάνουμε πράξη στο εργαστήριο.

Θεωρείται ευνόητο, όπως ήδη αναφέρθηκε, αλλά πρέπει πάλι να τονιστεί καθώς αιωρείται συνεχώς η παραπλανητική άποψη ότι «οι επιστήμονες θέλουν να παίξουν τον ρόλο του Θεού», πως το ζήτημα δεν είναι να δημιουργήσει ο άνθρωπος ζωή, αλλά να κατανοήσουμε τους μηχανισμούς που είναι αναγκαίοι για τη δημιουργία και τη διατήρηση της ζωής.

Η πρώτη πρόκληση, στην πορεία για τον σχηματισμό αυτού του είδους συνθετικής ζωής, είναι να φανταστούμε μια συλλογή μορίων που είναι αρκετά απλή, ώστε να αυτοσυγκροτηθεί και αρκετά πολύπλοκη, ώστε να μπορεί να έχει όλες τις ιδιότητες ενός ζωντανού συστήματος. Αν πάρουμε ένα σύγχρονο βακτήριο και το «αποσυναρμολογήσουμε», για να βρούμε τα ελάχιστα απαραίτητα συστατικά, θα

δούμε εκατοντάδες γονίδια και χιλιάδες διαφορετικές πρωτεΐνες και άλλα μόρια⁵. Θα πρέπει να ψάξουμε για απλούστερα συστήματα, εάν ελπίζουμε είτε να συνθέσουμε ένα κύτταρο *de novo* είτε να κατανοήσουμε την προέλευση της ζωής στη Γη. Η έρευνα για απλούστερες μορφές ζωής οδήγησε στην υπόθεση του «κόσμου του RNA» και η περαιτέρω έρευνα οδηγεί στον «προ-RNA κόσμο» όπου άλλα μόρια εκτός του RNA κυριαρχούσαν ως γενετικό υλικό, όπως αναφέρθηκε στο κεφάλαιο 9.

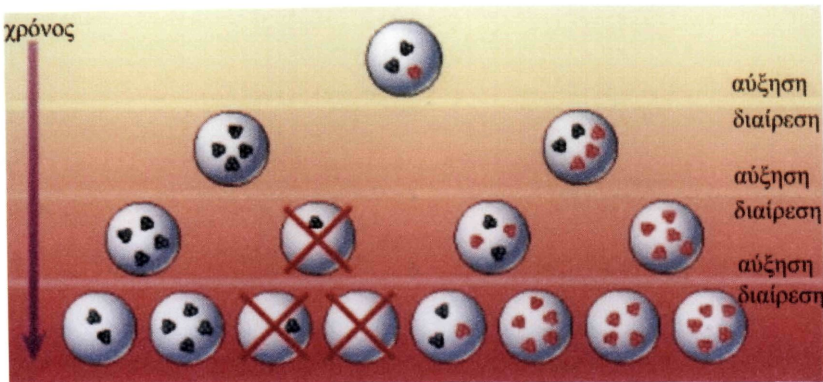
Σχεδιάζοντας ένα είδος πρωτοκυττάρου θεωρήθηκε ότι η ζωή μπορεί να αναδυθεί από την ένωση δύο θεμελιακά διαφορετικών ειδών αντιγραφόμενων συστημάτων: του πληροφοριακού γονιδιώματος και των τρισδιάστατων δομών στις οποίες διαμένει⁶. Ο απλούστερος για μας τρόπος να καταστήσουμε δυνατή μια δαρβινική εξέλιξη είναι να αρχίσουμε με ένα γονιδίωμα νουκλεϊνικού οξέος. Αν και πολύς λόγος γίνεται για το πρώτο γενετικό υλικό, για την ώρα από αυτά που ξέρουμε, το RNA και το DNA είναι πρακτικά τα διαθέσιμα γενετικά υλικά που μπορούν να υποστούν εξέλιξη *in vitro*. Έγιναν και γίνονται πολλές εργασίες με σκοπό την εύρεση ή τον σχεδιασμό μιας RNA ρεπλικάσης, δηλαδή ενός μορίου RNA που θα μπορεί να δρα και ως εκμαγείο για την μεταβίβαση της γενετικής πληροφορίας που είναι αποθηκευμένη σε αυτό.

Όλα τα γνωστά κύτταρα χρησιμοποιούν μεμβράνες οι οποίες αποτελούνται από αμφίφιλα λιπίδια. Έτσι ο ευκολότερος τρόπος να κατασκευάσουμε ένα απλό πρωτοκύτταρο είναι να το περιβάλουμε από μια μεμβράνη λιπιδίων. Είναι επίσης εύκολο να φανταστούμε ότι ένα απλό κύτταρο θα μπορούσε να εξελιχθεί σε περισσότερο πολύπλοκα κύτταρα, όμοια με τα κύτταρα που υπάρχουν σήμερα. Στο κεφάλαιο 11 έχει περιγραφεί το λιπόσωμα ως μοντέλο πρωτοκυττάρου.

Συνεπώς, ένα απλό κύτταρο θα συνίσταται από μια RNA ρεπλικάση αντιγραφόμενη μέσα σε ένα αντιγραφόμενο μεμβρανικό κυστίδιο. Αμφότερα τα συστατικά είναι αυτο-συγκροτούμενα: η καταλυτική δραστική δομή της ρεπλικάσης θα σχηματιστεί αυθόρμητα ως συνέπεια της αλληλουχίας των νουκλεοτιδίων, ενώ η μεμβράνη των κυστιδίων συγκροτείται αυθόρμητα ως αποτέλεσμα των αλληλεπιδράσεων μεταξύ των μορίων των λιπιδίων. Καθώς μόρια RNA μπορούν αυθόρμητα να εγκλωβιστούν στα κυστίδια, ενώ αυτά σχηματίζονται, το όλο

πρωτοκύτταρο θα μπορούσε να είναι αυτοσυκροτούμενο. Αναπόφευκτα το πρώτο κύτταρο θα οδηγηθεί σε ποικιλομορφία, φυσική επιλογή και συνεπώς δαρβινική εξέλιξη.

Τέτοια απλά πρωτοκύτταρα θα μπορούσαν να είναι σχεδόν, αλλά όχι ακριβώς, ζωντανά. Ένα κυστίδιο που περιέχει μια βελτιωμένη ρεπλικάση δεν θα έχει και βελτιωμένη ικανότητα για επιβίωση ή αναπαραγωγή. Για να συμβεί αυτό, πρέπει μια δραστηριότητα, κωδικοποιημένη στο RNA, να δίδει ένα πλεονέκτημα στην επιβίωση, την αύξηση ή αντιγραφή για τα συστατικά μέρη της μεμβράνης. Ένα απλό παράδειγμα θα μπορούσε να είναι ένα ριβόζυμο που συνθέτει αμφίφιλα λιπίδια και έτσι καθιστά ικανή την αύξηση της μεμβράνης. Η μεμβράνη και το γονιδίωμα θα μπορούσαν να συνδεθούν και ο «οργανισμός», ως ένα όλον, να εξελιχθεί (εικόνα 16.2) καθώς τα κυστίδια με τα βελτιωμένα ριβόζυμα θα μπορούσαν να έχουν ένα πλεονέκτημα ανάπτυξης και αντιγραφής. Ένα απλό κύτταρο με ένα αλληλένδετο γονιδίωμα και μεμβράνη θα ήταν αυτόνομο υφιστάμενο αντιγραφόμενο σύστημα, ικανό για δαρβινική εξέλιξη. Θα ήταν πραγματικά ζωντανό.



ΕΙΚΟΝΑ 16.2.

Δαρβινική εξέλιξη μιας ρεπλικάσης η οποία βρίσκεται μέσα σε ένα κυστίδιο. Η μεμβράνη του κυστιδίου εξασφαλίζει το να κρατιούνται στη φυσική εγγύτητα τα μόρια μεταξύ τους. Η βελτιωμένη ρεπλικάση (κόκκινη) πλεονεκτεί της μητρικής ρεπλικάσης (μαύρη). Με τον χρόνο τα κυστίδια με τη βελτιωμένη ρεπλικάση αυξάνονται σε ποσοστό του συνολικού αριθμού των κυστιδίων που διατηρούν τη δραστηριότητα ρεπλικάσης [Szostak et al. (2001) *Nature* 409:387].

Γίνονται προσπάθειες, όπως αναφέρθηκε σε προηγούμενα κεφάλαια, για την εύρεση μιας κατάλληλης RNA ρεπλικάσης.

Δεν θα ασχοληθούμε παραπέρα με τα ζητήματα και τα προβλήματα των προσπαθειών δημιουργίας στο εργαστήριο ενός πρωτοκυττάρου αυτού του είδους. Το βέβαιο είναι ότι η προσπάθεια δημιουργίας και επίλυσης των προβλημάτων που τίθενται δίνουν απαντήσεις σε πολλά ερωτήματα, αλλά και θέτουν καινούρια. Δεν μπορούμε να προβλέψουμε πότε θα δημιουργηθεί ένα πρωτοκύτταρο στο εργαστήριο, δηλαδή ουσιαστικά στοιχειώδης ζωή. Κάποιοι λένε ότι στα επόμενα δέκα χρόνια αυτό θα έχει γίνει. Στην επιστήμη δεν μπορούν να γίνουν εύκολα προβλέψεις τέτοιου είδους. Ωστόσο η διαδικασία δημιουργίας ήδη άρχισε.

Ο 21ος αιώνας μπορεί να είναι μάρτυρας μεγάλων προόδων και θεμελιακών αλλαγών στον τομέα της σύνθεσης ζωής στο εργαστήριο, πρόοδος που άρχισε τον 19ο αιώνα με τη σύνθεση της αμμωνίας από τον Wöhler.

Αυτό που θα πρέπει να γίνει είναι να συζητηθεί το θέμα της δημιουργίας της ζωής στο εργαστήριο και βεβαίως να τεθούν οι δικλίδες ασφαλείας. Με την αιτιολογία ότι «οι επιστήμονες παίζουν τον Θεό» μεσαιωνικές καταστάσεις είναι πολύ πιθανές.

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Cello, J., Paul, A. V., Wimmer, E. (2002) «Chemical synthesis of poliovirus cDNA: generation of infectious virus in the absence of natural template». *Science*. 297:1016-1018.
2. Balaram, P. (2003) «Synthesizing life». *Current Science*, 85:1509-1510.
3. Horgan, J., *The End of Science*, Broadway Books, New York, 1996, p. 140.
4. <http://news.bbc.co.uk/1/hi/sci/tech/556984.stm>
5. Hutchison, C. A., Peterson, S. N., Gill, S. R., Cline, R. T., White, O., Fraser, C. M., Smith, H. O. and Venter, J. C. (1999) «Global transposon mutagenesis and a minimal Mycoplasma genome». *Science* 286:2165-2169.
6. Szostak, J. W., Bartel, D. P, Luisi, P. L. (2001) «Synthesizing life». *Nature* 409 Suppl:387-390.

Η ΕΞΕΛΙΞΗ ΤΗΣ ΖΩΗΣ

Κεφάλαιο 17ο:

Ταξινόμηση των οργανισμών – Ο τελευταίος κοινός πρόγονος

Κεφάλαιο 18ο:

Ο γενετικός κώδικας: η προέλευση και η εξέλιξή του

Κεφάλαιο 19ο:

Η φωτοσύνθεση: η προέλευση και η εξέλιξή της

Κεφάλαιο 20ό:

Η εξέλιξη των οργανισμών

Κεφάλαιο 21ο:

Τα υποθαλάσσια υδρόθερμα συστήματα και η δημιουργία της ζωής

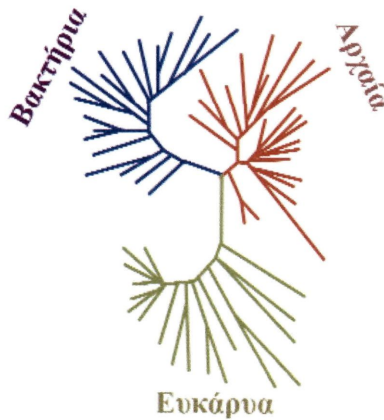
Κεφάλαιο 22ο:

Σύνοψη – Ποια κομμάτια λείπουν

Επίλογος

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 17ο

Ταξινόμηση των οργανισμών – Ο τελευταίος κοινός πρόγονος



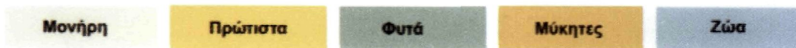
Γενικά

Από τη στιγμή που δημιουργήθηκαν οι πρώτες αυτοαντιγραφόμενες οντότητες οι οποίες μπορούσαν να υποστούν δαρβινική εξέλιξη η δημιουργία πολυπλοκότερων οργανισμών ήταν θέμα χρόνου και η φυσική επιλογή οδήγησε προς την κατεύθυνση αυτή. Η θεωρία επομένως υπονοεί ότι όλες οι τρέχουσες μορφές ζωής θα πρέπει να εξελίχθηκαν από έναν απλό προπάτορα, έναν οργανισμό που τώρα τον ονομάζουμε «τελευταίο κοινό πρόγονο». «Τελευταίο» και όχι «πρώτο», γιατί είναι ο κοντινότερος κοινός πρόγονος όλων των σημερινών οργανισμών και το πιθανότερο είναι να υπήρχαν και άλλοι πριν από αυτόν. Στο κεφάλαιο αυτό λοιπόν θα ασχοληθούμε με την ταξινόμηση των οργανισμών, το καθολικό φυλογενετικό δέντρο καθώς και με θεωρίες που ερμηνεύουν την κυτταρική εξέλιξη μέχρι να δημιουργηθούν οι τρεις επικράτειες: των Αρχαίων, των Βακτηρίων και των Ευκάρων.

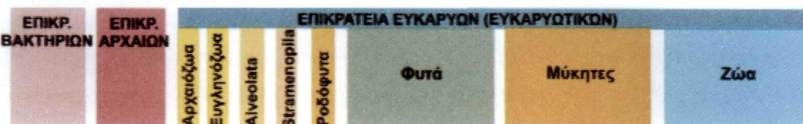
Ταξινομηση των οργανισμών – Φυλογενετικό δένδρο

Ο Haeckel, το 1866, ήταν ο πρώτος που αντιλήφθηκε ότι οι μονοκύτταρες μορφές ζωής δεν μπορούσαν να ταξινομηθούν, με τον μέχρι τότε διαχωρισμό των ζωντανών οργανισμών, σε φυτά-ζώα και πρότεινε μια τρίτη κατηγορία τα πρώτιστα¹. Αργότερα, προτάθηκε ένα τέταρτο βασίλειο για να στεγάσει τα βακτήρια² και τέλος δημιουργήθηκε ένα πέμπτο για τους μύκητες³. Αυτός ο διαχωρισμός των οργανισμών σε πέντε βασίλεια είχε παγιωθεί για πολύ καιρό. Όλοι οι οργανισμοί μέχρι πρόσφατα ταξινομούνταν στα πέντε βασίλεια: ζώα, φυτά, μύκητες, πρώτιστα και μονήρη (εικόνα 17.1α). Παράλληλα, υπήρχε και μια άλλη ταξινόμηση των οργανισμών σε δύο κύριες κατηγορίες: τους προκαρυωτικούς και τους ευκαρυωτικούς⁴. Με την ανάπτυξη της μοριακής βιολογίας οι αδυναμίες που παρουσίαζαν οι δύο αυτές ταξινομήσεις φάνηκαν ιδιαίτερα στο ότι δεν συμβάδιζαν με τις μοριακές δομές και αλληλουχίες. Γενικά, οι μοριακές δομές και οι αλληλουχίες δείχνουν καλύτερα τις εξελικτικές σχέσεις σε σύγκριση με τις κλασικές φαινοτυπικές σχέσεις (ιδιαίτερα μεταξύ των μικροοργανισμών). Η βάση κατά συνέπεια, για τον καθορισμό των ταξινομικών ομάδων προοδευτικά μετατέθηκε από το επίπεδο του οργανισμού στο κυτταρικό και κατόπιν στο μοριακό επίπεδο. Οι μοριακές συγκρίσεις έδειξαν ότι οι ζωντανοί οργανισμοί μπορούν να ταξινομηθούν σε τρεις⁵ θεμελιώδεις ομαδοποιήσεις ή επικράτειες ευρύτερα γνωστές ως Βακτήρια, Αρχαία και Ευκάρυα (εικόνα 17.1β).

(α) Κατάταξη των οργανισμών σε πέντε βασίλεια

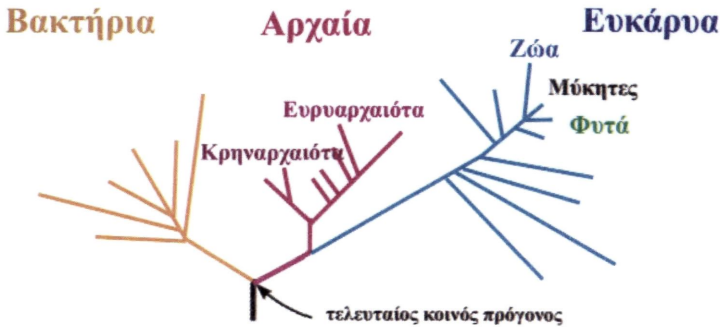


(β) Κατάταξη των οργανισμών σε τρεις επικράτειες



ΕΙΚΟΝΑ 17.1.

α) Η παλαιότερη κατάταξη των οργανισμών σε πέντε βασίλεια β) Η κατάταξη των οργανισμών σε τρεις επικράτειες: βακτήρια, αρχαία και ευκάρυα. Υπάρχει αντιστοίχιση των σχημάτων π.χ. τα πρώην μονήρη (προκαρυωτικά) διαχωρίστηκαν σε δύο επικράτειες ενώ τα πρώτιστα σε πέντε καινούρια βασίλεια σύμφωνα με την καινούργια κατάταξη.



Εικόνα 17.2.

Το φυλογενετικό δέντρο όπως το πρότεινε ο Woese. Αναπαριστώνται μόνο κάποιοι κύριοι κλάδοι. Φυλογενετικό δέντρο με περισσότερες διακλαδώσεις αναπαριστάται στο παράρτημα 9.

Ήδη πολλά χρόνια πριν, ο Zuckerkandl και ο Pauling είχαν καταστήσει σαφές ότι θα μπορούσε να γίνει κατανοητή η διαδικασία της εξέλιξης μόνο σε επίπεδο μορίων, ιδιαίτερα με αλληλουχίες βιοπολυμερών⁶. Οι μοριακές αλληλουχίες μπορούν να μας αποκαλύψουν εξελικτικές σχέσεις σε τέτοιο βαθμό που δεν μπορούν ούτε τα κλασικά φαινοτυπικά κριτήρια, αλλά ούτε και οι μοριακές λειτουργίες. Έτσι προτάθηκε, από τους Woese-Kandler-Wheelis (1990), οι οργανισμοί να ταξινομηθούν σε τρεις επικράτειες: σε Βακτήρια, Αρχαία και Ευκάρυα όπως φαίνεται στο παραπάνω σχήμα⁵. Ας σημειωθεί ότι είχε προηγηθεί μια πρόταση των Woese και Fox ήδη από το 1977 που περιείχε τα αρχαιοβακτήρια^{7,8} τα οποία τώρα ονομάζονται Αρχαία.

Ο παραπάνω διαχωρισμός έγινε με βάση το rRNA της μικρής υπομονάδας. Ο διαχωρισμός στις τρεις αυτές ομάδες, αν και πρόσφατος σχετικά, έγινε ευρέως αποδεκτός*.

*. Ένα δομικό χαρακτηριστικό στο rRNA της μικρής υπομονάδας με το οποίο τα βακτήρια μπορούν να διακριθούν από τα αρχαία και τα ευκαρυωτικά είναι ο βρόγχος μεταξύ⁹ των θέσεων 500 και 545 του rRNA, όπου υπάρχει μια προεξέχουσα αλληλουχία από το μίσχο της δομής. Στο μέρος αυτό υπάρχει διαφορά μεταξύ βακτηρίων από τη μια μεριά και αρχαίων – ευκαρυωτικών από την άλλη. Στις θέσεις 585 με 655 (αρίθμηση *E. coli*) σε αμφότερες τις προκαρυωτικές ομάδες υπάρχει μια χαρακτηριστική δομή η οποία δεν έχει παρατηρηθεί ποτέ στα ευκαρυωτικά^{9,10}. Υπάρχουν και άλλες διαφορές (όπως με τις RNA πολυμεράσες) τις οποίες ο αναγνώστης μπορεί να βρει ανατρέχοντας τη σχετική βιβλιογραφία που αναφέρεται στο τέλος του κεφαλαίου⁵.

Να σημειωθεί ότι υπάρχει ακόμα διαφωνία μεταξύ των βιολόγων για την ταξινόμηση των οργανισμών^{11,12} (ο Ernst Mayer για παράδειγμα αρνείται τον διαχωρισμό των ζωντανών οργανισμών σε τρεις επικράτειες και προτείνει την επιστροφή στον παλαιότερο, σε προκαρυωτικούς και ευκαρυωτικούς).

Υπάρχει αμφισβήτηση και για το συγκεκριμένο εξελικτικό δενδρόγραμμα^{13,14}. Εμείς για τις ανάγκες του προβλήματος της προέλευσης της ζωής και της εξέλιξης του πρωτοοργανισμού θα υιοθετήσουμε το εξελικτικό δενδρόγραμμα που παρουσιάσαμε, γιατί για το θέμα της προέλευσης της ζωής μάς αποκαλύπτει πολύ περισσότερα από τον διχοτομικό διαχωρισμό αλλά και γιατί είναι σήμερα το πλέον αποδεκτό δενδρόγραμμα.

Ας δούμε, λοιπόν, τα κύρια ερωτήματα που γεννιούνται από τη θεωρία του φυλογενετικού δέντρου. Τα θεμελιώδη ερωτήματα που τίθενται είναι (α) η φύση της οντότητας που αντιπροσωπεύεται από τη ρίζα του και (β) πώς από αυτή την οντότητα αναδύθηκαν οι αρχικές διακλαδώσεις (οι τρεις κύριες επικράτειες). Ποιο στάδιο ή στάδια από τη συνολική ιστορία της ζωής σε αυτόν τον πλανήτη πέρασε ο πρόγονος και πόσο χρόνο αναπαριστά έως ότου δημιουργηθούν οι πρωτεύουσες διακλαδώσεις; Δεν μπορούμε εύκολα να υποθέσουμε ότι ο παγκόσμιος πρόγονος ήταν ένας τυπικός πρόγονος, ένας σύγχρονος πλήρως εξελιγμένος και σύνθετος τύπος κυττάρου. Σε κάποιο σημείο στην εξελικτική ιστορία, τα κύτταρα, όπως εμείς τα ξέρουμε, έπρεπε να προκύψουν από κάποια αρχέγονη πρωτόγονη μορφή βιολογικής οργάνωσης για την οποία δεν ξέρουμε τίποτα^{15,16}.

Τα χρονικά διαστήματα που αντιπροσωπεύονται στο παγκόσμιο φυλογενετικό δέντρο, από τον τελευταίο κοινό πρόγονο μέχρι τις κύριες διακλαδώσεις εμφανίζονται σχετικά μικρά συγκρινόμενα με αυτά που καλύπτουν οι διακλαδώσεις μέσα στα Βακτήρια και μέσα στα Αρχαία: Τα βακτήρια έχουν υπάρξει τουλάχιστον για πάνω από τρία δισεκατομμύρια χρόνια και έτσι αφήνονται λιγότερο από 1,5 δισεκατομμύρια χρόνια ώστε η ζωή να περάσει από το προβιοτικό χημικό στάδιο στο κοινό στάδιο των προγόνων και από εκεί στους προγόνους των βακτηρίων και των άλλων επικρατειών¹⁷. Επιπλέον, η ποσότητα των εξελικτικών αλλαγών που εμφανίζονται κατά τη διάρκεια των πρώτων μικρών χρονικών περιόδων, υπερβαίνει κατά πολύ αυτές που έγιναν κατά τα μετέπειτα μεγαλύτερα χρονικά διαστήματα¹⁷.

Ο ρυθμός εξέλιξης όχι μόνο ήταν γρηγορότερος στα πρώτα στάδια, αλλά διέφερε και σε ποιότητα από τη μετέπειτα εξέλιξη όπως μπορεί να φανεί από τις αλληλουχίες των πρωτεϊνών οι οποίες βρίσκονται σε όλους τους οργανισμούς. Η αλληλουχία για παράδειγμα μιας βακτηριακής ριβοσωμικής πρωτεΐνης είναι εντυπωσιακά διαφορετική από την αντίστοιχη των αρχαίων. Το ίδιο ισχύει, ακόμα πιο εντυπωσιακά, για τις αμινοακυλ-tRNA συνθετάσες^{17,18}.

Ποια ήταν η εξέλιξη, κατά την πρώιμη αυτή περίοδο, μπορεί κανείς να αντιληφθεί από μια σύγκριση μεταξύ των συστημάτων επεξεργασίας πληροφοριών. Οι μηχανισμοί αντιγραφής γονιδιωμάτων των αρχαίων και ευκάρυων μοιάζουν πολύ ο ένας με τον άλλο, όμως δεν έχουν καμία ομοιότητα με τον αντίστοιχο βακτηριακό μηχανισμό αντιγραφής γονιδιωμάτων. Απότι φαίνεται ο μηχανισμός αντιγραφής γονιδιωμάτων έχει εξελιχθεί περισσότερο από μια φορά¹⁹. Ο μηχανισμός μεταγραφής αφετέρου, εμφανίζεται να έχει προκύψει μόνο μια φορά, αλλά κατά τη διάρκεια της πρώιμης περιόδου υποβλήθηκε σε ριζικές αλλαγές και σημαντική εκλέπτυνση τουλάχιστον δύο φορές²⁰. Ακόμη και οι μηχανισμοί μετάφρασης εκλεπτύνθηκαν σημαντικά. Πολλές ριβοσωμικές πρωτεΐνες χαρακτηριστικές των ριβοσωμάτων των αρχαίων και ευκάρυων δεν έχουν καμία αντιστοιχία στο ριβόσωμα των βακτηρίων και αντίστροφα. Όλα αυτά αναφέρονται ως μια ισχυρή ένδειξη ότι οι οντότητες που αντιπροσωπεύτηκαν με τη ρίζα και τις πιο πρώιμες διακλαδώσεις του παγκόσμιου φυλογενετικού δέντρου δεν ήταν σύγχρονα κύτταρα, αλλά κυτταρικές οντότητες πρωτόγονου τύπου¹⁷. Οι βαθύτερες διακλαδώσεις αυτού του δέντρου μάς πηγαινούν στα ανεξερεύνητα εξελικτικά μονοπάτια για την κατανόηση των πιο πρωτόγονων μορφών ζωής. Στον πίνακα 17.1 παρουσιάζονται σε σύγκριση μεταξύ τους κάποια χαρακτηριστικά γνωρίσματα των τριών επικρατειών. Πιο ολοκληρωμένος πίνακας υπάρχει στο παράρτημα 7.

Η ΚΥΤΤΑΡΙΚΗ ΕΞΕΛΙΞΗ

Τη συνολική διαδικασία της εξέλιξης μπορούμε να τη χωρίσουμε σε τρεις φάσεις. Η πρώτη φάση αρχίζει με την προέλευση της ζωής. Η δεύτερη είναι η φάση της απόκλισης στις τρεις επικράτειες των Βακτηρίων, των Αρχαίων και των Ευκάρυων^{17,21,5}. Η τρίτη φάση καλύ-

πτει την παράλληλη εξέλιξη αυτών των τριών επικρατειών μέχρι σήμερα. Οι δύο πρώτες φάσεις της εξέλιξης της ζωής αναπαριστώνται στην εικόνα 17.3.

Η θεωρία που αναφέρεται στις επόμενες σελίδες ενδιαφέρεται κυρίως για τη δεύτερη φάση. Προσπαθεί να δώσει μια συνεπή απάντηση σε ερωτήματα όπως: Γιατί, μετά την έναρξη, η εξέλιξη της ζωής παρέμεινε ενιαία για τόσο πολύ καιρό; Τι ήταν αυτό που οδήγησε ώστε τελικά να δημιουργηθούν τρεις επικράτειες με πλήρως διαφορετική οργάνωση; Και γιατί, μέσα στα δισεκατομμύρια έτη της επόμενης εξέλιξης, η ζωή ήταν κολλημένη με αυτές τις τρεις και μόνο τρεις επικράτειες;

Τα τελευταία χρόνια δημοσιεύονται όλο και περισσότερες εργασίες σχετικά με την κυτταρική εξέλιξη και αυτό εξηγείται γιατί από τη στιγμή που τα γονιδιώματα των μικροοργανισμών άρχισαν να αναλύονται άρχισε και η σύγκρισή τους με αποτέλεσμα να αποκαλύπτονται στοιχεία που μέχρι τώρα ήταν άγνωστα. Βεβαίως, έχουν μελετηθεί και αρκετοί οργανισμοί από βιοχημικής σκοπιάς. Κάποιες αρχικές προσπάθειες να διατυπωθεί η ροή της κυτταρικής εξέλιξης ήταν στο πλαίσιο του κλασικού δαρβινικού τρόπου εξέλιξης και ήταν εστιασμένες αποκλειστικά στην εξέλιξη των ευκαρυωτικών κυττάρων. Η ενδοσυμβίωση (ή κυτταρική συγχώνευση) με την οποία δημιουργήθηκαν οι χλωροπλάστες και τα μιτοχόνδρια καθώς και ο πυρήνας του ευκαρυωτικού κυττάρου ήταν τα θέματα που απασχόλησαν τους βιολόγους στον τομέα αυτόν. Γι' αυτά αναφερόμαστε εκτενέστερα στο κεφάλαιο 20. Όμως αυτά έχουν να κάνουν με την εξέλιξη μόνο του ευκαρυωτικού κυττάρου και εφόσον τα κύτταρα ήταν εξελιγμένα σε σημαντικό βαθμό. Σήμερα, η προσοχή των ερευνητών στρέφεται και στην προέλευση και των δύο άλλων τύπων κυττάρων, των Αρχαίων και των Βακτηρίων.

Παρακάτω θα αναφερθούν οι απόψεις του Woese, ενός από τους ερευνητές που πρότειναν την ταξινόμηση των οργανισμών σε τρεις επικράτειες, για την κυτταρική εξέλιξη και ιδιαίτερα για τη φύση του τελευταίου κοινού προγόνου. Επίσης, θα αναφερθούν οι απόψεις του Wächtershäuser ο οποίος με τη βοήθεια του Kandler, ενός από τους άλλους δύο που διατύπωσαν τον διαχωρισμό των οργανισμών σε τρεις επικράτειες, διατύπωσε ένα ολοκληρωμένο και λεπτομερές σχέδιο της

Πίνακας 17.1
Σύγκριση κάποιων χαρακτηριστικών γνωρισμάτων
των τριών επικρατειών

Σύγκριση των Βακτηρίων, Αρχαίων και Ευκάρυων

Χαρακτηριστικό	Βακτήρια	Αρχαία	Ευκάρυα
Πυρηνικός φάκελος	-	-	+
Οργανίδια	-	-	+
Πεπτιδογλυκάνες στο κυτταρικό τοίχωμα	+	-	-
Λιπίδια μεμβρανών	μη διακλαδισμένοι υδρογονάνθρακες	μερικοί διακλαδισμένοι υδρογονάνθρακες	μη διακλαδισμένοι υδρογονάνθρακες
RNA πολυμεράση	ένα είδος	αρκετά είδη	αρκετά είδη
Αμινοξύ έναρξης πρωτεϊνοσύνθεσης	φορμυλο-μεθειονίνη	μεθειονίνη	μεθειονίνη
Ιντρόνια	-	παρόντα σε μερικά γονίδια	+
Ανταπόκριση στα αντιβιοτικά στρεπτομυκίνη και χλωραμφενικόλη	παρεμπόδιση αύξησης	μη παρεμπόδιση αύξησης	μη παρεμπόδιση αύξησης
Ιστόνες συνδεδεμένες με DNA	-	+	+
Κυκλικά χρωμοσώματα	+	+	-
Ικανότητα αύξησης σε θερμοκρασίες >100°C	-	μερικά είδη	-

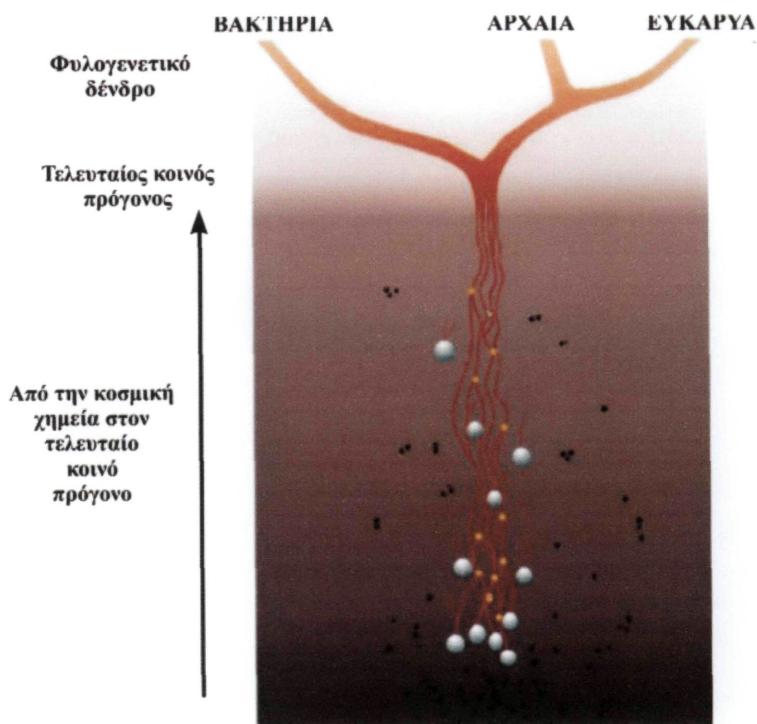
κυτταρικής εξέλιξης. Αλλά θα αναφερθούμε πριν, στην οριζόντια μεταφορά γονιδίων, γιατί καθώς φαίνεται αυτή έπαιξε σημαντικό ρόλο στην κυτταρική εξέλιξη.

Η οριζόντια μεταφορά γονιδίων

Η οριζόντια μεταφορά γονιδίων που ονομάζεται επίσης και πλευρική μεταφορά γονιδίων μπορεί να είναι υπεύθυνη για το 10 με 50% όλων των γονιδίων του γονιδιώματος των βακτηρίων ή των αρχαίων. Η οριζόντια μεταφορά DNA είναι η μεταφορά γονιδίων μεταξύ των οργανισμών χωρίς αναπαραγωγή και μπορεί να μην περιορίζεται σε είδη.

Η σύγκριση αλληλουχιών υποδεικνύει την πρόσφατη μεταφορά πολλών γονιδίων μεταξύ ποικίλων ειδών συμπεριλαμβανομένων και ειδών μεταξύ διαφορετικών επικρατειών. Έτσι ο καθορισμός της φυλογενετικής ιστορίας των ειδών δεν μπορεί να γίνει καθορίζοντας αποκλειστικά τα εξελικτικά δέντρα των απλών γονιδίων. Η ευρεία μεταφορά γονιδίων που πρέπει να έχει συμβεί στη φύση, αποδυναμώνει επίσης και το επιχείρημα ενάντια στην ανθρώπινη επέμβαση, μέσω της γενετικής μηχανικής, της τοποθέτησης γονιδίων εκεί όπου δεν έχουν υπάρξει ποτέ άλλοτε.

Σε αντίθεση με τα ευκαρυωτικά κύτταρα, τα προκαρυωτικά μπορούν να ανταλλάσσουν γονίδια μεταξύ σχετικά απομακρυσμένων



ΕΙΚΟΝΑ 17.3.

Γραφική αναπαράσταση του φυλογενετικού δένδρου όπου φαίνεται χαρακτηριστικά το μεγάλο χρονικό διάστημα που απαιτήθηκε για να διαχωριστούν οι τρεις επικράτειες των οργανισμών [Ανατύπωση της εικόνας από Progress in Biophysics and Molecular Biology, 75, Lahav et al. «The emergence of life on Earth», pp. 75-120, Copyright (2001), με άδεια της Elsevier και του Lahav].

οργανισμών. Η διάδοση των γονιδίων σε αλλά και μεταξύ των βακτηρίων και άλλων μικροβίων, μπορεί να πραγματοποιηθεί από τους ακόλουθους μηχανισμούς:

- ♦ Μπορούν να λάβουν γυμνό DNA άμεσα από τα περιβάλλοντα, με μετασχηματισμό.
- ♦ Μπορούν να λάβουν τα γονίδια από τη μόλυνση των ιών με μεταγωγή.
- ♦ Μπορούν να λάβουν τα γονίδια μέσω ζευγαρώματος, ουσιαστικά με βακτηριακή σύζευξη.

Αυτό δεν συμβαίνει με τους ευκαρυωτικούς οργανισμούς όπου τα γονίδια μπορούν μόνο να αναμιχθούν μέσα στα είδη. Η οριζόντια μεταφορά γονιδίων αρχίζει να αξιολογείται ως ένας σπουδαίος μηχανισμός στη βακτηριακή εξέλιξη. Καθιστά δυνατή τη μεταφορά γονιδίων σε φυλετικά απομακρυσμένα είδη.

Η οριζόντια μεταφορά γονιδίων είναι ένα από τα δύο κλειδιά για την κατανόηση κατά τον Woese της κυτταρικής εξέλιξης. Το φαινόμενο είναι γνωστό από πολύ καιρό. Αρχικά θεωρήθηκε ως μια σχετικά ήπια δύναμη, η οποία είχε μεμονωμένες και περιορισμένες εξελικτικές επιπτώσεις. Φαίνεται, όμως, ότι τελικά έχει την ικανότητα να επιδρά σε ολόκληρο το γονιδίωμα και με το χρόνο να σβήνει όλα τα γενεαλογικά ίχνη¹⁶. Είναι μια εξελικτική δύναμη που συγκρίνεται σε σπουδαιότητα με τους κλασικούς κάθετους εξελικτικούς μηχανισμούς.

Οι απόψεις του Woese για την κυτταρική εξέλιξη

Για την κατανόηση της κυτταρικής εξέλιξης ο Woese στηρίχθηκε στη φύση και εξέλιξη της μετάφρασης καθώς και στην οριζόντια μεταφορά γονιδίων.

Βασισμένος σε αυτά (οριζόντια μεταφορά γονιδίων και μετάφραση) ο Woese πρότεινε μια θεωρία για την κυτταρική εξέλιξη με τα ακόλουθα κύρια σημεία: Τα κύτταρα άρχισαν να εξελίσσονται με την έλευση των μεταφραστικών διεργασιών, σε ένα περιβάλλον παρόμοιο με αυτό του RNA κόσμου. Στον RNA κόσμο συναθροίζονταν μια ποικιλία υπερμοριακών συσσωματωμάτων, που θα μπορούσαμε να τα αντιστοιχήσουμε με τα σημερινά κύτταρα. Διαφορετικά υπερμοριακά συσσωματώματα θα χρησίμευσαν ως αρχικές αρχιτεκτονικές γύρω από τα οποία θα μπορούσαν να οικοδομηθούν διαφορετικά πρωτεΐ-

νούχα κύτταρα. Αυτές οι διαφορετικές αρχικές συνθήκες είναι που κείτονται κάτω από τις διαφορές στην οργάνωση μεταξύ των τριών σημερινών κυτταρικών τύπων. Επομένως, η κυτταρική εξέλιξη πρέπει να άρχισε με τρόπο πραγματοποιούμενο από κοινού. Θα πρέπει να υπήρχαν μηχανισμοί σύμφωνα με τους οποίους οποιαδήποτε καινοτομία να μπορούσε να διαδοθεί συνολικά (οριζόντια ανταλλαγή). Τα συστατικά που χρειάζονταν τα πρωταρχικά κύτταρα πρέπει να βρίσκονταν σε πλείστα μέρη της γης και μόνο περνώντας σε διαφορετικά περιβάλλοντα τα κύτταρα να άλλαξαν και να εκλεπτύνθηκαν. Η πρώτη κυτταρική οργάνωση ήταν αναγκαία, μορφωματική και εύπλαστη. Λόγω της χαλαρής κατασκευής τους και της κοσμοπολίτικης φύσης των συστατικών, τα πρωτόγονα κύτταρα αρχικά δεν είχαν σταθερά γενεαλογικά αρχεία. Οι μεμονωμένες κυτταρικές καταγωγές, τα κυτταρικά είδη όπως εμείς τα ξέρουμε, προέκυψαν από αυτό το κοινό προγονικό (αρχέγονο) χάος, μόνο όταν η κυτταρική οργάνωση πέτυχε κάποιο βαθμό πολυπλοκότητας και συνεκτικότητας. Αυτή η μετάβαση σημαδεύτηκε από ορισμένες λειτουργίες κλειδιά όπως η μετάφραση (ίδια πολυπλοκότητα στη φύση), και οριστικοποιήθηκε στα αναδυόμενα κύτταρα και ήταν δύσκολο να αλλάξουν μέσω της οριζόντιας μεταφοράς γονιδίων. Αυτό το στάδιο όπου προέκυψε μια νέα, πιο σύνθετη και ολοκληρωμένη οργάνωση, το ονόμασε Δαρβινική Αφετηρία, το πρώτο περιστατικό που αντιστοιχεί στην εμφάνιση ενός σύγχρονου τύπου κυτταρικής οργάνωσης και θεωρείται συμβατικά ως η ρίζα του παγκόσμιου δέντρου. Η υπάρχουσα ζωή στη Γη έχει την καταγωγή της λοιπόν όχι από έναν, αλλά από τρεις σαφώς διαφορετικούς τύπους κυττάρων. Τα σχέδια όμως και των τριών τύπων κυττάρων έχουν αναπτυχθεί και ωριμάσει με κοινό τρόπο, μαζί με πολλές άλλες μορφές οι οποίες εξέλειψαν¹⁵.

Η θεωρία των προ-κυττάρων και η ιστορία των δύο λιπιδίων

Η θεωρία αυτή που ανέπτυξε αρκετά λεπτομερειακά ο Wächtershäuser με τη βοήθεια του Kandler στηρίζεται στη θεωρία των προ-κυττάρων του Otto Kandler, στη σύγκριση γονιδιωμάτων και τη φυσικοχημεία των μεμβρανικών λιπιδίων.

Σύμφωνα με τη θεωρία των προ-κυττάρων του Kandler^{22,23,24}, την οποία σε μεγάλο βαθμό υιοθέτησε και ο Woese, τα προ-κύτταρα

(pre-cells) καθορίστηκαν ως «μεταβολιζόμενες αυτο-αναπαραγόμενες οντότητες που εμφανίζουν τις περισσότερες από τις βασικές ιδιότητες ενός κυττάρου, αλλά δεν είναι ικανές να περιορίσουν τη συχνά αμοιβαία ανταλλαγή της γενετικής πληροφορίας». Τα προ-κύτταρα επομένως, έτσι όπως ορίζονται είναι, από βιολογικής άποψης, ελλιπή κύτταρα ακόμα και αν από γεωμετρικής άποψης είναι πλήρεις κυτταρικές οντότητες. Επειδή όλα τα προ-κύτταρα ορίζονται ως προς την αμοιβαία ανταλλαγή γενετικού υλικού, θα πρέπει να είχαν διαμορφώσει έναν συνεκτικό πληθυσμό^{22,23}. Εντούτοις, δεν ήταν όλα τα προ-κύτταρα στον συνεκτικό αυτόν πληθυσμό ίδια γενετικά. Ο συνολικός πληθυσμός των προ-κυττάρων ήταν μάλλον «πολυφαινοτυπικός» και διανεμημένος σε ποικίλους βιότοπους που φιλοξενούσαν διαφορετικά υποσύνολα πληθυσμού. Κάποια από αυτά ήταν αυτοτροφικά και άλλα ετεροτροφικά. Κάποια μπορεί να ήταν αναερόβια και άλλα μερικώς αερόβια. Κάποια μπορεί να ήταν καταναλωτές H_2 και άλλα παραγωγοί. Αυτή η φαινοτυπική ποικιλότητα των προ-κυττάρων είναι σημαντική για την κύρια απόκλιση των επικρατειών στη δεύτερη φάση της εξέλιξης.

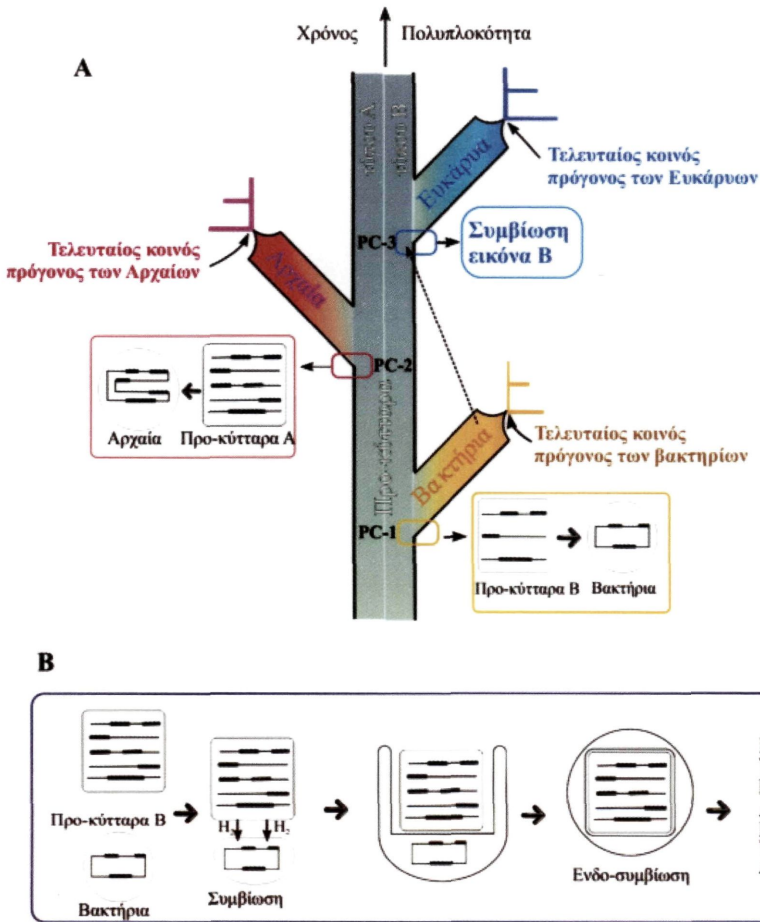
Η θεωρία αυτή υποθέτει μια κύρια εξέλιξη κορμών προ-κυττάρων, η οποία άρχισε σε κάποιο σημείο κατά την πρώτη φάση της εξέλιξης και από την οποία οι τρεις χωριστές επικράτειες βαθμιαία απέκλιναν η μία μετά την άλλη κατά τη δεύτερη φάση. Σε κάθε σημείο της απόκλισης ένας ιδρυτής πληθυσμός άφησε τον κύριο δρόμο και μπήκε σε μικρότερο δρόμο με ένα φαινοτυπικά ευδιάκριτο υποσύνολο πληθυσμού από προ-κύτταρα, ενώ η κύρια εξέλιξη του μεγάλου πληθυσμού των προ-κυττάρων συνεχίστηκε (εικόνα 17.4). Συγκεκριμένα, τα Βακτήρια απέκλιναν πρώτα από τα προ-κύτταρα κατά το στάδιο PC-1 για να ξεκινήσουν τη δική τους χωριστή εξελικτική πορεία, ενώ η εξέλιξη των κορμών των προ-κυττάρων συνεχίστηκε. Έκτοτε, σε ένα εξελιγμένο στάδιο PC-2 των προ-κυττάρων, τα Αρχαία απέκλιναν για να αρχίσουν μια ακόμη εξελικτική πορεία, ενώ η εξέλιξη κορμών των προ-κυττάρων συνεχίστηκε. Τα Ευκάρια με τη σειρά τους απέκλιναν από τα προ-κύτταρα σε ένα ακόμη πιο εξελιγμένο στάδιο PC-3. Η κατοπινή μοίρα των προ-κυττάρων στη θεωρία του Kandler παραμένει αδιευκρίνιστη.

Με σύγκριση των γονιδιωμάτων των Αρχαίων και των Βακτηρίων ο Wächtershäuser συμπέρανε ότι τα προ-κύτταρα πριν

από την απόκλιση των Βακτηρίων, με άλλα λόγια πριν από το στάδιο PC-1, θα πρέπει να είχαν ήδη ένα γονιδίωμα με αξιοσημείωτα σταθερή δέσμη γονιδίων από περισσότερα από σαράντα γονίδια, κύρια για αντιγραφή και μετάφραση, στα οποία λίγες αλλαγές έγιναν στα δισεκατομμύρια χρόνια που πέρασαν²⁵. Ο γενικός πληθυσμός των προκυττάρων δεν ήταν ενιαίος, εκτιμώντας ότι δεν ήταν ενιαίος όσον αφορά τα γονίδια του μεταβολισμού για την επιβίωση στους διάφορους βιότοπους, αλλά πρέπει να ήταν ενιαίος όσον αφορά τα γονίδια για τον γενετικό μηχανισμό. Κατά συνέπεια, ο πληθυσμός των προκυττάρων πριν από την απόκλιση της επικράτειας των Βακτηρίων συνιστούσε έναν τελευταίο κοινό πρόγονο όσον αφορά τον γενετικό μηχανισμό, αλλά όχι όσον αφορά τα γονίδια του μεταβολισμού.

Μελετώντας τα γονίδια του γενετικού μηχανισμού ο Wächtershäuser συμπέρανε ότι τα προ-κύτταρα του σταδίου PC-1 θα πρέπει να είχαν χρωμοσώματα από κυκλικό δίκλωνο DNA, ίσως του μεγέθους των υφισταμένων πλασμιδίων. Έχει προταθεί ότι το πρώιμο γενετικό υλικό αποτελούνταν από γραμμικά γονίδια²⁶ αλλά αυτά κατά τη γνώμη του θα φθειρόνταν εύκολα στα άκρα τους. Βεβαίως, γραμμικά χρωμοσώματα με ποικίλες δομές που σταθεροποιούν τα άκρα τους έχουν βρεθεί σε πολλούς υπάρχοντες οργανισμούς²⁷, αλλά θα πρέπει να εμφανίστηκαν πολύ αργότερα στην τρίτη φάση της εξέλιξης. Δοθείσης της έλλειψης καθολικότητας της έναρξης μεταγραφής, μπορούμε να υποθέσουμε ότι η μεταγραφή στα προ-κύτταρα λειτούργησε χωρίς προαγωγούς και χωρίς ελεγχόμενη λήξη, παράγοντας μεγάλα πολυκιστρονικά μεταγραφήματα ποικίλων μηκών. Αυτό υπονοεί ότι η αντιγραφή στα προ-κύτταρα θα μπορούσε να είναι επίσης μια κυλιόμενη διαδικασία. Μια μηχανιστική μετάβαση από μια κυλιόμενη κυκλική μεταγραφή σε μια κυλιόμενη κυκλική αντιγραφή δεν θα είχε τίποτε άλλο να απαιτήσει παρά μια αντικατάσταση των ριβονουκλεοτιδίων από δεοξυριβονουκλεοτίδια και αυτό θα μπορούσε εύκολα να εξηγήσει γιατί τα πρωταρχικά τμήματα RNA χρειάζονται στην αντιγραφή του DNA μέχρι σήμερα.

Ως προς τη μεμβράνη του κυττάρου, συγκρίνοντας τα γονίδια της αρχέγονης δέσμης γονιδίων των προ-κυττάρων πριν από το στάδιο PC-1 που αφορούν τον φάκελο των κυττάρων, παρατήρησε ότι περιλαμβάνονται τα γονίδια που κωδικοποιούν τις SecE και SecY. Αυτές είναι οι



ΕΙΚΟΝΑ 17.4

Απεικόνιση της απόκλισης των επικρατειών Βακτηρίων, Αρχαίων και Ευκάρυων κατά τα στάδια PC-1, PC-2 και PC-3 στη δεύτερη φάση της εξέλιξης (τροποποιηθείσα από τον Kandler). (PC= προ-κύτταρα)

A. Η όλη διαδικασία. (Το B είναι παρεμβολή στο σχέδιο 1A). Τα πλάτη του κορμού και οι κλάδοι δηλώνουν την ποικιλομορφία του υποσυνόλου πληθυσμού σε διαφορετικούς βιότοπους και τη μαζικότητα της παράλληλης εξέλιξης. Τα προ-κύτταρα συμβολίζονται από τα τετράγωνα, οι οριζόντιες γραμμές με τα λεπτά και παχιά τμήματα που σημαίνουν τα γραμμικά ενδιάμεσα της κυλιόμενης κυκλικής αντιγραφής πλασμιδίων. Τα Αρχαία και τα Βακτήρια συμβολίζονται από τους κύκλους με τα κυκλικά χρωμοσώματα.

B. Συμβίωση

δύο υπομονάδες της τρανσλοκάσης²⁸. Η παρουσία τους, στην αρχέγονη συστάδα δέσμης γονιδίων υπονοεί ότι ο φάκελος κυττάρων των προ-κυττάρων αμέσως πριν από το στάδιο PC-1 ήταν μια σταθερή μεμβράνη λιπιδίων με την τρανσλοκάση προσδεμένη στη μεμβράνη.

Τα λιπίδια της μεμβράνης των προ-κυττάρων

Αν προ-κύτταρα στο στάδιο αυτό είχαν ήδη έναν πολυσύνθετο γενετικό μηχανισμό, ασφαλώς έπρεπε να συγκρατείται σε μια σταθερή κυτταρική δομή. Τα προ-κύτταρα δηλαδή θα πρέπει να οριοθετούνταν από μια σταθερή λιπιδιακή μεμβράνη. Αλλά τι είδους λιπίδια είχε η μεμβράνη των προ-κυττάρων;

Συναντάμε ένα χαρακτηριστικό γεγονός. Όλα τα είδη των επικρατειών των Βακτηρίων και Ευκάρυων έχουν λιπίδια με 3-φωσφορική γλυκερόλη, ενώ όλα τα είδη της επικράτειας των Αρχαίων έχουν λιπίδια με 1-φωσφορική γλυκερόλη^{29,30}. Μέχρι τώρα δεν έχει αναφερθεί καμία εξαίρεση, ούτε καμία περίπτωση όπου τα δύο εναντιομερή των δύο χειρόμορφων φωσφορικών γλυκερολών να συνυπάρχουν σε μια ετερο-χειρόμορφη μεμβράνη.

Μια πιθανότητα είναι ότι η μεμβράνη των προ-κυττάρων, πριν από το στάδιο PC-1, αποτελούνταν από λιπίδια του βακτηριακού τύπου εναντιομερούς και ότι αυτά εξελίχθηκαν στα λιπίδια του εναντιομερούς τύπου των αρχαίων. Μια δεύτερη πιθανότητα είναι ότι η μεμβράνη των προ-κυττάρων, πριν από το στάδιο PC-1, αποτελούνταν από λιπίδια του εναντιομερούς τύπου των αρχαίων και ότι αυτά εξελίχθηκαν στα λιπίδια του εναντιομερούς τύπου των Βακτηρίων. Όμως και οι δύο δυνατότητες απαιτούν η εξέλιξη να είχε προχωρήσει μέσω ενδιάμεσων οργανισμών με ετεροχειρόμορφες υβριδικές μεμβράνες ενός μίγματος λιπιδίων των εναντιομερών τύπων των βακτηρίων και των Αρχαίων. Τέτοιες ετεροχειρόμορφες υβριδικές μεμβράνες είναι λιγότερο σταθερές από ότι οι ομοχειρόμορφες μεμβράνες των Βακτηρίων και των Αρχαίων. Τούτο σημαίνει ότι υπήρχε μια βαθμιαία εξέλιξη μέσω ενδιάμεσων οργανισμών με ετεροχειρόμορφες υβριδικές μεμβράνες, αλλά επειδή οι οργανισμοί αυτοί δεν ευνοούνταν από την εξέλιξη ήταν απίθανο να υπάρχουν. Επομένως, ένας μετασχηματισμός της βακτηριακής μεμβράνης σε μεμβράνη των Αρχαίων ή αντίστροφα μέσω μια υβριδικής ετεροχειρόμορφης μεμβράνης δεν θα μπορούσε να

γίνει, κάτι που πολλές φορές δεν λαμβάνεται υπόψη στις θεωρίες που ασχολούνται με το θέμα αυτό, αν και το πρόβλημα έχει επισημανθεί³¹⁻³⁹. Αποφεύγοντας τον μετασχηματισμό αυτό, διατυπώθηκε μια άποψη ότι οι μεμβράνες των Βακτηρίων και των Αρχαίων αναδύθηκαν ανεξάρτητα η μία από την άλλη αντικαθιστώντας μια αρχέγονη μη λιπιδιακή μεμβράνη που αποτελούνταν από πρωτεΐνες⁴⁰.

Σύμφωνα με τον Wächtershäuser⁴¹, με δεδομένο ότι η εξέλιξη από μια ομοχειρόμορφη σταθερή μεμβράνη διαμέσου μιας λιγότερο σταθερής κατάστασης στην αντίθετη σταθερή μεμβράνη θα ήταν ανιλεκτική και συνεπώς μικρής πιθανότητας, αυτή θα μπορούσε να προχωρήσει με πολύ μεγαλύτερη πιθανότητα από μια ετεροχειρόμορφη μεμβράνη που θα ήταν μικρότερης σταθερότητας χωριστά στους δύο αντίποδες που σχηματίζουν σταθερότερες ετεροχειρόμορφες μεμβράνες. Τα προ-κύτταρα δηλαδή πριν από την απόκλιση της επικράτειας των Βακτηρίων, είχαν μια σταθερή μεμβρανική διπλοστοιβάδα από ένα ρακεμικό μίγμα χειρόμορφων λιπιδίων που συνθέτονταν μέσα στα προ-κύτταρα. Ο μεταβολισμός των προ-κυττάρων ήταν ακόμη στο στάδιο της μετατροπής των μη στερεοειδικών αντιδράσεων σε αντιδράσεις που καταλύονται από στερεο-ειδικά ένζυμα^{42,43}. Σε αυτή την εξελικτική φάση η γλυκερόλη των λιπιδίων υποτίθεται ότι συνθέτονταν ως ένα ρακεμικό μίγμα με 50% 1-φωσφορική γλυκερόλη και 50% 3-φωσφορική γλυκερόλη, ίσως μη ενζυματικά από ανόργανο καταλύτη, οργανική ένωση ή μη στερεοειδικό ένζυμο³⁵. Κάθε ένζυμο θα πρέπει να λειτουργούσε καλά και με τα δύο εναντιοϊσομερή ή τα διάφορα διαστεροϊσομερή. Αυτό ακόμα και σήμερα αληθεύει για την κυτιδυλοτρανσφεράση που συμμετέχει στη βιοσύνθεση των λιπιδίων των Αρχαίων⁴⁴.

Στο στάδιο αυτό έγινε αυθόρμητος διαχωρισμός σε δύο επικράτειες προ-κυττάρων που στις μεμβράνες τους υπήρχε υπεροχή του ενός εναντιοϊσομερούς (ή διαστεροϊσομερούς) ή του άλλου. Προφανώς η ρακεμική μεμβράνη των προ-κυττάρων, αν και δεν ήταν τόσο σταθερή όσο μια ομοχειρόμορφη μεμβράνη, ήταν προφανώς αρκετά σταθερή για τη δημιουργία πλήρως λειτουργικών σταθερών οργανισμών σε μια μεγάλη περίοδο εξέλιξης, ίσως για εκατοντάδες ή εκατομμύρια χρόνια.

Σύμφωνα με τον Wächtershäuser⁴¹ τα προ-κύτταρα θα πρέπει να υποβάλλονταν συχνά σε συντήξεις και σχάσεις^{42,43}, ειδικότερα σε

υψηλές θερμοκρασίες περιβάλλοντος. Αυτό είχε ως συνέπεια να χωριστούν μέσα από τη πορεία αυτών των συντήξεων και διασπάσεων τα προ-κύτταρα σε δύο υποσύνολα, στο υποσύνολο Α, με εναντιομερή λιπίδια τύπου Αρχαίων ή διαστερεοϊσομερή που υπερισχύουν και σε ένα άλλο υποσύνολο Β με εναντιομερή λιπίδια τύπου Βακτηρίων ή υπερίσχυση διαστερεοϊσομερών. Αυτά τα δύο υποσύνολα των προ-κυττάρων, διαχωρίστηκαν αυστηρά από τις φυσικοχημικές δυνάμεις^{42,43} και από αυτά αναδύθηκαν οι επικράτειες των Αρχαίων και των Βακτηρίων.

Είναι δύσκολο προς το παρόν να γνωρίζουμε περισσότερες δομικές λεπτομέρειες των λιπιδίων των προ-κυττάρων. Τα λιπίδια της μεμβράνης των προ-κυττάρων μπορεί να ήταν διεστέρες των λιπαρών οξέων (όπως στα Βακτήρια) ή διαιθέρες των ισοπρενοειδών αλκοολών (όπως στα Αρχαία) ή διεστέρες των ισοπρενοειδών οξέων⁴³. Αυτό θα φανεί μετά από περαιτέρω μεταβολικές και φυλογενετικές μελέτες.

Η πρόταση των συχνών συντήξεων και σχάσεων παρέχει μια απλή εξήγηση για την υποτιθέμενη συχνά αμοιβαία ανταλλαγή των γενετικών πληροφοριών των προ-κυττάρων. Τέτοιες συντήξεις και διασπάσεις οδήγησαν στη γενική ανταλλαγή και ποικιλία των χρωμοσωμάτων⁴² μεταξύ διαφορετικών προ-κυττάρων. Ενώ ο Woese θεωρεί την οριζόντια μεταφορά των γονιδίων ως διαδικασία πολύ σημαντική για τη θεωρία του πάνω στη κυτταρική εξέλιξη, ο Wächtershäuser θεωρεί σημαντικές τις συχνές συντήξεις και σχάσεις των προ-κυττάρων. Μια διαδικασία της οριζόντιας μεταφοράς γονιδίων ή οπερονίων των γονιδίων συμβαίνει από ένα κύτταρο κάποιου είδους σε ένα άλλο κύτταρο άλλου είδους. Η σύντηξη δύο προ-κυττάρων οδηγούσε σε ένα νέο, διευρυμένο προ-κύτταρο με ένα συνδυασμένο «πολυπλοειδή» γονιδίωμα, το οποίο κατατέμονταν μεταξύ δύο θυγατρικών κατά την επόμενη διάσπαση. Δηλαδή οι διαδικασίες των συντήξεων και διασπάσεων των προ-κυττάρων ήταν μια πολύ ανομοιογενής ημι-σεξουαλική διαδικασία. Παρήγαγε μια τεράστια δεξαμενή γονιδίων που πάθαινε μια μαζικά παράλληλη εξέλιξη του πληθυσμού των προ-κυττάρων λόγω της μεγάλης κλίμακας ανάμιξης των χρωμοσωμάτων, τα οποία όμως θα πρέπει τα ίδια να αντιγράφονταν με μεγάλη ακρίβεια. Στην ανάμιξη μεγάλης κλίμακας τα γενετικά χαρακτηριστικά που αφορούσαν την τροφή και την ενέργεια κάτω από τις φυσικοχημικές

επιλεκτικές πιέσεις σε διαφορετικούς κατοίκους, έγινε διαφορετική ανάμιξη από ότι σε άλλους. Αλλά τα χρωμοσώματα με γονίδια για την μεταγραφή και τη μετάφραση (και πιθανόν για την αντιγραφή) παρέμειναν καθολικά για όλα τα κύτταρα. Αυτό εξηγεί πώς ο πληθυσμός των προ-κυττάρων θα μπορούσε να είναι την ίδια στιγμή πολυφαινοτυπικός και επίσης ενιαίος.

Απόκλιση των επικρατειών των Βακτηρίων και Αρχαίων

Στο πρόβλημα της απόκλισης της επικράτειας των Βακτηρίων η εμφάνιση ενός ενζύμου για τον στερεοειδικό σχηματισμό της 3-φωσφορικής γλυκερόλης ήταν αποφασιστικής σημασίας για την εξέλιξη³⁵. Αυτό είχε ως άμεση επίπτωση ότι τα λιπίδια έγιναν ομοχειρόμορφα στο τμήμα της γλυκερόλης. Το υποσύνολο του πληθυσμού που είχε την ίδια ομοχειρομορφία ήταν ο πρώτος πληθυσμός των βακτηριακών κυττάρων, δηλαδή ο πρώτος βακτηριακός κοινός πρόγονος (εικόνα 17.4). Με παρόμοιο τρόπο στο μεταγενέστερο στάδιο PC-2 η εμφάνιση ενός ενζύμου για τον στερεοειδικό σχηματισμό του τμήματος της 1-φωσφορικής γλυκερόλης³⁵, οδήγησε σε λιπίδια που είχαν ίδια χειρομορφία με το επικρατέστερο εναντιομερές των λιπιδίων των προ-κυττάρων A. Ο υποπληθυσμός επομένως των προ-κυττάρων A έγινε αυτόματα και σταθερός βιοχημικά και ο πρώτος κοινός πρόγονος των αρχαίων (εικ. 17.4). Τα δύο ένζυμα θα πρέπει να προήλθαν από διαφορετικά αρχέγονα ένζυμα.

Έτσι από τον αρχικό πληθυσμό των προ-κυττάρων ένας πληθυσμός βακτηρίων με μια ομοχειρόμορφη μεμβράνη λιπιδίων και ένας πληθυσμός των Αρχαίων με την αντίποδα ομοχειρομορφία, απέκλιναν από τον εξελισσόμενο πληθυσμό των προ-κυττάρων. Τα Βακτήρια, υποτίθεται ότι απέκλιναν πρώτα και σε έναν χρόνο που τα εξελισσόμενα προ-κύτταρα στο στάδιο PC-1 είχαν σχετικά απλό μηχανισμό επεξεργασίας της πληροφορίας. Κατά τη χρονική περίοδο που απέκλιναν τα Αρχαία, τα καθολικά προ-κύτταρα στο στάδιο PC-2 είχαν σημαντικά πιο σύνθετο μηχανισμό επεξεργασίας των πληροφοριών. Έτσι μπορεί να εξηγηθεί η θεμελιώδης διαφορά στην πολυπλοκότητα μεταξύ των επικρατειών των Βακτηρίων και των Αρχαίων.

Οι συντήξεις μεταξύ των βακτηριακών κυττάρων θα πρέπει να συνέβαιναν συχνά, δημιουργώντας έτσι έναν ενιαίο πληθυσμό Βακτηρίων. Συντήξεις μεταξύ των Βακτηρίων και των προ-κυττάρων, ενώ ήταν ακόμα πιθανές, θα πρέπει να συνέβαιναν λιγότερο συχνά λόγω της διαφοράς των λιπιδίων. Επομένως ο ενιαίος πληθυσμός των Βακτηρίων ξεκίνησε τη δική του εξέλιξη, η οποία επέφερε μια προοδευτική αποξένωση του ενιαίου πληθυσμού των Βακτηρίων από τα προ-κύτταρα. Εξαιτίας αυτής της προοδευτικής αποξένωσης οι χημικτικές συντήξεις, μεταξύ ενός βακτηριακού κυττάρου και ενός προ-κυττάρου, θα πρέπει να έγιναν βαθμιαία επιβλαβείς ή ακόμη και θανατηφόρες λόγω των αυξανόμενων ασυμβατοτήτων των κυτταρικών μηχανισμών. Αυτό σημαίνει ότι οποιαδήποτε μετάλλαξη μέσα σε ένα ορισμένο υποσύνολο πληθυσμού των Βακτηρίων εμποδίζοντας περαιτέρω τις χημικτικές συντήξεις θα πρέπει να έδιναν ένα εκλεκτικό πλεονέκτημα σε αυτό το υποσύνολο πληθυσμού έναντι των άλλων τα οποία καταβροχθίζονταν από τα προ-κύτταρα. Αυτό με τη σειρά του σημαίνει ότι τα λιπίδια των Βακτηρίων θα εξελίχθηκαν ξεχωριστά από τα λιπίδια των προ-κυττάρων. Το ίδιο ισχύει και για τα Αρχαία.

Ως προς την εξελικτική μοίρα του γενετικού μηχανισμού, τα χρωμοσώματα τύπου πλασμιδίων του ενιαίου πληθυσμού των Βακτηρίων θα πρέπει να συνδυάστηκαν σε ένα μεγάλο κυκλικό χρωμόσωμα. Αυτό είχε το πλεονέκτημα της διευκόλυνσης της σύνδεσης της αντιγραφής με την κυτταρική διαίρεση. Μερικά πλασμίδια παρέμειναν χωρίς να ενσωματωθούν και η αντιγραφή τους συγχρονίστηκε με την κυτταρική διαίρεση. Άλλα πλασμίδια μετατράπηκαν σε ιούς κυλιόμενου κύκλου. Συγχρόνως, αντιγραφή και μεταγραφή γίνονταν όλο και περισσότερο ξεχωριστές διαδικασίες. Η ίδια αλληλουχία γεγονότων συνέβη ανεξάρτητα, μέσα στον ενιαίο πληθυσμό των Αρχαίων. Μέσα στους ενιαίους πληθυσμούς των Βακτηρίων και των Αρχαίων ενζυμικά σύμπλοκα για τη σύγχρονη αντιγραφή⁴⁵ του DNA, με συντονισμένη τη σύνθεση του κλώνου που προηγούνταν και του κλώνου που καθυστερούσε, παρέκκλιναν ανεξάρτητα το καθένα από το πολύ απλούστερο σύστημα αντιγραφής του κυλιόμενου κύκλου των προ-κυττάρων. Αυτό εξηγεί τις έκδηλες διαφορές μεταξύ της αντιγραφής των Βακτηρίων και της αντιγραφής των Αρχαίων⁴⁶. Επιπρόσθετα οι μηχανισμοί της μεταγραφής και μετάφρασης εκλεπτύνθηκαν ξεχωριστά στις δύο επικράτειες²⁶.

Με τη χωριστή εμφάνιση των βιοσυνθετικών μονοπατιών και για τους δύο τύπους χειρόμορφων λιπιδίων, η απόκλιση των δύο επικρατειών θα γινόταν ιδιαίτερα ευνοημένη σε σημείο που να γίνει αναπόφευκτη. Τα Βακτήρια συνέχισαν να εξελίσσονται ως ενιαίος πληθυσμός μέχρι τη δημιουργία των κυτταρικών τοιχωμάτων τα οποία τελικά ήταν απαγορευτικά για τις συντήξεις των κυττάρων μεταξύ τους^{46,22-24}. Ο τελευταίος ενιαίος πληθυσμός των Βακτηρίων, ονομάζεται «τελευταίος κοινός πρόγονος των βακτηρίων». Από εκεί και πέρα η επικράτεια των Βακτηρίων απέκλινε σε έναν αριθμό φύλων (phyla) (εικόνα 17.4A). Παρόμοια τα Αρχαία συνέχισαν να εξελίσσονται ως ένας ενιαίος πληθυσμός μέχρι τη δημιουργία των απαγορευτικών για τη σύντηξη κυτταρικών τοιχωμάτων.

Η παραπάνω πρόταση φαίνεται λογική ανεξάρτητα από τις διάφορες υποθέσεις σχετικά με τη θερμική εξέλιξη της ζωής.

Απόκλιση της επικράτειας των Ευκάρυων

Ο χειρόμορφος διαχωρισμός μπορεί να εξηγήσει τη φυσική αναγκαιότητα της ύπαρξης δύο πρωτευόντων επικρατειών: των Βακτηρίων και των Αρχαίων. Αλλά γιατί υπάρχει η τρίτη επικράτεια των Ευκάρυων με τα λιπίδια του τύπου των Βακτηρίων και ποια είναι η προέλευσή τους;

Μετά την απόκλιση των βακτηρίων και των Αρχαίων, ο πληθυσμός των προ-κυττάρων συνέχισε να εξελίσσεται μέχρι το στάδιο PC-3. Στο στάδιο αυτό άρχισε ο σχηματισμός του πυρήνα με ενδοσυμβίωση. Αυτή η ενδοσυμβίωση έγινε μεταξύ του εξελιγμένου σε εκείνο το στάδιο προ-κυττάρου τύπου B (ενδοσυμβιώτη) και βακτηρίων (ξενιστών). Υιοθετώντας την υπόθεση των Martin και Müller του 1998 (κεφάλαιο 20) και τροποποιώντας την, ο Wächtershäuser πρότεινε τη συμβιωτική ένωση μεταξύ ενός υποσυνόλου πληθυσμού ετερότροφων, παραγωγών H₂ των προ-κυττάρων B και ενός πληθυσμού αυτότροφων βακτηρίων, καταναλωτών H₂ με μια προσδευτική βιοχημική εξάρτηση και φυσική επαφή έως ότου τα προ-κύτταρα κλείστηκαν εντελώς μέσα στα Βακτήρια⁴¹ (εικόνα 17.4B). Η ειδική συμβίωση παρήγαγε έναν πληθυσμό «πρωτοκάρυων»²³ με μια εξωτερική μεμβράνη τύπων Βακτηρίων και έναν πολυχρωμοσωμικό πυρήνα παραγόμενο από προ-κύτταρο που κατείχε μια διπλή μεμβράνη. Η εξωτε-

ρική πυρηνική μεμβράνη ήταν βακτηριακού τύπου, ενώ η εσωτερική πυρηνική μεμβράνη ήταν του τύπου των προ-κυττάρων Β. Κάτω από την επίδραση των βακτηριακών ενζύμων (του ξενιστή) για τη βιοσύνθεση των λιπιδίων η εσωτερική πυρηνική μεμβράνη σύντομα καθιερώθηκε βιοσυνθετικά σε αυστηρά βακτηριακού τύπου.

Ως αποτέλεσμα της σύνθετης δομής κυττάρων τα πρωτοκάρυα αναγκάστηκαν να εξελιχθούν με έναν εντελώς διαφορετικό τρόπο από τα Βακτήρια και τα Αρχαία. Οι θρεπτικές ουσίες καθώς επίσης και τα προϊόντα αποβλήτων του μεταβολισμού των ενδοσυμβιωτών έπρεπε να περάσουν μέσω τριών μεμβρανών. Αυτό δημιούργησε μια πίεση για τον επανεντοπισμό του μεταβολισμού του ενδοσυμβιώτη στο εξωτερικό κυτταρόπλασμα έτσι που να διαμορφώσει έναν μεταβολισμό με μεταβολικές οδούς, που προήλθαν από το προ-κύτταρο ενδοσυμβιώτη, και μεταβολικές οδούς που προήλθαν από το βακτήριο ξενιστή. Ταυτόχρονα το ενδοσυμβίωτο μετατράπηκε σε πυρήνα. Ενώ κάποια μετάφραση εμφανίζεται να έχει παραμείνει μέχρι σήμερα μέσα στον πυρήνα^{47,48,48a}, η περισσότερη πρωτεϊνική σύνθεση επανεντοπίστηκε στο εξωτερικό κυτταρόπλασμα. Αυτό εξηγεί την υπάρχουσα βιοσύνθεση του ριβοσώματος που οι ριβοσωματικές πρωτεΐνες εισάγονται στον πυρήνα για τη συγκρότηση των ριβοσωματικών υπομονάδων οι οποίες στη συνέχεια εξάγονται από τον πυρήνα. Όλα τα mRNAs που παράγονταν μέσα στον πυρήνα έπρεπε επίσης να μεταφερθούν στο εξωτερικό κυτταρόπλασμα. Επομένως, εφευρέθηκαν οι πυρηνικοί πόροι. Αυτό σημαίνει ότι χάθηκε το όφελος της οργάνωσης των γονιδίων σε δέσμες γονιδίων ή οπερόνια, πράγμα που προηγουμένως βοήθησε στη σύνδεση της μεταγραφής και της μετάφρασης των πολυκιστρονικών mRNAs. Τα γονίδια έγιναν μονήρη και το mRNAs έγινε κοντό, καλυμένο και πολυαδελυλιωμένο. Με τον τρόπο αυτόν μπορεί να εξηγηθεί γιατί τα ευκάρυα συσχετίζονται περισσότερο με τα Αρχαία όσον αφορά στην επεξεργασία πληροφοριών ενώ ο μεταβολισμός και τα λιπίδιά τους είναι βακτηριακά. Έτσι μπορεί να εξηγηθεί η πρωτόγονη φύση του Ευκάρυων λόγω του ότι ο πυρήνας κυρίως παράχθηκε από τη σταθεροποίηση του γονιδιώματος από τα πρωτόγονα προ-κύτταρα του σταδίου PC-3. Η υπόθεση παραπέρα ότι η βακτηριακή-παραγόμενη μεμβράνη του κυττάρου και η βακτηριακή-παραγόμενη εξωτερική πυρηνική μεμβράνη αυξήθηκαν σε ένα υψηλότερο ποσοστό από την προ-κυτταρική-παραγόμενη εσωτερική

πυρηνική μεμβράνη, είναι επαρκής για να εξηγήσει την παραγωγή ενδοπλασματικού δικτύου μέσα σε ένα διευρυμένο πρωτοκαρυωτικό κύτταρο. Τα χρωμοσώματα του ξενιστή εγκαταλείφθηκαν και μεμονωμένα γονίδια του επανεντοπίστηκαν στον πυρήνα⁴¹.

Στην πιο πάνω θεωρία έχει υποθεθεί ότι τα Ευκάρυα απόκλιναν μετά από την απόκλιση των Αρχαίων και ότι τα προ-κύτταρα PC-3 από τα οποία τα ευκάρυα απόκλιναν ήταν περισσότερο εξελιγμένα από τα προ-κύτταρα PC-2 από τα οποία τα αρχαία απόκλιναν. Εναλλακτικά, μπορεί να υποθεθεί ότι τα Ευκάρυα απόκλιναν στον ίδιο σχεδόν χρόνο με τα Αρχαία ή ακόμα και πριν από τα Αρχαία. Τα στοιχεία προς το παρόν δεν μας επιτρέπουν να αποφανθούμε μεταξύ αυτών των δυνατοτήτων.

Βεβαίως, πολλές από αυτές τις υποθέσεις μπορεί να μην ισχύουν στο σύνολό τους, αλλά μόνο τα τελευταία χρόνια διατυπώνονται τέτοιου είδους θεωρίες με τόσες λεπτομέρειες. Το πρόβλημα της πρώιμης εξέλιξης της ζωής, μετά από την εύρεση πολλών γονιδιωμάτων, μόλις τώρα αρχίζει να παίρνει τη σωστή του υπόσταση και να αρχίζει να ξεφεύγει από την άκρα υποθετικότητα που το ταλάνιζε, και άρχισε πλέον να εξετάζεται με στοιχειά.

ΟΙ ΚΑΘΟΛΙΚΟΙ ΠΡΟΓΟΝΟΙ ΚΑΙ Ο ΤΕΛΕΥΤΑΙΟΣ ΚΟΙΝΟΣ ΠΡΟΓΟΝΟΣ

*Ο τελευταίος κοινός πρόγονος ήταν θερμόφιλος;
Σε ποιο βióτοπο κατοικούσε;*

Σύμφωνα λοιπόν με την επικρατούσα υπόθεση^{49,50} υπήρχε ένας πληθυσμός αυτοαντιγραφόμενων οργανισμών μη πολύπλοκης κατασκευής ο οποίος είχε απλές μοριακές δομές και λειτουργίες και αντάλλαζε γονίδια αμοιβαία, ο κοινός πρόγονος δηλαδή δεν ήταν ένα κύτταρο, αλλά μια κοινότητα που μοιραζόταν πληροφορίες. Καθώς η εξέλιξη επέλεγε τις πρωτεΐνες να γίνουν πιο ειδικές και αποτελεσματικές, τα γονίδια έγιναν λιγότερο ανταλλάξιμα και οι αποκλίσεις αποκρυσταλλώθηκαν. Από αυτόν τον κοινό πρόγονο⁵¹ προέκυψαν δύο επικράτειες, τα Βακτήρια και τα Αρχαία, ενώ αργότερα σύμφωνα με το παγκόσμιο φυλογενετικό δέντρο προέκυψε με συμβίωση η επικράτεια των Ευκάρυων⁵².

Η άποψη που επικρατεί^{17,53} σαφώς υπονοεί ότι στη μικροβιακή κοινότητα όπου έζησε ο τελευταίος κοινός πρόγονος, η ζωή ήταν

θερμή και χημειοτροφική⁵⁴ –η υπόθεση της υπερθερμόφιλου Εδέμ– αν και υπάρχουν κάποια στοιχεία που αμφισβητούν την υπερθερμόφιλη προέλευση⁵⁵. Αρκετά όμως επιχειρήματα υποστηρίζουν την ιδέα της θερμόφιλης ή υπερθερμόφιλης καταγωγής με κυριότερο το πρώτο από τα παρακάτω. Τα υπόλοιπα απλά συνεπικουρούν.

- ♦ Οι περισσότεροι αρχέγονοι οργανισμοί είναι θερμόφιλοι ή υπερθερμόφιλοι.
- ♦ Τα θερμά περιβάλλοντα είναι τα πιο πιθανά για να διατηρηθούν οι οργανισμοί κατά τις τότε συχνές συγκρούσεις της Γης με αστεροειδείς.
- ♦ Τα υδρόθερμα υποθαλάσσια περιβάλλοντα μπορεί να έδωσαν πολλά συστατικά αναγκαία για τη ζωή στο ξεκίνημά της.
- ♦ Τα περιβάλλοντα αυτά προστατεύονται από τις βλαβερές επιδράσεις της υπεριώδους ακτινοβολίας.
- ♦ Είναι διαθέσιμες σε αυτά άφθονες πηγές χημικής ενέργειας.

Οι υπερθερμόφιλοι οργανισμοί (Βακτήρια και Αρχαία) σχηματίζουν ένα σμήνος γύρω από τη ρίζα, καταλαμβάνοντας όλα τα μικρά ενδότερα φυλογενετικά κλαδιά του δέντρου, στις επικράτειες των Βακτηρίων και των Αρχαίων. Κανόνας είναι ότι μέλη των βαθύτερων και ενδότερων προελεύσεων αναπτύσσονται σε μεγαλύτερες θερμοκρασίες («the shorter and deeper, the hotter»)⁵⁶. Από τα Βακτήρια, οι οργανισμοί *Aquifex pyrophilus* και *Thermotoga maritima* παρουσιάζουν βέλτιστη ανάπτυξη στις υψηλότερες θερμοκρασίες από όλα τα άλλα γνωστά βακτήρια, 95° και 90°C, αντίστοιχα. Από τα Αρχαία, οι οργανισμοί με τις υψηλότερες θερμοκρασίες ανάπτυξης (μεταξύ 102° και 113°C) βρέθηκαν στα κρηναρχαιωτικά (πρώην «μεταβολίτες του θείου») και τα ευραρχαιωτικά (πρώην «μεθανογόνα αλόφιλα»)⁵⁷. Είναι μέλη των κρηναρχαιωτικών ειδών *Pyrolobus*, *Pyrodictium*, *Hyperthermus*, *Pyrobaculum*, *Igneococcus* και *Stetteria* και των ευραρχαιωτικών ειδών *Methanopyrus* και *Pyrococcus*⁵⁸.

Αρκετά γεωλογικά περιβάλλοντα θα μπορούσαν να έχουν φιλοξενήσει την κοινότητα του πληθυσμού του τελευταίου κοινού προγόνου. Θα μπορούσε να έχει ζήσει για μια σύντομη περίοδο (σύντομη με γεωλογικούς όρους π.χ. μέχρι 1 εκατομμύριο χρόνια) σε καυτό ωκεανό (~100°C), μετά από μια σύγκρουση με ένα μεγάλο ουράνιο σώμα, ή θα μπορούσε να έχει υπάρξει σε ένα υδρόθερμο σύστημα. Στην περίπτωση μιας βραχύβιας ύπαρξης σε έναν πολύ θερμό ωκεανό, τα υδρό-

θερμα συστήματα θα μπορούσαν να έχουν προσφέρει προστατευτικό περιβάλλον ακόμη και μετά την ψύξη του θερμού ωκεανού.

Μια εναλλακτική εκδοχή (η υπόθεση «του υπερθερμόφιλου Νώε») είναι ότι ο καθολικός πρόγονος δεν ήταν απαραίτητως υπερθερμόφιλος, αλλά διαφοροποιήθηκε σε μια άγνωστη Εδέμ από έναν αρχικό πληθυσμό και συμπεριλάμβανε κάποιους υπερθερμόφιλους οργανισμούς κοντά σε υδρόθερμα συστήματα. Κατά τη διάρκεια της πρώιμης αρχαϊκής περιόδου, θα ήταν πιθανόν να έγινε μια σύγκρουση ενός μεγάλου μετεωρίτη με τη Γη που είχε ως αποτέλεσμα να θερμάνει τον ωκεανό στους 100°C και έτσι να πλήξει την κοινότητα των οργανισμών που υπήρχαν εκείνη την εποχή^{59,60}. Μόνο οι υπερθερμόφιλοι οργανισμοί θα μπορούσαν να επιζήσουν μιας καταστροφικής σύγκρουσης -ο «ανασχετικός παράγοντας μιας σύγκρουσης⁶¹». Ενδεχομένως, δύο μέχρι τότε διαφορετικές καταγωγές των απογόνων επέζησαν της καταστροφής που έφερε η σύγκρουση, η μία που οδήγησε στα Βακτήρια και η άλλη στα Αρχαία. Ο «Νώε» ήταν ο τελευταίος κοινός, προ της σύγκρουσης, πρόγονος αυτών των οργανισμών που επέζησαν, εκτός ενδεχομένως, από μερικούς ιούς⁶². Κατόπιν, εμφανίστηκε το ουράνιο τόξο στα δροσερά πλέον νερά αφήνοντας έτσι να δράσει η δαρβινική εξέλιξη και να φτάσουμε, όχι χωρίς εμπόδια, στη σημερινή ζωή όπως τη γνωρίζουμε.

Μια τρίτη εναλλακτική πρόταση είναι ότι η πιο πρόωρη εξέλιξη έλαβε χώρα στον Άρη. Δεν υπάρχει καμία συναίνεση εάν υπάρχει ζωή στον Άρη ή αν ποτέ υπήρξε, αλλά ο πλανήτης αυτός στα αρχικά του στάδια με την έντονη ηφαιστειότητά του μπορεί να ήταν καλύτερο φυσικό περιβάλλον από τη Γη⁶⁰. Μεγάλες συγκρούσεις θα είχαν γίνει και εκεί βέβαια, αλλά δεν υπάρχουν βαθιοί ωκεανοί που θα μπορούσαν να εξατμιστούν και να διατηρηθεί ένα ολοκληρωτικό λουτρό από ατμό. Μεγάλες συγκρούσεις θα μπορούσαν να έχουν εκτοξεύσει πολλά κομμάτια από την επιφάνεια του Άρη, κάποια από τα οποία θα μπορούσαν να έχουν πέσει στη Γη. Εάν ο Άρης είχε ζωή, πιθανόν ένα ή περισσότερα κύτταρα να είχαν επιζήσει της σύγκρουσης με τον Άρη, της εκτίναξης, του παγώματος στο διάστημα και της μεταφοράς και προσγείωσης στη Γη, όπου μια σειρά κυττάρων επέζησε του ανασχετικού παράγοντα της θέρμανσης των ωκεανών που συνδέονται με τις συγκρούσεις. Μια υποστηρίξιμη «αρειανή» εξήγηση προέλευσης των

Ευκάρυων είναι ότι το προγονικό ευκαρυωτικό κύτταρο ήταν μια πιο πρόσφατη μεταφορά. Στην υπόθεση αυτή, οι πρόγονοι του ευκαρυωτικού κυττάρου συνέχισαν να εξελίσσονται στον Άρη, μετά από τον χρόνο που ο πρόγονος των Αρχαίων και των βακτηρίων είχε εκτιναχθεί στη Γη.

Σε όλες τις υποθέσεις που αναφέρθηκαν τελευταία ο τελευταίος κοινός πρόγονος θα πρέπει να ήταν βασισμένος στο DNA και χημικά πολύπλοκος, έχοντας πολλές από τις πολύ απαραίτητες πρωτεΐνες. Η ποικιλία των προτάσεων γύρω από τα περιβάλλοντα της προέλευσης της ζωής είναι μεγάλη. Πού ήταν η Εδέμ; Τα πιθανά μέρη και τα φυσικά περιβάλλοντα ποικίλουν, από ένα αερόλυμα μέχρι μία κρύα λίμνη κάτω από παγετώνα ή μια μικρή θερμή λίμνη κοντά σε ένα υδρόθερμο σύστημα και πολλά άλλα.

Πολλά από τα βασικά συστατικά της βιοχημικής κυτταρικής οικονομίας μπορούν να απεικονίσουν την προέλευση από ένα υδρόθερμο σύστημα⁶³. Αυτά μπορεί να περιλαμβάνουν πολλές από τις πρωτεΐνες μετάλλων, ειδικά αυτές που εμπεριέχουν Fe-S, Ni, Mo, Cu, Co και Zn, κάποιες από τις οποίες, όπως για παράδειγμα οι δομές μετάλλου-αζώτου, μπορεί να συμπυκνώθηκαν σε αλκαλικά περιβάλλοντα. Οι πρωτεΐνες θερμικού σοκ (heat-shock proteins) πιθανόν να ανάγονται χρονικώς σε αυτόν τον χρόνο, όταν η κοινότητα πριν από τον τελευταίο κοινό πρόγονο ζούσε στη λεπτή γραμμή μεταξύ στέρησης τροφής (ζώντας σε πολύ κρύο και πολύ μακριά από τις ζεστές ρωγμές) και υπερθέρμανσης. Κάθε ιδιότητα που θα μπορούσε να επιδιορθώσει βλάβες θα ήταν εξαιρετικά επωφελής.

Το φυλογενετικό δέντρο υπονοεί σαφώς ότι η πρώτη ζωντανή κοινότητα δεν ήταν φωτοσυνθετική. Φαίνεται απίθανο η περίπλοκη βιοχημεία που απαιτείται για τη φωτοσύνθεση να ξεπροβάλλει από το τίποτα. Η πρώιμη αρχαϊκή ζωή θα μπορούσε ίσως να εκμεταλλευτεί την οξειδοαναγωγική αντίθεση μεταξύ μιας οξειδωτικής ατμόσφαιρας-ωκεάνειου συστήματος και πιο αναγωγικών ρευστών, που ήταν σε επαφή με τα μάγματα που παρείχε ο μανδύας. Μια πρώιμη ατμόσφαιρα πλούσια σε αέρια θείου, με μερική πίεση του CO₂ να υπερβαίνει τα 2bar, θα μπορούσε να παρέχει κάποια θαλπωρή αλλά και προστασία έναντι⁶⁴ της ακτινοβολίας UV. Με το νερό παρόν στην ατμόσφαιρα, το ηφαιστειακής προέλευσης διοξείδιο του θείου θα

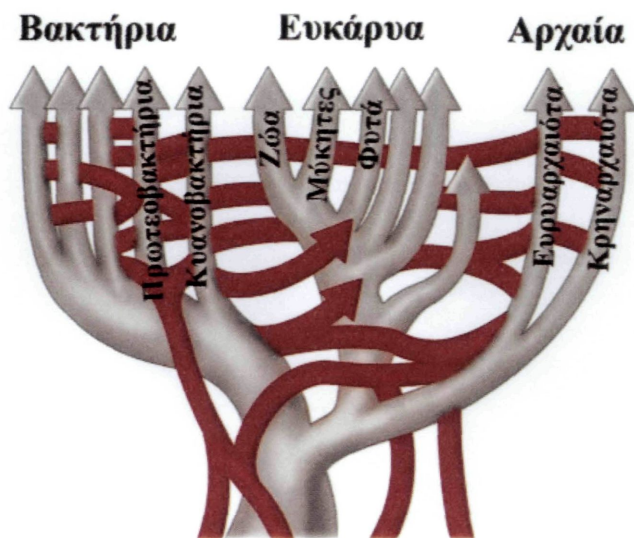
μπορούσε να οξειδωθεί σε θειικό⁶⁵, αν και αυτό μπορεί να έγινε βραδέως. Διαλυμένα στο νερό τα θειικά θα μπορούσαν να παρέχουν οξειδωτική ενέργεια για οργανισμούς ώστε να δρουν έναντι αναγωγικών ειδών σε υδρόθερμα ρευστά, όπως υδρογόνο και μεθάνιο και στις επιφάνειες των πετρωμάτων.

Ίσως, ο τελευταίος κοινός πρόγονος να έζησε σε μια λεπτή βιομεμβράνη αποτελούμενη από κύτταρα κοντά σε θερμή σχισμή, επιβιώνοντας στην οξειδοαναγωγική αντίθεση μεταξύ ελαφρώς πιο οξειδωμένου νερού και ελαφρώς πιο αναγμένου υποστρώματος και στη διαφορά μεταξύ του θερμού αναγμένου νερού από τις σχισμές στα υδρόθερμα συστήματα και ελαφρώς περισσότερο οξειδωμένου περιβάλλοντος νερού. Τα νεκρά και τα κύτταρα που πέθαιναν θα συσσωρεύονταν αναπόφευκτα κάτω από τη βιομεμβράνη, δημιουργώντας έναν δυνητικό βιότοπο-μέρος ανακύκλωσης οργανικής ύλης. Κατά συνέπεια, μόλις υπήρχε μια βιομεμβράνη, οι βιολογικοί ρόλοι θα διαμορφώνονταν αναπόφευκτα. Η εξέλιξη λειτουργεί με την επιδιόρθωση με βάση τον διαθέσιμο εξοπλισμό⁶⁶, προσαρμόζοντας τα υπάρχοντα εφόδια σε νέους προορισμούς.

Θα πρέπει να υπήρχε μεγάλη ποικιλία αρχαϊκών υδρόθερμων περιβάλλοντων^{67,68}. Σε μεγάλα θαλάσσια βάθη, στις μεσοωκεάνιες κορυφογραμμές, η ηφαιστειότητα θα πρέπει να ήταν πολύ πιο ενεργή από ότι είναι σήμερα, με άφθονες σχισμές συμπεριλαμβανομένων των «μαύρων καμινάδων» και των υδρόθερμων κοιτασμάτων, πλούσια για παράδειγμα σε μαγγάνιο, σίδηρο, χαλκό, ψευδάργυρο και θείο.

Οι μεθανογόνοι οργανισμοί έχουν τις ρίζες τους βαθιά στο τυποποιημένο φυλογενετικό δένδρο, και είναι δυνατόν να φανταστούμε μια πρώιμη βιόσφαιρα που να κατοικείται από οργανισμούς που ανήγαγαν τα θειικά και εκμεταλλεύτηκαν την οξειδωτική αντίθεση μεταξύ του συστήματος αέρα-νερού και περισσότερο αναγμένων υγρών που προέρχονταν από τα πετρώματα. Αυτοί οι αρχικοί παραγωγοί θα κείτονταν κάτω από μεθανογενείς ανακυκλωτές^{68,69}. Ένας τέτοιος βιόκοσμος θα είχε πλεονάζον μεθάνιο, το οποίο μπορεί, εάν το σύστημα ήταν αρκετά παραγωγικό, να είχε τις παγκόσμιες συνέπειες παρόμοιες με αυτές του φαινομένου του θερμοκηπίου. Αν η αναλογία $\text{CH}_4:\text{CO}_2$ ήταν αρκετά ψηλή, ένα νέφος πλούσιο σε μεθάνιο^{70,71} μπορεί να σχηματιζόταν και να ήταν αυτό που παρεμπόδισε την UV ακτινοβολία.

Η ιδέα του παγκόσμιου φυλογενετικού δέντρου, που αποκρυστάλλώθηκε σε ευδιάκριτους κλάδους, έχει επικριθεί^{72,73} με το σκεπτικό ότι η οριζόντια μεταφορά γονιδίων μεταξύ των σύγχρονων οργανισμών μπορεί να γινόταν σε πιο ευρεία κλίμακα από ότι υπονοείται από ένα δέντρο. Όμως τέτοιες μεταφορές μεταξύ πολύ απομακρυσμένων οργανισμών σπάνια δίνουν πλεονεκτήματα: για παράδειγμα η λήψη των πληροφοριών για τη φωτοσύνθεση θα είχε μικρή χρησιμότητα σε ένα βακτήριο που ζούσε βαθιά στη λάσπη. Ίσως ένα καλύτερο μοντέλο να μην είναι ένα δέντρο, αλλά ένα δέλτα ποταμού με πολλές δικτυώσεις μεταξύ των ρευμάτων που όμως ακόμη είναι ευδιάκριτες οι κύριες διακλαδώσεις (εικόνα 17.5). Ένα κοντινό ανάλογο είναι η καταγωγή των γλωσσών. Υπάρχουν πολλοί παραλληλισμοί μεταξύ της εξέλιξης των ευκαρυωτικών και της χιμαιρικής ανάμιξης λέξεων και ριζών από διάφορες γλώσσες, που έδωσαν τελικά τις γλώσσες που γνωρίζουμε σήμερα.



ΕΙΚΟΝΑ 17.5

Φυλογενετικό δέντρο που μοιάζει με δέλτα ποταμού.

Η μοριακή φυλογένεση μπορεί να συσχετιστεί με την αναφορά από τα γεωλογικά αρχεία^{74,75}. Συνοψίζοντας, θα λέγαμε ότι λαμβάνοντας υπόψη την κλίμακα του πρώιμου βομβαρδισμού, είναι απίθανο η

Γη να μπορούσε να είναι κατοικία για ζωή πριν από 4,2 ή ακόμα και 4 δισεκατομμύρια χρόνια, ίσως και λιγότερο. Εάν τα στοιχεία από τη ζώνη Isua πράγματι καταγράφουν τη ζωή⁷⁶ και ο χρόνος μεταφράζεται σωστά, η ζωή είναι ίσως μέχρι και 3,8 δισεκατομμύρια χρόνια παλαιά ή και περισσότερο. Επιπλέον, η ζωή πιθανόν να υπήρχε με φωτοσύνθεση που δεν χρησιμοποιούσε οξυγόνο όπως σήμερα, που σημαίνει ότι είχε γίνει κάποιος διαχωρισμός των επικρατειών, συνεπώς ο τελευταίος κοινός πρόγονος θα είχε υπάρξει πολύ πριν από αυτό. Περίπου 3,5 δισεκατομμύρια χρόνια πριν η υπογραφή ρουμπίν-σκο υπονοεί την οξυγονούχα φωτοσύνθεση⁷⁷ και την εξέλιξη των κυανοβακτηρίων. Αρχέγονοι ευκαρυώτες εμφανίζονται να χρονολογούνται 2,7 δισεκατομμύρια χρόνια πριν^{78,79}.

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Haeckel, E. (1866) *Generelle Morphologie der Organismen* (Reimer, Berlin).
2. Copeland, H. F. (1938) *Q. Rev. Biol.* 13:383-420.
3. Whittaker, R. H. (1959) *Q. Rev. Biol.* 34:210-226.
4. Chatton, E. (1938) *Titres et travaux scientifiques (1906-1937) de Edouard Chatton* (E. Sottano, Sète, France).
5. Woese, C. R., Kandler, O. and Wheelis, M. L. (1990) «Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87:4576-4579.
6. Zucherkandl, E. and Pauling, L. (1965) «Molecules as documents of evolutionary history». *J. Theor. Biol.* 8:357-366.
7. Woese, C. R. and Fox, G. E. (1997) «Phylogenetic structure of the prokaryotic domains: The primary kingdoms» *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74:5088-5090.
8. Ροδάκης, Γ. Κ. (2001) *Εισαγωγή στην εξελικτική βιολογία, Ιατρικές εκδόσεις Λίτσας*.
9. Woese, C. R., Gutell, R. R., Gupta, R. and Noller, H. F. (1983) «Detailed analysis of the higher-order structure of 16S-like ribosomal ribonucleic acids». *Microbiol. Rev.* 47:621-669.
10. Gutell, R. R., Weiser, B., Woese, C. R. and Noller, H. F. (1985) «Comparative anatomy of 16-S-like ribosomal RNA». *Prog. Nucleic Acid Res. Mol. Biol.* 32:155-216.
11. Mayr, E. (1998) «Two empires or three?» *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95:9720-9723.
12. Woese, C. R. (1998) «Default taxonomy: Ernst Mayer's view of the microbial world» *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95:11043-11046.
13. Brinkmann, H. and Philippe, H. (1999) «Archaea sister-group of Bacteria? Indications from tree reconstruction artifacts in ancient phylogenies». *Mol. Biol. Evol.* 16:817-825.
14. Lopez, P., Forterre, P., Philippe, H. (1999) «The root of the tree of life in light of the covarion model». *J. Mol. Evol.* 49:496-508.
15. Woese, C. R. (2002) «On the evolution of cells». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99:8742-8747.

16. Woese, C. R. (2000) «Interpreting the universal phylogenetic tree». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97:8392-8396.
17. Woese, C. R. (1987) «Bacterial evolution». *Microbiol. Rev.* 51:221-271.
18. Woese, C. R., Olsen, G. J., Ibba, M. and Soll, D. (2000) *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 64:202-236.
19. Olsen, G. J. and Woese, C. R. (1996) «Lessons from an Archaeal genome: what are we learning from *Methanococcus jannaschii*?» *Trends Genet.* 12:377-379.
20. Langer, D., Hain, J., Thuriaux, P. and Zillig, W. (1995) «Transcription in archaea: similarity to that in eucarya». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92:5768-5772.
21. Iwabe, N., Kuma, K., Hasegawa, M., Osawa, S. and Miyata, T. (1989) «Evolutionary relationship of Archaeobacteria, Eubacteria, and eukaryotes inferred from phylogenetic trees of duplicated genes». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 86:9355-9359.
22. Kandler, O. (1994a) «The early diversification of life». In *Nobel Symposium No. 84. Early Life on Earth*. Bengtson, S. (ed.). New York: Columbia University Press, pp. 152-160.
23. Kandler, O. (1994b) «Cell wall biochemistry in Archaea and its phylogenetic implications». *J. Biol. Phys.* 20:165-169.
24. Kandler, O. (1998) «The early diversification of life and the origin of the three domains: a proposal». In *Thermophiles: the Keys to Molecular Evolution and the Origin of Life*. Wiegel J. and Adams M. W. W. (eds). London: Taylor & Francis, pp. 19-28.
25. Wächtershäuser, G. (1998) «Towards a reconstruction of ancestral genomes by gene cluster alignment». *System Appl. Microbiol.* 21:473-477.
26. Woese, C. R. (1998) «The universal ancestor». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95:6854-6859.
27. Redenbach, M. (2002) «Warum haben einige Bakterien lineare Chromosomen und Plasmide?» *Biospektrum* 2:158-163.
28. Van Wely, K. H. M., Swaving, J., Freudl, R. and Driessen, A. J. M. (2001) «Translocation of proteins across the cell envelope of Gram-positive bacteria». *FEMS Microbiol. Rev.* 25:437-454.
29. Kates, M. (1993) «Membrane lipids in Archaea». In *The Biochemistry of Archaea (Archaeobacteria)*. Kates M., Kushner D. J. and Matheson A. T. (eds). Amsterdam: Elsevier, pp. 261-295.
30. Nishihara, M., Kyuragi, T., Sone, N. and Koga, Y. (1998) «sn-Glycerol-1-phosphate dehydrogenase: a key enzyme in the biosynthesis of ether phospholipids in Archaea». In *Thermophiles: the Keys to Molecular Evolution and the Origin of Life*. Wiegel, J. and Adams, M. W. W. (eds). London: Taylor & Francis, pp. 19-28.

31. Cavalier-Smith, T. (1987) «The origin of eukaryotic and archaeobacterial cells». *Ann. New York Acad. Sci.* 503:17-54.
32. Sogin, M. L. (1991) «Early evolution and the origin of eukaryotes». *Curr. Opin. Gen. Dev.* 1:457-463.
33. Gupta, R. S. and Golding, G. B. (1996) «The origin of the eukaryotic cell». *Trends Biochem. Sci.* 21:166-171.
34. Martin, W. and Müller, M. (1998) «The hydrogen hypothesis for the first eukaryote». *Nature* 392:37-41.
35. Koga, Y., Kyuragi, T., Nishihara, M. and Sone, N. (1998) «Did archaeal and bacterial cells arise independently from noncellular precursors? A hypothesis stating that the advent of membrane phospholipid with enantiomeric glycerophosphate backbones caused the separation of the two lines of descent». *J. Mol. Evol.* 46:54-63.
36. Horiike, T., Hamada, K., Kanaya, S. and Shinozawa, T. (2001) «Origin of nucleic acid cell nuclei by symbiosis of Archaea in Bacteria is revealed by homology-hit analysis». *Nat. Cell. Biol.* 3:210-214.
37. Hartman, H. and Fedorov, A. (2002) «The origin of the eukaryotic cell: a genomic investigation». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99:1420-1425.
38. Cavalier-Smith, T. (2002) «The neomuran origin of archaebacteria, the negibacterial root of the universal tree and bacterial megaclassification». *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 52:7-76.
39. Forterre, P. (2001) «Genomics and early cellular evolution. The origin of the DNA world». *C. R. Acad. Sci. Paris, Sci. la Vie/Life Sci.* 324:1067-1076.
40. Zillig, W., Palm, P. and Klenk, H.-P. (1992) «The nature of the common ancestor of the three domains of life and the origin of the Eucarya». In *Frontiers of Life*. Tran Thanh Van, J., Mounolou, J. C., Schneider, J., and McKay, C. (eds). Gif-sur-Yvette: Editions Frontiers, pp. 181-193.
41. Wächtershäuser, G. (2003) «From pre-cells to Eukarya - a tale of two lipids». *Mol. Microb.* 47:13-22.
42. Wächtershäuser, G. (1988) «Before enzymes and templates: Theory of surface metabolism». *Microbiol. Rev.* 52:452-484.
43. Wächtershäuser, G. (1992) «Groundworks for an evolutionary biochemistry – the iron-sulfur world». *Prog. Biophys. Mol. Biol.* 58:85-201.
44. Morii, H., Nishihara, M. and Koga, Y. (2000) «CTP, 2,3-di-Ogeranylgeranyl-*sn*-glycero-1-phosphate cytidyltransferase in the methanogenic archaeon *Methanothermobacter thermoautotrophicus*». *J. Biol. Chem.* 275:36568-36574.
45. Leippe, D. D., Aravind, L. and Koonin, E. V. (1999) «Did DNA replication evolve twice independently?» *Nucleic Acids Res.* 27:3389-3401.

46. Woese, C. R. (1983) «The primary lines of descent and the universal ancestor». In *Evolution from Molecules to Men*. Bendall, D. S., (ed.). Cambridge: Cambridge University Press, pp. 209-233.
47. Brogna, S. (2001) «Pre-mRNA processing: insights from nonsense». *Curr. Biol.* 11:R838-R841.
48. Ibora, F. J., Jackson, D. A. and Cook, P. R. (2001) «Coupled transcription and translation within the nuclei of mammalian cells». *Science* 293:1139-1142.
- 48a. Dahlberg, J. E. and Lund, E. (2004) «Does protein synthesis occur in the nucleus?» *Curr. Opin. Cell Biol.* 16:335-338.
49. Woese, C. R. (1998) «The universal ancestor». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95:68-59.
50. Graharn, D. E., Overbeek, R., Olsen, G. I. and Woese, C. R. (2000) «An archaeal genomic signature». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97:3304-3308.
51. Pace, N. R. (1997) «A molecular view of biodiversity and the biosphere». *Science* 276:734-740.
52. Margulis, L. *Life: Origin and Evolution* (ed. Folsome.C. E.) pp. 101-110 (Freeman, NewYork, 1979) [Reprint from *Sci. Am.* (August 1971)].
53. Schwartzman, D. W. and Lineweaver, C. H. (2004) «The hyperthermophilic origin of life revisited» *Biochem. Soc. Trans.* 32:168-171.
54. Stetter, K. O. in *EvoIution of Hydrothermal Ecosystems on Earth (and Mars?)* (eds Bock, G. R. & Goode. I. A.) 1-18 (CIBA Foundation Symposium 202) (Wiley, Chichester, 1996).
55. Galtier, N., Tourasse, N. and Gouy, M. (1999) «A non-hyperthermophilic common ancestor to extant life forms». *Science* 283:220-221.
56. Stetter, K. O. (1992) in: Colloque Interdisciplinaire du Comité National de la Recherche Scientifique, Frontiers of Life (Trân Thanh Vân, J. K., Mounolou, J. C., Schneider, J. and Mc Kay, C., Eds.), pp. 195-219, Editions Frontières, Gif-sur-Yvette.
57. Stetter, K. O. (1996) «Hyperthermophilic prokaryotes» *FEMS Microbiol. Rev.* 18:149-158.
58. Stetter, K. O. (1999) «Extremophiles and their adaptation to hot environments minireview». *FEBS Letters*, 452:22-25.
59. Sleep, N. H., Zahnle, K. I., Kasting, I. F. and Morowitz, H. I. (1989) «Annihilation of ecosystems by large asteroid impacts on the early Earth». *Nature* 342:139-142.
60. Sleep, N. H., Zahnle, K. and Neuhoff, P. S. (2001) «Initiation of clement surface conditions on the earliest Earth». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98:3666-3672.

61. Gogarten-Boeckels, M., Hilario, E. and Gogarten, J. P. (1992) «The effects of heavy meteorite bombardment on the eady evolution—the emergence of the three domains of life». *Origins Life Evol. Biosphere*, 25:251-264.
62. Forterre, P. (1992) *Frontiers of Life* (eds Tran Than Van, J., Tran Than Van, K., Mounolou, J. C., Schnieder, J. & McKay, C.) 221-233 (Gif-sur-Yvette Editions Frontieres).
63. Nisbet, E. G. and Fowler, C. M. R. (1996) in *Tectonic, Magmatic, Hydrothermal and Biological Segmentation of Mid-ocean Ridges* (eds MacLeod, C. J., Tyler, P. A. & Walker, C. L.) Geol. Soc. Lond. Spec. Pub. 118, 239-251.
64. Kasting, J. F., Zahnle, K. J., Pinto, J. P. and Young, A. T. (1989) «Sulfur, ultraviolet radiation, and the early evolution of life». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 19:95-108.
65. Bekki, S. (1995) «Oxidation of volcanic SO₂: a sink for stratospheric OH and H₂O». *Geophys. Res. Lett.* 22:913-916.
66. Jacob, F. in *Evolution from Molecules to Men* (ed. Bendall, D. S.) 31-67 (Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1983).
67. Nisbet, E. G. (2000) «The realms of Archaean life». *Nature* 405:625-626.
68. DeLong, E. F. (2000) «Resolving a methane mystery». *Nature* 407:577-579.
69. Boetius, A., Ravensschlag, K., Schubert, C. J., Rickert, D., Widdel, F., Gieseke, A., Amann, R., Jorgensen, B. B., Witte, U., Pfannkuche, O. (2000) «A marine microbial consortium apparently mediating anaerobic oxidation of methane». *Nature* 407:623-626.
70. Zahnle, K. (1986) «Photochemistry of methane and the formation of hydrocyanic acid (HCN) in the Earth's early atmosphere». *J. Geophys. Res.* 91:2819-2834.
71. Pavlov, A., Kasting, J. F., Brown, L. L., Rages, K. A. and Freedman, R. (2000) «Greenhouse warming by CH₄ in the atmosphere of early Earth». *J. Geophys. Res.* 105:11981-11990.
72. Doolittle, W. F. (1996) «At the core of the Archaea». *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 93:8797-8799.
73. Doolittle, W. F. «Uprooting the tree of life» *Sci. Am.* (February 2000).
74. Nisbet, E. G. and Fowler, C. M. R. (1996) «Some liked it hot». *Nature* 382:404-405.
75. Knoll, A. (1999) «A new molecular window on early life». *Science* 285:1025-1026.
76. Rosing, M. T. (1999) «¹³C-depleted carbon in >3700 Ma seafloor sedimentary rocks from West Greenland». *Science* 283:674-676.

77. Schidlowski, M. and Aharon, P. (1992) in *Early Organic Evolution: Implications for Mineral and Energy Resources* (eds Schidlowski, M. et al.) 147-175 (Springer, Berlin).
78. Brocks, J. J., Logan, G. A., Buick, R. and Summons, R. E. (1999) «Archaean molecular fossils and the early rise of eukaryotes». *Science* 285:1033-1036.
79. Summons, R. E., Jahnke, L. L., Hope, J. M. and Logan, G. A. (1999) «2-Methylhopanoids as biomarkers for cyanobacterial oxygenic photosynthesis». *Nature* 400:554-557.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 18ο

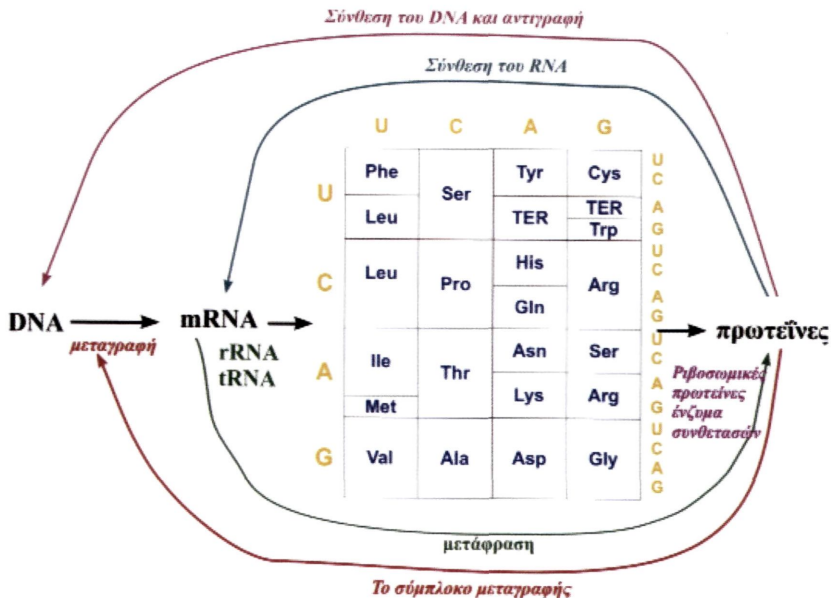
Ο γενετικός κώδικας: η προέλευση και η εξέλιξή του

Γενικά

Η προέλευση του γενετικού κώδικα τοποθετείται σε μια εποχή όπου το RNA ήταν το κυρίαρχο γενετικό υλικό. Στον τελευταίο κοινό πρόγονο, όπου κυριαρχούσε όπως πιστεύουμε το DNA, ο γενετικός κώδικας είχε ήδη παγιωθεί. Από τότε μέχρι σήμερα, πολύ μικρές αλλαγές έχουν συντελεστεί σε κάποιους οργανισμούς. Ίσως, ο γενετικός κώδικας μάς οδηγήσει να γνωρίσουμε κάποτε, τουλάχιστον σε σημαντικό βαθμό, τον κόσμο του RNA.

Σε γενικές γραμμές, έχουμε ήδη αναφερθεί στην προέλευση του κώδικα στον κόσμο του RNA στο κεφάλαιο 10. Σε αυτό το κεφάλαιο, όμως, θα αναφερθούμε λεπτομερέστερα: α) στις θεωρίες προέλευσης του γενετικού κώδικα, β) στα πειράματα που υποστηρίζουν τις θεωρίες αυτές, γ) στις παραλλαγές που υπάρχουν τώρα στον γενετικό κώδικα και δ) τέλος θα κλείσουμε το κεφάλαιο με δύο «νέα» αμινοξέα και το πώς σχετίζονται με τον γενετικό κώδικα.

Μετά την αποκρυπτογράφηση του γενετικού κώδικα στη δεκαετία του 1960, την κωδικοποίηση δηλαδή των αμινοξέων από τα αντίστοιχα κωδικόνια, έγινε σαφές ότι μόνο 20 αμινοξέα κωδικοποιούνταν από τα κωδικόνια και ότι η μεγάλη πλειοψηφία των διαφόρων αμινοξέων που βρίσκονται στις πρωτεΐνες δημιουργείται από τις χημικές τροποποιήσεις των 20 αυτών αμινοξέων μετά από τη μετάφραση. Βεβαίως, το 1986, με την σεληνοκυστεΐνη και πρόσφατα, το 2002, με την πυρολυσίνη, όπως αναφέρεται στο τέλος του κεφαλαίου, αναθεωρούνται αρκετά αυτά που γνωρίζαμε έως σήμερα.



ΕΙΚΟΝΑ 18.1.

Ροή γενετικών πληροφοριών¹

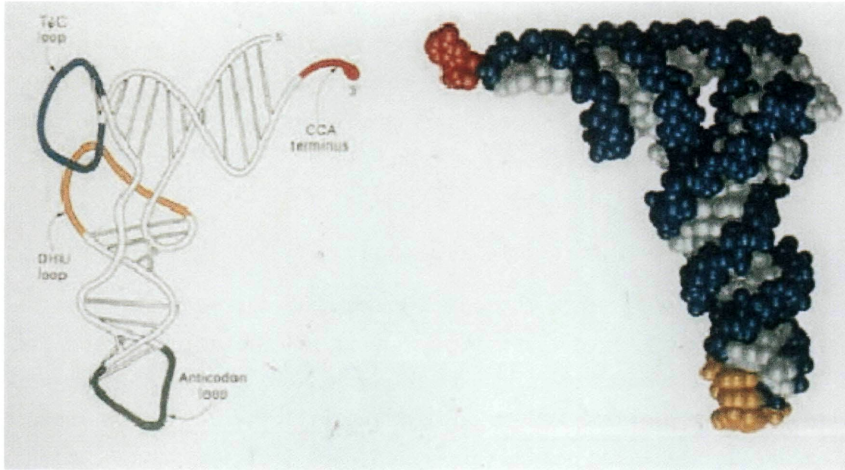
Αυτά που αποκαλύφθηκαν τα τελευταία 50 χρόνια για τη ροή των γενετικών πληροφοριών δίνεται συνοπτικά στην εικόνα 18.1.

Μέχρι σήμερα έχουμε γνωρίσει αρκετά για τη δομή των μεταφορικών RNAs (tRNAs), για τις συνθετάσες των αμινοακυλο-tRNAs και για άλλα μόρια καθοριστικά για την έναρξη, την επιμήκυνση και τη λήξη της πρωτεΐνοσύνθεσης.

Τα μόρια των tRNAs χρησιμεύουν ως προσαρμοστές και αναγνωρίζονται από τα ένζυμα που θα τους προσδέσουν το κατάλληλο αμινοξύ. Επίσης, χρησιμεύουν ώστε να γίνει η σύνδεση των αντικωδικονίων, που υπάρχουν σε αυτά, με τα κωδικόνια των mRNA, βάσει της αρχής της συμπληρωματικότητας. Η αλληλουχία των βάσεων ενός tRNA αποκαλύφθηκε το 1965 και έκτοτε έχουν δημοσιευτεί πολλές άλλες αλληλουχίες. Όλα τα tRNAs είναι σχετικά μικρά μόρια με αρκετά κοινά χαρακτηριστικά. Τα μεταφορικά RNAs αποτελούνται συνήθως από 76 νουκλεοτίδια, πολλά από τα οποία είναι ασυνήθιστα και διευθετούνται σε μια δομή τριφυλλιού με τέσσερις κύριους βραχίονες. Στην εικόνα 18.2 δίνεται η δομή ενός tRNA. Τα ενεργοποιημένα αμινοξέα προσδένονται

στο αντίθετο άκρο από αυτό στο οποίο υπάρχει το αντικωδικόνιο, σε ένα μόριο tRNA που έχει, όπως παρατηρούμε, σχήμα L.

Τα αμινοξέα ενεργοποιούνται και συνδέονται με τα tRNA από συγκεκριμένες συνθετάσες. Ο γενετικός κώδικας είναι βασισμένος σε συγκεκριμένη αμινοακυλίωση tRNAs από τις αντίστοιχες συνθετάσες των αμινακυλο-tRNAs.



ΕΙΚΟΝΑ 18.2.

Η τριτοταγής δομή ενός μεταφορικού RNA²

Η αμινοακυλίωση γίνεται σε δύο στάδια που καταλύονται από το ίδιο ένζυμο, δηλαδή μια συνθετάση του αμινοακυλο-tRNA. Το άθροισμα και των δυο σταδίων περιγράφεται στην παρακάτω εξίσωση.



Οι αμινοακυλο-tRNA συνθετάσες εμπίπτουν σε δύο ευδιάκριτες κατηγορίες (I και II), που κάθε μια από αυτές περιέχει 10 ένζυμα³. Αξίζει να σημειωθεί ότι τα μικρότερα αμινοξέα ενεργοποιούνται γενικά από τις συνθετάσες της τάξης II, ενώ τα μεγαλύτερα, και επίσης τα πιο υδρόφοβα, από τα ένζυμα της τάξης I. Τα ένζυμα της τάξης II θα πρέπει να είναι πιο αρχέγονα από αυτά της τάξης I. Υπάρχουν διαφορές και ως προς την αρχιτεκτονική των ενεργών κέντρων τους, αλλά και ως προς την θέση ακυλίωσης της αδενίνης και τον τρόπο που αναγνωρίζουν το tRNA. Οι φυλογενέσεις των ενζύμων αυτών είναι παρόμοιες μεταξύ ευρέως χωριζόμενων ταξινομικών ομάδων (taxa)⁴.

Αξίζει να σημειωθεί ότι οι αμινοακυλο-tRNA συνθετάσες είναι ένζυμα που, ενώ είναι γνωστά για τον ρόλο τους στην πρωτεϊνική σύνθεση, πρόσφατες μελέτες έδειξαν ότι αυτή η κλασική οικογένεια των ενζύμων είναι πραγματικά ικανή για ένα ευρύ ρεπερτόριο λειτουργιών. Αυτό επεκτείνεται σε διάφορες άλλες κρίσιμες κυτταρικές δραστηριότητες, όπως ο ρόλος τους στην κυτταρική πιστότητα, στην επεξεργασία του tRNA, στην ωρίμανση του RNA και στη μεταφορά του, στην απόπτωση, και στη μεταγραφική και μεταφραστική ρύθμιση⁵. Αυτά ίσως θα πρέπει να ληφθούν σοβαρά υπόψη αν θέλουμε να γνωρίσουμε την προέλευση των ενζύμων αυτών και φυσικά το ρόλο τους στην προέλευση του γενετικού κώδικα.

Η προέλευση του γενετικού κώδικα

Η προέλευση του γενετικού κώδικα παραμένει αίνιγμα, παρά το ότι ολόκληρος ο κατάλογος των κωδικονίων αποκωδικοποιήθηκε εδώ και 50 χρόνια και ένας τεράστιος αριθμός εργασιών που δημοσιεύτηκαν τόσο σε θεωρητικό όσο και σε εργαστηριακό επίπεδο. Αν και γνωρίζουμε ποιες τριπλέτες βάσεων του mRNA ποια αμινοξέα κωδικοποιούν, και ακόμα πώς οι μεταβιβάσεις αυτές ποικίλουν μεταξύ των ταξινομικών ομάδων, δεν ξέρουμε ωστόσο γιατί γίνονται με αυτόν και όχι με κάποιον άλλον τρόπο οι μεταβιβάσεις⁶. Για παράδειγμα, γιατί η τριπλέτα AUU κωδικοποιεί την ισολευκίνη και όχι κάποιο άλλο αμινοξύ; Γιατί κάποια αμινοξέα κωδικοποιούνται από περισσότερα κωδικόνια από κάποια άλλα; Και γιατί τα αμινοξέα που έχουν παρόμοιες ιδιότητες τείνουν να έχουν παρόμοια κωδικόνια (εικόνα 18.3)⁷.

Η αρχαιότητα του κώδικα έγινε προφανής από την κατανομή του στους οργανισμούς. Τα Ααρχαία, τα Βακτήρια και τα Ευκάρυα χρησιμοποιούν το ίδιο σύνολο κωδικονίων που αντιστοιχούν σε ίδια αμινοξέα. Αυτό δείχνει ότι ο γενετικός κώδικας προηγείται χρονικώς της γενετικής τους απόκλισης⁸. Δηλαδή ο τελευταίος κοινός πρόγονος είχε τον ίδιο γενετικό κώδικα. Ενδεχομένως θα έγιναν κάποιες μικρές αλλαγές που δεν επηρέασαν ωστόσο σημαντικά τη δομή του κώδικα.

Οι παραδοσιακές απόψεις σχετικά με την προέλευση του γενετικού κώδικα εμπίπτουν σε δύο ακραίες κατηγορίες: τις στερεοχημικές^{9,10} και τη θεωρία του «παγιωμένου ατυχήματος»^{11,12}. Όμως έχουν διατυπωθεί και πολλές ενδιάμεσες θεωρίες.

Η στερεοχημική θεωρία

Η θεωρία αυτή υποστηρίζει ότι ο κώδικας είναι καθολικός επειδή είναι απαραίτητος ο τρόπος ύπαρξής του για λόγους στερεοχημικούς. Οι ιδιαίτερες μεταβιβάσεις των κωδικονίων αντανακλούν συγγένειες μεταξύ των αμινοξέων. Ο Woese ήταν ο πρώτος κύριος υπερασπιστής αυτής της άποψης⁹. Πιστεύει δηλαδή ότι η φαινυλαλανίνη πρέπει να αντιπροσωπευθεί από UUU και από καμία άλλη τριπλέτα επειδή, με κάποιον τρόπο, η φαινυλαλανίνη «σχετίζεται» στερεοχημικά με αυτά τα δύο κωδικόνια. Έτσι, η θεωρία αυτή είναι μια αιτιοκρατική θεωρία της προέλευσης του κώδικα και παρέχει έναν ισχυρό εξελικτικό λόγο για την εντυπωσιακά πρώιμη εμφάνιση του γενετικού κώδικα¹³. Όμως είναι δύσκολο να γίνει αποδεκτή η θεωρία αυτή στην αρχική διατύπωσή της δεδομένου ότι υπάρχουν λίγα στοιχεία για μια εκλεκτική σύνδεση των αμινοξέων με μεμονωμένα κωδικόνια ή αντικωδικόνια¹⁴⁻¹⁷. Υπάρχουν βέβαια διάφορες εκδοχές αυτής της θεωρίας που θα τις εξετάσουμε παρακάτω όπου θα παρουσιαστούν τα πειραματικά στοιχεία τους. Γενικά τα τελευταία χρόνια έχει παρατηρηθεί ότι διάφορα αμινοξέα μπορούν να συνδεθούν με ριβόζυμα ή με *in vitro* επιλεγμένα RNA¹⁸.

Η θεωρία «του παγιωμένου ατυχήματος»

Η θεωρία αυτή υποστηρίζει ότι ο κώδικας είναι καθολικός επειδή, στην παρούσα στιγμή, οποιαδήποτε αλλαγή μπορεί να είναι θανατηφόρα ή τουλάχιστον πολύ επιλεκτική. Σύμφωνα με αυτό επειδή σε όλους τους οργανισμούς (με πιθανή απόκλιση ορισμένων ιών) ο κώδικας, αναγιγνώσκοντας το mRNA, προσδιορίζει την αλληλουχία των αμινοξέων τόσων πολλών πρωτεϊνικών μορίων που κάθε αλλαγή σε αυτά θα ήταν μεγάλο μειονέκτημα εκτός κι αν συνδέονται από πολλές ταυτόχρονες μεταλλάξεις έτσι ώστε να διορθώνουν τα λάθη που παράγονται τροποποιώντας ταυτόχρονα τον κώδικα. Αυτό βέβαια σημαίνει ότι ο κώδικας δεν τροποποιείται. Από το ότι είναι ο ίδιος για όλους τους οργανισμούς, μπορεί κανείς να υποθέσει ότι η ζωή ξεκίνησε από έναν απλό οργανισμό. Σε αυτή την ακραία περίπτωση, η θεωρία δείχνει ότι η μετάβαση από τα κωδικόνια στα αμινοξέα, σε αυτό το σημείο ήταν μια σύμπτωση¹¹.

Προσαρμοστικότητα – Ο καλύτερος από όλους τους πιθανούς κώδικες;




Οι πρώτες εξηγήσεις για την τάξη που παρατηρείται στο γενετικό κώδικα, ξεκίνησαν με την υπόθεση ότι η φυσική επιλογή βελτιστοποιήσε κάπως τον κατάλογο των κωδικονίων πράγμα που έγινε πριν από τον τελευταίο κοινό πρόγονο. Λαμβάνοντας υπόψη ότι οι περισσότερες αλλαγές σε μια πρωτεΐνη είναι επιβλαβείς παρά ωφέλιμες, ο γενετικός κώδικας πρέπει να μείωσε τον αντίκτυπο των λαθών. Το σχέδιο του εκφυλισμού, στο οποίο ομάδες κωδικονίων κωδικοποιούν το ίδιο αμινοξύ, ασφαλώς είχε την επίδρασή του (εικόνα 18.3). Το μοντέλο της θνησιγόνου μετάλλαξης¹⁹ πρότεινε ότι ο γενετικός κώδικας μειώνει τις επιπτώσεις της σημειακής μετάλλαξης, ενώ αντιθέτως το μοντέλο της λανθασμένης μετάφρασης⁹ πρότεινε ότι η δομή του κώδικα, αντί αυτού, μειώνει τις επιδράσεις των λαθών κατά τη διάρκεια της μετάφρασης.

Τα κύρια στοιχεία που υποστήριξαν αυτά τα πρώιμα μοντέλα προήλθαν από προσεκτική εξέταση του ίδιου του γενετικού κώδικα, έτσι:

- ♦ Τα κωδικόνια για το ίδιο αμινοξύ συνήθως διαφέρουν μόνο στην τρίτη θέση.
- ♦ Τα αμινοξέα που έχουν U στη δεύτερη θέση του κωδικονίου τους είναι υδρόφοβα, ενώ αυτά που έχουν A στη δεύτερη θέση είναι υδρόφιλα.
- ♦ Ο γενετικός κώδικας αρχικά φάνηκε να είναι καθολικός⁹.

Η υπόθεση ταλάντωσης²⁰ του Crick, εξήγησε κατά πολύ τον εκφυλισμό του γενετικού κώδικα με όρους απλών χημικών επιδράσεων: ένα αντικωδικόνιο ενός tRNA μπορεί να αναγνωρίσει πολλαπλά κωδικόνια με το μη κανονικό ζευγάρωμα των βάσεων. Η σύνδεση μεταξύ της βάσης, της δεύτερης θέσης, και της υδροφοβικότητας του αμινοξέος ισχύει μόνο για δύο από τις τέσσερις βάσεις (εικόνα 18.3). Τέλος, αν η βελτιστοποίηση του κώδικα είχε πράγματι συμβεί, τότε ο παρών γενετικός κώδικας πρέπει να είχε επιλεγεί από μια μεγάλη δεξαμενή εναλλακτικών γενετικών κωδίκων. Αυτές οι ανεπάρκειες, λαμβάνοντας υπόψη τη θεωρία του παγιωμένου ατυχήματος ως μια εναλλακτική λύση, πιθανώς να αιτιολογούν την παρακμή των προσαρμοστικών εξηγήσεων προς το τέλος της δεκαετίας του 1960.

	U	C	A	G	
U	UUU Phe	UCU Ser	UAU Tyr	GU Cys	U
	UUC Phe	UCC Ser	UAC Tyr	UGC Cys	C
	UUA Leu	UCA Ser	UAA STOP	UGA STOP	A
	UUG Leu	UCG Ser	UAA STOP	UGG Trp	G
C	CUU Leu	CCU Pro	CAU His	CGU Arg	U
	CUC Leu	CCC Pro	CAC His	CGC Arg	C
	CUA Leu	CCA Pro	CAA Gln	CGA Arg	A
	CUG Leu	CCG Pro	CAG Gln	CGG Arg	G
A	AUU Ile	ACU Thr	AAU Asn	AGU Ser	U
	AUC Ile	ACC Thr	AAC Asn	AGC Ser	C
	AUA Ile	ACA Thr	AAA Lys	AGA Arg	A
G	AUG Met	ACG Thr	AAG Lys	AGG Arg	G
	GUU Val	GCU Ala	GAU Asp	GGU Gly	U
	GUC Val	GCC Ala	GAC Asp	GGC Gly	C
	GUA Val	GCA Ala	GAA Glu	GGA Gly	A
	GUG Val	GCG Ala	GAG Glu	GGG Gly	G

	όξινα		αμιδικά		περιέχουν OH
	άλκυλο		αρωματικά		Περιέχουν S
	άλκυλο		βασικά		Αρωματικό με OH
	STOP				

ΕΙΚΟΝΑ 18.3.

Ο «καθολικός» γενετικός κώδικας. Η σκίαση δείχνει την πολική απαίτηση (PR): μαύρο κείμενο, $PR < 6$ (υδρόφοβα) - κίτρινο κείμενο $PR 5,6 - 8$ (μέσης πολικότητας) - $PR > 8$ άσπρο κείμενο, υδρόφιλα. Αμινοξέα, των οποίων κωδικόνια έχουν την U στη δεύτερη θέση τείνουν να είναι ασυνήθιστα υδρόφοβα. Εκείνα των οποίων τα κωδικόνια έχουν A στη δεύτερη θέση τείνουν να είναι υδρόφιλα. Τα αμινοξέα που έχουν δομικές ομοιότητες τείνουν να μοιράζονται σύνολα κωδικονίων συνδεδεμένα με απλές σημειακές μεταλλάξεις: παραδείγματος χάριν, τα βασικά αμινοξέα αργινίνη, λυσίνη και ιστιδίνη συνδέονται. STOP κωδικόνιο λήξης.

Ποικιλία κριτηρίων έχει χρησιμοποιηθεί για την αξιολόγηση του κατά πόσον ο γενετικός κώδικας είναι υπό κάποια έννοια βέλτιστος. Αυτές οι αναλύσεις εμπίπτουν σε δύο κύριες κατηγορίες: τις στατιστικές και τις μηχανικές. Οι στατιστικές προσεγγίσεις²¹⁻²⁶ συγκρίνουν τον φυσικό κώδικα με πολλούς τυχαία παραγόμενους εναλλακτικούς

κώδικες και αντιπροσωπευτικά έχουν συμπεράνει ότι ο γενετικός κώδικας διατηρεί τις ιδιότητες των αμινοξέων πολύ καλύτερα από κάποιον τυχαίο κώδικα. Ο καθολικός γενετικός κώδικας υπακούει κυρίως στις αρχές της βέλτιστης κωδικοποίησης. Σύμφωνα με τέτοιου είδους μελέτες²⁷ καταδεικνύεται ο ιεραρχικός χαρακτήρας της βελτιστοποίησης του καθολικού γενετικού κώδικα με την αυστηρά βέλτιστη κωδικοποίηση να εξελίσσεται στα πιο αρχικά στάδια της μοριακής εξέλιξης. Αντίθετα, οι μηχανικές προσεγγίσεις²⁸⁻³², συγκρίνουν τον φυσικό κώδικα μόνο με τον καλύτερο δυνατό εναλλακτικό κώδικα (εκείνον δηλαδή που ελαχιστοποιεί τις αλλαγές στις ιδιότητες των αμινοξέων με μια απλή σημειακή μετάλλαξη) και συμπεραίνουν ότι ο γενετικός κώδικας απέχει πολύ από το να είναι βέλτιστος. Η στατιστική προσέγγιση παρέχει μάλλον μια πιο ρεαλιστική απεικόνιση από την μηχανική προσέγγιση⁷.

Η κύρια αντίρρηση στις θεωρίες βελτιστοποίησης είναι ότι μια αλλαγή στον γενετικό κώδικα προκαλεί μεταλλάξεις σε κάθε πρωτεΐνη, οι περισσότερες από τις οποίες, πιθανόν να είναι επιβλαβείς. Συνεπώς, μιας και τα κύτταρα στηρίχθηκαν σε έναν ιδιαίτερο γενετικό κώδικα σε οποιοδήποτε αξιόλογο βαθμό, οι απαιτούμενες από τη διαδικασία της βελτιστοποίησης περαιτέρω αλλαγές θα μπορούσαν να γίνουν όλο και με λιγότερες πιθανότητες. Η δυνατότητα του γενετικού κώδικα για αλλαγή είναι μια βασική προϋπόθεση για θεωρίες που συμπεριλαμβάνουν βελτιστοποίηση μέσω μιας σταδιακής εξελικτικής διαδικασίας. Η ανακάλυψη όμως ότι ο γενετικός κώδικας δεν είναι αμετάβλητος³³ αφαιρέσει αυτή την αντίρρηση: αν ο γενετικός κώδικας άλλαξε πρόσφατα με ολοφάνερα μη προσαρμοστικούς τρόπους, τότε παρόμοιες αλλαγές μπορεί να διευκόλυναν την προσαρμογή στο παρελθόν. Πραγματικές αλλαγές στο πυρηνικό γονιδίωμα των ευκαρυωτικών (εικόνα 18.6α) δείχνουν ότι, ακόμη και σε μεταβολικά σύνθετους οργανισμούς, ο κώδικας είναι πολύ μακριά του να είναι παγιωμένος.

Ερευνώντας για προγονικούς κώδικες – Εξέλιξη του κώδικα

Ο γενετικός κώδικας εξελίχθηκε σε δύο ευδιάκριτες φάσεις. Κατ' αρχάς, ο «κανονικός» κώδικας προέκυψε και εξελίχθηκε πριν από τον τελευταίο κοινό πρόγονο. Στη συνέχεια, αυτός ο κώδικας έχει απο-

κλίνει σε διάφορα γονιδιώματα του πυρήνα, αλλά πολύ περισσότερο στα μιτοχόνδρια.

Στη συνέχεια θα ασχοληθούμε με την εξέλιξη του γενετικού κώδικα από τον κόσμο του RNA στον τελευταίο κοινό πρόγονο καθώς και με τις μετέπειτα παρεκκλίσεις του κώδικα σε διάφορους οργανισμούς.

Υπάρχουν τρία βασικά μοντέλα για την εξέλιξη του κώδικα (εκτός από τη μηδενική υπόθεση ότι είναι ένα παγιωμένο ατύχημα): α) οι μεταβιβάσεις των κωδικονίων καθορίζονται από την επιλογή για την ελαχιστοποίηση λάθους, β) οι χημικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ των αμινοξέων και του RNA ή γ) οι ιστορικές σχέσεις μέσα στα μεταβολικά μονοπάτια.

Βέβαια, η πραγματική κατάσταση φαίνεται να είναι πιο σύνθετη. Υπάρχουν στοιχεία ότι, τουλάχιστον μερικά αμινοξέα, προτιμούν τις περιοχές συνδέσεων που αποτελούνται από τα κωδικονιά τους, ενώ άλλα όχι. Επίσης και τα στοιχεία ότι ο κώδικας βελτιστοποιείται για να αποτρέψει το λάθος στη μετάφραση είναι πάρα πολύ ισχυρά για να αγνοηθούν. Δεν υπάρχει επιπλέον κανένας λόγος να θεωρήσουμε ότι ο κώδικας αναπήδησε εμπρός πλήρως διαμορφωμένος όπως η Αθηνά από το κεφάλι του Δία! Μάλλον, είναι πιθανό ότι μερικά αμινοξέα ήταν εκεί από την αρχή, ενώ άλλα ήταν πιο πρόσφατες εφευρέσεις. Υπάρχουν επίσης αναφορές στη βιβλιογραφία για την υποθετική σειρά εμφάνισης αμινοξέων, αν και δεν υπάρχει πλήρης συμφωνία.

Αρκετές λοιπόν θεωρίες, αν όχι οι περισσότερες, προτείνουν ότι ο παρών κώδικας εξελίχθηκε από μια απλούστερη προγονική μορφή: οι πρωτεΐνες που παράγονταν αρχικά από ένα περιορισμένο σύνολο αμινοξέων, συνέθεσαν νέα αμινοξέα τα οποία με τη σειρά τους ενσωματώθηκαν στον κώδικα. Τα αμινοξέα που εισήχθησαν πιο πρόσφατα, προφανώς θα πήραν κωδικόνια από τους μεταβολικούς προδρόμους τους. Αυτό φυσικά θα μπορούσε να συμβεί μόνο εάν οι αλλαγές που προέκυψαν δεν ήταν επιβλαβείς για τη δομή των πρωτεϊνών¹¹. Επομένως, οι θεωρίες αυτές συχνά προβλέπουν ότι παρόμοια αμινοξέα θα μπορούσαν να προσδιορίζουν παρόμοια κωδικόνια ακόμη και χωρίς διεξοδική επιλογή για ελαχιστοποίηση των λαθών⁷.

Κατά τον Hartman³⁴⁻³⁷ ο κώδικας άρχισε από έναν κώδικα μονήρη και βαθμιαία αναπτύχθηκε σε έναν κώδικα δυάδων και τριπλετών αρχίζοντας με G και C.

Σύμφωνα με τον Jukes αρχικά ήταν παρόντα στον κώδικα μόνο δέκα αμινοξέα, που το καθένα περιλάμβανε τέσσερα έως οκτώ κωδικόνια. Αργότερα τα παραπάνω κωδικόνια επανεκχωρήθηκαν σε πρόσθετα αμινοξέα³⁸.

Η θεωρία συνεξέλιξης του Wong^{39,40} είναι βασισμένη στην παρατήρηση ότι βιοσυνθετικά συγγενεύοντα παρόμοια αμινοξέα μοιράζονται παρόμοια κωδικόνια παρά τις φυσικοχημικές τους ιδιότητες. Τα αμινοξέα του μίγματος του Miller θεωρούνται τα πιο αρχέγονα.

Η κύρια ένδειξη για τη συνεξέλιξη αμινοξέων και του κώδικα μέσω της σταδιακής επέκτασης, προέρχεται από περιπτώσεις στις οποίες ανόμοια αμινοξέα από σχετικά βιοχημικά μονοπάτια, μοιράζονται παρόμοια κωδικόνια. Υποστηρίζεται ότι ένας δυσανάλογος αριθμός βιοσυνθετικά σχετικών αμινοξέων έχουν κωδικόνια που συνδέθηκαν με απλές σημειακές μεταλλάξεις^{30,32,41,42}. Όμως, επειδή πολλά αμινοξέα αλληλομετατρέπονται, ακόμη και οι τυχαίοι κώδικες παρουσιάζουν παρόμοιες συνδέσεις μεταξύ βιοσυνθετικά σχετικών αμινοξέων και απλών αλλαγών βάσεων σε κωδικόνια⁴³. Μια άλλη ένδειξη όπως θα δούμε παρακάτω είναι ο αριθμός των κωδικονίων που κωδικοποιούν τα πρώτα αμινοξέα.

Λαμβάνοντας υπόψη σαράντα διαφορετικά κριτήρια και υποθέσεις για τη χρονολογική σειρά της εμφάνισης των αμινοξέων, ο Trihopon (2000) τα ταξινόμησε με βάση τη σειρά εμφάνισής τους στον γενετικό κώδικα και στην παραπέρα εξέλιξή του⁴⁴. Η σειρά φαίνεται στον πίνακα (από τα αρχαιότερα προς τα κατοπινά σε εμφάνιση, από πάνω προς τα κάτω). Εννέα αμινοξέα των πειραμάτων της προσομοίωσης του αρχέγονου περιβάλλοντος του Miller ταξινομούνται στα κορυφαία.

Σύμφωνα λοιπόν με τους Jukes και Wong ο κώδικας εξελίχθηκε σε δύο φάσεις^{45,40,41}. Πρώτα χρησιμοποιήθηκαν μόνο αμινοξέα που συντέθηκαν προβιοτικά και αργότερα έγινε μεταβίβαση από τον κώδικα σε αμινοξέα που παράχθηκαν βιοσυνθετικά. Μπορούμε να

Γλυκίνη/Αλανίνη
Βαλίνη/Ασπαραγινικό
Προλίνη
Σερίνη
Γλουταμινικό/Λευκίνη
Θρεονίνη
Αργινίνη
Ασπαραγίνη
Λυσίνη
Γλουταμίνη
Ισολευκίνη
Κυστεΐνη
Ιστιδίνη
Φαινυλαλανίνη
Μεθειονίνη
Τυροσίνη
Θρουπτοφάνη

συμπεράνουμε τη φύση αυτού του κώδικα του μεσοδιαστήματος που υπάρχει ως υπόθεση από τους Jukes και Wong; Ο Wong πρότεινε ότι δέκα αμινοξέα πιθανόν ανατέθηκαν στην πρώτη φάση και τα δέκα, αργότερα. Αν λάβουμε υπόψη τον πίνακα χρονολόγησης που αναγράψαμε προηγουμένως θα διαπιστώσουμε ότι τα δέκα πρώτα αμινοξέα, που πιθανόν να παρήχθησαν με προβιοτικές συνθήκες έχουν 40 κωδικόνια και τα πιο πρόσφατα μόνο 21. Αυτή η αξιοπρόσεκτη ασυμμετρία πιθανόν να προκύπτει λόγω του βασικού συντηρητισμού του κώδικα και της μεγαλύτερης δυσκολίας των νέων αμινοξέων να ενσωματωθούν στις πρωτεΐνες χωρίς να προκαλέσουν βλάβες σε αυτές⁴⁶. Τα αμινοξέα νωρίς βρήκαν ευκολότερο να συλλάβουν παρακείμενα κωδικόνια⁴⁷.

Μια αξιοπρόσεκτη πρόταση είναι ότι οι πρώτες- και δεύτερες- στη θέση βάσεις έχουν διαφορετικές λειτουργίες: οι δεύτερης θέσης βάσεις συνδέουν τα αμινοξέα που έχουν παρόμοιες ιδιότητες. Οι πρώτης θέσης βάσεις συνδέουν αμινοξέα από τα ίδια βιοσυνθετικά μονοπάτια⁴⁸. Κωδικόνια του σχηματισμού GNN αντιστοιχούν σε αμινοξέα που πιστεύεται ότι είναι τα πιο πρωτόγονα για διάφορους λόγους⁴⁸. Πιθανόν τα κωδικόνια UNN, CNN και ANN μεταφέρθηκαν σε νέα αμινοξέα καθώς η σύνθεσή τους ήταν πλέον δυνατή. Η υπόθεση αυτή περιορίζει αξιοσημείωτα το σύνολο των πιθανών κωδικών, αλλά δεν εξηγεί τη σχετική βελτιστοποίηση του κώδικα²⁶.

Άλλη προσέγγιση εξετάζει τις φυλογενέσεις των tRNAs και αμινοακυλο-tRNA συνθετασών (τα ένζυμα που συνδέουν συγκεκριμένα αμινοξέα σε συγκεκριμένα tRNAs). Εάν τα αμινοξέα προστέθηκαν διαδοχικά στον κώδικα, κατόπιν το tRNA και οι συνθετάσες των αμινοακυλο-tRNA, οι φυλογενέσεις θα πρέπει να είναι σύμφωνες. Αυτό θα αντανακλούσε σε διπλασιασμό και απόκλιση ενός tRNA και της συγγενούς συνθετάσης που θα προσθέτονταν. Δυστυχώς, οι περισσότερες μελέτες που εξέτασαν τις φυλογενέσεις του tRNA^{49,50,13} έχουν υποθέσει ότι δέντρα προερχόμενα από το σύνολο των tRNAs σε διαφορετικά είδη είναι ανάλογα, πράγμα που μάλλον δεν συμβαίνει⁵¹. Επειδή τα tRNAs μπορούν να αλλάζουν, είτε τα αντικωδικονία τους είτε την αμινοξείνη εξειδίκευσή τους, αξιοσημείωτα εύκολα⁵², οι σύγχρονες φυλογενέσεις tRNAs είναι απίθανο να αποκαλύπτουν κάτι για τη φυλογένεση των tRNAs του τελευταίου κοινού προγόνου. Επιπλέ-

ον, οι φυλογενέσεις tRNAs είναι πιθανό να γίνουν όλο και περισσότερο ασταθείς καθώς περισσότερες ακολουθίες προστίθενται: αυτή η προφανής tRNA ευελιξία είναι σύμφωνη με την απαίτηση των προσαρμοστικών θεωριών ότι ο κώδικας είναι σε θέση να αλλάζει.

Στερεοχημεία – ταιριάζει τα στοιχεία μεταξύ τους;

Οι στερεοχημικές θεωρίες προτείνουν ότι τα αμινοξέα εκχωρήθηκαν σε ιδιαίτερα κωδικόνια λόγω των άμεσων χημικών αλληλεπιδράσεων μεταξύ του RNA και των αμινοξέων. Εάν αυτές οι αλληλεπιδράσεις ακολουθούν συγκεκριμένους κανόνες, παρόμοια αμινοξέα πρέπει να δεσμεύονται σε παρόμοια μικρά μοτίβα RNA και θα πρέπει επομένως να έχουν παρόμοια κωδικόνια. Αν και το σχέδιο των εκχωρήσεων των κωδικονίων που προκύπτει μπορεί να είναι προσαρμοστικό, σχετικά με τυχαίους κώδικες (επειδή μια σημειακή μετάλλαξη θα τείνει να αντικαταστήσει ένα σχετικά παρόμοιο αμινοξύ), δεν είναι απαραίτητο να έχει επιλεγεί σαφώς για αυτήν την επίδραση. Κατά συνέπεια οι κανόνες που περιορίζουν το σύνολο των χημικά πιθανών κωδικών μπορεί επίσης να οδηγούν στην ελαχιστοποίηση λάθους.

Το γεγονός ότι ο γενετικός κώδικας αρχικά εμφανίστηκε να είναι καθολικός παρείχε ισχυρότατη υποστήριξη για τις στερεοχημικές θεωρίες, επειδή πρότεινε ότι ο πραγματικός κώδικας είναι ο μόνος πιθανός κώδικας. Αλλά και οι γνωστές παραλλαγές στον κώδικα δεν διαψεύδουν τις στερεοχημικές θεωρίες. Όλες οι αποκλίσεις από τον κανονικό κώδικα εμφανίστηκαν πρόσφατα σε σύγκριση με τον τελευταίο κοινό πρόγονο: η πρώτη αλλαγή που επιζεί πιθανώς να εμφανίστηκε στην συγγενική σειρά που οδηγεί στις διπλομονάδες⁵³, και οι περισσότερες είναι πολύ πιο πρόσφατες. Επιπλέον, κανένας γνωστός κώδικας δεν διαφέρει σε περισσότερα από μερικά αμινοξέα από τον τυποποιημένο κώδικα. Λόγω της μετάφρασης των κωδικονίων σε αμινοξέα μέσω ενός tRNA προσαρμοστή, οι μηχανισμοί που επέτρεψαν πρόσφατες αλλαγές στο γενετικό κώδικα μπορεί να είναι εξ ολοκλήρου διαφορετικοί από εκείνους που παρήγαγαν αρχικά τον κώδικα. Όλες οι στερεοχημικές θεωρίες έχουν εξετάσει μόνο τον κανονικό κώδικα που βρέθηκε στον τελευταίο κοινό πρόγονο, επειδή οι πιο πρόσφατες αλλαγές ήταν πιθανώς απρόσβλητες από τους στερεοχημικούς περιορισμούς.

Οι πρώτες στερεοχημικές θεωρίες για την προέλευση του κώδικα στηρίχθηκαν σε χημικά μοντέλα. Αυτές παρείχαν αδύνατη υποστήριξη για μια ποικιλία πιθανών μηχανισμών ζευγαρώματος: τα αμινοξέα να δεσμεύσουν τα συγγενή τους κωδικόνια⁵⁴, αντικωδικόνια⁵⁵, αντίστροφα κωδικόνια⁵⁶, κωδικόνια-αντικωδικόνια διπλές έλικες⁵⁷ ή ένα σύμπλοκο τεσσάρων νουκλεοτιδίων που περιέχουν το αντικωδικόνιο στο τέλος του αποδέκτη μίσχου⁵⁸. Δυστυχώς, η ποικιλομορφία των αποτελεσμάτων μειώνει τη σημασία τους: η προφανής ελευθερία έμφυτη στο κτίσιμο και την ερμηνεία αυτών των μοντέλων έχει υπονομεύσει τη σπουδαιότητα κάθε ιδιαίτερου μοντέλου, ειδικά λόγω της έλλειψης εμπειρικών προβλέψεων.

Μια άλλη προσέγγιση ήταν να εξετάσει τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ των αμινοξέων και μεμονωμένων βάσεων ή νουκλεοτιδίων. Οι πρώτες μελέτες έδειξαν ότι η «πολική απαίτηση», ένας συντελεστής διαχωρισμού (partitioning coefficient) ενός συστήματος νερού-πυριδίνης που εκφράζει την υδροφοβικότητα, ποικίλλει μεταξύ των βάσεων της δεύτερης θέσης⁶. Άλλες προσεγγίσεις συμπεριλαμβάνουν τους συσχετισμούς μεταξύ της υδροφοβικότητας ενός αμινοξέος και των ιδιαίτερων νουκλεοτιδίων ή δινουκλεοτιδίων, τους συσχετισμούς μεταξύ των συντελεστών διαχωρισμού των αμινοξέων και νουκλεοτιδίων σε διάφορες επιφάνειες και τις διαφορικές επιδράσεις των ιδιαίτερων αμινοξέων στη διαλυτότητα των νουκλεοτιδίων. Αυτές οι μελέτες τείνουν να δείχνουν ασθενείς συνδέσεις μεταξύ αντικωδικονίων και αμινοξέων⁵⁹.

Η στερεοχημική θεωρία και ο RNA κόσμος

Οι περιοχές συνδέσεων αμινοξέων με RNA μπορεί επίσης να αφορούν την προέλευση του γενετικού κώδικα^{60,61}. Όμως, εάν αμινοξέα και κωδικόνια συνδέθηκαν μια φορά χημικά⁶², τότε η σύνδεση πρέπει ακόμα και σήμερα να είναι αποδειξιμη. Στην πραγματικότητα, αμινοξέα με τις καθορισμένες αλληλεπιδράσεις με το RNA (αν και όχι απαραίτητα εμμένοντας στις αρχικές αναθέσεις) απαιτούνται από την υπόθεση του RNA κόσμου. Δηλαδή η κωδικοποίηση πρέπει να είχε εμφανιστεί σε έναν αρχέγονο RNA κόσμο για να δημιουργηθούν τα κωδικοποιημένα πεπτίδια που αντικατέστησαν τελικά τους καταλύτες από RNA, φέροντας τη διαδοχή στη σημερινή βιολογία που είναι

βασισμένη σε νουκλεοπρωτεΐνες. Με άμεση διαδοχή του RNA κόσμου ενσωματώθηκαν στην τρέχουσα βιολογία ποικίλοι ριβονουκλεϊνικοί συμπαραγόντες σε πολλούς πρωτεϊνικούς καταλύτες⁶³.

Ο πλέον άμεσος έλεγχος των αλληλεπιδράσεων RNA – αμινοξέων είναι να καθοριστούν οι ακριβείς ακολουθίες RNA που δεσμεύουν περισσότερο ισχυρά το κάθε αμινοξύ. Με το ισχυρό πειραματικό όπλο της *in vitro* επιλογής, έχουν παραχθεί απταμερή (RNA ligands) για διάφορα αμινοξέα. Οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ της αργινίνης και RNAs έχουν μελετηθεί με περισσότερες λεπτομέρειες: αρκετά εργαστήρια έχουν επιλέξει και χαρακτηρίσει τη σύνδεση της αργινίνης σε απταμερή αργινίνης. Το σύνολο των κωδικονίων που ορίζουν την αργινίνη εμφανίζεται πολύ συχνότερα στις περιοχές δέσμευσης-αργινίνης από αυτό που θα αναμένονταν κατά τύχη: τα αντικωδικόνια αργινίνης, και τα σύνολα κωδικονίων που ορίζονται από άλλα αμινοξέα, δεν παρουσιάζουν αυτήν την σύνδεση⁶⁴. Προτάθηκε ότι αυτό ισχύει τουλάχιστον για μερικά άλλα αμινοξέα και τα κωδικονιά τους, και ότι η αργινίνη αλληλεπιδρά με τα κωδικονιά της σε άλλα πλαίσια, όπως στις RNA-συνδεόμενες πρωτεΐνες. Τέτοιες εγγενείς συγγένειες μεταξύ κωδικονίων και των αμινοξέων μπορεί να έχουν επηρεάσει τις πρόωρες μεταβιβάσεις κωδικονίων. Είναι υπερβολικά απίθανο ότι ολόκληρος ο πίνακας κωδικοποίησης εμφανίστηκε γρήγορα με τη σύγχρονη μορφή του. Αντ' αυτού, ο ίδιος ο κώδικας εξελίχθηκε⁶⁵ με μερικά κωδικόνια που ίσως ορίστηκαν αργότερα με μια λογική η οποία ήταν ανεξάρτητη από την αλληλεπίδραση αμινοξέος-RNA⁶⁶. Τέτοιες θεωρητικές προσδοκίες⁶² ενισχύονται ισχυρά από το πειραματικό γεγονός ότι ο κώδικας μπορεί να εξελιχθεί ακόμη και στα σύγχρονα σύνθετα γονιδιώματα⁶⁷. Τέτοιες νέες μεταβιβάσεις κωδικοποίησης ακολουθούν τους κανόνες που δεν έχουν καμία σχέση με την αλληλεπίδραση αμινοξέος- RNA^{68,69}. Επομένως το πρόβλημα της παρουσίας αποδείξεων μια στερεοχημική προέλευση ή της εύρεσης των αυθεντικών αρχικών αλληλεπιδράσεων αμινοξέων- RNA, περιπλέκεται από την πιθανότητα ότι οι σύγχρονες μεταβιβάσεις κωδικοποίησης είναι μικτής προέλευσης.

Περαιτέρω έρευνες έδειξαν ότι Arg, Tyr, και Ile μπορούν να είναι αμινοξέα των οποίων τα κωδικονιά τους ορίστηκαν κατά τη διάρκεια μιας εποχής της άμεσης συγγένειας αμινοξέος- RNA. Αντίθετα, τα κωδικόνια της Phe⁷⁰ (και ίσως της βαλίνης⁷¹) αναμφισβήτητα ορίστη-

καν από ένα άλλο κριτήριο, ίσως κατά τη διάρκεια της πιο πρόσφατης εξέλιξης κώδικα.

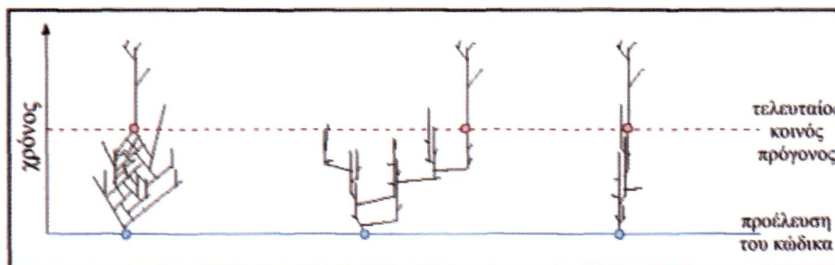
Ο κόσμος του RNA: το περιβάλλον της εξέλιξης του κώδικα;

Η μετάφραση παρουσιάζει ένα πρόβλημα «κότας-αυγού»: λαμβάνοντας υπόψη ότι πολλά κρίσιμα συστατικά του μηχανισμού μετάφρασης (συμπεριλαμβανόμενων των αμινοακυλο-tRNA συνθετασών, παραγόντων απελευθέρωσης και πολλών συστατικών από το ριβόσωμα) αποτελούνται από πρωτεΐνες, πώς θα μπορούσε η μετάφραση κάποτε να έχει εξελιχθεί; Η υπόθεση του RNA-κόσμου⁷² παρακάμπτει το πρόβλημα αυτό προτείνοντας ότι το RNA προηγήθηκε του DNA και των πρωτεϊνών και ενήργησε τόσο ως γενετικό υλικό όσο και ως καταλύτης. Η δομή του γενετικού κώδικα πρέπει να περιέχει πληροφορίες για το χημικό περιβάλλον στο οποίο ο κώδικας εξελίχθηκε.

Δύο πιθανά μονοπάτια εξηγούν πώς ένας γενετικός κώδικας προέκυψε σε έναν κόσμο RNA. Κατ' αρχάς, οι καταλύτες από RNA μπορεί να είχαν δομήσει συγκεκριμένα πεπτίδια, προσθέτοντας αμινοξύ με αμινοξύ, με παρόμοιο τρόπο που μικρά πεπτίδια κατασκευάζονται σήμερα από συγκεκριμένα ένζυμα. Μόλις ένα γενικό σύστημα μετάφρασης εξελίχθηκε, αυτό θα είχε αντικαταστήσει τα μονοπάτια αυτών των πρώιμων πεπτιδο-συνθέσεων. Δεύτερον, μερικά ριβόζυμα θα πρέπει να είχαν χρησιμοποιήσει αμινοξέα και αργότερα πεπτίδια ως συμπαράγοντες⁷³. Καθώς η σύνθεση πεπτιδίων έγινε πιο εφικτή, τα μέρη των πεπτιδίων των υβριδικών καταλυτών θα είχε αντικαταστήσει όλο και περισσότερο τα RNA τμήματα. Το τελικό αποτέλεσμα ήταν ένας πρωτεϊνικός κόσμος στον οποίο μερικά ουσιαστικά σύνζυμα νουκλεοτιδίων παρέμειναν ως μοριακά απολιθώματα. Σε καθεμία περίπτωση, συγκεκριμένες αλληλεπιδράσεις μεταξύ του RNA και αμινοξέων θα ήταν απαραίτητες για να καθιερώσουν το αρχικό σύστημα κωδικοποίησης.

Αναμφισβήτητα στοιχεία όπως ήδη αναφέρθηκε υποστηρίζουν την ιδέα ότι η αργινίνη αλληλεπιδρά με τα κωδικόνιά τους στα απταμερή RNA και ότι ο γενετικός κώδικας είναι ιδιαίτερα βέλτιστος σε σχέση με την ελαχιστοποίηση των λαθών. Ήδη έχουμε στοιχεία για σύνδεση με απταμερή και άλλων αμινοξέων. Όταν οι αλληλουχίες των απταμερών περισσότερων αμινοξέων θα είναι διαθέσιμες, θα είμαστε σε

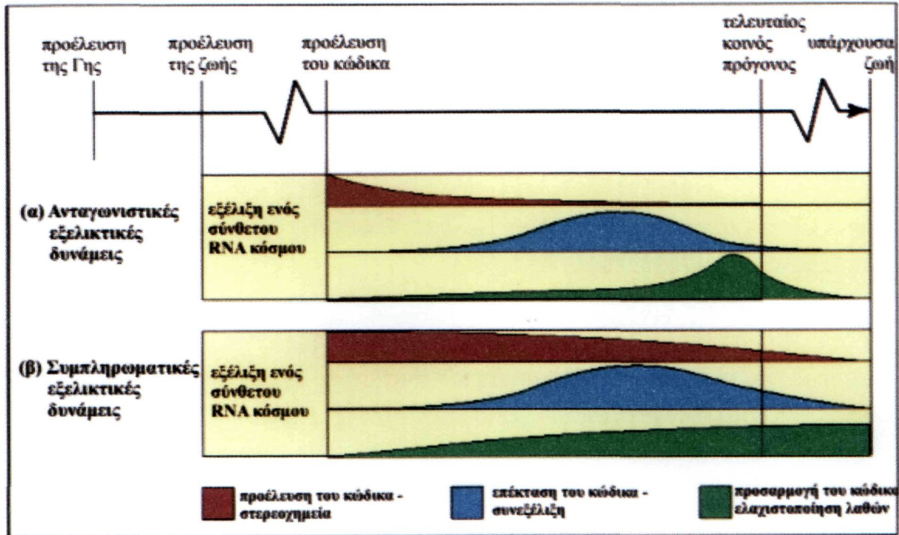
θέση να εξετάσουμε εάν χημικοί παράγοντες επηρέασαν την επιλογή των αμινοξέων και των μεταβιβάσεων των κωδικονίων τους στον κανονικό γενετικό κώδικα. Υποθέτοντας ότι κάθε αμινοξύ μεταβιβάστηκε αρχικά σε εκείνα τα κωδικόνια για τα οποία έχει μέγιστη χημική συγγένεια, θα ήταν δυνατό να αναδημιουργήσουμε αυτόν τον αρχέγονο γενετικό κώδικα. Η απόκλιση μεταξύ αυτού του αρχέγονου κώδικα και του κώδικα που βρισκόταν στον τελευταίο κοινό πρόγονο όλης της ζωής θα μπορούσε να εξετάσει μοντέλα της πρόωρης εξέλιξης του κώδικα. (εικόνα 18.4).



ΕΙΚΟΝΑ 18.4

Τρία μοντέλα της πρώιμης εξέλιξης του κώδικα. Ο «καθολικός» γενετικός κώδικας που βρέθηκε στον τελευταίο κοινό πρόγονο (ροζ κύκλος) μπορεί ή όχι να είναι παρόμοιος με τον πρώτο γενετικό κώδικα που εξελίχθηκε (μπλε κύκλος). (α) Ο αρχέγονος γενετικός κώδικας διατηρείται από την καταγωγή που συγχωνεύει σε ένα δικτυωτό δίκτυο: υπάρχει λίγος ανταγωνισμός μεταξύ των καταγωγών και οι καταγωγές που μοιράζονται το γενετικό κώδικα πλειοψηφίας έχουν το πλεονέκτημα τις νέες πρωτεΐνες από άλλες καταγωγές όταν συγχωνεύονται τα πρωτοκύτταρα. (β) Η ισχυρή επιλογή για την αυξανόμενη αποδοτικότητα του κώδικα μεταξύ των καταγωγών οδήγησε τον κώδικα στον τελευταίο κοινό πρόγονο μακριά από τον αρχέγονο κώδικα. Οι περισσότερες καταγωγές με τους διάφορους κώδικες εξέλειψαν και μόνο μερικές έφθασαν επιτυχώς σε καινούργια τοπικά βέλτιστα. (γ) Παρά τον ανταγωνισμό μεταξύ των καταγωγών, οι χημικοί παράγοντες που οδηγούν στην καθιέρωση του αρχικού γενετικού κώδικα είναι σχεδόν οι ίδιοι με τους παράγοντες που επηρεάζουν το λάθος σε μια δεδομένη αντικατάσταση αμινοξέος επομένως ο τελικός κώδικας παραμένει παρόμοιος με τον αρχικό κώδικα. Τα πειράματα απταμερών μπορούν να διακρίνουν (β) από (α) και (γ) με την παροχή των στοιχείων για έναν αρχέγονο κώδικα που μπορεί να ήταν ή όχι παρόμοιος με τον κώδικα στον τελευταίο κοινό πρόγονο. [Ανατυπωμένο από *Trends in Biochemical sciences*, Vol 24, Pages 241-247, Knight et al, 'Selection, history and chemistry: the three faces of the genetic code' Copyright (1999), κατόπιν αδείας της Elsevier].

Προβλέπεται μια σειρά καθορισμένων σταδίων της εξέλιξης του κώδικα, τα οποία πιθανόν να επικαλύπτονται (εικόνα 18.5). Καταρχήν, στον κόσμο του RNA, στερεοχημικές αλληλεπιδράσεις θα είχαν καθορίσει κατά ένα μεγάλο μέρος την αντιστοιχία μεταξύ ορισμένων



ΕΙΚΟΝΑ 18.5.

Τρεις απόψεις για την εξέλιξη του κώδικα. Ο γενετικός κώδικας δημιουργήθηκε πιθανώς μέσω των στερεοχημικών αλληλεπιδράσεων και υποβλήθηκε κατόπιν σε μια περίοδο επέκτασης στην οποία τα νέα αμινοξέα ενσωματώθηκαν. Η εξέλιξη του συστήματος tRNA, που χώρισε τα κωδικόνια από την άμεση αλληλεπίδραση με τα αμινοξέα, επέτρεψε κατόπιν τη νέα τοποθέτηση κωδικονίων και επομένως την προσαρμοστική εξέλιξη. Αυτές οι δυνάμεις υποτίθεται ότι ήταν ανταγωνιστικές (α) αλλά μπορεί στην πραγματικότητα να ήταν συμπληρωματικές (β) π.χ. τρέχουσες μεταβιβάσεις κωδικονίων μπορεί να παραχωρούν βιοσυνθετικά παρόμοια αμινοξέα σε παρόμοια κωδικόνια, τα οποία θα ικανοποιούσαν και τα στερεοχημικά αλλά και τα προσαρμοστικά κριτήρια. [Ανατυπωμένο από *Trends in Biochemical Sciences*, Vol 24, 1999, Pages 241-247, Knight et al, 'Selection, history and chemistry: the three faces of the genetic code' Copyright (1999), με άδεια της Elsevier].

RNA αλληλουχιών και αμινοξέων. Τέτοια πρώιμα πεπτιδία, που παράχθηκαν από άμεση αντιγραφή εκμαγείου⁷¹ ή παρόμοιους μηχανισμούς, δεν χρειαζόταν να έχουν καταλυτική λειτουργία. Για παράδειγμα μικρές θετικά φορτισμένες επαναλήψεις αργινίνης μπορεί να είχαν εξουδετερώσει τις ραχοκοκαλιές των φωσφορικών από τα μόρια του RNA, επιτρέποντας ενδεχομένως τη διαμετακίνησή τους μέσω των μεμβρανών⁷⁴ και/ή την αναδίπλωσή του σε ενεργές δομές. Ως συμπαράγοντες αμινοξέα και πεπτιδία και βαθμιαία ως καταλύτες, επικράτησαν περισσότερο στην αρχή του RNA κόσμου-πρωτεϊνών. Η συνεξέλιξη του κώδικα και του συνόλου των αμινοξέων θα πρέπει να οδήγησε στην επέκταση του κώδικα στη βάση της μεταβολικής συγγένειας⁷⁵. Αυτή η επέκταση θα είχε επίσης συντηρήσει τους κανόνες που

αρχικά θεσπίστηκαν από στερεοχημικές αλληλεπιδράσεις προκειμένου να συνεχίσουν την παραγωγή των αρχικών εκμαγείων πρωτεΐνης ή πρωτεϊνών. Τέλος, μετά την εξέλιξη του συστήματος mRNA - tRNA-αμινοακυλο-tRNA-συνθετασών, αφαιρέθηκαν οι άμεσες αλληλεπιδράσεις μεταξύ των αμινοξέων και των κωδικονίων και η ανταλλαγή κωδικονίων (codon swapping) σε διαφορετικές καταγωγές θα έχει επιτρέψει κάποιους βαθμούς βελτιστοποίησης του κώδικα με νέα μεταβίβαση κωδικονίων.

Η βελτιστοποίηση του κώδικα δεν ήταν απαραίτητο να περιορίστηκε σε αυτό το προχωρημένο στάδιο. Η ελαχιστοποίηση λαθών μπορεί να είχε ενεργήσει σε συμφωνία και για στερεοχημικούς λόγους αλλά και με βιοσυνθετικά καθοδηγούμενες επεκτάσεις του κώδικα για να παράγει τον κανονικό κώδικα (εικόνα 18.5 Β). Τα πρόσφατα στοιχεία που δείχνουν ότι ο κώδικας έχει μια βελτιστοποιημένη δομή²¹⁻²⁵ δίνουν έμφαση στο κρίσιμο χάσμα της κατανόησης της εξέλιξής του: το σχέδιο των χημικών αλληλεπιδράσεων μεταξύ 64 κωδικονίων και των 20 αμινοξέων παραμένει κατά ένα μεγάλο μέρος άγνωστο. Μόνο όταν αυτές οι αλληλεπιδράσεις γίνουν γνωστές θα είμαστε σε θέση να καταλάβουμε τη σχετική σημασία της επιλογής, της ιστορίας και της χημείας στην εξέλιξη του κώδικα.

Οι παρεκκλίσεις από τον «καθολικό» γενετικό κώδικα

Γενικά, μπορούμε να πούμε ότι ο γενετικός κώδικας είναι ένας από τους πλέον ιδιαίτερα συντηρημένους χαρακτήρες των οργανισμών. Όμως ένας μικρός αριθμός γονιδιωμάτων έχει εξελίξει μικρές παραλλαγές στον γενετικό κώδικα, και αυτοί οι μη-κανονικοί κώδικες μπορεί να συμβάλλουν στην κατανόηση των εκλεκτικών πιέσεων που διατηρούν τον κώδικα, αλλά και για την κατανόηση της εξέλιξης του κώδικα. Σε μερικούς οργανισμούς φαίνεται ότι ο κώδικας εξελίχθηκε ανεξάρτητα από τις ίδιες παραλλαγές άλλων οργανισμών⁷⁶.

Ο γενετικός κώδικας εξελίχθηκε σε δύο ευδιάκριτες φάσεις. Καταρχήν, ο «κανονικός» κώδικας προέκυψε πριν από τον τελευταίο κοινό πρόγονο. Στη συνέχεια αυτός ο κώδικας έχει αποκλίνει σε διάφορα γονιδιώματα του πυρήνα αλλά πολύ περισσότερο στα μιτοχόνδρια (εικόνα 18.6). Οι αλλαγές στον κώδικα, τουλάχιστον κατά τη δεύτερη φάση, θέτουν τα ακόλουθα τρία ερωτήματα:

- ♦ Ποιες είναι οι πηγές της μεταβλητότητας των μεταβιβάσεων των κωδικονίων;
- ♦ Ποιοι περιορισμοί περιορίζουν ενδεχομένως και αλλάζουν τον κώδικα;
- ♦ Τι είναι αυτό που αναγκάζει έναν διαφορετικό κώδικα να γίνει σταθερός σε κάποιους οργανισμούς μόλις αυτός προκύψει;

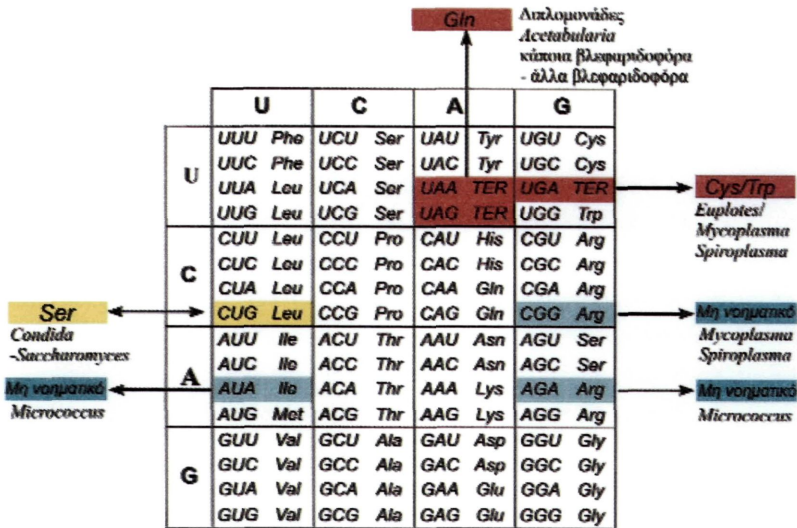
Διάφοροι μηχανισμοί εξηγούν τις αλλαγές των κωδικονίων. Κατά τον μηχανισμό Osawa-Jukes⁷⁷, συγκεκριμένα κωδικόνια εξαφανίστηκαν εξ ολοκλήρου από το γονιδίωμα λόγω της πίεσης για μεταλλάξεις. Οποιαδήποτε μετάλλαξη στα tRNAs που μετέφραζαν αυτά τα κωδικόνια επιτρεπόταν δεδομένου ότι τέτοιες μεταλλάξεις θα ήταν ουδέτερες. Όταν η πίεση μεταλλαγής αντιστράφηκε, αναγκάζοντας αυτά τα κωδικόνια να επανεμφανιστούν κωδικοποίησαν διαφορετικά αμινοξέα.

Ο μηχανισμός Schultz-Yarus⁷⁸ είναι παρόμοιος, αλλά δεν απαιτεί την πλήρη εξαφάνιση ενός κωδικονίου από το γένωμα πριν συμβεί η μεταγραφή. Αντί αυτού μια μετάλλαξη σε ένα διπλασιασμένο tRNA, που παράγει είτε ένα νέο αντικωδικόνιο ή μια νέα αμινοακυλ-φορτισμένη εξειδίκευση, οδηγεί σε διφορούμενη μετάφραση ενός ή περισσότερων κωδικονίων. Εάν αυτή η νέα ιδιομορφία παρέχει ένα πλεονέκτημα η επιλογή θα καταλήξει σε ένα νέο σύνολο κωδικονίων. Το γεγονός ότι, κάποια είδη *Candida*, έχουν διφορούμενη μετάφραση στηρίζει αυτό το μοντέλο ⁷⁹ (ανάλογα με τις συνθήκες το CUG θα κωδικοποιεί είτε σερίνη είτε λευκίνη).

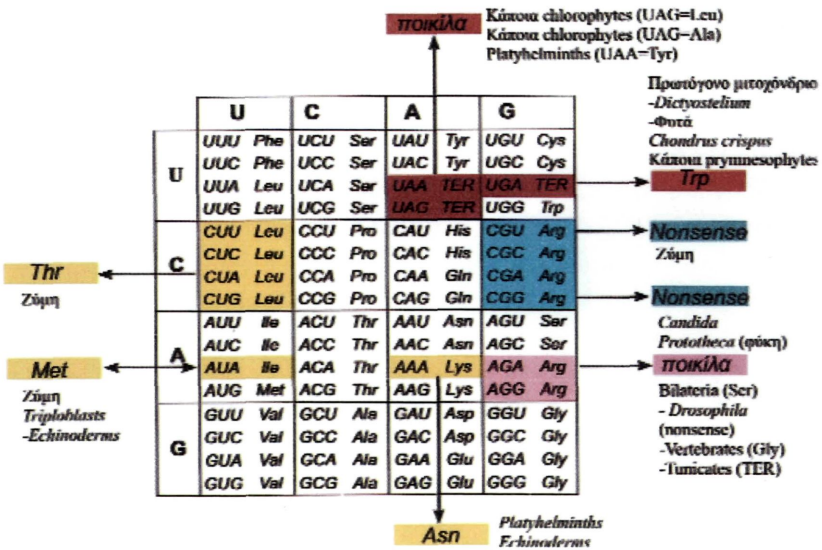
Η υπόθεση της «ελαχιστοποίησης του γονιδιώματος»⁸⁰⁻⁸³ προτείνει ότι τα μιτοχόνδρια είναι κάτω από ακραία επιλογή για μείωση του μεγέθους του γονιδιώματός τους, και αυτό ως ένα πλεονέκτημα για την αντιγραφή. Οι αλλαγές συνεπώς στον κώδικα που επιτρέπουν την αποβολή tRNAs πρέπει να ευνοηθούν. Αυτό το επιχείρημα στηρίζεται μόνο στο μικρό μέγεθος των μιτοχονδριακών γονιδιωμάτων. Όμως, αν και τα μιτοχόνδρια μπορούν να είναι κάτω από την έντονη επιλογή για το ελάχιστο μέγεθος γονιδιώματος, και μπορούν ακόμη και να κονταίνουν το μήκος κάθε tRNA από 20 βάσεις κατά μέσον όρο, η απώλεια tRNA δεν είναι μια στρατηγική που χρησιμοποιούν για τη μείωση γονιδιώματος⁸⁴.

Να σημειωθεί ότι συνεχίζουν να αναφέρονται παρεκκλίσεις του γενετικού κώδικα αποκαλύπτοντάς μας έτσι καινούργια χαρακτηριστικά και φυλογενετικές σχέσεις μεταξύ των οργανισμών⁸⁹.

(α) παραλλαγές του γενετικού κώδικα του πυρήνα



(β) παραλλαγές του γενετικού κώδικα στα μιτοχόνδρια



ΕΙΚΟΝΑ 18.6.

Παραλλαγές που εμφανίζονται στη φύση στον «κανονικό» γενετικό κώδικα. (α) παραλλαγές στον πυρήνα (συμπεριλαμβανομένων των αλλαγών αποτελεσματικών μέσα στα βακτηριακά γονιδιώματα)^{8,53,85}. (β) παραλλαγές στα μιτοχόνδρια^{86,87,8}. Οι παρανοηματικές αλλαγές παρουσιάζονται σε κίτρινο. Οι αλλαγές nonsense παρουσιάζονται σε γκριζό. Οι αλλαγές των κωδικονίων λήξης παρουσιάζονται σε κόκκινο. (-) δείχνουν μια αντιστροφή μιας αλλαγής σε μια ιδιαίτερη καταγωγή.

Άλλα δύο αμινοξέα: Το 21ο και 22ο

Πρόσφατα δημοσιεύτηκε ότι ο γενετικός κώδικας ορισμένων Αρχαίων και Βακτηρίων κωδικοποιούν ένα 22ο αμινοξύ^{90,91}. Αυτό το ασυνήθιστο αμινοξύ, που αποκαλείται πυρρολυσίνη, κωδικοποιείται από τη τριπλέτα UAG, ένα κωδικόνιο τερματισμού της μετάφρασης του mRNA. Αποδείχθηκε^{90,91} ότι, στον οργανισμό *Methanosarcina barkeri* που ανήκει στην επικράτεια των Αρχαίων, η πυρρολυσίνη βρίσκεται στο ενεργό κέντρο του ενζύμου μεθυλοτρανσφεράση της μεθυλαμίνης, το οποίο καταβολίζει μεθυλαμίνες και οδηγεί στην παραγωγή του μεθανίου. Αποδείχτηκε επίσης ότι το UAG βρίσκεται στην αντίστοιχη θέση του mRNA που κωδικοποιεί αυτό το ένζυμο και προσδιορίστηκαν ειδικά χαρακτηριστικά του tRNA που μεταφέρει αυτό το μη κοινό αμινοξύ.

Ο τρόπος με τον οποίο η πυρρολυσίνη κωδικοποιείται παραλληλίζεται με την κωδικοποίηση του 21ου αμινοξέος, της σεληνοκυστεΐνης. Η σεληνοκυστεΐνη βρίσκεται και στις τρεις επικράτειες των οργανισμών, δηλαδή στα Αρχαία, στα Βακτήρια και στα Ευκάρια συμπεριλαμβανομένων και των θηλαστικών^{92,93}. Και τα δύο μη κοινά αμινοξέα, η σεληνοκυστεΐνη και η πυρρολυσίνη, κωδικοποιούνται από τις τριπλέτες των κωδικονίων UGA και UAG αντίστοιχα. Η άποψη ότι τουλάχιστον 22 αμινοξέα κωδικοποιούνται άμεσα από την αλληλουχία νουκλεοτιδίων του mRNA απεικονίζει τη μεγαλύτερη αφθονία του γενετικού κώδικα.

Αυτός ο επαναπροσδιορισμός απαιτεί την ανατροπή της τυποποιημένης οδού της ενεργοποίησης των αμινοξέων για να συμμετάσχουν στην πρωτεϊνική σύνθεση. Στη θέση της σύνδεσης του tRNA με το νέο αμινοξύ, συνδέεται ένα κοινό αμινοξύ το οποίο κατόπιν τροποποιείται ενζυματικά ενώ είναι ακόμη συνδεδεμένο με το tRNA. Αυτή η διαδικασία είναι παρόμοια με τον τρόπο με τον οποίο μερικοί οργανισμοί τροποποιούν τα κοινά αμινοξέα ασπαραγινικό οξύ και γλουταμινικό οξύ, ενώ συνδέονται με tRNAs, προκειμένου να φτιάξουν ασπαραγίνη και γλουταμίνη⁹⁴. Στην περίπτωση της σεληνοκυστεΐνης, ένα σεληνοκυστεΐνυλ-tRNA συνδέεται αρχικά με σερίνη, η οποία κατόπιν τροποποιείται ενζυματικά για να σχηματίσει σεληνοκυστεΐνη. Η πυρρολυσίνη επίσης είναι πιθανό να παραχθεί παρόμοια με τροποποίηση μιας λυσίνης που συνδέεται με ένα ειδικό λυσυλ-tRNA. Τα tRNAs που συμμετέχουν στην παραγωγή της σεληνοκυστεΐνης και της πυρρολυσίνης είναι διαφορετικά από

εκείνα που αποκωδικοποιούν τα κοινά αμινοξέα της σερίνης και της λυσίνης, αλλά διαφέρουν το ένα από το άλλο σε ορισμένα χαρακτηριστικά γνωρίσματα, έτσι για παράδειγμα, το tRNA της πυρρολυσίνης έχει έναν «ειδικό» βραχίονα αντικωδονίων.

Η φυσική επιλογή έχει οδηγηθεί επιτυχώς σε έναν κώδικα που καθορίζει περισσότερα από τα 20 κοινά αμινοξέα. Όπως η πυρρολυσίνη ιστορεί, η φύση μπορεί να μας εκπλήξει με περισσότερα ακόμα κωδικοποιημένα αμινοξέα⁹⁵.

Επεκτείνοντας το γενετικό κώδικα

Πρόσφατα^{96,97} δημοσιεύτηκε μια τεχνική επέκταση του γενετικού κώδικα σε ένα στέλεχος της ζύμης. Με τις γνώσεις που αποκτήσαμε για το γενετικό κώδικα και μια καινούργια μεθοδολογία κατορθώθηκε να ενσωματωθούν ασυνήθιστα αμινοξέα σε πρωτεΐνες. Αυτό όχι μόνο δείχνει ότι κατανοούμε όλο και περισσότερο τους μηχανισμούς του γενετικού κώδικα, αλλά ότι μπορούμε και να παρέμβουμε για θεραπευτικούς, ελπίζουμε, σκοπούς.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. http://www.evolvingcode.net/code_blue.php
2. Landweber, L. (2001) Princeton <http://online.itp.ucsb.edu/online/info-bio01/landweber1/>
3. Nagel, G. M. and Doolittle, R. F. (1995) Phylogenetic analysis of the aminoacyl-tRNA synthetases. *J. Mol. Evol.* 40:487-498.
4. Ribas de Pouplana, L., Turner, R. J., Steer, B. A. and Schimmel, P. (1998) Genetic code origins: tRNAs older than their synthetases? *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 95:11295-11300.
5. Susan, A. Martinis, Pierre Plateau, Jean Cavarelli and Catherine Florentz (1999) EMBO WORKSHOP REPORT: Aminoacyl-tRNA synthetases: a family of expanding functions Mittelwihr, France, October 10-15, 1999 *The EMBO Journal* 18:4591-4596.
6. Woese, C. R., Dugre, D. H., Saxinger, W. C. and Dugre, S. A. (1966) *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 55:966-974.
7. Knight, R.D., Freeland, S. J. and Landweber, L.F. (1999) Selection, history and chemistry: the three faces of the genetic code *TIBS* 24:241-247.
8. Osawa, S. (1995) *Evolution of the Genetic Code* Oxford Univ. Press, Oxford.
9. Woese C.R. (1967) *The genetic code.* Harper & Row, New York.
10. Porschke, K.M. (1985) Differential effect of amino acid residues on the stability of double helices formed from polyribonucleotides and its possible relation to the evolution of the genetic code. *J. Mol. Evol.* 21:192-198.
11. Crick, F. H. C. (1968) The origin of the genetic code. *J. Mol. Biol.* 38:367-379.
12. Crick, F.H.C., Brenner, S., Klug, A., Piecznik, G. (1976) A speculation on the origin of protein synthesis. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht-Holland.
13. Eigen, M., Lindemann, B.F., Tietze, M., Winkler Oswatitsch, R., Dress, A., von Haeseler, A. (1989) How old is the genetic code? Statistical geometry of tRNA provides an answer. *Science* 244:673-679.
14. Szathmary, E. (1993) Coding coenzyme handles: a hypothesis for the origin of the genetic code. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90:9916-9920.

15. Dillon, L.S. (1978) The genetic mechanism and the origin of life. Plenum Press, New York and London.
16. Schuster, L.S. (1981) Prebiotic evolution. In: Gutfreund H (ed) Biochemical evolution. Cambridge University Press, Cambridge, p 15.
17. Cedergren, R., Miramontes, P. (1996) The puzzling origin of the genetic code. *Trends Biochem. Sci.* 21:199-200.
18. Saverio Alberti (1997) The Origin of the Genetic Code and Protein Synthesis *J. Mol. Evol.* 45:352-358.
19. Sonneborn, T. M. (1965) in *Evolving Genes and Proteins* (Bryson, V. and Vogel, H. J., eds), pp. 377-297, Academic Press.
20. Crick, F. H. (1966) Codon-anticodon pairing: the wobble hypothesis. *J. Mol. Biol.* 19:548-555.
21. Alff-Steinberger, C. (1969) The genetic code and error transmission. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 64:584-591.
22. Haig, D. and Hurst, L. D. (1991) A quantitative measure of error minimization in the genetic code. *J. Mol. Evol.* 33:412-417.
24. Ardell, D. H. (1998) On error minimization in a sequential origin of the standard genetic code. *J. Mol. Evol.* 47:1-13.
25. Freeland, S. J. and Hurst, L. D. (1998) The genetic code is one in a million. *J. Mol. Evol.* 47:238-248.
26. Freeland, S. J. and Hurst, L. D. (1998) Load minimization of the genetic code: history does not explain the pattern. *Proc. R. Soc. London Ser. B*265: 2111-2119.
27. Chechetkin V.R. (2003) Block structure and stability of the genetic code *J. Theor. Biol.* 222:177-188.
28. Wong, J. T. (1980) Role of minimization of chemical distances between amino acids in the evolution of the genetic code. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 77:1083-1086.
29. Di Giulio, M. (1989) The extension reached by the minimization of the polarity distances during the evolution of the genetic code. *J. Mol. Evol.* 29:288-293.
30. Di Giulio, M. (1991) On the relationships between the genetic code coevolution hypothesis and the physicochemical hypothesis. *Z. Naturforsch.* 46:305-312.
31. Di Giulio, M., Capobianco, M. R. and Medugno, M. (1994) On the optimization of the physicochemical distances between amino acids in the evolution of the genetic code. *J. Theor. Biol.* 168:43-51.
32. Di Giulio, M. and Medugno, M. (1998) The historical factor: the biosynthetic relationships between amino acids and their physicochemical properties in the origin of the genetic code. *J. Mol. Evol.* 46:615-621.
33. Barrell, B. G., Bankier, A. T. and Drouin, J. (1979) A different genetic code in human mitochondria. *Nature* 282:189-194.

34. Hartman, H. (1975a) Speculations on the evolution of the genetic code. *Origins of Life* 6:423-427.
35. Hartman, H. (1975b) Speculations on the origin and evolution of metabolism. *J. Mol. Evol.* 4:359-370.
36. Hartman, H. (1978) Speculations on the evolution of the genetic code II. *Origins of Life* 9:133-136.
37. Hartman, H. (1995) Speculations on the origin of the genetic code. *J. Mol. Evol.* 40:541-544.
38. Jukes, T.H. (1973) Possibilities for the evolution of the genetic code from a preceding form. *Nature* 246:22-26.
39. Wong, J.T.-F. (1981) Co-evolution of genetic code and amino acid biosynthesis. *Trends Bioch. Sci.* 6: 33-36.
40. Wong, J.T.-F. (1988) Evolution of the genetic code. *Microbiol. Sci.* 5:174-181.
41. Wong, J. T-F. (1975) A co-evolution theory of the genetic code. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 72: 1909-1912.
42. Miseta, A. (1989) The role of protein associated amino acid precursor molecules in the organization of genetic codons. *Physiol. Chem. Phys. Med. NMR* 21:237-242.
43. Amirnovin, R. (1997) An analysis of the metabolic theory of the origin of the genetic code. *J. Mol. Evol.* 44:473-476.
44. Trifonov, E.N. (2000) Consensus temporal order of amino acids and evolution of the triplet code. *Gene* 261:139-151.
45. Jukes, T.H. (1966) *Molecules & evolution*. Columbia University Press, New York.
46. Jukes, T.H. (1971) Recent advances in studies of evolutionary relationships between proteins and nucleic acids. In: Kimball AP, Oro J (eds) *Prebiotic and biochemical evolution*. North Holland Elsevier, Amsterdam pp 122-147.
47. 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.
48. Taylor, F. J. R. and Coates, D. (1989) The code within the codons. *Biosystems* 22:177-187.
49. Eigen, M. and Winkler-Oswatitsch, R. (1981) Transfer-RNA, an early gene? *Naturwissenschaften* 68:282-292.
50. Fitch, W. M. and Uppur, K. (1987) The phylogeny of tRNA sequences provides evidence for ambiguity reduction in the origin of the genetic code. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 52:759- 767.
51. Saks, M. E. and Sampson, J. R. (1995) Evolution of tRNA recognition systems and tRNA gene sequences. *J. Mol. Evol.* 40:509-518.

52. Saks, M. E., Sampson, J. R. and Abelson, J. (1998) Evolution of a transfer RNA gene through a point mutation in the anticodon. *Science* 279:1665-1670.
53. Keeling, P. J. and Doolittle, W. F. (1997) Widespread and ancient distribution of a noncanonical genetic code in diplomonads. *Mol. Biol. Evol.* 14:895-901.
54. Pelc, S. R. and Welton, M. G. (1966) Stereochemical relationship between coding triplets and amino-acids. *Nature* 209:868-872.
55. Dunnill, P. (1966) Triplet nucleotide-amino-acid pairing; a stereochemical basis for the division between protein and non-protein amino-acids. *Nature* 210:1267-1268.
56. Root-Bernstein, R. S. (1982) On the origin of the genetic code. *J. Theor. Biol.* 94:895-904.
57. Hendry, L. B. and Whitham, F. H. (1979) Stereochemical recognition in nucleic acid-amino acid interactions and its implications in biological coding: a model approach. *Perspect. Biol. Med.* 22:333-345.
58. Shimizu, M. (1982) Molecular basis for the genetic code *J. Mol. Evol.* 18:297-303.
59. Lacey, J. C., Jr, Wickramasinghe, N. S. and Cook, G. W. (1992) Experimental studies on the origin of the genetic code and the process of protein synthesis: a review update. *Orig. Life Evol. Biosphere*, 22:243-275.
60. Yarus, M. (1998) Amino acids as RNA ligands: A direct-RNA-template theory for the code's origin. *J. Mol. Evol.* 47:109-117.
61. Szathmary, E. (1999) The origin of the genetic code: Amino acids as cofactors in an RNA world. *Trends Genet.* 15:223-229.
62. Woese, C. R., Dugre, D.H., Dugre, A. S., Kondo, M., Saxinger, W.C. (1966) On the fundamental nature and evolution of the genetic code. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 31:723-736.
63. White III HB (1976) Coenzymes as fossils of an earlier metabolic state. *J. Mol. Evol.* 7:101-104.
64. Knight, R. D. and Landweber, L. F. (1998) Rhyme or reason: RNA-arginine interactions and the genetic code. *Chem. Biol.* 5:R215-R220.
65. Knight, R. D., Freeland, S. J., Landweber, L. F. (1999) Selection, history and chemistry: The three faces of the genetic code. *TIBS* 24:241-247.
66. Freeland SJ, Hurst DL (1998) The genetic code is one in a million. *J. Mol. Evol.* 47:238-248.
67. Osawa, S., Jukes, T. H., Watanabe, K., Muto, A/ (1992) Recent evidence for the evolution of the genetic code. *Microbiol. Rev.* 56:229-264.
68. Yarus, M., Schultz, D. W. (1997) Response: Further comments on codon reassignment. *J. Mol. Evol.* 45:1-8.

69. Knight, R. D., Landweber, L. F., Yarus, M. (2001) How mitochondria redefine the code. *J. Mol. Evol.* 53:299-313.
70. Illangasekare, M. and Yarus M. (2002) Phenylalanine-Binding RNAs and Genetic Code Evolution *J. Mol. Evol.* 54:298-311.
71. Yarus, M. (1998) Amino acids as RNA ligands: a direct-RNA-template theory for the code's origin. *J. Mol. Evol.* 47:109-117.
72. Gilbert, W. (1986) The RNA World. *Nature* 319:618.
73. Szathmáry, E. (1993) Coding coenzyme handles: a hypothesis for the origin of the genetic code. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90:9916-9920.
74. Jay, D. G. and Gilbert, W. (1987) Basic protein enhances the incorporation of DNA into lipid vesicles: model for the formation of primordial cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84:1978-1980.
75. Dillon, L. S. (1973) The origins of the genetic code. *Bot. Rev.* 39:301-345.
76. Keeling, P. J. and Leander, B. S. (2003) Characterisation of a non-canonical genetic code in the oxymonad *Streblomastix strix*. *J. Mol. Biol.* 326:1337-1349.
77. Osawa, S. and Jukes, T. H. (1988) Evolution of the genetic code as affected by anticodon content. *Trends Genet.* 4:191-198.
78. Schultz, D. W. and Yarus, M. (1994) Transfer RNA mutation and the malleability of the genetic code. *J. Mol. Biol.* 235:1377-1380.
79. Yarus, M. and Schultz, D. W. (1997) Further comments on codon reassignment. *Response. J. Mol. Evol.* 45:1-8.
80. Andersson, G. E. and Kurland, C. G. (1991) An extreme codon preference strategy: codon reassignment. *Mol. Biol. Evol.* 8: 530-44.
81. Andersson, S. G. and Kurland, C. G. (1990) Codon preferences in free-living microorganisms *Microbiol. Rev.* 54: 198-210.
82. Andersson, S. G. and C. G. Kurland (1995) Genomic evolution drives the evolution of the translation system. *Biochem. Cell. Biol.* 73: 775-87
83. Andersson, S. G. and C. G. Kurland (1998) Reductive evolution of resident genomes. *Trends Microbiol.* 6: 263-268.
84. Robin Douglas Knight, R. D. (2001) The Origin and Evolution of the Genetic Code: Statistical and Experimental Investigations Candidacy for the degree of PhD to the Princeton University.
85. Tourancheau, A. B., Tsao, N., Klobutcher, L. A., Pearlman, R. E. and Adoutte, A. (1995) Genetic code deviations in the ciliates: evidence for multiple and independent events. *EMBO J.* 14:3262-3267.
86. Hayashi-Ishimaru, Y., Ohama, T., Kawatsu, Y., Nakamura, K. and Osawa, S. (1996) UAG is a sense codon in several chlorophycean mitochondria. *Curr. Genet.* 30:29-33.
87. Hayashi-Ishimaru, Y., Ehara, M., Inagaki, Y. and Ohama, T. (1997) A deviant mitochondrial genetic code in prymnesiophytes (yellow-algae): UGA codon for tryptophan. *Curr. Genet.* 32:296-299.

88. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/htbin-post/Taxonomy/wprintgc?mode5c>
89. Sánchez-Silva, R., Villalobo, E., Morin, L. and Torres, A. (2003) A New Noncanonical Nuclear Genetic Code Translation of UAA into Glutamate. *Current Biology* 13 :442-447.
90. Srinivasan, G., James, C.M., Krzycki, J.A. (2002) Pyrrolysine encoded by UAG in Archaea: charging of a UAG-decoding specialized tRNA. *Science* 296: 1459-1462.
91. Hao, B., Gong, W., Ferguson, T. K., James, C. M., Krzycki, J. A., Chan, M.K. (2002) A new UAG-encoded residue in the structure of a methanogen methyltransferase. *Science* 296:1462-6.
92. Rother, M., Wilting, R., Commans, S., Bock, A. (2000) Identification and characterisation of the selenocysteine-specific translation factor SelB from the archaeon *Methanococcus jannaschii*. *J. Mol. Biol.* 299:351-8.
93. Berry, M. J., Tujebajeva, R. M., Copeland, P. R., Xu, X. M., Carlson, B. A., Martin, G. W. 3rd, Low, S. C., Mansell, J. B., Grundner-Culemann, E., Harney, J. W., Driscoll, D. M., Hatfield, D. L. (2001) Selenocysteine incorporation directed from the 3'UTR: characterization of eukaryotic EFsec and mechanistic implications. *Biofactors* 14:17-24. Review.
94. Ibba, M. and Soll, D. (2001) The renaissance of aminoacyl-tRNA synthesis. *EMBO Rep.* 2:382-7.
95. Atkins, J. F. and Cesteland, R. (2002) The 22nd Amino Acid, *Science* 296: 1409-1410.
96. Secko, D. (2003) Extending the genetic code. A novel strain of yeast with an expanded genetic code of 21 amino acids *The Scientist* 15 August 2003 Online: www.the-scientist.com
97. Chin, J. W. et al. (2003) An expanded eukaryotic genetic code *Science*, 301:964-967.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 19ο

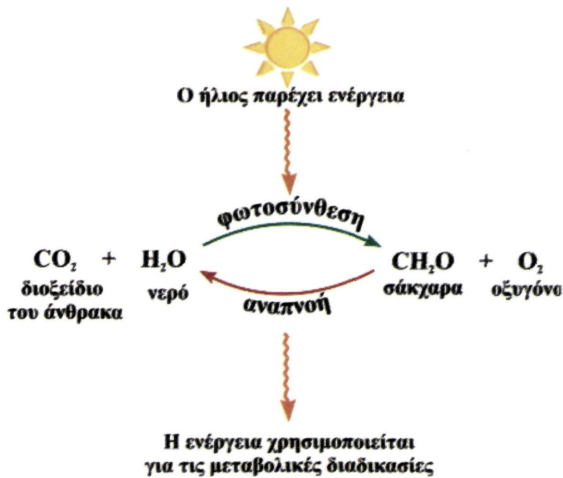
Η φωτοσύνθεση: η προέλευση και η εξέλιξή της

Γενικά

Το κεφάλαιο αυτό ασχολείται με την προέλευση και εξέλιξη της φωτοσύνθεσης καθώς και την ύπαρξη του οξυγόνου στην πρωταρχική ατμόσφαιρα.

ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΣΗ

Η διαδικασία της φωτοσύνθεσης είναι θεμελιώδης για τη ζωή όπως τη γνωρίζουμε σήμερα, καθώς η ενέργεια που λαμβάνεται από τον ήλιο χρησιμοποιείται άμεσα ή έμμεσα από τη συντριπτική πλειοψηφία των οργανισμών.



ΕΙΚΟΝΑ 19.1.
Φωτοσύνθεση - Αναπνοή.

Η φωτοσύνθεση θεωρείται ως μια από τις πιο παλιές και θεμελιώδεις διαδικασίες της ζωής και οι κύριοι τύποι της εξελίχθηκαν δισεκατομμύρια χρόνια πριν. Οι πρώτες μορφές φωτοσύνθεσης δεν ήταν της σημερινής μορφής και μια τουλάχιστον μορφή φωτοσύνθεσης χρησιμοποιούσε την ηλιακή ενέργεια για να διασπάσει το υδρόθειο και να παράγει θείο ως υποπροϊόν. Αργότερα, στα κυανοβακτήρια, εξελίχθηκε ένα σύστημα που παρήγαγε αέριο οξυγόνο. Η έκβαση αυτής της μορφής φωτοσύνθεσης, που πραγματοποιείται εδώ και σχεδόν 3 δισεκατομμύρια χρόνια, είναι η δημιουργία μιας ατμόσφαιρας πλούσιας σε οξυγόνο. Αυτή η ατμόσφαιρα έθεσε τα θεμέλια για την εξέλιξη όλων σχεδόν των πολύπλοκων μορφών ζωής που υπάρχουν σήμερα στον πλανήτη μας.

Στην εξίσωση της φωτοσύνθεσης (εικόνα 19.1) η ένωση (CH_2O) αντιπροσωπεύει τα πρόδρομα στοιχεία για να σχηματιστεί η γλυκόζη και στη συνέχεια πολύπλοκοι υδατάνθρακες, κυρίως σακχαρόζη και άμυλο. Ο μηχανισμός της φωτοσύνθεσης είναι πολύπλοκος και απαιτεί τη συμμετοχή και αλληλεπίδραση πολλών πρωτεϊνών και μικρών μορίων. Η φωτοσύνθεση στα πράσινα φυτά λαμβάνει χώρα στους χλωροπλάστες.

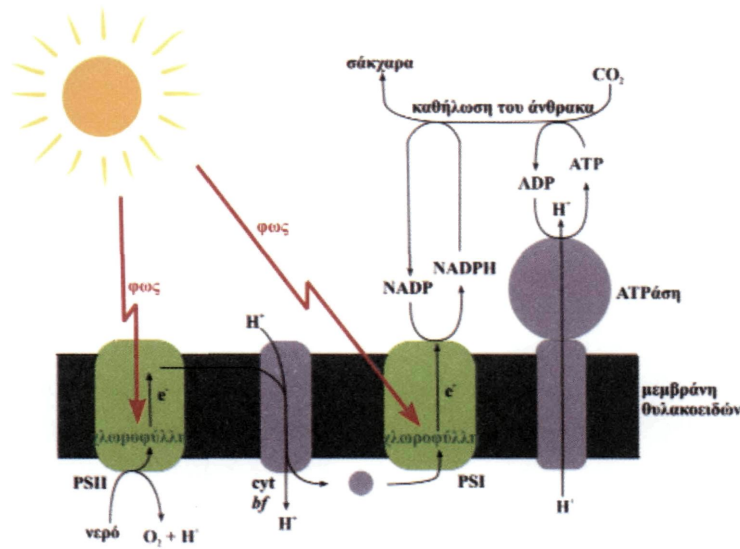
Το πρώτο βήμα στη φωτοσύνθεση είναι η απορρόφηση του φωτός από τη χλωροφύλλη, από το σύμπλοκο μιας πορφυρίνης με ένα ιόν μαγνησίου. Η ηλεκτρονική διέγερση που προκύπτει μεταφέρεται από το ένα μόριο χλωροφύλλης στο άλλο, μέσα στο φωτοσυλλεκτικό σύμπλοκο, έως ότου αυτή η διέγερση παγιδευτεί σε ένα μόριο χλωροφύλλης με ειδικές ιδιότητες. Σε ένα τέτοιο κέντρο αντίδρασης, η ενέργεια του διεγερμένου ηλεκτρονίου χρησιμοποιείται για τη δημιουργία αναγωγικού δυναμικού.

Η φωτοσύνθεση στα πράσινα φυτά επιτελείται μέσω δύο ειδών φωτεινών αντιδράσεων. Το *φωτοσύστημα I* παράγει αναγωγικά ισοδύναμα με τη μορφή του NADPH. Το *φωτοσύστημα II* μεταφέρει τα ηλεκτρόνια του νερού σε μια κίνηση και ταυτόχρονα εκλύει O_2 . Η ροή ηλεκτρονίων μεταξύ των φωτοσυστημάτων παράγει μια διαμεμβρανική βαθμίδωση ιόντων υδρογόνου η οποία χρησιμοποιείται ως κινητήριος δύναμη για τη σύνθεση ATP, όπως ακριβώς και στην οξειδωτική φωσφορυλίωση. Στην πραγματικότητα, η φωτοσύνθεση μοιάζει σε πολλά σημεία με την οξειδωτική φωσφορυλίωση. Η κύρια διαφορά

μεταξύ των δύο αυτών τρόπων μεταγωγής ενέργειας έγκειται στις πηγές των ηλεκτρονίων υψηλού δυναμικού. Στην οξειδωτική φωσφορυλίωση τα ηλεκτρόνια αυτά προκύπτουν από την οξειδωση των τροφών. Στη φωτοσύνθεση προκύπτουν από τη φωτοδιέγερση της χλωροφύλλης¹. Στην εικόνα 19.2 αναπαριστώνται οι φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσυνθετικής διαδικασίας.

Ακόμα κι αν τα φυτά είναι οι πιο εμφανείς αντιπρόσωποι των φωτοσυνθετικών οργανισμών, πρέπει να υπογραμμιστεί ότι υπάρχουν και άλλα πολλά είδη οργανισμών που φωτοσυνθέτουν. Όλα τα φωτοσυνθετικά βακτήρια, εκτός από τα κυανοβακτήρια και τα συγγενικά τους είδη, χρησιμοποιούν μόνο ένα φωτοσύστημα και για λόγους θερμοδυναμικούς δεν μπορούν να χρησιμοποιήσουν το νερό ως τον τελευταίο δότη ηλεκτρονίων. Αντί αυτού, μπορούν να χρησιμοποιήσουν αναγωγικές ενώσεις όπως το H_2S ως δότη. Μερικά από αυτά τα φωτοσυνθετικά βακτήρια εμφανίζονται να διατηρούν τη ρύθμιση των φωτοσυνθετικών μηχανισμών τους εξελικτικά πιο παλιά σε σχέση με άλλους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς. Τα βακτήρια αυτά είναι ενδιαφέροντα για την ανάλυση των εξελικτικών σχέσεων των φωτοσυνθετικών συστημάτων.

Μια εκτενής ομάδα αυτών των φωτοσυνθετικών βακτηρίων είναι τα ηλιοβακτηρία, που ανακαλύφθηκαν στη δεκαετία του 1980. Η ανάλυση του κέντρου αντίδρασης των ηλιοβακτηρίων έχει βοηθήσει ώστε να γίνει αντιληπτό ότι όλα τα φωτοσυνθετικά κέντρα αντίδρασης των φωτοσυνθετικών οργανισμών μοιάζουν μεταξύ τους. Επειδή πολλά βακτήρια δεν μπορούν να διατηρηθούν σε καθαρή καλλιέργεια (δηλαδή χωρίς άλλους οργανισμούς), έχει περιοριστεί η ανάλυση των φωτοσυνθετικών προκαρυωτικών σε μια σχετικά μικρή ομάδα οργανισμών. Είναι πιθανόν η πραγματική ποικιλομορφία των φωτοσυνθετικών οργανισμών να είναι πολύ μεγαλύτερη από ότι είναι γνωστή ως σήμερα. Είδη με νέες φωτοσυνθετικές ιδιότητες αναφέρονται κάθε χρόνο. Για παράδειγμα, πρόσφατα αναφέρθηκε ένας οργανισμός ο οποίος έχει τη χλωροφύλλη *d* ως κύρια χρωστική ουσία. Πρόκειται για μια χλωροφύλλη που είναι πολύ σπάνια στη φύση. Φαίνεται ότι πολλά σχετικά με την βιοποικιλότητα και τον μηχανισμό της φωτοσύνθεσης πρόκειται ακόμα να ανακαλυφθούν².



ΕΙΚΟΝΑ 19.2

Σχηματική αναπαράσταση των φωτοσυνθετικών διαδικασιών όπως εμφανίζονται στα φυτά, τα φύκη και τα κυανοβακτήρια²

Ποικιλομορφία των φωτοσυνθετικών οργανισμών – Είδη φωτοσύνθεσης

Ιστορικά, ο όρος φωτοσύνθεση έχει χρησιμοποιηθεί για τους οργανισμούς που εξαρτώνται από χλωροφύλλη (ή βακτηριοφύλλη) για τη μετατροπή της φωτεινής ενέργειας σε χημική ενέργεια³. Φωτοσυνθετικοί οργανισμοί υπάρχουν μεταξύ των Βακτηρίων (φωτοσυνθετικά βακτήρια) και των Ευκάρυων (φύκη και ανώτερα φυτά). Η επικράτεια των Αρχαίων συμπεριλαμβάνει τους οργανισμούς που είναι γνωστοί ως αλοβακτήρια και οι οποίοι μετατρέπουν την ηλιακή ενέργεια σε χημική ενέργεια. Όμως ο μηχανισμός με τον οποίο τα αλοβακτήρια μετατρέπουν το φως είναι εντελώς διαφορετικός από αυτόν των ανώτερων οργανισμών, επειδή δεν υπάρχει χημεία οξειδοαναγωγής και τα αλοβακτήρια δεν μπορούν να χρησιμοποιήσουν το CO₂ ως πηγή άνθρακα. Έτσι, κάποιοι βιολόγοι δεν θεωρούν τα αλοβακτήρια ως φωτοσυνθετικούς οργανισμούς³.

Μπορούμε να χωρίσουμε τους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς σε δύο κατηγορίες ανάλογα με το αν παράγουν οξυγόνο ή όχι⁴.

- ♦ Φωτοσυνθετικοί οργανισμοί που παράγουν οξυγόνο

Η φωτοσυνθετική διαδικασία σε όλα τα φυτά και τα φύκη καθώς επίσης και σε ορισμένους τύπους φωτοσυνθετικών βακτηρίων περιλαμβάνει την αναγωγή του CO_2 σε υδατάνθρακα, την αφαίρεση ηλεκτρονίων από H_2O και την απελευθέρωση O_2 . Σε αυτή τη διαδικασία, το νερό οξειδώνεται από το κέντρο αντίδρασης του φωτοσυστήματος II, μια πρωτεΐνη με πολλές υπομονάδες που βρίσκεται στη φωτοσυνθετική μεμβράνη. Η έρευνα έχει δείξει ότι η δομή και η λειτουργία του φωτοσυστήματος II είναι παρόμοια στα φυτά, τα φύκη και σε ορισμένα βακτήρια.

- ♦ Φωτοσυνθετικοί οργανισμοί που δεν παράγουν οξυγόνο

Μερικά φωτοσυνθετικά βακτήρια μπορούν να χρησιμοποιήσουν την ενέργεια του φωτός για να εξαγάγουν ηλεκτρόνια από άλλα μόρια εκτός από το νερό. Αυτοί οι οργανισμοί είναι πολύ παλιάς προέλευσης και θεωρείται ότι έχουν προϋπάρξει των οξυγονικών φωτοσυνθετικών οργανισμών. Οι μη οξυγονικοί φωτοσυνθετικοί οργανισμοί εμφανίζονται στην επικράτεια των βακτηρίων και έχουν εκπροσώπους σε τέσσερα φύλα-πορφυρά βακτήρια, πράσινα θειοβακτήρια, ολισθαίνοντα χλωροβακτήρια (green gliding bacteria) και θετικά κατά Gram βακτήρια.

Βασικές κατηγορίες χρωστικών ουσιών

Οι χρωστικές ουσίες είναι χημικές ενώσεις που ανακλούν μόνο ορισμένα μήκη κύματος του ορατού φωτός. Αυτό τις κάνει να εμφανίζονται με κάποιο χρώμα. Τα λουλούδια, τα κοράλλια, ακόμη και το δέρμα των ζώων περιέχουν χρωστικές ουσίες που τους δίνουν τα χρώματά τους. Αλλά πιο σημαντικό από την ανάκλαση του φωτός για το θέμα που μας ενδιαφέρει είναι η δυνατότητα των χρωστικών ουσιών να απορροφούν ορισμένα μήκη κύματος.

Επειδή αλληλεπιδρούν με το φως, απορροφώντας μόνο ορισμένα μήκη κύματος, οι χρωστικές ουσίες είναι χρήσιμες στα φυτά και στους άλλους αυτότροφους οργανισμούς – οργανισμοί που φτιάχνουν την τροφή τους χρησιμοποιώντας τη φωτοσύνθεση. Στα φυτά, φύκη και κυανοβακτήρια, οι χρωστικές ουσίες είναι τα μέσα με τα οποία η φωτεινή ενέργεια του ήλιου συλλαμβάνεται για τη φωτοσύνθεση. Όμως, δεδομένου ότι κάθε χρωστική ουσία αντιδρά μόνο με ένα στενό μέρος του φάσματος, υπάρχει συνήθως ανάγκη να παραχθούν διάφο-

ρα είδη χρωστικών ουσιών, καθένα από διαφορετικό χρώμα, για να συλλάβει περισσότερη από την ενέργεια του ήλιου.

Υπάρχουν τρεις βασικές κατηγορίες χρωστικών ουσιών⁵ που χρησιμοποιούνται στη φωτοσυνθετική διαδικασία:

- ♦ Οι **χλωροφύλλες** που είναι πράσινες χρωστικές ουσίες και περιέχουν έναν δακτύλιο πορφυρίνης. Όλα τα φυτά, τα φύκη και τα κυανοβακτήρια, που φωτοσυνθέτουν, περιέχουν χλωροφύλλη *a*. Ένα δεύτερο είδος χλωροφύλλης είναι η χλωροφύλλη *b* η οποία εμφανίζεται μόνο στα πράσινα φύκη και τα φυτά. Μια τρίτη μορφή χλωροφύλλης, η χλωροφύλλη *c* βρίσκεται μόνο στα φωτοσυνθετικά μέλη των Chromista καθώς και στα δινομαστιγωτά.

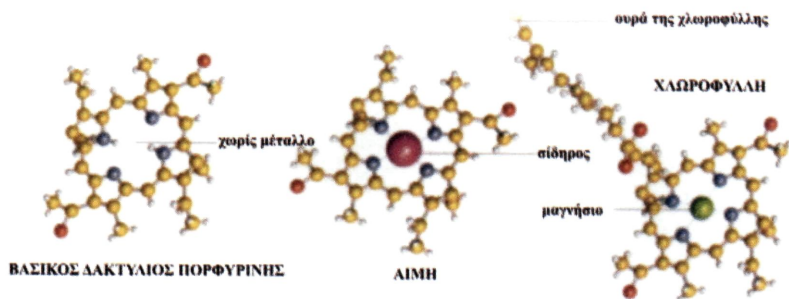
- ♦ Τα **καροτενοειδή** τα οποία είναι συνήθως κόκκινες, πορτοκαλιές, ή κίτρινες χρωστικές ουσίες και περιλαμβάνουν τη γνωστή μας ένωση καροτίνη που δίνει στα καρότα το χρώμα τους. Αυτές οι ενώσεις αποτελούνται από δύο μικρούς δακτυλίους αποτελούμενους από έξι άτομα άνθρακα ενωμένους με μια αλυσίδα ατόμων άνθρακα. Συνεπώς, δεν διαλύονται στο νερό και πρέπει να συνδεθούν με τις μεμβράνες μέσα στο κύτταρο. Τα καροτενοειδή δεν μπορούν να μεταφέρουν την ηλιακή ενέργεια άμεσα στο φωτοσυνθετικό μονοπάτι, αλλά πρέπει να περάσουν την απορροφημένη ενέργειά τους στη χλωροφύλλη. Γι' αυτό τον λόγο, καλούνται βοηθητικές χρωστικές ουσίες. Μια πολύ βοηθητική χρωστική ουσία είναι η φυκοξανθίνη, η καφετιά χρωστική ουσία που χρωματίζει τις κέλπιες (φύκη) και άλλα καφετιά φύκη καθώς επίσης και διάτομα.

- ♦ Οι **φυκοχολεΐνες** που είναι υδροδιαλυτές χρωστικές ουσίες και βρίσκονται στο κυτταρόπλασμα ή στο στρώμα του χλωροπλάστη. Εμφανίζονται μόνο στα κυανοβακτήρια και στα ροδόφυτα. Δύο από αυτές είναι η φυκοκυανίνη και η φυκοερυθρίνη που δίνουν αντίστοιχα στα κυανοβακτήρια και στα κόκκινα φύκη τα κοινά τους ονόματα. Ας σημειωθεί ότι οι δύο τελευταίες χρωστικές χρησιμοποιούνται ως εργαλεία στην έρευνα καθώς φθορίζουν και το φως που παράγουν μπορεί για παράδειγμα να βοηθήσει στην έρευνα του καρκίνου.

Οι χλωροφύλλες παγιδεύουν την ηλιακή ενέργεια

Το πρώτο βήμα είναι η απορρόφηση του φωτός από ένα φωτοαπορροφητικό μόριο. Ο κύριος φωτουποδοχέας στους χλωροπλάστες των

πράσινων φυτών είναι η χλωροφύλλη *a*, μια πορφυρίνη μαγνησίου (εικόνα 19.3).



ΕΙΚΟΝΑ 19.3.

Σχηματική αναπαράσταση του βασικού δακτυλίου της πορφυρίνης, της αίμης, δηλαδή μιας πορφυρίνης με σίδηρο και της χλωροφύλλης⁶.

Η χλωροφύλλη *b* διαφέρει από τη χλωροφύλλη *a* στο ότι έχει μια φορμυλομάδα αντί μίας μεθυλομάδας σε ένα από τα πυρρόλια της.

Τα φάσματα απορρόφησης των χλωροφυλλών *a* και *b* είναι διαφορετικά μεταξύ τους (εικόνα 19.4). Οι δύο τύποι χλωροφύλλης συμπληρώνουν ο ένας τον άλλο στην απορρόφηση του προσπίπτοντος ηλιακού φωτός. Η περιοχή του φάσματος από 500 έως 600nm απορροφάται σε μικρό βαθμό από τις χλωροφύλλες, χωρίς αυτό να αποτελεί πρόβλημα για τα περισσότερα πράσινα φυτά. Από την άλλη, τα κυανοβακτήρια (κυανοπράσινα φύκη) και τα ερυθρά φύκη περιέχουν συμπληρωματικές φωτοσυλλεκτικές χρωστικές, οι οποίες τους επιτρέπουν την αποτελεσματική χρήση του φωτός από μήκη κύματος που δεν απορροφώνται και πολύ από τη χλωροφύλλη.

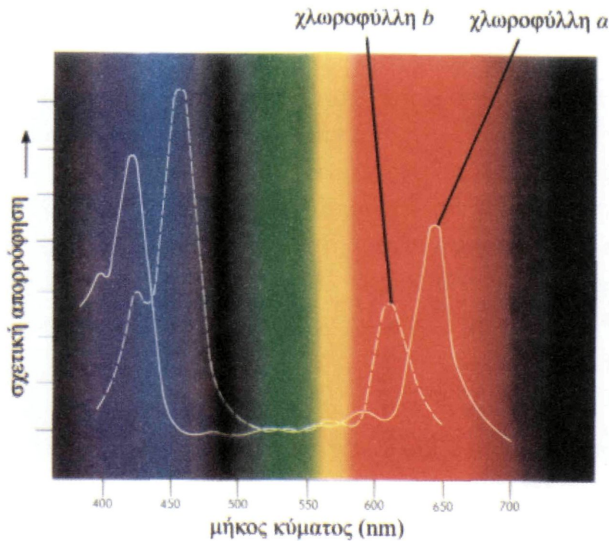
Τα φωτόνια που απορροφώνται από πολλά μόρια χλωροφύλλης διοχετεύονται σε ένα κέντρο αντίδρασης

Το φως απορροφάται από εκατοντάδες μόρια χλωροφύλλης, τα οποία και μεταφέρουν αυτή την ενέργεια ηλεκτρονικής διέγερσης σε μια θέση όπου μπορούν να συμβούν χημικές αντιδράσεις. Αυτή η θέση λέγεται κέντρο αντίδρασης (εικόνα 19.5). Συνεπώς, τα περισσότερα μόρια χλωροφύλλης στη φωτοσυνθετική μονάδα απορροφούν φως,

αλλά μόνο ένα μικρό κλάσμα από αυτά, δηλαδή όσα βρίσκονται στα κέντρα αντίδρασης, μεσολαβούν στη μετατροπή της φωτεινής ενέργειας σε χημική. Η απευθείας μεταφορά της ενέργειας μέσω ηλεκτρομαγνητικής αλληλεπίδρασης μεταξύ των μορίων χλωροφύλλης και τελικά προς το κέντρο αντίδρασης, είναι πολύ γρήγορη, διαρκεί μερικά ps (10^{-12} s).

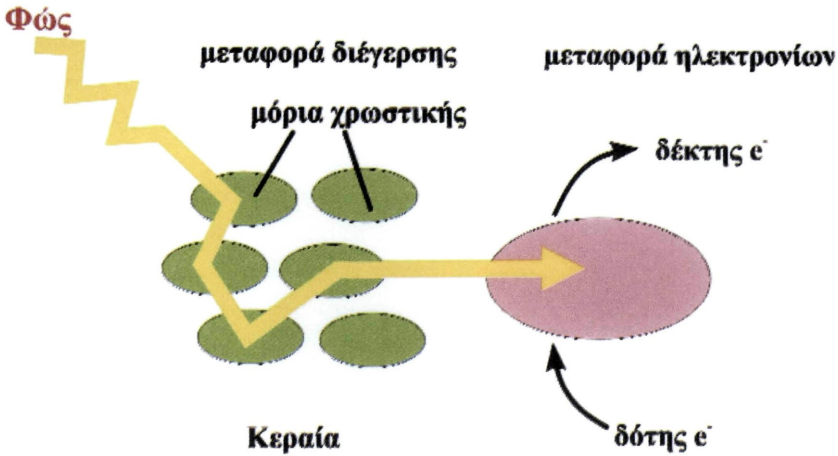
Τα σύμπλοκα κέντρα αντίδρασης από τα πορφυρά φωτοσυνθετικά βακτήρια που δεν παράγουν οξυγόνο έχουν κατανοηθεί καλύτερα από όλα τα φωτοσυνθετικά κέντρα αντίδρασης από δομική και από λειτουργική άποψη.

Η φωτοσύνθεση αρχίζει όταν απορροφάται το φως από μια χρωστική ουσία σε μια κεραία. Αυτή η χρωστική ουσία μπορεί να είναι μια (βακτηριο)χλωροφύλλη, καροτενοειδές ή χολεΐνη (ανοικτή αλυσίδα τετραπυρρολίου) ανάλογα με τον τύπο του οργανισμού. Μια ευρεία ποικιλία διαφορετικών συμπλόκων κεραιών βρίσκονται στα διαφορετικά φωτοσυνθετικά συστήματα.



ΕΙΚΟΝΑ 19.4.

Οι χλωροφύλλες απορροφούν στο ιώδες-μπλε και κόκκινο σε δύο στενές περιοχές του φάσματος του φωτός. Φαίνονται τα φάσματα απορρόφησης για τη χλωροφύλλη α και τη χλωροφύλλη β. Τα φάσματα έχουν ληφθεί *in vitro* (*in vivo* οι τιμές είναι υψηλότερες όταν συνδέονται οι χρωστικές ουσίες με τις πρωτεΐνες). Η μόνη διαφορά μεταξύ των δύο μορίων χλωροφύλλης είναι η αντικατάσταση μιας $-CHO$ στη χλωροφύλλη β από μια ομάδα για μια $-CH_3$ στη χλωροφύλλη α⁷.



ΕΙΚΟΝΑ 19.5.

Βασική έννοια της φωτοσυνθετικής κεραίας και της λειτουργίας του κέντρου αντίδρασης⁸.

Προέλευση και εξέλιξη της φωτοσύνθεσης

Η εμφάνιση της φωτοσύνθεσης που παράγαγε οξυγόνο ήταν ίσως η μεγαλύτερη επανάσταση που έγινε ποτέ στη Γη. Γενικά η φωτοσύνθεση έχει επηρεάσει το περιβάλλον της Γης από τα πολύ αρχικά στάδια της ζωής. Το πρώτο βήμα στη φωτοσύνθεση έγινε από φωτοσυνθετικούς οργανισμούς που δεν παράγαγαν οξυγόνο και μάλλον από τα πορφυρά βακτήρια⁹. Τα φωτοσυνθετικά κέντρα αντιδράσεων εξελίχθηκαν σε φωτοσυστήματα I και II. Το κέντρο αντίδρασης του φωτοσυστήματος II μπορεί να παράγει μοριακό οξυγόνο χρησιμοποιώντας νερό και ηλιακή ενέργεια.

Υπάρχουν διάφορες υποθέσεις για την προέλευση και εξέλιξη της φωτοσύνθεσης¹⁰⁻¹⁴. Ένα πιθανό μοντέλο είναι ότι μια σειρά αντιδράσεων αρχίζει με τυχαία χρησιμοποίηση χρωστικών από απλούς οργανισμούς που ζούσαν σε ένα περιβάλλον όπου οι τοπικές χημικές ανισορροπίες ήταν δυνατόν να αξιοποιηθούν εύκολα και ευκαιριακά. Η σειρά αυτή των αντιδράσεων οδήγησε σε προπροσαρμογή επιτρέποντας στα κύτταρα να αξιοποιήσουν το φως ως μια επιπλέον πηγή ενέργειας.

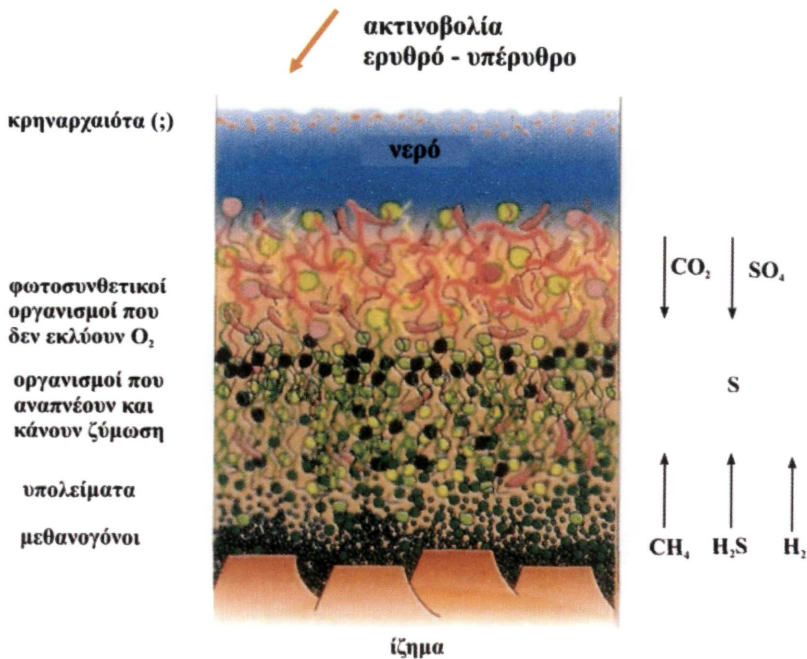
Υπήρχε η σκέψη, στηριζόμενη σε βιοχημικές μαρτυρίες, ότι η βιοσύνθεση της χλωροφύλλης προηγήθηκε χρονικά της βακτηριοχλωροφύλλης, σκέψη που πρόσφατα αμφισβητήθηκε¹⁴. Η εμφάνιση της φωτοσύνθεσης που δεν παράγαγε οξυγόνο και που βασιζόταν στη βακτηριοφύλλη, θα μπορούσε να έχει δημιουργηθεί σε υδρόθερμα συστήματα που βρίσκονταν σε μικρό βάθος στη θάλασσα. Η φωτοσύνθεση, που δεν παράγει οξυγόνο, αξιοποιεί το φως σε μεγαλύτερα μήκη κύματος στο ορατό και στο εγγύς υπέρυθρο φάσμα. Τα συγκεκριμένα μήκη κύματος που χρησιμοποιούνται εξαρτώνται από τον τύπο των βακτηρίων και το περιβάλλον τους^{10,15}. Τα πορφυρά βακτήρια έχουν ένα ευρύ φάσμα απορρόφησης στα 900 ή και σε μήκη κύματος μεγαλύτερου των 1000nm, ενώ τα πράσινα βακτήρια χρησιμοποιούν τις βακτηριοχλωροφύλλες που έχουν μέγιστη απορρόφηση γύρω στα 750nm. Η φωτοσύνθεση που δεν παράγει οξυγόνο χρησιμοποιεί ποικίλους δότες ηλεκτρονίων σε διαφορετικά βακτήρια, συμπεριλαμβάνοντας υδρογόνο, υδρόθειο, θείο και ποικίλα άλλα οργανικά χημικά μόρια. Μερικά κυανοβακτήρια μπορούν να χρησιμοποιούν σουλφίδια¹⁶. Η φωτοσύνθεση που δεν παράγει οξυγόνο θα μπορούσε να έχει εξελιχθεί σε ένα βακτήριο που χρησιμοποιούσε υπέρυθρο θερμοτακτισμό¹³. Η προπροσαρμογή αυτή, που είναι χρήσιμη σε βαθύ υδάτινο περιβάλλον κοντά σε θερμά υδρόθερμα ρήγματα, θα μπορούσε να έχει επιτρέψει ένα βακτήριο που μετακινήθηκε σε ρηχά νερά να χρησιμοποιεί το ηλιακό φως και να εγκαθίσταται σε μεσοθερμόφιλα φυσικά περιβάλλοντα¹⁷.

Αντίθετα, η φωτοσύνθεση που παράγει οξυγόνο χρησιμοποιεί ορατό φως μεγαλύτερης ενέργειας (δηλαδή σε μικρότερα μήκη κύματος) και έχει το H₂O ως ηλεκτρονιοδότη. Το ένζυμο ρουμπίσκο (βλ. παρακάτω) βοηθά να δεσμευτεί ο άνθρακας από το CO₂ που υπάρχει, είτε στον ωκεανό είτε στην ατμόσφαιρα. Βρέθηκαν κέντρα αντίδρασης της οικογένειας του φωτοσυστήματος II που χρησιμοποιούν χρωστικές και κινόνες ως δέκτες ηλεκτρονίων σε πορφυρά βακτήρια και στο *Chloroflexus aurantiacus*, ένα πράσινο βακτήριο που μπορεί να είναι πολύ παλαιάς προέλευσης, καθώς επίσης σε κυανοβακτήρια και σε χλωροπλάστες. Η οικογένεια των κέντρων αντίδρασης του φωτοσυστήματος I που χρησιμοποιεί κέντρα σιδήρου-θείου ως δέκτες ηλεκτρονίων, απαντάται σε πράσινα θειούχα βακτήρια, κυανοβακτήρια

και χλωροπλάστες. Η εμπλοκή και των δύο φωτοσυστημάτων στη φωτοσύνθεση που παράγει οξυγόνο δείχνει ότι η φωτοσύνθεση προέρχεται από γενετική μεταφορά ανάμεσα σε συνεργαζόμενα ή σε κοντά ευρισκόμενα κύτταρα, το καθένα από τα οποία χρησιμοποιούσε τη φωτοσύνθεση που δεν παρήγαγε οξυγόνο¹⁷.

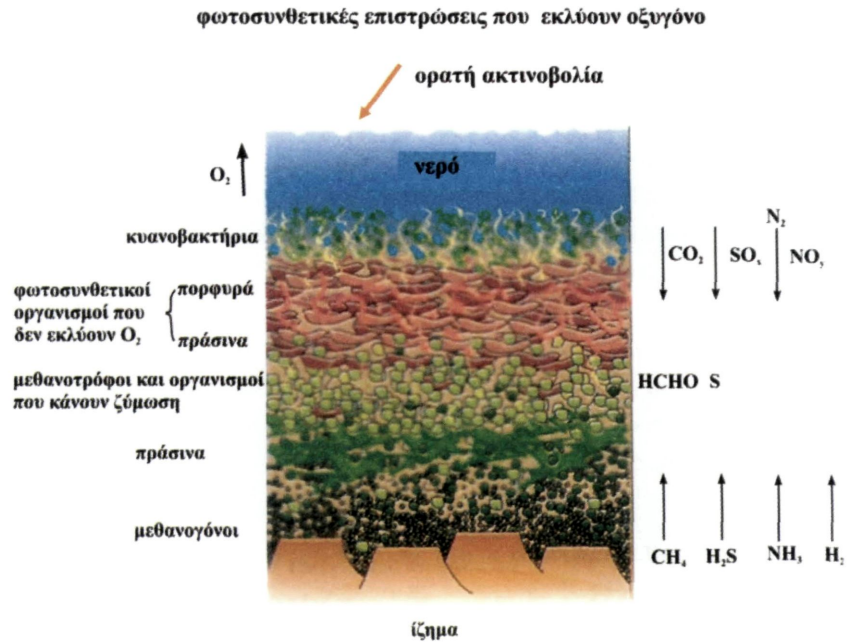
Ένα συστατικό-κλειδί της φωτοσύνθεσης που παράγει οξυγόνο είναι το οξειδοαναγωγικό σύμπλοκο που είναι βασισμένο σε ένα σύμπλοκο του μαγγανίου που μετατρέπεται από Mn_4O_4 σε Mn_4O_6 . Το ότι υπάρχει ένα σύμπλοκο με μαγγάνιο ίσως να προκαλεί τον συνειρμό για ένα υδρόθερμο σύστημα, πάντως το περιβάλλον χρειάζεται να είναι πλούσιο σε οξυγόνο. Το σύμπλοκο μπορεί να αναπτύχθηκε σε μια φωτοσυνθετική επίστρωση από μια καταλάση μαγγανίου, ίσως για να χειρίζεται μια υπερεπάρκεια υπεροξειδίου¹² ή ως τοξικό όπλο έναντι των ανταγωνιστών του ή και τα δυο.

φωτοσυνθετικές επιστρώσεις που δεν εκλύουν οξυγόνο



ΕΙΚΟΝΑ 19.6.

Σχηματική αναπαράσταση φωτοσυνθετικών επιστρώσεων που δεν εκλύουν οξυγόνο και φωτοσυνθετικές επιστρώσεις που εκλύουν. [Nisbet E. G. and Sleep N. H. (2001) "The habitat and nature of early life" *Nature* 406:965-1124, κατόπιν άδειας].



ΕΙΚΟΝΑ 19.6

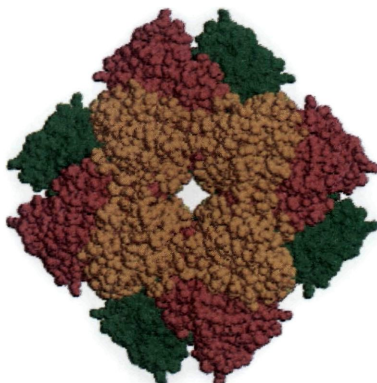
Σχηματική αναπαράσταση φωτοσυνθετικών επιστρώσεων που δεν εκλύουν οξυγόνο και φωτοσυνθετικές επιστρώσεις που εκλύουν. [Nisbet E. G. and Sleep N. H. (2001) "The habitat and nature of early life" *Nature* 406:965-1124, κατόπιν άδειας].

Η εξέλιξη της δομής των μικροβιακών επιστρώσεων μπορεί να παραλληλιστεί με την εξέλιξη της φωτοσύνθεσης. Οι νεότερες μορφές προοδευτικά διεκδίκησαν τα περισσότερο παραγωγικά αλλά και περισσότερο επικίνδυνα ανώτερα επίπεδα στις επιστρώσεις, όπου το φως ήταν λαμπερό¹⁸. Στο μοντέλο αυτό, τα πρώιμα προ-φωτοσυνθετικά βιοϊνόμενα που ήταν υπερθερμόφιλα και χημειότροφα θα είχαν βακτήρια που θα επεξεργάζονταν τα θειικά ιόντα και θα βρίσκονταν κάτω από οργανισμούς που ανήκαν στα αρχαία τα οποία ανακύκλωναν την ενέργεια οξειδοαναγωγής. Επιστρώματα φωτοσυνθετικών οργανισμών που δεν παρήγαγαν οξυγόνο θα μπορούσαν να έχουν προσθέσει μια ανώτερη στιβάδα βακτηρίων φωτοσυνθετών, εισάγοντας μια νέα πηγή αναγμένης ενέργειας. Αυτό θα μπορούσε να έχει επιτρέψει αρχικά την κατάληψη της μεσοθέρμου περιμέτρου των υδρόθερων δεξαμενών και κατόπιν του ανοικτού περιβάλλοντος

μακριά από τις ηφαιστειακές περιοχές. Τελικά, στο μοντέλο αυτό, 3,5 δισεκατομμύρια χρόνια πριν, τα κυανοβακτήρια έφεραν έναν νέο κάτοικο στην ανώτερη στρώση. Η εξέλιξή τους, ενδεχομένως ως μιας βακτηριακής χίμαιρας που σχηματίστηκε ως μια γενετική ανταλλαγή μεταξύ αλληλένδετων πορφυρών και πράσινων βακτηρίων που ζούσαν στο όριο της οξειδοαναγωγής στη μικροβιακή επίστρωση, δημιούργησαν έναν οργανισμό που θα μπορούσε να ζήσει και να κατακλύσει τον πλανήτη, όπου το νερό, το φως και το CO₂ ήταν παρόντα. Συνδεόμενα με την ικανότητά τους για καθήλωση του αζώτου, θα μπορούσαν να έχουν επιτρέψει μια τεράστια επέκταση της βιόσφαιρας. Τώρα η ζωή θα μπορούσε να απλωθεί ευρύτατα. Στην εικόνα 19.6 αναπαριστώνται φωτοσυνθετικές επιστρώσεις που δεν εκλύουν οξυγόνο και φωτοσυνθετικές επιστρώσεις που εκλύουν.

Το ένζυμο ρουμπίσκο

Το ένζυμο ρουμπίσκο¹⁹ επιλέγει να βρίσκεται όπου το CO₂ υπάρχει σε περίσσεια, όπως στην ατμόσφαιρα. Το ¹²CO₂ για 3,5 δισεκατομμύρια χρόνια αυτή η ισοτοπική υπογραφή στον οργανικό άνθρακα και η αμοιβαία υπογραφή στα ανόργανα ανθρακικά, αποδίδεται στον ρόλο του ενζύμου ρουμπίσκο (εικόνα 19.7) στη φωτοσύνθεση η οποία εκλύει οξυγόνο ως τον κύριο δεσμό μεταξύ του άνθρακα της ατμόσφαιρας και της βιομάζας²⁰. Αλλά το ρουμπίσκο το ίδιο μπορεί να προηγείται χρονικά επί μακρόν της φωτοσύνθεσης που παράγει οξυγόνο, καθώς πολλά μη-φωτοσυνθετικά και αερόβια βακτήρια τη χρησιμοποιούν. Σε αντίθεση με πολλά ένζυμα των οποίων η αποτελεσματικότητα έχει ακονιστεί με τον χρόνο στο να προσεγγίζει το 100% (για παράδειγμα η καταλάση), η ρουμπίσκο ενεργεί είτε ως καρβοξυλάση ή οξυγονάση στη φωτοσύνθεση και φωτοαναπνοή²¹. Οι αντιδράσεις οξυγονάσης και καρβοξυλάσης καταλύονται από το ίδιο ενεργό κέντρο και είναι ανταγωνιστικές μεταξύ τους. Αυτή η εμφανής «αντιπαρα-



ΕΙΚΟΝΑ 19.7
Το ένζυμο ρουμπίσκο²²

γωγικότητα», ικανή να επαναφέρει πίσω το έργο της φωτοσυνθετικής διαδικασίας, είναι παραδόξως ακόμη και σήμερα βασικό στοιχείο της λειτουργίας του κύκλου του άνθρακα στη βιόσφαιρα. Χωρίς αυτό, η ποσότητα του CO₂ στην ατμόσφαιρα θα ήταν μάλλον πολύ μικρότερη.

Είναι πιθανόν στο ρουμπίσκο να μην ασκήθηκαν εξελικτικές πιέσεις επειδή ήταν μονοπάλιο. Εάν αυτό ισχύει, η γενετική μηχανική βελτιώνοντας τη ρουμπίσκο θα μπορούσε να αυξήσει τη παραγωγικότητά της μειώνοντας το CO₂ της ατμόσφαιρας¹⁷.

Το ζήτημα της εμφάνισης του οξυγόνου – Η ατμόσφαιρα της πρωταρχικής εποχής

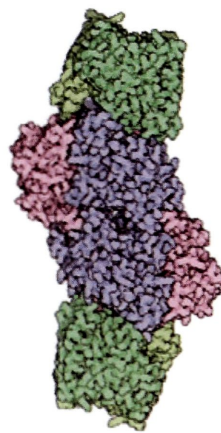
Υπάρχουν δύο απόψεις για την κατάσταση της ατμόσφαιρας κατά την αρχαϊκή εποχή (δηλαδή περίπου 4-2,5 δισεκατομμύρια χρόνια πριν) όσον αφορά το ποσοστό του οξυγόνου σε αυτήν με επιχειρήματα και από τις δύο πλευρές. Η μία άποψη υποστηρίζει τη μη οξειδωτική ατμόσφαιρα²³ ενώ η δεύτερη την οξειδωτική²⁴. Το πρώτο μοντέλο των Cloud-Walker-Kasting-Holland υποστηρίζει ότι πριν από 2,4 δισεκατομμύρια χρόνια το οξυγόνο στην καλύτερη περίπτωση ήταν ένα μικρό κλάσμα (λιγότερο από 1%) των αερίων της ατμόσφαιρας και το ποσοστό του οξυγόνου στην ατμόσφαιρα αυξήθηκε ραγδαία κατά τη διάρκεια του Μεγάλου Οξειδωτικού Συμβάντος (Great Oxidation Event) μεταξύ 2,4-2,1 δισεκατομμυρίων χρόνων πριν. Το δεύτερο μοντέλο των Dimroth-Kimberley-Ohmoto υποστηρίζει την ύπαρξη ενός σταθερού ποσοστού οξυγόνου στην ατμόσφαιρα παρόμοιου με το σημερινό²⁴. Τα πιο πρόσφατα στοιχεία υποστηρίζουν την πρώτη άποψη^{25,26}, δηλαδή τη μη οξειδωτική κατάσταση της ατμόσφαιρας κατά την αρχαϊκή εποχή. Ορισμένα σχετικά τεκμήρια που είναι διαθέσιμα: Πετρώματα ευρύτατα γνωστά ως «red beds» (φερτές ύλες με κόκκινο χρώμα λόγω της οξείδωσης του σιδήρου) δεν υπάρχουν πριν από 2,2 δισεκατομμύρια χρόνια (υπάρχουν κάποιες εξαιρέσεις, αλλά αυτά μπορεί να οξειδώθηκαν αργότερα σε αποσθνήσεις επιφανειών κατά την κρητιδική ή τριαδική περίοδο). Η ερμηνεία υπαρκτής τους είναι ότι κατά τους χρόνους αυτούς οι συνθήκες ήταν οξειδωτικές. Από την άλλη μεριά σε πρώιμα γεωλογικά αποθέματα, τα θειικά, αν και σπάνια, εντούτοις υπάρχουν. Είναι παρόντα στους βράχους ηλικίας ~3,5 δισεκατομμυρίων χρόνων^{27,28}. Απόθεση των θειικών υπονοεί

τοπικά μη αναγωγικές συνθήκες (αν και όχι απαραίτητα την παρουσία ελεύθερου οξυγόνου), τουλάχιστον στην εποχή των 3,5 δισεκατομμυρίων χρόνων πριν. Επίσης πολλά πετρώματα της αρχαϊκής εποχής περιέχουν πυρίτη, σιδηρίτη και ουρανίτη^{23,29}, ορυκτά που υπάρχουν σε οξειδωτικά περιβάλλοντα.

Μοντέλα της χημείας της πρώιμης ατμόσφαιρας, στα οποία αναδύονταν από τα ηφαίστεια άφθονο CO₂ και θειούχα αέρια, προτείνουν την ύπαρξη και οξυγόνου αλλά σε μικρό ποσοστό³⁰. Αν λάβουμε υπόψη την πιθανή οξειδωτική κατάσταση του μανδύα και λόγω της απαέρωσής του από αέρια SO_x, την παρουσία οξειδωτικών ουσιών στην ατμόσφαιρα³¹, είναι πολύ πιθανόν ότι η πηγή των αερίων του θείου ήταν επαρκής για την υποστήριξη της χημειοτροφικής ζωής. Ο πλανήτης μπορεί να καλυπτόταν κυρίως από πάγο, εκτός και αν η περιεκτικότητα του CH₄ της ατμόσφαιρας ήταν αρκετά υψηλή για να στηρίξει ένα φαινόμενο θερμοκηπίου³².

Η εμφάνιση της φωτοσύνθεσης που παρήγαγε μοριακό οξυγόνο πριν από 3,5 δισεκατομμύρια χρόνια²⁰ εφοδίασε με μια πηγή οξειδωτικής ατμοσφαιρικής ενέργειας που θα μπορούσε να αύξανε την παραγωγικότητα της χημειοτροφικής ζωής. Ο κύκλος του αζώτου μπορεί να είναι το ίδιο παλαιός. Η νιτρογενάση, η οποία μετά τη ρουμπίσκο είναι το επόμενο πιο σημαντικό ένζυμο (και πιθανόν όπως η ρουμπίσκο ελάχιστα εξελιγμένο), συνίσταται από μια σιδηροπρωτεΐνη και μια πρωτεΐνη Mo-Fe που περιέχει ένα σύμπλεγμα 4Fe-4S και ένα σύμπλεγμα Mo-3Fe-3S. Η παρουσία του μολυβδενίου, του σιδήρου και του θείου υπονοεί υδρόθερμη προέλευση, ίσως αρχικά σχετιζόμενη με αμμωνία σε ένα αναγωγικό περιβάλλον, καθώς η νιτρογενάση αναστέλλεται γρήγορα από το οξυγόνο¹⁷.

Η ζωή εξαπλώθηκε πολύ γρήγορα σύμφωνα με τη γεωλογική κλίμακα χρόνου και άρχισαν άμεσα να λειτουργούν οι κύκλοι του αζώτου και του άνθρακα. Στη σύγχρονη ατμόσφαιρα, το άζωτο ρυθμίζεται βιολογικά από τα νιτροποιητικά και απονιτροποιητικά βακτήρια και έχει μια διάρκεια ζωής δεκάδων εκατομμυρίων ετών. Το διοξείδιο



ΕΙΚΟΝΑ 19.8
Νιτρογενάση

του άνθρακα στον αέρα έχει μια διάρκεια ζωής αιώνων, ενώ η διάρκεια ζωής του οξυγόνου στον αέρα είναι πολλών εκατομμυρίων ετών. Κατά μια άποψη, το μεγαλύτερο μέρος της σύγχρονης ατμόσφαιρας μπορεί να θεωρηθεί ως βιολογικό κατασκεύασμα³³, αν και οι βασικοί γεωχημικοί έλεγχοι δεν πρέπει να λησμονηθούν³⁴. Μόνο το αργό δεν ρυθμίζεται με τις βιολογικές διαδικασίες. Έχει διατυπωθεί δε η άποψη ότι ο ρυθμιστής του φαινομένου του θερμοκηπίου είναι η ζωή.

Η παγκόσμια παραγωγή οξυγόνου πιθανώς να ήταν του ίδιου μεγέθους όπως και σήμερα για τουλάχιστον 3,5 δισεκατομμύρια χρόνια, αλλά το επίπεδο οξυγόνου στην ατμόσφαιρα δεν εξαρτάται μόνο από την παραγωγή. Εάν το επίπεδο οξυγόνου αυξήθηκε αισθητά πριν περίπου από 2,2 δισεκατομμύρια χρόνια, ενδεχομένως να ευθύνεται η εμφάνιση σύνθετων ευκαρυωτικών.

Φωτοσύνθεση – καθήλωση του αζώτου

Μερικά από τα σημαντικότερα εξελικτικά γεγονότα στην ιστορία της Γης δεν δημιούργησαν νέους οργανισμούς αλλά νέες θεμελιώδεις βιοχημικές διαδικασίες. Αυτές μάλιστα μπορεί να εξελίχθηκαν από άλλες προϋπάρχουσες διαδικασίες³⁵.

Δύο από τα σημαντικότερα είδη βιοχημικών καινοτομιών που εμφανίστηκαν στην πρώιμη βίοςφαιρα ήταν η φωτοσύνθεση και η καθήλωση του αζώτου. Η πρώτη κατέστησε την ηλιακή ενέργεια διαθέσιμη στη ζωή, ενώ η δεύτερη κατέστησε το ατμοσφαιρικό άζωτο διαθέσιμο στη ζωή. Η φωτοσύνθεση ήταν σημαντική επειδή έδωσε στη ζωή μια τεράστια πηγή ενέργειας και έβαλε τελικά το οξυγόνο στην ατμόσφαιρα³⁵. Η καθήλωση του αζώτου ήταν επίσης ένα κρίσιμο βήμα στην πρώιμη ανάπτυξη της ζωής. Χρειαζόμαστε μια καλή πηγή αζώτου για τις πρωτεΐνες και το DNA, αλλά η μεγαλύτερη πηγή, το μοριακό άζωτο που έχουμε στην ατμόσφαιρα, έχει έναν τριπλό δεσμό που το καθιστά εξαιρετικά αδρανές.

Οι επιστήμονες πιθανολογούσαν, εδώ και αρκετό χρόνο, ότι αυτές οι δύο βιοχημικές διαδικασίες συγγενεύουν μεταξύ τους τώρα όμως, αρχίζουν να έχουν και αποδείξεις.

Μερικά από τα βασικά ένζυμα της φωτοσύνθεσης και της καθήλωσης του αζώτου εμφανίζονται να εξελίχθηκαν από έναν κοινό πρόγο-

νο που μπορεί να είναι μέρος μιας άλλης, σημαντικά διαφορετικής, βιοχημικής διαδικασίας. Δύο μελέτες παρέχουν στοιχεία για τη συγγένεια των δύο βιοχημικών διαδικασιών και βάζουν τα θεμέλια για να βρεθούν τα ίχνη άλλων διαδικασιών που πιθανόν να είναι κλειδιά στην κατανόηση της εξελικτικής ιστορίας τους.

Ένας κρίσιμος παράγοντας της αναδυόμενης εξελικτικής εικόνας φαίνεται να είναι η οριζόντια μεταφορά γονιδίων – η ανταλλαγή γενετικού υλικού μεταξύ δύο οργανισμών. Αυτή η διαδικασία επιτρέπει ξαφνικά εξελικτικά άλματα τα οποία δεν είναι ίσως δυνατά μέσω της βαθμιαίας γενετικής αλλαγής και της φυσικής επιλογής.

Έτσι, μέσω μιας συγκριτικής γονιδιακής ανάλυσης πέντε φωτοσυνθετικών προκαρυωτικών οργανισμών τα γονίδια που κωδικοποιούν τα πολύπλοκα σύμπλοκα μορίων που εκτελούν τη φωτοσύνθεση φαίνεται να έχουν δημιουργηθεί μέσω της αρχέγονης γενετικής μίξης που προφανώς συνδύασε μια ποικιλία ανεξάρτητων εξελιγμένων μεταβολικών διαδικασιών.

Επίσης σε ανάλυση των γονιδιωμάτων μιας μεγαλύτερης ομάδας βακτηρίων και αρχαίων, συγκρίθηκαν παρόμοια γονίδια με αυτά που κωδικοποιούν την πρωτεΐνη νιτρογενάση.

Στην αρχέγονη γη, υπήρξε πιθανώς διαθέσιμο άζωτο υπό μορφή αμμωνίας ή με άλλη μορφή, έτσι οι πρώτες μορφές ζωής δεν έπρεπε να καθηλώσουν άζωτο από την ατμόσφαιρα. Σε κάποιο σημείο όμως, τα πράγματα έφτασαν σε μια διατροφική κρίση – είτε θα βρισκόταν ένας τρόπος για να εισέλθει το μοριακό άζωτο της ατμόσφαιρας στον κύκλο ή θα πέθαιναν. Μια μικρή εισαγωγή αζώτου δεν μπορούσε να στηρίξει μια μεγάλη βίοςφαιρα. Η καθήλωση του αζώτου είναι μια πολύ ενδιαφέρουσα βιολογική διαδικασία επειδή είναι πολύ δύσκολο να γίνει χημικά. Η νιτρογενάση είναι ένα πολύ σύνθετο ενζυμικό σύστημα που πραγματικά σπάζει τον τριπλό δεσμό του μοριακού αζώτου. Διαπιστώθηκε ότι παρόμοια ή ομόλογα γονίδια νιτρογενασών υπάρχουν σε μια ευρεία τάξη οργανισμών και εμφανίζονται να είναι σχετικά με άλλα παρόμοια γονίδια, που κωδικοποιούν πρωτεΐνες που περιλαμβάνονται στη φωτοσύνθεση, καθώς επίσης και άλλα γονίδια στα αρχαία και τα βακτήρια που δεν συμμετέχουν ούτε στη φωτοσύνθεση ούτε στην καθήλωση του αζώτου. Η ανάλυση προτείνει ότι τα σχετικά γονίδια που δεν κωδικοποιούν ούτε τη νιτρογενάση ούτε τα

ένζυμα στη φωτοσύνθεση μπορούν να είναι «λείψανα» που κωδικοποιούν μεταβολικά μονοπάτια τα οποία είναι προγονικά και στη φωτοσύνθεση και στη καθήλωση του αζώτου³⁶.

Η οριζόντια μεταφορά γονιδίων εμφανίζεται να είναι υπεύθυνη για την ευρεία κατανομή του αρχικού γονιδίου και για τις επακόλουθες αποκλίσεις και τις εξειδικεύσεις στα μεταβολικά μονοπάτια της καθήλωσης του αζώτου και της φωτοσύνθεσης.

Σε εξέταση των ιδιοτήτων των ενζύμων που παρήχθησαν από αυτά τα παρόμοια γονίδια, διαπιστώθηκε ότι η νιτρογενάση, τα σχετικά με τη φωτοσύνθεση ένζυμα και άλλα ομόλογα ένζυμα, όλα αυτά γενικά ανήκουν σε μια ομάδα ενζύμων που σπάνε τα μόρια, αυτά δηλαδή που γνωρίζουμε ως ρεδουκτάσες³⁷. Υπάρχει μια υπόθεση ότι η αρχαία ρεδουκτάση, παρουσία μιας αναγωγικής ατμόσφαιρας, μπορεί να ήταν ρεδουκτάση υδροκυανίου. Ένα ζωντανό μοντέλο ίσως να είναι το *Methanococcus jannaschii*, ένα Αρχαίο που παράγει μεθάνιο και το οποίο δεν εκτελεί ούτε τη καθήλωση αζώτου ούτε τη φωτοσύνθεση, παράγει ωστόσο μια ρεδουκτάση και υπάρχει η υποψία ότι χρησιμοποιείται για να διασπάσει το υδροκυάνιο, γιατί μπορούν να αναπτυχθούν σε συγκεντρώσεις από αυτό που θα ήταν θανάσιμες στους περισσότερους οργανισμούς.

Ας επισημανθεί για μια ακόμα φορά ότι η κατανόηση της εξέλιξης των χημικών διαδικασιών της φωτοσύνθεσης και της καθήλωσης του αζώτου, μπορεί να έχει μεγάλα πρακτικά οφέλη.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Stryer, L., *Βιοχημεία*, Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης, Ηράκλειο 1994.
2. <http://photoscience.la.asu.edu/photosyn/education/photointro.html>
3. Gest, H. (1993) «Photosynthetic and quasi-photosynthetic bacteria». *FEMS Microbiology Letters* 112:1-6.
4. <http://www.life.uiuc.edu/govindjee/paper/gov.html>
5. <http://www.ucmp.berkeley.edu/glossary/gloss3/pigments.html>
6. Lane, N. (January 2003) *American scientific* 288(1):29.
7. Raven, P. H. and Johnson, G. B. *Biology Mosby-Year Book, Inc* 3rd edition 1992, p. 183.
8. <http://photoscience.la.asu.edu/photosyn/education/antenna.html>
9. Wells, W. (2000) «The first photosynthesis was purple» *The Scientist*, 15 September 2000.
10. Pierson, B. K. in *Early Life on Earth* (ed. Bengtson, S.) pp. 161-180 (Nobel Symposium 84) (Columbia Univ. Press, New York, 1994).
11. Blankenship, R. E. (1992) «Origin and early evolution of photosynthesis». *Photosyn. Res.* 33:91-111.
12. Blankenship, R. E. and Hartman, H. (1998) «The origin and evolution of oxygenic photosynthesis». *Trends Biochem. Sci.* 23:94-97.
13. Nisbet, E. G., Canu, J. R. and van Dover, C. L. (1995) «Origins of photosynthesis». *Nature* 373:4-80.
14. Xiong, J., Fischer, W. M., Inoue, K., Nakahara, M. and Bauer, C. E. (2000) «Molecular evidence for the early evolution of photosynthesis». *Science*, 289:1724-1730.
15. Pringault, O., Kuhl, M., de Wit, R. and Caumette, P. (1998) «Growth of green sulphur bacteria in experimental benthic oxygen, sulphide, pH and light gradients». *Microbiology* 144:1051-1061.
16. Cohen, Y., Jorgensen, B. B., Padan, E. and Shilo, M. (1975) «Sulphide-dependent anoxygenic photosynthesis in the cyanobacterium *Oscillatoria fimnetica*». *Nature* 257:489-492.
17. Nisbet, E. G. and Sleep, N. H. (2001) «The habitat and nature of early life». *Nature* 406:965-1124.

18. Nisbet, E. G. and Fowler, C. M. R. (1999) «Archaean metabolic evolution of microbial mats». *Proc. R. Soc. Lond. B* 266:2375-2382.
19. Lorimer, G. H. (1981) «The carboxylation and oxygenation of ribulose 1,5-bisphosphate: the primary events in photosynthesis and photorespiration». *Annu. Rev. Plant Physiol.* 32:349-383.
20. Schidlowski, M. and Aharon, P. in *Early Organic Evolution: Implications for Mineral and Energy Resources* (eds Schidlowski, M. et al.) pp.147-175 (Springer. Berlin.1992).
21. Lorimer, G. H. and Andrews, T. J. (1973) «Plant photorespiration-an inevitable consequence of the existence of atmospheric oxygen». *Nature* 243:359.
22. <http://photoscience.la.asu.edu/photosyn/photoweb/rubisco.gif>
23. Holland, H. D. (1999) «When did the Earth's atmosphere become oxic? A reply». *Geochem. News* 100:20-22.
24. Ohmoto, H. (1997) «When did the Earth's atmosphere become oxic?». *Geochem News* 93:12-13.
25. Wiechert, U. H. (2002) «Geology. Earth's early atmosphere». *Science* 298:2341-2342.
26. Farquhar, J., Wing, B. A., McKeegan, K. D., Harris, J. W., Cartigny, P., Thiemens, M. H. (2002) «Mass-independent sulfur of inclusions in diamond and sulfur recycling on early Earth». *Science* 298:2369-2372.
27. Buick, R. and Dunlop, J. S. R. (1990) «Evaporitic sediments of early Archaean age from the Warrawoona Group», North Pole, Western Australia. *Sedimentology* 37:247-277.
28. Barley, M. E. (1993) «Volcanic, sedimentary and tectonostratigraphic environments of the ~3.46 Ga Warrawoona megasequence: a review». *Precambrian Res.* 60:47-67.
29. Rasmussen, R. and Buick, R. (2000) «Oily old ores, evidence for hydrothermal petroleum generation in an Archean volcanogenic massive sulphide deposit». *Geology* 27:115-118.
30. Kasting, J. F. (1993) «Earth's early atmosphere». *Science* 259:920-925.
31. Bekki, S. (1995) «Oxidation of volcanic SO₂: a sink for stratospheric OH and H₂O». *Geophys. Res. Lett.* 22:913-916.
32. Pavlov, A., Kasting, J. F., Brown, I. L., Rages, K. A. and Freedman, R. (2000) «Greenhouse warming by CH₄ in the atmosphere of early Earth». *J. Geophys. Res.* 105:11981-11990.
33. Lovelock, J. E. *Ages of Gaia* (Norton, London, 1988).
34. Walker J. C. G. and Drever J. I in *Chemical Cycles in the Evolution of the Earth* (eds Gregor C. B., Garrels R. M., MacKenzie F. T. and Maynard J. B.) Vol. 2, 55- 75 (Wiley, New York, 1988).
35. <http://www.spacedaily.com/news/life-03m.html>

36. Raymond, J., Zhaxybayeva, O., Gogarten, J. P., Gerdes, S. Y. and Blankenship, R. E. (2002) «Whole-genome analysis of photosynthetic prokaryotes» *Science*, 298:1616-1620.
37. Staples, C., Fujita, Y., Bauer, C. and Blankenship, R. (2002) *The Evolutionary Relationship between Nitrogen Fixation and Bacteriochlorophyll Synthesis*, Second Astrobiology Science Conference NASA AMES Research Center.

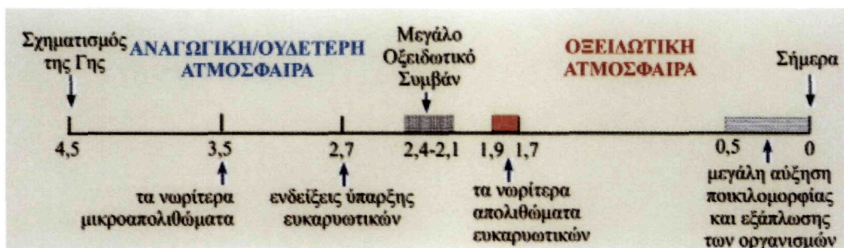
Η εξέλιξη των οργανισμών



Γενικά

Το κεφάλαιο αυτό ασχολείται με την εμφάνιση και εξέλιξη των ευκαρυωτικών οργανισμών και κυρίως του πυρήνα και των πλαστιδίων. Στο βιβλίο αυτό κρίθηκε ότι πρέπει να περιληφθεί η εμφάνιση των δύο φύλων και η περαιτέρω εξέλιξη της ζωής, έστω και συνοπτικά, για να έχει ο αναγνώστης μια ολοκληρωμένη εικόνα της εμφάνισης της ζωής, όπως τη γνωρίζουμε σήμερα. Βεβαίως, θα μπορούσαν να γραφούν, αυτόνομα, ολόκληροι τόμοι για το καθένα από αυτά τα ζητήματα.

Στον μακροσκοπικό κόσμο, σχεδόν όλη η βιολογική ποικιλομορφία, μπορεί να εξηγηθεί από τις αρχές της φυσικής παραλλαγής και της φυσικής επιλογής του Δαρβίνου. Επειδή, όμως, ο Δαρβίνος δεν ενδιαφέρθηκε καθόλου για τα μικρόβια, υπάρχουν δύο σημαντικές αρχές της μικροβιακής εξέλιξης που ούτε ανακάλυψε αλλά ούτε και προέβλεψε: την ενδοσυμβίωση και την οριζόντια μεταφορά γονιδίων. Εφαρμόζοντας τις αρχές αυτές, μπορούμε να ερμηνεύσουμε την εμφάνιση των ευκαρυωτικών και των οργανιδίων τους, εφαρμόζοντας πάντα τη φυσική επιλογή του καλύτερα προσαρμοσμένου οργανισμού στις εκάστοτε συνθήκες. Οι συνθήκες βεβαίως έχουν αλλάξει σημαντικά στην ιστορία της γης με σημαντικότερη αλλαγή την μετατροπή της ατμόσφαιρας από αναγωγική σε οξειδωτική.



ΕΙΚΟΝΑ 20.1.

Σημαντικές ημερομηνίες κατά την εξέλιξη των οργανισμών στη Γη. Οι αριθμοί αναφέρονται σε δισεκατομμύρια χρόνια.

Στην παραπάνω εικόνα 20.1, αναπαριστώνται τα χρονικά διαστήματα που ενδιαφέρουν αυτό το κεφάλαιο ώστε ο αναγνώστης να έχει μια καλύτερη εποπτική εικόνα των συμβάντων.

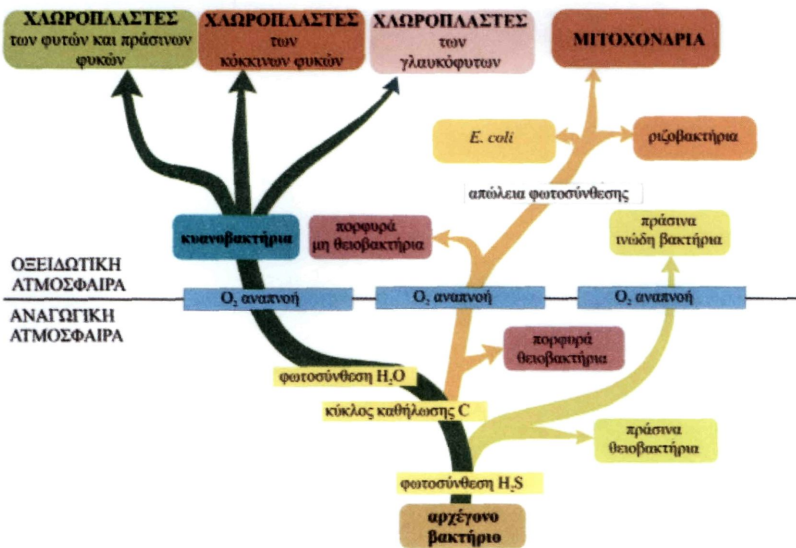
Πετρώματα της ύστερης αρχαϊκής εποχής (2.7 δισ. χρόνια πριν) περιέχουν μόρια που υπονοούν, όχι μόνο την παρουσία των κυανοβακτηρίων, αλλά και την παρουσία των ευκαρυωτικών οργανισμών^{1,2}. Τα ευκαρυωτικά ενδέχεται να έχουν εξελιχθεί βραδέως, από ένα βακτηριακό προγονικό κύτταρο που συμβιωτικά ενσωμάτωσε ένα Αρχαίο και κατόπιν, με ενδοσυμβίωση, μιτοχόνδρια (που πιθανώς να κατάγονται από α-πρωτεοβακτήρια). Όμως είναι πιθανόν η ενσωμάτωση των μιτοχονδρίων να είναι σύγχρονη με την προέλευση του ευκαρυωτικού πυρήνα³. Η «υπόθεση του υδρογόνου»⁴, μια θεωρία που έχει βρει μεγάλη απήχηση μεταξύ των ερευνητών, περιγράφεται στο κεφάλαιο αυτό. Οι χλωροπλάστες, ως αποτέλεσμα ενδοσυμβίωσης ενός ευκάριου με ένα κυανοβακτήριο εμφανίστηκαν αργότερα.

Στην εικόνα 20.2 αναπαριστάται ένα απλουστευμένο φυλογενετικό δέντρο μιας πιθανής εξέλιξης μιτοχονδρίων και χλωροπλάστων καθώς και των βακτηριακών προγόνων τους.

Η προέλευση των Ευκάρυων

Τα ευκαρυωτικά κύτταρα έχουν μια τέτοια πολυπλοκότητα η οποία κανείς δεν μπορεί να φανταστεί ότι διαμορφώθηκε σε ένα μόνο εξελικτικό βήμα.

Η συμβίωση φαίνεται να έπαιξε σημαντικό ρόλο στην προέλευση και εξέλιξη των ευκαρυωτικών κυττάρων. Ιστορικά, ο Schimper, το 1883, έθεσε την ιδέα της συμβίωσης για τα πλαστίδια, ότι δηλαδή αυτά μπο-

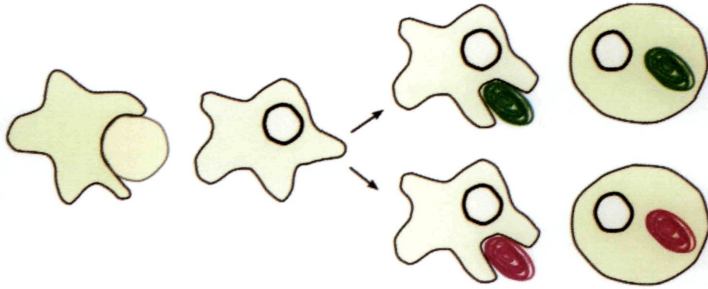


ΕΙΚΟΝΑ 20.2.

Ένα φυλογενετικό δέντρο της πιθανής εξέλιξης των μιτοχονδρίων και των χλωροπλαστών καθώς και των βακτηριακών προγόνων τους. Η οξυγονική αναπνοή εκτιμάται ότι έχει αρχίσει περίπου 2×10^9 έτη πριν. Φαίνεται να εξελίχθηκε ανεξάρτητα στα πράσινα, πορφυρά, και γαλαζοπράσινα φωτοσυνθετικά βακτήρια. Θεωρείται ότι ένα αερόβιο πορφυρό βακτήριο που είχε χάσει την ικανότητά του να φωτοσυνθέτει εξελίχθηκε σε μιτοχόνδριο, ενώ διάφορα διαφορετικά γαλαζοπράσινα βακτήρια εξελίχθηκαν στους χλωροπλάστες. Οι αναλύσεις των ακολουθιών των νουκλεοτιδίων προτείνουν ότι τα μιτοχόνδρια προέκυψαν από βακτήρια που έμοιαζαν με τα ριζοβακτήρια, τα αγροβακτήρια και τις ρικέτσιες⁵.

ρεί να ήταν κάποτε ελεύθερα-ζωντανά κύτταρα⁶. Αλλά ο νεαρός Ρώσος βιολόγος Constantin Mereschkowsky ήταν ο πρώτος που υποστήριξε ότι μερικά κύτταρα προέκυψαν μέσω της ενδοκυτταρικής ένωσης δύο διαφορετικών ειδών κυττάρων (ενδοσυμβίωση). Η δημοσίευση του Mereschkowsky⁷ το 1905 είναι εξαιρετική. Βασικά, υποστήριξε τρία πράγματα: (α) ότι τα πλαστίδια είναι κυανοβακτήρια που εισήχθησαν νωρίς στην εξέλιξη και άρχισαν μια συμβίωση με έναν ετεροτροφικό ξενιστή, (β) ότι ο ξενιστής που απέκτησε πλαστίδια ήταν ο ίδιος το προϊόν μιας προηγούμενης συμβίωσης μεταξύ ενός μεγαλύτερου, ετεροτροφικού, αμοιβοειδούς κυττάρου ξενιστή και ενός μικρότερου μικρόκοκκου «ενδοσυμβιώτη» που έτσι δημιούργησε τον πυρήνα και (γ) ότι τα φυτά είναι αυτότροφα και είναι κληρονομιά εξ ολοκλήρου από τα κυανοβακτήρια.

Σαφώς, η (ενδο)συμβιωτική θεωρία αρχίζει με τον Mereschkowsky⁹. Αλλά, ίσως ήταν αρκετά πρώιμη, ο ίδιος δεν γνώριζε κάποια βασικά πράγματα που γνωρίζουμε σήμερα και έτσι η θεωρία παρουσίαζε ελλείψεις σε κάποια σημεία. Υποστήριξε ότι πλαστίδια των χλωρόφυτων, ροδόφυτων και χρωμόφυτων προήλθαν από ανεξάρτητα ενδοσυμβιωτικά γεγονότα, ενώ δεν πίστευε ότι τα μιτοχόνδρια ήταν αποτέλεσμα ενδοσυμβίωσης.

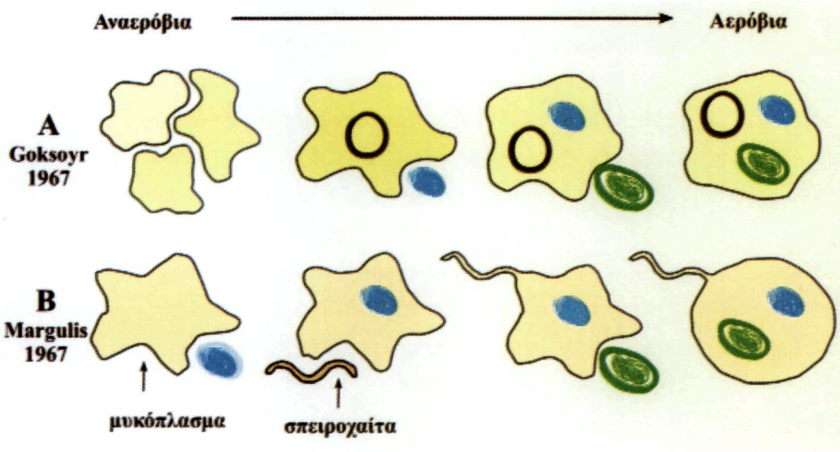


ΕΙΚΟΝΑ 20.3.

Σχηματική αναπαράσταση⁹ των απόψεων του Mereschkowsky (1905) για την προέλευση του πυρήνα και των πλαστιδίων (διαφορετικά πλαστίδια διαφορετικά ενδοσυμβιωτικά γεγονότα). [με άδεια από το *Biological Chemistry*, Martin et al., 'An overview of...'. 382:1521-1539, copyright (2001) ανασχεδιασμένο].

Για μερικές δεκαετίες, η ενδοσυμβιωτική θεωρία παρέμεινε στην αφάνεια. Την ιδέα της ενδοσυμβίωσης επανέφερε, το 1967, η Lynn Sagan (αργότερα πήρε το όνομα Margulis) και η ιδέα αυτή έγινε πολύ δημοφιλής. Να σημειωθεί ότι την ίδια χρονιά και σε ένα άρθρο, που δεν του αποδόθηκε μεγάλη σημασία, ο Goksoyγ πρότεινε ότι τα μιτοχόνδρια και οι χλωροπλάστες είναι ενδοσυμβιωτικοί προκαρυώτες που έδωσαν τα περισσότερα από τα γονίδιά τους στα χρωμοσώματα του ξενιστή τους¹⁰. Όπως ο Goksoyγ έτσι και η Sagan υποστήριξε επίσης ότι τα μιτοχόνδρια και οι χλωροπλάστες προέρχονται από διαφορετικούς προκαρυώτες. Όσον αφορά την προέλευση των μιτοχονδρίων, αρχικά υπήρξε ένας ετερότροφος αναερόβιος οργανισμός (ένας προκαρυώτης, πιθανόν παρόμοιος με τον σημερινό *Mycoplasma*), ο οποίος αργότερα απέκτησε μια σπειροχαίτη και εξελίχθηκε σε ευκαρυωτικό μαστίγιο¹¹.

Πολλές απόψεις και μοντέλα για την προέλευση των οργανιδίων με βάση την ενδοσυμβίωση διατυπώθηκαν τα επόμενα χρόνια^{8,12,13}. Βεβαίως, αναζητήθηκαν και εναλλακτικά και λιγότερο ριζικά μοντέλα



ΕΙΚΟΝΑ 20.4.

Σχηματική αναπαράσταση⁸ των απόψεων Α) του Goksoyr και Β) της Margulis.

[Με άδεια από το *Biological Chemistry*, Martin et al., 'An overview of...' 382:1521-1539, copyright (2001), ανασχεδιασμένο].

που απέφυγαν την ενδοσυμβίωση συνολικά και συντήρησαν τη δαρβινική άποψη του καθαρού απογόνου με τροποποίηση.

Για παράδειγμα ο Cavalier-Smith (1975) διατύπωσε ένα πολύ λεπτομερές μοντέλο με το οποίο παρήγαγε τον πυρήνα, το μιτοχόνδριο και τον χλωροπλάστη μέσω της αναδιάθρωσης των θυλακοειδών σε ένα κυανοβακτήριο¹⁴. Επίσης ο Bogorad (1975) παρουσίασε ένα καλό μοντέλο για να εξηγήσει το περίεργο εύρημα –που ακόμα και σήμερα δημιουργεί σύγχυση σε πολλούς ερευνητές– ότι μερικές πρωτεΐνες οργανιδίων (π.χ. ρουμπίσκο) κωδικοποιούνται, εν μέρει από το πυρηνικό DNA και, εν μέρει από το DNA των οργανιδίων¹⁵. Όμως ένας πολύ μεγάλος αριθμός στοιχείων, από τη μοριακή βιολογία και τη βιολογία του κυττάρου, στηρίζει την ενδοσυμβιωτική υπόθεση της προέλευσης των οργανιδίων. Τα πλαστίδια και τα μιτοχόνδρια εξελίχθηκαν από ξεχωριστά ενδοσυμβιωτικά γεγονότα.

Οι ριβοσωματικές φυλογενέσεις των RNA δείχνουν ότι οι στενότεροι ζωντανοί συγγενείς των πλαστιδίων είναι τα κυανοβακτήρια και οι στενότεροι ζωντανοί οργανισμοί των μιτοχονδρίων είναι η άλφα υποδιαίρεση των πορφυρών βακτηρίων (α-πρωτεοβακτήρια). Φαίνεται ότι τα ενδοσυμβιωτικά έχουν σημαντική συνεισφορά στα πυρηνικά γονιδιώματα, συμπεριλαμβανομένης και της συνεισφοράς γονιδίων που δεν έχουν καμία σχέση με τη λειτουργία των οργανιδίων.

Η ενδοσυμβίωση είναι μια καλή επεξηγηματική αρχή όταν έρχεται να αιτιολογήσει τη γενική ομοιότητα μεταξύ των χλωροπλαστών και μιτοχονδρίων με τα κυανοβακτήρια και τα α-πρωτεοβακτήρια αντίστοιχα. Η όλη φυσιολογία των δύο τύπων οργανιδίων^{16,17}, εκτός από την ακολουθία και τη δομή των γονιδιωμάτων τους, βεβαιώνει πέρα από κάθε αμφιβολία ότι αυτά τα οργανίδια ήταν πράγματι κάποτε ελεύθερα ζωντανά προκαρυωτικά κύτταρα^{18,19}. Η δευτεροβάθμια ενδοσυμβίωση → εγκόλπωση ευκαρυωτικών από ευκαρυωτικά²⁰—εξηγεί πλήρως γιατί τα πολύπλοκα πλαστίδια μερικών ευκαρυωτικών μοιάζουν πιο πολύ με ευκαρυωτικά κύτταρα από ότι με προκαρυωτικά²¹. Αλλά η ενδοσυμβίωση έχει χρησιμοποιηθεί, ίσως καταχρηστικά, για να επεξηγήσει την προέλευση των διάφορων μερών του ευκαρυωτικού κυττάρου. Πέρα από τον πυρήνα και τα μαστίγια, σχεδόν κάθε κομμάτι του ευκαρυωτικού κυττάρου έχει προταθεί κάποια στιγμή ότι είναι κληρονομιά του ενδοσυμβιωτικού προκαρυωτικού κυττάρου, π.χ. τα υπεροξυσώματα και τα γλυκοσώματα^{22,23}, το ενδοπλασματικό δίκτυο^{24,25} και στοιχεία του κυτταροσκελετού²⁶. Αλλά, τα μόνα οργανίδια ή δομές των ευκαρυωτικών κυττάρων, που γνωρίζουμε ότι πραγματικά είναι ενδοσυμβιωτικής προέλευσης, είναι τα πλαστίδια και τα μιτοχόνδρια, συμπεριλαμβανομένων των αναερόβιων ξαδέλφων τους, των υδρογονοσωμάτων (οργανίδια αναερόβιας σύνθεσης, ATP στα αμιτοχονδιακά πρώτιστα)⁸.

Η «ενδοσυμβιωτική θεωρία» έχει πρόσφατα τροποποιηθεί από την αρχική της διατύπωση^{19,27}. Η παλιά βελτιωμένη θεωρία η καλούμενη σειριακή υπόθεση²⁸ αποφαινόταν για την προέλευση του ευκαρυωτικού κυττάρου σε δύο στάδια, δηλαδή πρώτα εμφανίστηκε ο πυρήνας και κατόπιν το μιτοχόνδριο. Ο πυρήνας προήλθε από ένα Αρχαίο και κατόπιν άρχισε η συμβίωση με έναν πρόγονο Βακτηρίου όμοιο με τα σύγχρονα μιτοχόνδρια. Σύμφωνα με την άποψη αυτή, τα αρχαιόζωα, ευκαρυωτικά που τους έλλειπαν τα μιτοχόνδρια, θα έπρεπε να είναι στη βάση των διακλαδώσεων των ευκαρυωτών γιατί προηγήθηκαν του σχηματισμού των οργανιδίων. Αυτό όμως δεν συμβαίνει.

Η νέα υπόθεση, καλούμενη *υπόθεση του υδρογόνου*^{4,29}, διατυπώνει την ταυτόχρονη δημιουργία του ευκαρυωτικού πυρήνα και των μιτοχονδρίων από συγχώνευση ενός μεθανογόνου αρχαίου που απαιτούσε υδρογόνο (ξενιστής) με ένα α-πρωτεοβακτήριο που παρήγαγε υδρογό-

νο (συμβίωτο). Η θεωρία αυτή θα αναπτυχθεί περισσότερο, στην παράγραφο που αναφέρεται στην προέλευση των μιτοχονδρίων.

Πυρήνας

Η άποψη που επικρατεί είναι ότι ο πυρήνας είναι το αποτέλεσμα της συμβίωσης δύο οργανισμών, ενός Αρχαίου και ενός Βακτηρίου. Η θεωρία ότι τα γονίδια που υπάρχουν στον πυρήνα προέρχονται από δύο οργανισμούς, Αρχαία και Βακτήρια, επιβεβαιώθηκε όταν συγκρίθηκαν οι διαθέσιμες αλληλουχίες των νουκλεοτιδίων που έχουν βρεθεί μέχρι τώρα από διάφορους οργανισμούς³⁰. Συγκεκριμένα συνέκριναν τις ομολογίες του γονιδιώματος της ζύμης (ευκαρυωτικού οργανισμού) έξι Αρχαίων και εννέα Βακτηρίων. Τα γονίδια ταξινομήθηκαν, σύμφωνα με τις λειτουργίες τους, και ελέγχθηκαν κατά πόσο τα γονίδια κάθε λειτουργίας ήταν κοντύτερα στα Αρχαία ή στα Βακτήρια. Η ανάλυση έδειξε ότι τα σχετικά με τον πυρήνα γονίδια, όπως αυτά που εμπλέκονται στη μεταγραφή, αντιγραφή, κυτταρικό κύκλο, αρχιτεκτονική του πυρήνα ή βιογένεση των ριβοσωμάτων έχουν μεγαλύτερη ομολογία με τα γονίδια των Αρχαίων παρά με τα γονίδια των Βακτηρίων. Αντίθετα στα γονίδια της ζύμης που σχετίζονται με κυτταροπλασματικές λειτουργίες, όπως μεταβολισμός, απόκριση σε καταπόνηση, απομάκρυνση τοξικών ουσιών ή μεταφορά πρωτεϊνών και ιόντων, η ομολογία τους ήταν κοντινότερη με τα γονίδια των Βακτηρίων παρά με τα αντίστοιχα γονίδια των Αρχαίων. Τα στοιχεία αυτά, μας βοηθούν να επιβεβαιώσουμε την υπόθεση ότι ο πυρήνας ενός ευκαρυωτικού κυττάρου κατάγεται από τα Αρχαία ενώ το κυτταρόπλασμα από τα Βακτήρια.

Ας παρακολουθήσουμε το ακόλουθο απλουστευμένο σενάριο: Γυρνώντας πίσω στον χρόνο, ένα Αρχαίο εισήλθε σε ένα Βακτήριο. Το Αρχαίο ζούσε «ευτυχημένο» σαν παράσιτο, χρησιμοποιώντας τα μεταβολικά μονοπάτια του Βακτηρίου. Από τη στιγμή που δεν χρησιμοποιούσε τα δικά του γονίδια του μεταβολισμού, το Αρχαίο έχασε τα γονίδια αυτά με το πέρασμα του χρόνου. Από την άλλη πλευρά, εφόσον το Αρχαίο χρησιμοποιούσε τα γονιδιά του για διαδικασίες γονιδιακής έκφρασης, τα γονίδια αυτά εξελίχθηκαν και βελτίωσαν τις λειτουργίες τους, ενώ τα ανάλογα γονίδια του Βακτηρίου χάθηκαν. Η μόνιμη συμβίωση βαθμιαία μετατράπηκε σε αυτό που ονομάζουμε ευκαρυωτικό κύτταρο³¹.

Μερικά από τα στοιχεία που στηρίζουν την ενδοσυμβιωτική θεωρία της προέλευσης των μιτοχονδρίων και των χλωροπλάστων

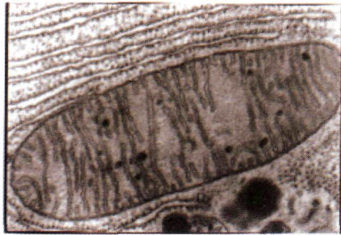
- ♦ Τα μιτοχόνδρια και οι χλωροπλάστες μπορούν να προκύψουν μόνο από τα προϋπάρχοντα μιτοχόνδρια και χλωροπλάστες. Δεν μπορούν να σχηματιστούν σε ένα κύτταρο από όπου απουσιάζουν, επειδή τα γονίδια που βρίσκονται στον πυρήνα κωδικοποιούν μόνο μερικές από τις πρωτεΐνες του πυρήνα.
- ♦ Τα μιτοχόνδρια και οι χλωροπλάστες έχουν δικά τους γονιδιώματα και αυτά μοιάζουν με των προκαρυωτικών και όχι με αυτό του γονιδιώματος του πυρήνα.
 - Και τα δύο γονιδιώματα αποτελούνται από ένα ενιαίο κυκλικό μόριο DNA
 - Δεν υπάρχουν ιστόνες που να συνδέονται με το DNA.
- ♦ Τα μιτοχόνδρια και οι χλωροπλάστες έχουν τους δικούς τους μηχανισμούς πρωτεϊνικής σύνθεσης και περισσότερο μοιάζουν με αυτούς των προκαρυωτικών, παρά με αυτούς που βρίσκονται στο κυτταρόπλασμα των ευκαρυωτικών
 - Το πρώτο αμινοξύ κατά την μετάφραση είναι πάντα η φορμυλο-μεθειονίνη όπως, στα βακτήρια, και όχι η μεθειονίνη όπως στα ευκαρυωτικά.
 - Διάφορα αντιβιοτικά (π.χ. στρεπτομυκίνη) που δρουν εμποδίζοντας την πρωτεϊνική σύνθεση των βακτηρίων εμποδίζουν επίσης την πρωτεϊνική σύνθεση των μιτοχονδρίων και των χλωροπλάστων. Δεν παρεμποδίζουν την πρωτεϊνική σύνθεση του κυτταροπλάσματος των ευκαρυωτικών.
 - Αντιθέτως οι αναστολείς της πρωτεϊνοσύνθεσης (π.χ. η τοξίνη διφθερίτιδας) των ευκαρυωτικών ριβοσωμάτων δεν έχουν οποιαδήποτε επίδραση στη βακτηριακή πρωτεϊνική σύνθεση ούτε στην πρωτεϊνική σύνθεση των μιτοχονδρίων και των χλωροπλάστων.
 - Το αντιβιοτικό ριφαμπικίνη, που παρεμποδίζει την RNA πολυμεράση των βακτηρίων, εμποδίζει επίσης και την RNA πολυμεράση μέσα στα μιτοχόνδρια. Δεν έχει όμως καμία τέτοια επίδραση στην RNA πολυμεράση μέσα στον ευκαρυωτικό πυρήνα³².

Οι μοριακές αναλύσεις των γονιδιωμάτων έχουν δώσει μια οριστική απάντηση στην ενδοσυμβιωτική προέλευση των μιτοχονδρίων και των χλωροπλάστων.

Μιτοχόνδρια

Είναι γενικά αποδεκτό ότι τα μιτοχόνδρια είναι αποτέλεσμα ενδοσυμβίωσης και προέρχονται από έναν προκαρυώτη, παρόμοιο με τα α-πρωτεοβακτήρια, που κάποτε ζούσε ελεύθερος. Πριν ασχοληθούμε

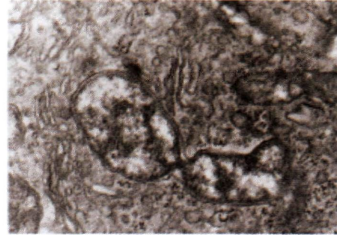
με τα μοντέλα του είδους ενδοσυμβίωσης που υπήρχε και το είδος του ξενιστή και του συμβιώτη, να σημειώσουμε ότι τα α-πρωτεοβακτήρια περιλαμβάνουν τα σύγχρονα συμβιωτικά βακτήρια όπως τα ριζοβακτήρια και τα υποχρεωτικά ενδοκυτταρικά παράσιτα όπως οι ρικέτσιες (εικόνα 20.5). Οι ρικέτσιες θεωρούνται οι στενότεροι σημερινοί συγγενείς των μιτοχονδρίων όπως αποκάλυψε η ανάλυση του γονιδιώματος του *Rickettsia prowazekii*.



Μιτοχόνδριο³³



*Bradyrhizobium japonicum*³⁴
Μέγεθος 1μm x 2μm



Rickettsia tsutsugamushi
κατά τη διαίρεση στο
κυτταρόπλασμα ενός
ποντικού³⁵

ΕΙΚΟΝΑ 20.5

Στην εικόνα φαίνονται ένα μιτοχόνδριο (αριστερά), ένα ριζοβακτήριο, συμβιωτικός οργανισμός που είναι υπεύθυνος για την καθήλωση του αζώτου (κέντρο) και μια ρικέτσια, ενδοπαρασιτικός οργανισμός (δεξιά).

Όπως υποστηρίζει η σειριακή εκδοχή της ενδοσυμβιωτικής θεωρίας, πρώτα ενσωματώθηκε ο πυρήνας και κατόπιν, με άλλο ενδοσυμβιωτικό γεγονός με την ενσωμάτωση ενός α-πρωτεοβακτηρίου, τα μιτοχόνδρια. Ο συμβιώτης ήταν δηλαδή το Βακτήριο που αργότερα εξελίχθηκε σε μιτοχόνδριο και ο ξενιστής ήταν ένα είδος πρωτοευκάρου, αφού είχε πυρήνα, πιθανόν να είχε ήδη αναπτύξει κυτταροσκελετό, ίσως και μαστίγια, για να κινείται και ήταν ετερότροφο. Με μια απλουστευμένη διατύπωση, ο ξενιστής ως αναερόβιος οργανισμός, αν υπήρχε οξυγόνο στο περιβάλλον θα πέθαινε. Αυτοί οι οργανισμοί που χρησιμοποίησαν το οξυγόνο έμμεσα, μέσω της ενδοσυμβίωσης με ένα φωτοσυνθετικό πρωτεοβακτήριο, επέζησαν και μάλιστα λόγω του μεγαλύτερου ποσοστού ενέργειας που λαμβάνεται με την οξυγονική αναπνοή «κυριάρχησαν».

Σύμφωνα με τα σειριακά μοντέλα της ενδοσυμβιωτικής θεωρίας, τα Ευκάρυα που δεν έχουν μιτοχόνδρια θα πρέπει να είναι στη βάση του φυλογενετικού δέντρου της προέλευσης τους αφού μετά αποκτήθηκαν

τα μιτοχόνδρια. Όμως τα Ευκάρυα που τους λείπουν τα μιτοχόνδρια (αρχαιοζώα) δεν ανήκουν όλα στη βάση του φυλογενετικού κλάδου των Ευκάρυων. Φαίνεται μάλιστα, από τα ευκάρυα που έχουν μελετηθεί μέχρι τώρα ότι όλα, είτε κατέχουν ένα μιτοχόνδριο ή κατείχαν ένα μιτοχονδριακό συμβιώτη στο εξελικτικό παρελθόν τους, αλλά στη συνέχεια έχασαν το οργανίδιο. Με άλλα λόγια, κύτταρα με πυρήνα που τους λείπουν τα μιτοχόνδρια, όπως τα μικροσπορίδια και οι διπλομονάδες, έχουν γονίδια στα πυρηνικά χρωμοσώματά τους που είναι σαφώς μιτοχονδριακής προέλευσης³⁶⁻³⁹. Δεδομένου ότι όλα τα Ευκάρυα που εξετάστηκαν μέχρι σήμερα κατέχουν (ή κατείχαν) ένα μιτοχόνδριο και δεδομένου ότι όλα κατέχουν έναν πυρήνα, δεν είναι γνωστό ποιο ήρθε πρώτα κατά την εξέλιξη: το μιτοχόνδριο ή ο πυρήνας^{40,41}.

Τα Ευκάρυα πρέπει να υπήρχαν στη Γη ήδη, πριν από 2,7 δισεκατομμύρια χρόνια, όταν η ατμόσφαιρα ήταν ακόμα αναγωγική. Μέχρι πριν από λίγα χρόνια πιστεύαμε ότι εμφανίστηκαν μετά το Μεγάλο Οξειδωτικό Συμβάν, δηλαδή μετά τα 2 δισεκατομμύρια χρόνια (εικόνα 20.1). Αυτό έχει αλλάξει τα δεδομένα. Είναι δύσκολο να φανταστούμε πώς ένα αερόβιος οργανισμός θα μπορούσε αρχικά να έχει συνδεθεί με έναν αναερόβιο, δεδομένου ότι το O₂ αποτελεί ανάγκη για το ένα και τοξίνη για το άλλο⁴².

Ένα οργανίδιο «κλειδί» που οδήγησε στην «υπόθεση του υδρογόνου» είναι τα υδρογονοσώματα. Υπάρχουν διάφορες ομάδες μονοκύτταρων ευκαρυωτών που είναι γνωστό ότι στερούνται μιτοχόνδρια (αμιτοχονδριακά πρώτιστα) και που δεν απαιτούν οξυγόνο⁴³ για τη σύνθεση ATP. Αναπτύσσονται σε αναερόβια περιβάλλοντα όπως στα θαλάσσια ή του γλυκού νερού ιζήματα, στα αλατισμένα έλη, στο στομάχι, και στο έντερο των μεταζώων. Μερικοί οργανισμοί από αυτούς είναι παρασιτικοί. Τα αμιτοχονδριακά ικανοποιούν πρώτιστα τις ανάγκες τους για ATP μέσω των αναερόβιων ζυμώσεων. Με βάση τη διαμερισματοποίηση του πυρήνα της μεταβολικής ενέργειας, τα αμιτοχονδριακά μπορούν να χωριστούν σε δύο ομάδες⁴⁴, τύπου I και II. Το παράσιτο στο ανθρώπινο έντερο, *Giardia lamblia*, είναι ένας εκπρόσωπος των οργανισμών τύπου I που έχει μελετηθεί εκτενώς και δεν κατέχει οργανίδια που περιλαμβάνονται στον πυρήνα της μεταβολικής ενέργειας. Τα αμιτοχονδριακά ευκαρυωτικά του τύπου II είναι επίσης αναερόβιοι οργανισμοί, αλλά έχουν οργανίδια οριοθετημένα από διπλή μεμβράνη που ονομάζουμε υδρογονοσώματα και τα

οποία⁴⁵ παράγουν ATP και H₂. Τα υδρογονοσώματα, δεν έχουν δικό τους DNA. Ένας εκπρόσωπος αυτής της ομάδας που έχει μελετηθεί καλά είναι το *Trichomonas vaginalis*, ένα κοινό παθογόνο του ανθρώπινου ουρογεννητικού συστήματος. Τα υδρογονοσώματα ως διπλής μεμβράνης οριοθετημένα αναερόβια οργανίδια σύνθεσης ATP που μεταβολίζουν το πυροσταφυλικό, σχετίζονται με την ενδοσυμβιωτική θεωρία^{46,47}.

Πολλά δεδομένα δείχνουν ότι τα υδρογονοσώματα είναι στην πραγματικότητα αναερόβιες μορφές μιτοχονδρίων^{37,48-51,8}. Πολλά στοιχεία φανερώνουν επίσης ότι ο κοινός πρόγονος των υδρογονοσωμάτων και των μιτοχονδρίων ήταν ικανός να παράγει ικανοποιητικό ATP και σε αναερόβια και σε αερόβια περιβάλλοντα. Πιθανόν οι τρεις μορφές μεταβολικής ενέργειας που υπάρχουν στα ευκαρυωτικά σήμερα να κληρονομήθηκαν από τον κοινό πρόγονο των υδρογονοσωμάτων και των μιτοχονδρίων⁸.

Μια θεωρία προέλευσης των μιτοχονδρίων δεν θα πρέπει να εξηγεί μόνο τα μιτοχόνδρια όπως τα ξέρουμε, αλλά και τα αναερόβια μιτοχόνδρια. Τα αναερόβια μιτοχόνδρια δεν έχουν καμία ανάγκη το οξυγόνο για τη σύνθεση του ATP και χρησιμοποιούν εναλλακτικούς τελικούς αποδέκτες σύνθεσης για τη μιτοχονδριακή μεταφορά ηλεκτρονίων. Διάφορα βλεφαριδοφόρα⁵² και απονιτροποιητικοί μύκητες όπως ο *Fusarium oxysporum* και ο *Cylindrocarpum tonkinense* εκτελούν την αναπνοή νιτρικών, απουσία οξυγόνου^{53,54}.

Τα δεδομένα και τα ερωτήματα που συσσωρεύτηκαν και με τη χρησιμοποίηση της συγκριτικής βιοχημείας της μεταβολικής ενέργειας, οδήγησαν σε μια εναλλακτική ενδοσυμβιωτική υπόθεση, την «υπόθεση του υδρογόνου» η οποία έχει κερδίσει την εκτίμηση πολλών ερευνητών. Το αν αυτή θα αποδειχτεί σωστή θα το δείξει ο χρόνος. Πάντως η όποια καινούρια θεωρία θα πρέπει να εξηγεί όλα τα δεδομένα και να μην αφήνει αναπάντητα ερωτήματα.

Σύμφωνα με την υπόθεση του υδρογόνου, ο ξενιστής δεν ήταν ούτε Ευκάρυο ούτε ετερότροφο αλλά Αρχαίο και αυτότροφο. Επίσης, ούτε η σύνθεση του ATP ούτε το οξυγόνο δεν είχε τίποτα να κάνει με την προέλευση των μιτοχονδρίων (και υδρογονοσωμάτων).

Ουσιαστικά το μοντέλο της «υπόθεσης του υδρογόνου»⁴ είναι βασισμένο σε τρεις απλές παρατηρήσεις:

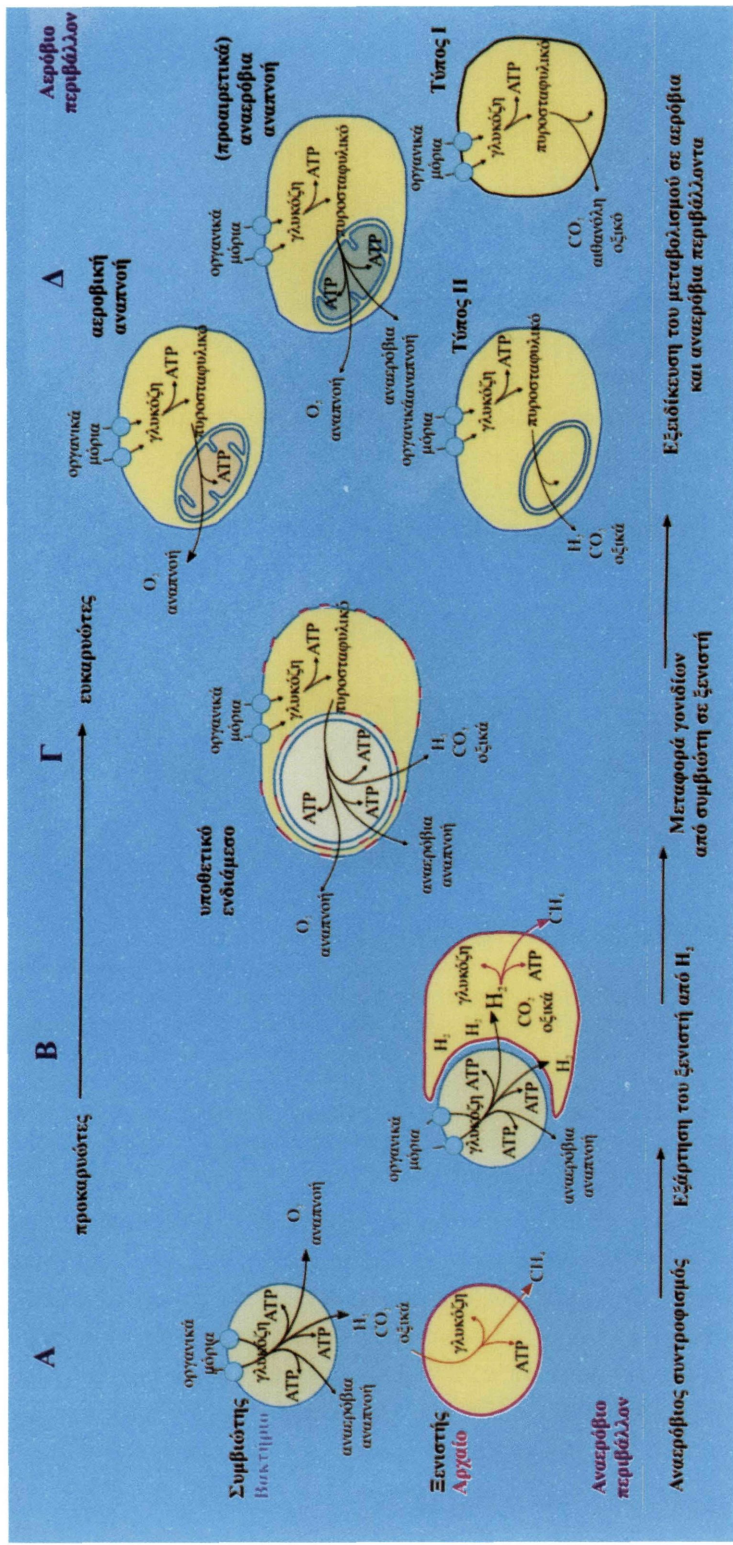
(i) Πολλά σύγχρονα μεθανογόνα (αυτότροφα Αρχαία με μια απόλυτη εξάρτηση της μεταβολικής ενέργειας και του άνθρακα από H_2) εξαρτώνται απόλυτα από το H_2 που παράγεται από τα υδρογονοσώματα και από τα ζυμωτικά Βακτήρια που ζουν ελεύθερα^{55,43}.

(ii) Τα ένζυμα της γλυκολυτικής οδού στο ευκαρυωτικό κυτταρόπλασμα είναι πιο όμοια με τα Βακτηριακά απ' ό,τι με τα αρχαία ομόλογά τους⁵⁶⁻⁶⁰.

(iii) Η μεταβολική ενέργεια στα ευκαρυωτικά, στην ολότητά τους, είναι εκπληκτικά λιγότερο ποικίλη από τη μεταβολική ενέργεια των προκαρυωτών^{61,62} καλύπτοντας ένα πολύ μικρό δείγμα (λιγότερο από ενός βακτηρίου) της προκαρυωτικής γενετικής και βιοχημικής ποικιλομορφίας –ετεροτροφία με τη βοήθεια της οδού Embden-Meyerhof. Αν πάρουμε ένα εγχειρίδιο μικροβιολογίας και εξετάσουμε τους σχεδόν αμέτρητους (και ακόμα ημιτελώς εξερευνημένους) τρόπους με τους οποίους τα προκαρυωτικά μπορούν να συνθέσουν ATP θα εκπλαγούμε. Σε αντίθεση, στα ευκαρυωτικά, όλη η γνωστή ποικιλομορφία στις βιοσυνθετικές ATP οδούς συνοψίζεται στη γλυκόλυση και τρεις εναλλακτικές τύχες του πυροσταφυλικού^{63,4}. Η δραματική απόκλιση μεταξύ προκαρυωτών και ευκαρυωτών όσον αφορά την ποικιλομορφία στα ενεργειακά μεταβολικά μονοπάτια είναι εκπληκτική.

Όπως ήδη αναφέρθηκε στο κεφάλαιο 17, οι Martin και Müller, στηριζόμενοι στη συγκριτική βιοχημεία της μεταβολικής ενέργειας, προτείνουν ότι τα ευκάρυα δημιουργήθηκαν μέσω συμβίωσης ενός αναερόβιου, αυστηρά εξαρτώμενου από υδρογόνο, αυστηρά αυτοτροφικού Αρχαίου (τον ξενιστή), με ένα Βακτήριο (το συμβιώτη) που ήταν ικανό να αναπνέει, αλλά παρήγαγε μοριακό υδρογόνο ως απόβλητο προϊόν του αναερόβιου ετεροτροφικού μεταβολισμού. Η εξάρτηση του ξενιστή από το μοριακό υδρογόνο που παρήγαγε ο συμβιώτης προτάθηκε ως επιλεκτική αρχή που σφυρηλάτησε τον κοινό πρόγονο των ευκαρυωτικών κυττάρων.

Στην εικόνα 20.6 αναπαριστάται συνοπτικά το μοντέλο της «υπόθεσης του υδρογόνου»

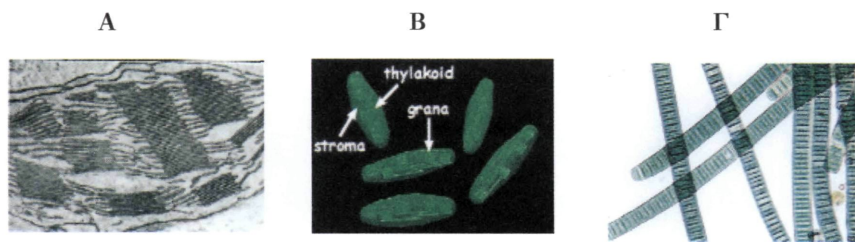


ΕΙΚΟΝΑ 20.6.

Σχηματική αναπαράσταση της «υπόθεσης υδρογόνου», ενός εξελικτικού μοντέλου για την προέλευση των μιτοχονδρίων, των υδρογονοσωμάτων και των ευκαρυωτών μέσω συμβίωσης ενός βακτηρίου (συμβιώτης) με ένα αρχαίο (ξενιστής). Τα τύπου I και τύπου II είναι αμιτοχονδριακά ευκάρια [με άδεια από το Biological Chemistry, Martin et al., 'An overview of...' 382:1521-1539, copyright (2001) ανασχεδιασμένη].

Χλωροπλάστες

Στα ευκαρυωτικά κύτταρα, η φωτοσύνθεση πραγματοποιείται στους χλωροπλάστες που έχουν, όπως αναφέραμε προηγουμένως, χαρακτηριστικά γνωρίσματα προκαρυωτικού κυττάρου. Οι χλωροπλάστες, ως πλαστίδια που είναι, θεωρείται ότι έχουν εξελιχθεί από ένα κυανοβακτήριο (ή σωστότερα κοντινό συγγενή του) σε μια συμβιωτική σχέση με ένα ευκαρυωτικό μη φωτοσυνθετικό κύτταρο. Το κυανοβακτήριο και το ευκαρυωτικό κύτταρο ήταν πιθανώς σε μια αμοιβαία ευεργετική σχέση (ενδοσυμβίωση), με τον φωτοσυνθετικό οργανισμό να μοιράζεται με τον ξενιστή μερικούς υδατάνθρακες που παρήγαγε και τον ξενιστή να παρέχει στο φωτοσυνθετικό βακτήριο άλλες ενώσεις. Το προκαρυωτικό έχασε σιγά-σιγά την ανεξαρτησία του καθώς επίσης και το κυτταρικό του τοίχωμα και πολλές από τις γενετικές πληροφορίες του μεταφέρθηκαν στον πυρήνα του ευκαρυωτικού ξενιστή.



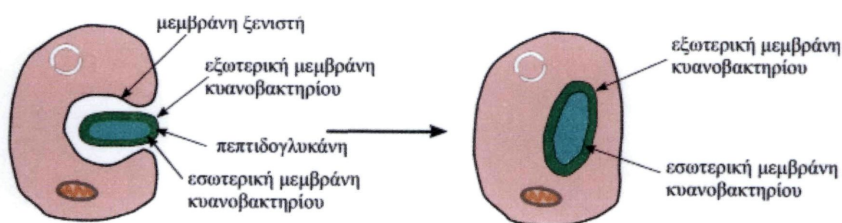
ΕΙΚΟΝΑ 20.7

A. Χλωροπλάστης⁶⁴ **B.** Χλωροπλάστες⁶⁵ **Γ.** Κυανοβακτήρια⁶⁶. Η ιδέα ότι οι χλωροπλάστες προέρχονται από τα κυανοβακτήρια είναι παλιά. Οι αρχικές θεωρίες για ενδοσυμβιωτική προέλευση των πλαστιδίων βασίζονταν στις μικροσκοπικές παρατηρήσεις των χρωστικών που περιείχαν και τα είδη των φαρμάκων που ανέστειλαν τον μεταβολισμό τους. Όμως μετά την ανακάλυψη ότι πολλά γονίδια που περιέχονται στο γονιδίωμα των πλαστιδίων δείχνουν μια στενή συγγένεια με τα κυανοβακτήρια, έχει γίνει αποδεκτή πλήρως η ενδοσυμβιωτική προέλευση των οργανιδίων αυτών. Εντούτοις, η ακριβής φύση του ενδοσυμβιώτη κυανοβακτηρίου παραμένει επίμαχη επειδή τα πλασμίδια δεν δείχνουν καμιά εμφανή ομοιότητα ή φυλογενετική σχέση με κάποιο είδος κυανοβακτηρίου.

Ο χλωροπλάστης που προέκυψε διατήρησε ένα κυκλικό δικό του DNA παρόμοιο με τα προκαρυωτικά. Αυτό το DNA περιέχει κάποιες γενετικές πληροφορίες για τον χλωροπλάστη, που υπήρχαν προφανώς στο αρχικό γενετικό υλικό του κυανοβακτηρίου, ενώ άλλες μεταφέρθηκαν στο πυρηνικό γονιδίωμα. Σε κάποιες περιπτώσεις έχουν βρεθεί φωτοσυνθετικοί οργανισμοί όπου ο χλωροπλάστης έχει διατηρήσει λίγο περισσότερο τα αρχικά χαρακτηριστικά γνωρίσματα του κυανο-

βακτηρίου. Για παράδειγμα, πλαστίδια σε φύκη όπως τα *Cyanophora paradoxa* μοιάζουν με τα κυανοβακτήρια στη γενική μορφολογία τους καθώς επίσης και στο γεγονός ότι περιβάλλονται από ένα κυτταρικό τοίχωμα που περιέχει πεπτιδογλυκάνη (η πεπτιδογλυκάνη είναι χαρακτηριστικό συστατικό του κυτταρικού τοιχώματος των βακτηρίων).

Πρώτα έγινε το ενδοσυμβιωτικό γεγονός από το οποίο προέκυψαν τα μιτοχόνδρια και κατόπιν ακολούθησαν τα ενδοσυμβιωτικά γεγονότα από τα οποία προήλθαν τα πλαστίδια, από τα οποία τα σημαντικότερα είναι οι χλωροπλάστες.

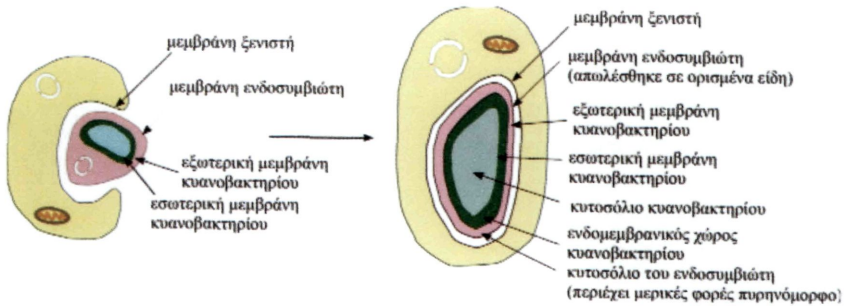


ΕΙΚΟΝΑ 20.8.

Πρωτεύουσα ενδοσυμβίωση μεταξύ ενός ετερότροφου ευκαρυώτη (ρόζ) με ένα κυανοβακτήριο (πράσινο) προς σχηματισμό του πρωτεύοντος πλαστιδίου. Η φαγοσωμική μεμβράνη του ξενιστή έχει χαθεί. Αυτή τη διαδικασία την ακολούθησαν οι διαφοροποιήσεις των γλαυκόφυτων, κόκκινων και πράσινων φυκών (συμπεριλαμβανομένων και των φυτών)⁶⁷. [Από *Trends in Genetics*, Vol 18, Archibald and Keeling, "Recycled plastids: a green movement in eukaryotic evolution", pp. 577-584, Copyright (2002), με άδεια της Elsevier, ανασχεδιασμένο].

Δεν έχουν προκύψει όλοι οι χλωροπλάστες από ένα ενιαίο ενδοσυμβιωτικό γεγονός, αλλά από πολλαπλά γεγονότα που συνέβησαν ανεξάρτητα το ένα από το άλλο. Οι χλωροπλάστες από τα φυτά, τα πράσινα και κόκκινα φύκη καθώς και από τα γλαυκόφυτα (πιο σωστά γλαυκοκυστόφυτα) πιστεύουμε ότι έχουν προκύψει από το ίδιο ενδοσυμβιωτικό γεγονός με μια πρωτεύουσα ενδοσυμβίωση. Αυτοί οι χλωροπλάστες περιβάλλονται από διπλή μεμβράνη, μία του ξενιστή (Ευκάρου) και μία του Βακτηρίου. Κάποια κόκκινα και πράσινα φύκη εγκλωβίστηκαν από μη φωτοσυνθετικά ευκαρυωτικά κύτταρα, αλλά δεν αφομοιώθηκαν, με αποτέλεσμα να έχουμε χλωροπλάστες που περιβάλλονται από τρεις ή τέσσερις μεμβράνες. Αυτού του είδους η ενδοσυμβίωση, ευκαρυωτικού με ευκαρυωτικό ονομάζεται δευτερεύουσα ενδοσυμβίωση (εικόνα 20.9). Φαίνεται ότι η δευτερεύουσα ενδοσυμβίωση έχει συμβεί τουλάχιστον δύο φορές στην εξέλιξη, μία

φορά να ενσωματώσει κόκκινα φύκη και μία φορά για να ενσωματώσει πράσινα φύκη⁶⁷ (εικόνα 20.10). Οι δευτερεύουσες ενδοσυμβιώσεις θεωρούνται ένας παράγοντας της μεγάλης ποικιλομορφίας της σύγχρονης ζωής στα Ευκάρυα⁶⁸.



ΕΙΚΟΝΑ 20.9.

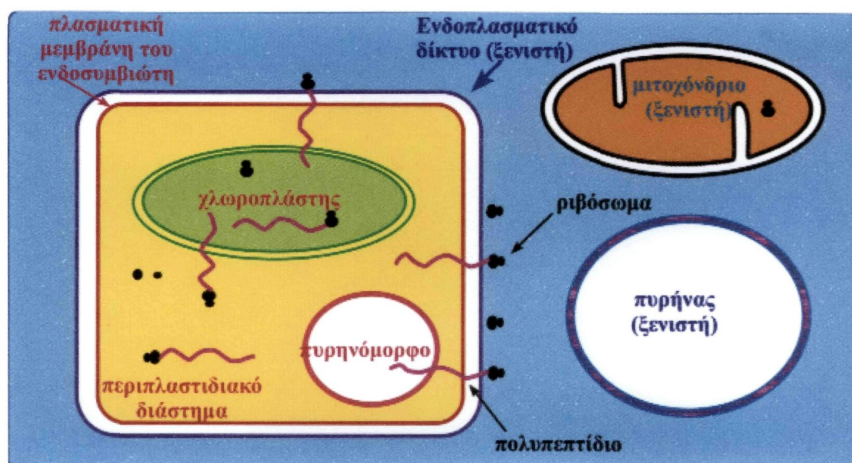
Δευτερεύουσα ενδοσυμβίωση μεταξύ ενός ετερότροφου ευκαρυώτη (κίτρινο) με ένα ευκάρυο που προήλθε από την πρωτεύουσα ενδοσυμβίωση (ροζ)⁶⁷. Έτσι έχουμε έναν χλωροπλάστη που περιβάλλεται από τέσσερις μεμβράνες (στα *dinoflagellates* και *euglenids* τρεις, έχει χαθεί η μεμβράνη του ενδοσυμβιώτη). Στο κυτοσόλιο του ενδοσυμβιώτη στις *cryptomonads* και *chlorarachniophytes* περιέχεται επιπλέον και πυρηνόμορφο.

[Από *Trends in Genetics*, Vol. 18, Archibald and Keeling, "Recycled plastids: a green movement in eukaryotic evolution", pp. 577-584, Copyright (2002), με άδεια της Elsevier, ανασχεδιασμένο].

Σε μερικές ομάδες ο δευτεροβάθμιος ενδοσυμβιώτης έχει διατηρήσει ένα υπολειμματικό κυτταρόπλασμα και έναν πυρήνα (πυρηνόμορφο). Αυτό συμβαίνει στις κρυπτομονάδες που ένα μη φωτοσυνθετικό μαστιγοφόρο ευκαρυωτικό εγκόλπωσε ένα κόκκινο φύκος με ενδοκύτωση. Μια άλλη περίπτωση είναι μια μικρή ομάδα μονοκυττάρων φυκών που ονομάζονται *chlorarachniophytes*, πιστεύεται ότι προέχονται από κάποια μαστιγοφόρα πρωτόζωα που εγκόλπωσαν ένα πράσινο φύκος³² (εικόνα 20.10).

Έτσι η κρυπτομονάδα *Guillardia theta* περιέχει τέσσερα διαφορετικά γονιδιώματα:

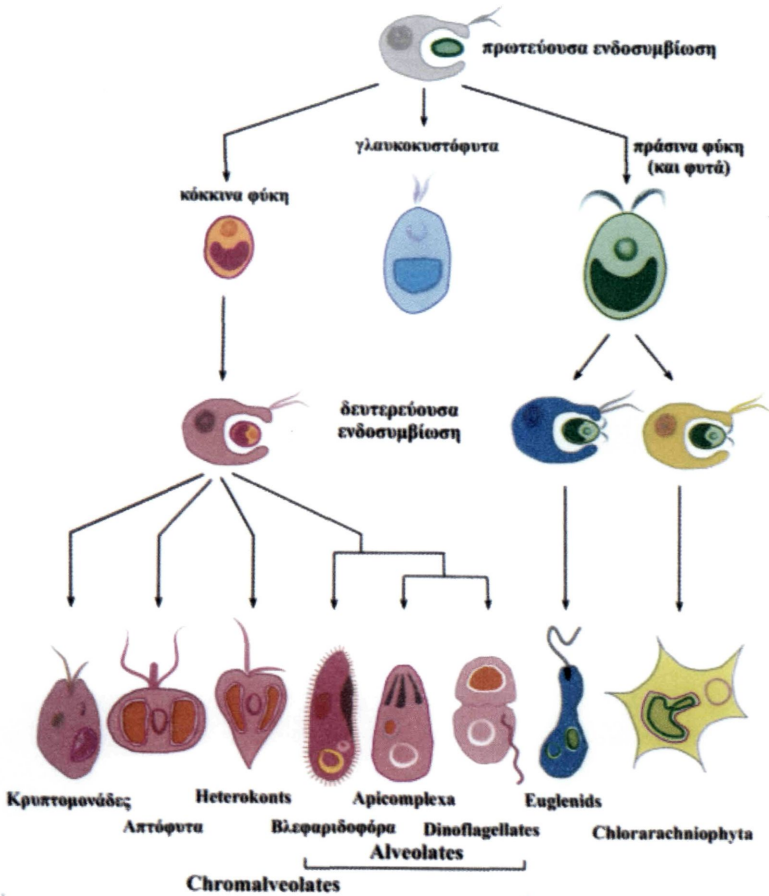
- ♦ Το δικό της πυρηνικό γονιδίωμα με $\sim 350 \times 10^9$ ζεύγη βάσεων
- ♦ Το γονιδίωμα των μιτοχονδρίων του (48.000 ζεύγη βάσεων)
- ♦ Το γονιδίωμα των χλωροπλαστών (121.000 ζεύγη βάσεων)
- ♦ Το γονιδίωμα του πυρηνόμορφου (551.264 ζεύγη βάσεων)³².



ΕΙΚΟΝΑ 20.10.

Σχηματική αναπαράσταση ενός κυττάρου³² όπου υπάρχει διατηρημένο ένα οργανίδιο που παλαιότερα πιστεύεται ότι ήταν πυρήνας (nucleomorph=πυρηνόμορφο) [μετά από άδεια του Kimball⁷¹ ανασχεδιασμένη].

Ο απικοπλάστης (apicoplast – συντομογραφία του «apicomplexan πλαστιδίου») είναι μη φωτοσυνθετικό οργανίδιο που βρίσκεται στα *apocomplexan* πρώτιστα (σποροζώα), όπως το *Plasmodium falciparum* και το *Toxoplasma gondii*, τα οποία μελετούνται ιδιαίτερα λόγω των ασθενειών που προκαλούν. Αποτελείται από 4 μεμβράνες, περιέχει ένα κυκλικό μόριο DNA (35.000 ζεύγη βάσεων). Μερικές μόνο λειτουργίες των γονιδίων που έχουν μελετηθεί μέχρι σήμερα. Η αλληλουχία του DNA του απικοπλάστη δείχνει ότι το γονιδιώμά του είναι στενά συγγενικό με αυτό των χλωροπλάστων των πράσινων φυκών (και επομένως όλων των πράσινων φυτών). Όλα αυτά δείχνουν ότι ο απικοπλάστης είναι προϊόν μιας ενδοσυμβίωσης, κατά την οποία ο ευκαρυωτικός πρόγονος εγκόλπωσε μονοκύτταρα πράσινα φύκη με έναν μονήρη χλωροπλάστη. Με τον χρόνο ο πυρήνας χάθηκε (κανένα κατάλοιπο πυρηνόμορφου) καθώς επίσης και πολλά χαρακτηριστικά γνωρίσματα του χλωροπλάστη (συμπεριλαμβανομένης της ικανότητάς του να εκτελεί φωτοσύνθεση)³².



ΕΙΚΟΝΑ 20.11.

Σχεδιάγραμμα της προέλευσης όλων των πλαστιδίων με πρωτογενή και δευτερογενή ενδοσυμβίωση⁶⁷. [Από *Trends in Genetics*, Vol. 18, Archibald and Keeling, "Recycled plastids: a green movement in eukaryotic evolution", pp. 577-584, Copyright (2002), με άδεια της Elsevier, ανασχεδιασμένο]¹.

Να σημειωθεί ότι σήμερα αποκαλύπτεται ότι τα πυρηνικά γονιδιώματα των φυτών περιέχουν πολλά γονίδια που δεν βρίσκονται σε άλλα ευκαρυωτικά πυρηνικά γονιδιώματα. Μεταξύ 1.400 και 1.500 γονιδίων, που βρίσκονται στον πυρήνα του φυτού *Arabidopsis*, θεωρούνται κυανοβακτηριακής προέλευσης, αλλά μόνο τα μισά από αυτά

¹ Ορισμένοι από τους όρους τους αφήσαμε αμετάφραστους, ιδίως εκείνους που έχουν καταλήξεις συστηματικής κατάταξης, π.χ. Chlorarachniophyta, Cromista, Apicomplexa.

κωδικοποιούν προϊόντα που προβλέπεται να στοχεύσουν στα πλαστίδια⁶⁹. Ως εκ τούτου, τα φυτά απέκτησαν μια δεύτερη «εξελικτική εργαλειοθήκη» από την οποία αντλούν τα σημερινά πυρηνικά γονιδιώματά τους⁷⁰.

Έχει διατυπωθεί η άποψη ότι οι βλεφαρίδες των ευκαρυωτικών και τα μαστίγια* θα πρέπει να έχουν προκύψει από ενδοσυμβιωτικές σπειροχαίτες κάτι όμως που αμφισβητείται από πολλούς εξελικτικούς βιολόγους. Τα βασικά σώματα από τα οποία αναπτύσσονται οι ευκαρυωτικές βλεφαρίδες και τα μαστίγια, θα μπορούσαν να δημιουργήσουν μιτωτικό άξονα και να είχαν κάνει έτσι πιθανή τη μίτωση⁷¹.

Το ενδοπλασματικό δίκτυο θα πρέπει να είναι αναδιπλώσεις της κυτταροπλασματικής μεμβράνης (του ξενιστή).

Όσον αφορά στα διάφορα άλλα οργανίδια που υπάρχουν σε ένα ευκαρυωτικό κύτταρο, η μόνη εξήγηση που υπάρχει προς το παρόν είναι ότι προέρχονται από τυχαίες εγχολώσεις της κυτταροπλασματικής μεμβράνης του αρχέγονου προγονικού κυττάρου.

Τα μιτοχόνδρια και το γονιδιώμά τους

Τα προκαρυωτικά ενδοσυμβιώτα που έγιναν πλαστίδια και μιτοχόνδρια περιείχαν γονίδια που είχαν τρεις διαφορετικές τύχες. Τα γονίδια που απαιτούνταν για την ελεύθερη ύπαρξη χάθηκαν. Τα περισσότερα γονίδια που ήταν χρήσιμα για τη συμβίωση μεταφέρθηκαν στον πυρήνα του «ξενιστή». Κάποια γονίδια, μια μικρή μειοψηφία, εξακολουθούν να είναι στο οργανίδιο. Η προοδευτική απώλεια των γονιδίων, από το πρωταρχικό βακτήριο (ενδοσυμβίωτο), αιτιολογείται από τη θεμελιώδη αρχή της γενετικής των πληθυσμών, την υπόθεση Muller ratchet, που αποφαίνεται ότι για αφυλετικά γονιδιώματα, όπως είναι και τα γονιδιώματα των οργανιδίων, οι βλαβερές, σχεδόν θανατηφόρες μεταλλάξεις, συσσωρεύονται πολύ γρήγορα λόγω του ότι δεν μπορούν να εξαλειφθούν με ανασυνδυασμό. Ως εκ τούτου, τα αφυλετικά γονιδιώματα καταδικάζονται σε εξαφάνιση. Επειδή επιπλέον το DNA των πλαστιδίων και των μιτοχονδρίων εκτίθεται σε

* Οι βλεφαρίδες και τα μαστίγια έχουν την ίδια βασική δομή. Εάν το κύτταρο έχει πολλά μικρά τότε λέγονται βλεφαρίδες ενώ αν έχει ένα ή μερικά μεγάλα τότε λέγονται μαστίγια.

δραστικές μορφές οξυγόνου, οι οποίες είναι ισχυρά μεταλλαξιόγONES, γίνεται επιρρεπές σε υψηλή συχνότητα μεταλλάξεων και συνεπώς επαυξάνεται ο μηχανισμός Muller ratchet⁷². Σύμφωνα με τα παραπάνω θα περιμέναμε την «εξάλειψη» του μιτοχονδριακού γενετικού συστήματος, για παράδειγμα την προοδευτική απώλεια ή τη βαθμιαία μεταφορά κάποιων γονιδίων στον πυρήνα. Τότε, γιατί αυτό ακόμα διατηρείται στη μεγάλη πλειοψηφία των υπαρχόντων ευκαρυωτικών; Και γιατί έχει διατηρηθεί το ίδιο σύνολο γονιδίων σε όλους σχεδόν τους ζώντες οργανισμούς;

Η πιο ορθολογιστική υπόθεση που προτάθηκε μέχρι τώρα είναι ότι το δυναμικό οξειδοαναγωγής του οργανιδίου θα πρέπει να ρυθμίζει την έκφραση των γονιδίων που εμπλέκονται στη μεταφορά ηλεκτρονίων των ιδίων⁷³. Επιπλέον, εξαιτίας της τοξικότητας κάποιων μιτοχονδριακών συστατικών, χρειάζεται αυτά να φυλάγονται σε ξεχωριστό κυτταρικό διαμέρισμα⁷⁴.

Όποια και αν είναι η αιτία, από μια εξελικτική άποψη το γενετικό σύστημα των οργανιδίων είναι καθαρά κάτω από έντονη επιλεκτική πίεση και για την επιβίωσή του χρειάζεται να χρησιμοποιηθούν στρατηγικές ώστε να επιβραδύνουν ή να σταματήσουν το ratchet.

Έχουν προταθεί διάφοροι μηχανισμοί για τον λόγο αυτό⁷⁵. Έτσι, στα αφυλετικά γονιδιώματα έχει προταθεί η συνεργιστική επίσταση ως ένας πιθανός μηχανισμός που μπορεί σε μεγάλο βαθμό να επιβραδύνει το ratchet⁷⁶. Άλλος μηχανισμός σε αντιδιαστολή του ratchet είναι η εισαγωγή ενός σοβαρού «μποτιλιαρίσματος»⁷⁷ (ανασχετικού παράγοντα-bottleneck) σε έναν αριθμό μιτοχονδρίων και μορίων mtDNA, ενός μηχανισμού ο οποίος πράγματι δουλεύει στους ανθρώπους και σε άλλα μετázωα. Πολλοί ερευνητές υποστηρίζουν ότι ένας ανασχετικός παράγοντας είναι απαραίτητος για την διατήρηση της μιτοχονδριακής γενετικής ποιότητας κατά τη διάρκεια του εξελικτικού χρόνου^{78,79}. Έχουν προταθεί επίσης και άλλοι μηχανισμοί που επιβραδύνουν ή σταματούν το ratchet⁷⁵.

Όπως και να είναι το μιτοχονδριακό γονιδίωμα αλλάζει με τον χρόνο και ο ρυθμός της εξέλιξης είναι διαφορετικός μεταξύ των διαφορετικών ταξινομικών ομάδων. Ας μην ξεχνάμε ότι τα υδρογονοσώματα για πολλούς ήταν μιτοχόνδρια που έχασαν το γενετικό τους υλικό κατά την εξέλιξη.

Η εμφάνιση των δύο φύλων

Μόλις συνειδητοποιούμε την παρουσία μας στον κόσμο, θεωρούμε ότι η αναπαραγωγή απαιτεί δύο άτομα. Ωστόσο γνωρίζουμε ότι για πολλούς οργανισμούς δεν ισχύει αυτό. Εξάλλου η ζωή δεν δημιουργήθηκε φυλετικά και συνεπώς η φυλετική αναπαραγωγή είναι κάτι που έπρεπε να εξελιχθεί αργότερα.

Γιατί προέκυψαν τα φύλα; Και γιατί δεν εξαφανίζονται αν λάβουμε υπόψη τη μεγαλύτερη αποδοτικότητα των αφυλετικών οργανισμών⁸⁰; Η εμφάνιση των φύλων, κατανοητή ως ανταλλαγή του γενετικού υλικού μεταξύ των γονιδιωμάτων⁸¹, πρέπει να έγινε κατά τη διάρκεια των πολύ αρχικών σταδίων της προέλευσης της ζωής, κατά τη μετάβαση από τα μεμονωμένα γονίδια σε κύτταρα όπως τα βακτήρια. Η ανασυνδυαζόμενη επιδιόρθωση ήταν η σημαντικότερη εξελικτική δύναμη για την εμφάνιση των φύλων.

Τα είδη αναπαραγωγής μπορούμε να τα ταξινομήσουμε σε δύο: τη φυλετική και την αφυλετική (ή αγενή) αναπαραγωγή. Η φυλετική αναπαραγωγή περιλαμβάνει την γονιμοποίηση και τη μείωση που από κοινού αποτελούν έναν κύκλο αναπαραγωγής. Το σημαντικότερο χαρακτηριστικό της φυλετικής αναπαραγωγής είναι ότι ένας απόγονος κληρονομεί γονίδια από δύο διαφορετικά άτομα. Στην αφυλετική αναπαραγωγή, ένα άτομο κληρονομεί όλα τα γονίδιά του από έναν μόνο γονέα. Τα βακτήρια αναπαράγονται σύμφωνα με τον τρόπο αυτό, με τη διχοτόμηση δηλαδή ενός απλού κυττάρου από το οποίο παράγονται δύο θυγατρικά κύτταρα με τις ίδιες γενετικές πληροφορίες. Τα περισσότερα πρώτιστα αναπαράγονται αφυλετικά εκτός αν βρίσκονται υπό συνθήκες πίεσης τότε μπορούν να μεταπηδούν στη φυλετική αναπαραγωγή. Πολλοί πολυκύτταροι οργανισμοί είναι επίσης ικανοί να αναπαράγονται αγενώς. Στα ζώα, η αγενής αναπαραγωγή συμπεριλαμβάνει συχνά την εκβλάστηση. Η αγενής αναπαραγωγή είναι κοινή στα φυτά. Το σημαντικό χαρακτηριστικό της αγενούς αναπαραγωγής είναι ότι ένας μεμονωμένος απόγονος είναι γενετικά ίδιος με τον γονέα του σαν ένα φωτοαντίγραφο.

Ας σημειωθεί επίσης ότι, ακόμα και όταν εμφανίζονται η μείωση και η παραγωγή των γαμετών, η αναπαραγωγή μπορεί να εμφανιστεί χωρίς σεξ. Η ανάπτυξη ενός νέου οργανισμού από ένα αγονιμοποίητο ωάριο, η οποία ονομάζεται *παρθενογένεση*, είναι μια κοινή μορφή

αναπαραγωγής στα αρθρόποδα. Μεταξύ των μελισσών, για παράδειγμα, η ανάπτυξη των αυγών δεν απαιτεί γονιμοποίηση. Τα γονιμοποιημένα ωάρια αναπτύσσονται στα διπλοειδή θηλυκά, αλλά τα αγονιμοποιητά ωάρια αναπτύσσονται σε απλοειδή αρσενικά. Η παρθενογένεση εμφανίζεται ακόμη και μεταξύ των σπονδυλωτών. Μερικά είδη όπως σαύρες, ψάρια και αμφίβια είναι ικανά για αναπαραγωγή με αυτόν τον τρόπο⁸².

Η ποικιλία των μορφών των κύκλων ζωής είναι πολύ μεγάλη. Δεν είναι απλά θέμα φυλετικό ή αφυλετικό. Υπάρχουν πολλά ενδιάμεσα στάδια. Είναι δυνατή κάθε βαθμιαία προέλευση με κάθε βήμα που ευνοείται από τη φυσική επιλογή. Τα πιο πρώιμα βήματα περιλαμβάνουν τα κύτταρα-οργανισμούς που αντάλλαξαν γενετικές πληροφορίες.

Η φυλετική αναπαραγωγή πιστεύεται ότι εμφανίστηκε και εξελίχθηκε από πολύ παλιά, πολύ πριν από την εμφάνιση των σπονδυλωτών, ίσως από τα πρώτα στάδια της ζωής. Υπάρχουν δύο θέματα που απασχολούν τους επιστήμονες. α) Η προέλευση της φυλετικής αναπαραγωγής που ταυτίζεται ίσως με την κυτταρική εξέλιξη και β) η εξέλιξη και διατήρηση της φυλετικής αναπαραγωγής καθώς και του ανασυνδυασμού.

Εάν η αναπαραγωγή μπορεί να γίνει χωρίς σεξ, τότε μπορεί να αναρωτηθεί κανείς γιατί εμφανίστηκαν τα δύο φύλα. Το θέμα αυτό έχει απασχολήσει πολύ τους επιστήμονες, ιδιαίτερα τους εξελικτικούς βιολόγους. Το σεξ είναι μεγάλο εξελικτικό πλεονέκτημα για τους πληθυσμούς ή τα είδη, τα οποίοι ωφελούνται από τη μεταβλητότητα που παράγεται από τον μειωτικό ανασυνδυασμό και τον διαχωρισμό γονιδίων. Όμως ο διαχωρισμός των χρωμοσωμάτων, που εμφανίζεται στη μείωση, τείνει να αναστατώσει τους συμφέροντες συνδυασμούς γονιδίων συχνότερα από το να δημιουργεί νέα, καλύτερα προσαρμοσμένα και κατά συνέπεια, μερικοί από τους διαφορετικούς απογόνους που παράγονται ως αποτέλεσμα οποιουδήποτε σεξουαλικού ζευγαρώματος θα προσαρμοστούν λιγότερο καλά από ό,τι οι γονείς τους. Είναι επομένως ένας γρίφος το να γνωρίζουμε τι κερδίζει ένα καλά προσαρμοσμένο άτομο από τη συμμετοχή στη φυλετική αναπαραγωγή, δεδομένου ότι όλοι οι απόγονοί του θα μπορούσαν να διατηρήσουν τους επιτυχείς συνδυασμούς των γονιδίων του εάν εκείνο το άτομο επρόκειτο απλά να αναπαραχθεί αφυλετικά.

Ο ανασυνδυασμός είναι και μια καταστρεπτική αλλά και εποικοδομητική διαδικασία στην εξέλιξη. Όσο πιο σύνθετη η προσαρμογή ενός μεμονωμένου οργανισμού, τόσο λιγότερο πιθανός είναι ο ανασυνδυασμός που θα τη βελτιώσει και ο πιθανότερος ανασυνδυασμός που θα την αναστατώσει. Δεν είναι τυχαίο ότι τα φυτά αναπαράγονται αφυλετικά σε δυσμενή φυσικά περιβάλλοντα όπως η Αρκτική και παραμένουν καλά προσαρμοσμένα⁸².

Υπάρχουν τρία πλεονεκτήματα των αφυλετικών οργανισμών:

α) Οι αφυλετικοί οργανισμοί έχουν το διπλό πλεονέκτημα ότι, θεωρητικά τουλάχιστον, μπορούν να αυξηθούν πολύ γρηγορότερα σε ποσοστό από τους φυλετικούς οργανισμούς δεδομένου ότι δεν είναι απαραίτητο να σπαταλήσουν πόρους για τα αρσενικά (είναι γνωστό και ως «διπλό κόστος του σεξ»).

β) Δεν έχουν το μειονέκτημα των φυλετικών οργανισμών όπου τα «καλά» αλληλόμορφα γονίδια των γονέων, δηλαδή γονίδια που δίνουν πλεονεκτήματα, δεν μεταβιβάζονται οπωσδήποτε στους απογόνους λόγω του ανασυνδυασμού και

γ) Οι αφυλετικοί οργανισμοί δεν είναι απαραίτητο να βρουν έναν σύντροφο προκειμένου να αναπαραχθούν.

Τα πλεονεκτήματα των φυλετικών οργανισμών δηλαδή του φύλου είναι κυρίως:

α) Η επιδιόρθωση των βλαβερών μεταλλάξεων και

β) Η προστασία έναντι των παρασίτων. Μπορούν αλλάζοντας το γενετικό τους υλικό να προστατευτούν ευκολότερα από τα παράσιτα.

Οι θεωρίες που υπάρχουν για τα πλεονεκτήματα της φυλετικής αναπαραγωγής μπορούν να περιέλθουν σε τρεις κατηγορίες:

1) Μηχανισμοί επισκευής του DNA

Ο μοριακός ανασυνδυασμός διευκολύνει την επιδιόρθωση του DNA. Με άλλα λόγια το φύλο εφευρέθηκε για την επιδιόρθωση των γονιδίων και προσφέρει ένα άμεσο πλεονέκτημα στους οργανισμούς. Η άποψη που επικρατεί είναι ότι η προέλευση του ανασυνδυασμού* μπορεί να οφείλεται στην επιδιόρθωση του DNA.

* Ο γενετικός ανασυνδυασμός ονομάστηκε και χιασματυπία ή διασκελισμός λόγω της εικόνας που παρουσιάζουν τα ζεύγη των χρωμοσωμάτων σε αυτό το στάδιο της μείωσης. Σήμερα είναι γνωστό ότι ο γενετικός ανασυνδυασμός περιλαμβάνει ανταλλαγές αλυσίδων μεταξύ των θυγατρικών χρωματίδων και καταλύεται από ειδικές πρωτεΐνες τις ρεκομπινάσες⁸³.

Ας εξετάσουμε τα πρώτιστα. Γιατί μερικά πρώτιστα σχηματίζουν ένα διπλοειδές κύτταρο ως απάντηση στην πίεση του περιβάλλοντος; Σκεφτόμαστε ότι αυτό συμβαίνει επειδή μόνο σε ένα διπλοειδές κύτταρο ορισμένα είδη βλάβης χρωμοσωμάτων μπορούν να επισκευαστούν αποτελεσματικά, ιδιαίτερα τα σπασίματα και στις δύο έλικες του DNA. Τέτοια σπασίματα προκαλούνται από την ακτινοβολία και τα χημικά γεγονότα μέσα στα κύτταρα. Όσο οι οργανισμοί γίνονταν μεγαλύτεροι και ζούσαν περισσότερο, θα πρέπει να έγινε περισσότερο σημαντικό γι' αυτούς το να είναι σε θέση να αποκαταστήσουν τέτοιες ζημιές. Το συναπτονημικό σύμπλεγμα*, που στα αρχικά στάδια της μείωσης ευθυγραμμίζει ακριβώς τα ζευγάρια των ομόλογων χρωμοσωμάτων, μπορεί να είχε εξελιχθεί αρχικά ως μηχανισμός για την επιδιόρθωση των κομματιών του DNA με τη χρησιμοποίηση του ομόλογου χρωμοσώματος ως προτύπου. Μια παροδική διπλοειδής φάση θα έδινε μια ευκαιρία για τέτοια επισκευή⁸².

Η προέλευση του διασκελισμού εμφανίζεται να έχει συνεχίσει την επισκευή γονιδίων. Η τρέχουσα άποψη του μοριακού μηχανισμού του διασκελισμού είναι ότι εξελίχθηκε από έναν προϋπάρχοντα συναπτονημικό μηχανισμό για τα τυχαία σπασίματα στις διπλές έλικες του DNA. Στη ζύμη, οι μεταλλάξεις που αδρανοποιούν το σύστημα επισκευής για τα διπλά κοψίματα των χρωμοσωμάτων, αποτρέπουν επίσης το διασκελισμό.

2) Γενετικός μηχανισμός

- ♦ Ευνοϊκές μεταλλάξεις - Θεωρία Fischer-Muller. Οι φυλετικοί πληθυσμοί μπορούν να προσαρμοστούν γρηγορότερα από τον αφυλετικό πληθυσμό.
- ♦ Επιβλαβείς μεταλλάξεις - Muller's ratchet

3) Οικολογικός μηχανισμός

Δεν είναι τυχαίο βέβαια ότι υπάρχουν και τα δύο είδη οργανισμών και ότι το περιβάλλον (και οι αλλαγές του) είναι αυτό που ευνοεί τη μία ή την άλλη μορφή αναπαραγωγής.

Υπάρχει γενικά πολλή συζήτηση για την προέλευση και την εξέλιξη της φυλετικής αναπαραγωγής.

* Το συναπτονημικό σύμπλεγμα είναι μια κατασκευή DNA και πρωτεϊνών που μοιάζει με σκάλα.

Από τον τελευταίο κοινό πρόγονο μέχρι σήμερα

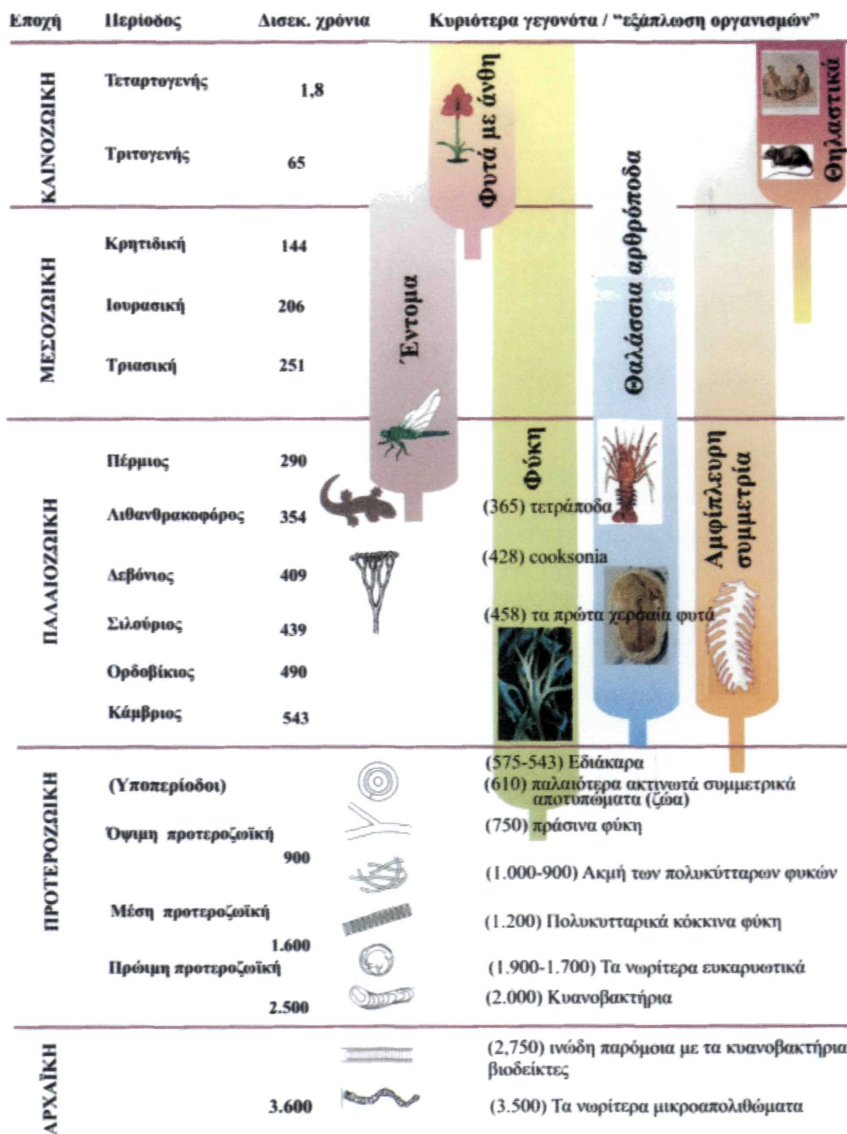
Η συνέχεια της ζωής, ένα παιχνίδι ζωής και θανάτου, είναι η ιστορία της δαρβινικής εξέλιξης. Ολοκληρώνουμε συνοπτικά τη συνέχεια της εξέλιξης της ζωής μέχρι σήμερα, χωρίς να εξετάζουμε τα πολλά ερωτήματα που υπάρχουν, στα οποία ωστόσο σιγά-σιγά δίνονται απαντήσεις.

Στα πρώτα τρία δισεκατομμύρια χρόνια ύπαρξης της ζωής στον πλανήτη μας, η ζωή ήταν ένας κόσμος μικροσκοπικών μορφών, επιτυγχάνοντας σπάνια ένα μέγεθος μεγαλύτερο από ένα χιλιοστόμετρο ή μια πολυπλοκότητα πέρα από μερικούς τύπους κυττάρων. Αλλά στα τελευταία 600 εκατομμύρια χρόνια η εξέλιξη των πολύ μεγαλύτερων και πιο σύνθετων οργανισμών έχει μετασχηματίσει τη βιόσφαιρα της Γης⁸⁴.

Από τα πρώτα βακτηριακά μικροαπολιθώματα, που έχουν καταγραφεί και χρονολογούνται πριν από περίπου 3.500 εκατομμύρια χρόνια, συμπεραίνουμε ότι οι οργανισμοί που ζούσαν τότε είχαν μέγεθος κατά μέσο όρο 5μm σε διάμετρο⁸⁵. Τα πρώτα ευκαρυωτικά μικροαπολιθώματα (ακριτάρχες), ενώ ήταν αρκετά μεγαλύτερα, είχαν ακόμα μικρό μέγεθος που κυμαινόταν από 40 έως 200μm. Το μέγεθος των οργανισμών αυξήθηκε αισθητά με την εξέλιξη των πολυκυτταρικών μορφών. Η εμφάνιση των κυτταρικών τοιχωμάτων ήταν ένας από τους απλούστερους τρόπους ώστε τα προϊόντα της κυτταρικής διαίρεσης να παραμείνουν μαζί⁸⁶. Πολλοί από τους αρχικούς πολυκύτταρους ευκαρυωτικούς οργανισμούς ήταν της κλίμακας χιλιοστομέτρου σε μορφές νηματώδεις, γραμμικές ή διακλαδισμένες^{87,88}.

Το μέγεθος και οι μορφές της ζωής δεν επεκτάθηκαν αισθητά μέχρι τον εγγύς προτεροζωικό (εικόνα 20.12). Απολιθώματα με ακτινωτή συμμετρία δείχνουν την παρουσία μεταζώων, κλίμακας χιλιοστομέτρου, γύρω στα 550 εκατομμύρια χρόνια πριν^{89,90}. Τα μεγέθη των οργανισμών επεκτάθηκαν αρκετά στην Κάμβριο. Οργανισμοί με αμφίπλευρη συμμετρία έφθασαν μέχρι 50cm, ενώ οι σπόγγοι και τα φύκη μέχρι 5-10 cm⁹¹. Τα μέγιστα μήκη των σωμάτων των ζώων, όπως και τα μεγέθη των φυκών, αυξήθηκαν μεταγενέστερα κατά άλλες δύο τάξεις μεγέθους.

Οι μεγαλύτεροι οργανισμοί, οι γιγαντιαίοι μύκητες και τα δέντρα, εξελίχθηκαν από ανεξάρτητους μικρούς προγόνους. Τα φυτά θεωρούνται ότι έχουν εξελιχθεί από τα χαρόφυτα πράσινα φύκη και αυτά εξε-



ΕΙΚΟΝΑ 20.12.

Η ιστορία των μεγάλων εξελικτικών γεγονότων σύμφωνα με τα απολιθώματα που έχουν βρεθεί μέχρι τώρα. Σήμερα πιστεύουμε ότι τα ευκαρυωτικά και τα κυανοβακτήρια ήταν παρόντα στη Γη τουλάχιστον πριν από 2,7 δισεκατομμύρια χρόνια.

λίχθηκαν από έναν μονοκύτταρο μαστιγωτό πρόγονο⁹²⁻⁹⁴. Απολιθωμένα σπόρια δείχνουν τα πιο πρώιμα στοιχεία της ημερομηνίας ζωής των φυτών από τα μέσα του ορδοβίκιου. Το παλαιότερο φυτικό απολίθωμα υπονοεί ότι τα πρώτα φυτά ήταν μικρά^{92,93} και με βάση τις μοριακές φυλογενετικές αναλύσεις, θεωρούνται συγκρίσιμα στην οργάνωση και στον κύκλο ζωής των ηπατικών βρύων⁹⁵. Από πολλές κύριες ομάδες των φυτών έχουν εξελιχθεί μεγάλα είδη (>10 m) σε κάποια στιγμή στην ιστορία τους.

Είναι προφανές ότι η εξέλιξη της ζωής έχει ανέλθει σε αυξανόμενους βαθμούς πολυπλοκότητας. Από φυλογενετικές σχέσεις φαίνεται, επίσης, ότι οι πολυκυτταρικές μορφές έχουν εξελιχθεί από τους μονοκύτταρους προγόνους πολλές φορές.

Η εμφάνιση νέων τύπων κυττάρων αύξησε προφανώς την πιθανή φυσιολογική και ανατομική πολυπλοκότητα των οργανισμών μέσω της κατανομής εργασίας μεταξύ των κυττάρων και του σχηματισμού των εξειδικευμένων ιστών και των οργάνων. Η εσωτερική μορφολογία στους οργανισμούς πριν από την εξέλιξη των φυτών, των μυκήτων και των ζώων ήταν μικρή. Η εξέλιξη της εσωτερικής πολυπλοκότητας συνόδευσε την εξέλιξη περισσότερων τύπων κυττάρων και αυξήθηκε η οργάνωση στους ιστούς και τα όργανα⁸⁴.

Μεταξύ των μονοκύτταρων οργανισμών, ο αριθμός των γονιδίων κυμαίνεται από 470, όπως στο *Mycoplasma genitalium*, μέχρι περισσότερα από 4.000 στη *Escherichia coli*. Δεν υπάρχει προφανής σχέση μεταξύ του αριθμού των γονιδίων και της φυλογένεσης μεταξύ των μονοκύτταρων οργανισμών. Δύο μέλη των αρχαίων έχουν αριθμούς γονιδίων στη μέση σειρά των μονοκυτταρικών γονιδιωμάτων όπως και ποικίλα βακτήρια. Τα μικρότερα γονιδιώματα θεωρούνται ότι προέρχονται από τα μεγαλύτερα γονιδιώματα μέσω απώλειας γονιδίων. Ο αριθμός, όμως, των γονιδίων και ο αριθμός των τύπων κυττάρων έχουν αυξηθεί κατά την εξέλιξη των μακροσκοπικών μορφών από τους μονοκύτταρους προγόνους χωρίς όμως να είναι σαφής η ποσοτική σχέση μεταξύ των δύο δεικτών. Ο αριθμός γονιδίων ποικίλει περισσότερο από οκτώ φορές μεταξύ των μονοκύτταρων οργανισμών. Τα κύτταρα των πολυκύτταρων ευκαρυωτικών οργανισμών έχουν περισσότερα γονίδια από τα βακτήρια ή τα αρχαία. Όμως μεταξύ των πολυκύτταρων οργανισμών κάποιοι με λιγότερους τύπους κυττάρων

μπορεί να έχουν περισσότερα γονίδια (π.χ. *A. thaliana* σε σύγκριση με *D. melanogaster*) και οι λόγοι για τις διαφορές στον αριθμό γονιδίων μεταξύ των ειδών παρόμοιας πολυπλοκότητας (π.χ. *C. elegans* σε σύγκριση με *D. melanogaster*) είναι άγνωστοι.

Είναι δεδομένο ότι η ποικιλομορφία της ζωής έχει επεκταθεί από την περίοδο της προέλευσής της. Αλλά, η επέκταση της ποικιλομορφίας δεν αντιπροσωπεύει μια συνεχή αύξηση. Σημαντικά γεγονότα σε πολλά επεισόδια της ιστορίας της ζωής έχουν προκαλέσει χαρακτηρισμένες μειώσεις της ποικιλομορφίας του συνολικού βιόκοσμου. Βέβαια, η δυναμική της διαφοροποίησης των ειδών και η εξάλειψη αυτών μελετώνται καλά μόνο για μερικές ομάδες που έχουν αφήσει ένα μακροχρόνιο και πλούσιο απολιθωμένο αρχείο. Για πολλούς οργανισμούς, ιδιαίτερα εκείνους που ήταν φτιαγμένοι εξ ολοκλήρου από μαλακούς ιστούς ή είχαν μικρό μέγεθος, δεν μπορούμε ακριβώς να πούμε εάν η συνολική ποικιλομορφία αυξήθηκε ή μειώθηκε κατά τη διάρκεια μακρών χρονικών περιόδων.

Αυτό που μπορούμε να πούμε είναι ότι υπάρχουν πολλά επεισόδια στο απολιθωμένο αρχείο «των εκρήξεων» διαφοροποίησης. Τα ευκαρυωτικά στην προτεροζωική και πρώιμη κάμβρια⁹⁶, τα ζώα στην κάμβρια^{97,98}, τα έντομα στη λιθανθρακοφόρα, τα ανθοφόρα φυτά στην τριτογενή, αλλά και άλλες ομάδες βίωσαν περιόδους γρήγορης εξάπλωσης. Τα γεωλογικά και οικολογικά περιβάλλοντα και οι πιθανοί καταλύτες αυτών των περιόδων των γρήγορων αλλαγών διαφέρουν πάρα πολύ στις λεπτομέρειές τους. Ίσως πολλές από αυτές τις εκρήξεις να απεικονίζουν την απελευθέρωση από ή το ξεπέραςμα κάποιου περιβαλλοντικού ή δομικού περιορισμού (-ων) ή έναν νέο τρόπο της ζωής. Για παράδειγμα, μια αλλαγή ήταν η μετάβαση από ένα υδρόβιο σε ένα αερώδες περιβάλλον. Οι εισβολές στο έδαφος από τα φυτά και τα ζώα ολοκληρώθηκαν από τις τεράστιες αλλαγές στη φυσιολογία και την ανατομία οι οποίες επέτρεψαν την εκμετάλλευση νέου οικοσυστήματος. Οι επόμενες εκλάμψεις των φυτών εδάφους, των επίγειων τετράποδων και των εντόμων ήταν εκρηκτικές και οι διαφοροποιήσεις τους ήταν εκθετικής μορφής για 100 εκατομμύρια χρόνια ή και περισσότερο⁹⁹.

Υπάρχει μια διαισθητική σχέση μεταξύ της πολυπλοκότητας και της ποικιλομορφίας. Δεδομένου ότι εξελίσσονται νέα γνωρίσματα που

επιτρέπουν στους οργανισμούς να ξεπεράσουν τους προγενέστερους περιορισμούς, τέτοιες αυξήσεις στην πολυπλοκότητα μπορούν να επιτρέψουν την εκμετάλλευση νέων περιβαλλόντων. Στην περίπτωση των σκελετών με τη βιοχημική εξέλιξη του σχηματισμού των σκληρών μερών (χιτινώδεις επιδερμίδες και μεταλλοποιημένα εσωτερικά ή εξωτερικά στοιχεία) άνοιξε νέους τρόπους της ζωής που επέτρεψαν τις εκρήξεις της διαφοροποίησης. Αυτό το θέμα εμφανίζεται επανειλημμένα στην εξελικτική ιστορία. Η εισβολή των φυτών, των τετραπόδων και των εντόμων στο έδαφος προκάλεσε τις μεγάλες εξαπλώσεις που μετασχημάτισαν τα επίγεια οικοσυστήματα. Η πρώτη φάση διαφοροποίησης αυτών των ομάδων ήταν μεγαλύτερη από αυτή των μετέπειτα φάσεων, έως ότου οι επόμενες καινοτομίες (π.χ. η πτήση στα σπονδυλωτά ή τα λουλούδια στα φυτά) οδήγησαν σε περαιτέρω εκρήξεις της διαφοροποίησης.

Ένα από τα κρισιμότερα χαρακτηριστικά γνωρίσματα που κρύβονται κάτω από την εξέλιξη των μεγάλων και σύνθετων ζώων και των φυτών, αλλά και ένα κλειδί για την ποικιλομορφία τους, είναι η διαμόρφωση της κατασκευής τους. Η σημασία της κατασκευής των ζώων από επαναλαμβανόμενα μέρη έχει αναγνωριστεί εδώ και καιρό. Πολλοί έχουν προτείνει τα διάφορα πλεονεκτήματα της διαμόρφωσης της κατασκευής, συμπεριλαμβανομένης της διευκόλυνσης του μεγαλύτερου μεγέθους και της αποδοτικότητας, την εξέλιξη της μεγαλύτερης πολυπλοκότητας και την προσαρμογή μέσω της λειτουργικής διαφοροποίησης των επαναλαμβανόμενων μερών.

Είναι ενδιαφέρουσα η απεικόνιση της σχέσης μεταξύ της εξέλιξης της διαμόρφωσης των σωμάτων, της πολυπλοκότητας, της ποικιλομορφίας και της αρχιτεκτονικής των γενετικών συστημάτων που διαφοροποιούν τις μορφές. Έχει μελετηθεί ένα παράδειγμα για τα αρθρόποδα, η εξέλιξη των άκρων τους, καθώς και ότι η διαφοροποίηση αυτή απαίτησε τη διαφοροποίηση του γενετικού ρυθμιστικού συστήματος που καθορίζει τις περιφερειακές τμηματικές ταυτότητες, δηλαδή, τα γονίδια *Hox*.

Είναι γενικά αποδεκτό ότι η εξέλιξη οποιουδήποτε ιδιαίτερου οργανισμού ή μορφής είναι προϊόν της αλληλεπίδρασης ενός μεγάλου αριθμού ιστορικών απρόβλεπτων ενδεχομένων. Τυλίγοντας και ξετυλίγοντας επανειλημμένα την ταινία της ζωής, φαίνεται να υπερισχύει

το επιχείρημα ότι δεν υπάρχει καμία πρόβλεψη των εκβάσεων. Τα τριαντάφυλλα και οι σεκόγιες, οι άνθρωποι και τα σπουργίτια, οι τριλοβίτες και οι δεινόσαυροι, το καθένα τους οφείλει την ύπαρξή του (ή τον αφανισμό του) σε απροσμέτρητους συνδυασμούς αναρίθμητων ρόλων των οικολογικών και γενετικών ζαριών⁸⁴.

Η ιστορία της ζωής θα μπορούσε να χρησιμοποιηθεί ως επιχείρημα ότι δεν υπάρχει κάποια κατεύθυνση ή σχέδιο κατά τη διάρκεια της εξέλιξης ή μορφής της ζωής. Αλλά, είναι προφανές ότι οι μεγαλύτερες και πιο σύνθετες μορφές ζωής έχουν εξελιχθεί από τους απλούς μονοκύτταρους προγόνους και ότι διάφορες καινοτομίες ήταν απαραίτητες για την εξέλιξη των τρόπων ζωής. Αυτό εγείρει την πιθανότητα να υπάρχουν τάσεις μέσα στην εξελικτική ιστορία οι οποίες να αντανakλούν την ύπαρξη γενικών αρχών που κυβερνούν την εξέλιξη των όλο και μεγαλύτερων και πιο σύνθετων μορφών.

Υπάρχουν ερωτηματικά για τον βαθμό που η εξέλιξη των μορφών της ζωής είναι ένα θέμα πιθανότητας ή αναγκαιότητας, οδηγούμενη από τις απαιτήσεις της φυσικής επιλογής και τους περιορισμούς που επιβάλλονται από τη φυσική, τη γενετική και την ανάπτυξη. Άλλο ερώτημα είναι ποιες είναι οι εξελικτικές τάσεις στη Γη και τι θα περιμέναμε για την εξέλιξη της ζωής σε άλλο μέρος του σύμπαντος;

Κατά την περίοδο εξαφάνισης των δεινόσαυρων τα θηλαστικά είχαν μέγεθος μικρών τρωκτικών. Στα επόμενα 75 εκατομμύρια χρόνια εξελίχθηκαν και κυριάρχησαν στη Γη. Ο *Homo sapiens* μόλις πριν από λίγα εκατομμύρια χρόνια διαχωρίστηκε από άλλα πρωτεύοντα. Πρόσφατες γενετικές αποδείξεις που δεν έχουν τεθεί σε αμφισβήτηση, έδειξαν ότι οι πρόγονοί μας ζούσαν πριν από 200.000 χρόνια στην Αφρική. Ο συγγενικός μας *Homo neandertal* έζησε στην Ευρώπη πριν από 400.000 έως 30.000 χρόνια οπότε και εξαφανίστηκε. Είμαστε απλά ένα επεισόδιο της εξέλιξης της ζωής. Θέλουμε να πιστεύουμε ότι είμαστε κάτι το ξεχωριστό στην ιστορία της ζωής. Ίσως το αποκορύφωμά της! Ή ο σκοπός της! Ελπίζουμε να μην αποδειχτούμε τελικά αυτό που τα σημάδια δείχνουν: άφρονες. Η δυνητική καταστροφή μας δεν απέχει πολύ.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Brocks, J. J., Logan, G. A., Buick, R. and Summons, R. E. (1999) «Archaean molecular fossils and the early rise of eukaryotes». *Science* 285:1033-1036.
2. Summons, R. E., Jahnke, L. L., Hope, J. M. and Logan, G. A. (1999) «2-Methylhopanoids as biomarkers for cyanobacterial oxygenic photosynthesis». *Nature* 400, 554-557.
3. Gray, M. W., Burger, G. and Lang, B. F. (1999) «Mitochondrial evolution». *Science* 283:1476-1481.
4. Martin, W. and Muller, M. (1998) «The hydrogen hypothesis for the first eukaryote». *Nature* 392:37-41.
5. Σχήμα 20.2 Cell τροποποιημένο. *Molecular Biology of The Cell* 3rd edition.
6. Schimper, A. F. W. (1883) «Ueber die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper». *Bot. Ztg.* 41:105-114.
7. Mereschkowsky, C. (1905) «Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche». *Biol. Centralbl.* 25:593-604 [English translation in Martin, W. and Kowallik, K. V. (1999) Annotated English translation of Mereschkowsky's 1905 paper 'Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche.' *Eur. J. Phycol.* 34, 287-295].
8. Martin, W., Hoffmeister, M., Rotte, C. and Henze, K. (2001) «An overview of endosymbiotic models for the origins of eukaryotes, their ATP-producing organelles (mitochondria and hydrogenosomes), and their heterotrophic lifestyle». *Biol. Chem.* 382:1521-1539.
9. Mereschkowsky, C. (1910) «Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenese, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen». *Biol. Centralbl.* 30:278-288, 289-303, 321-347, 353-367.
10. Goksøyr, J. (1967) «Evolution of eucaryotic cells». *Nature* 214:1161.
11. Sagan, L. (1967) «On the origin of mitosing cells». *J. Theoret. Biol.* 14:225-274.
12. de Duve, C. (1969) «Evolution of the peroxisome». *Ann. NY Acad. Sci.* 168, 369-381.
13. Stanier, Y. (1970) «Some aspects of the biology of cells and their possible evolutionary significance». *Symp. Soc. Gen. Microbiol.* 20:1-38.

14. Cavalier-Smith, T. (1975) «The origin of nuclei and of eukaryotic cells». *Nature* 256:463-468.
15. Bogorad, L. (1975) «Evolution of organelles and eukaryotic genomes». *Science* 188:891-898.
16. John, P. and Whatley, F. R. (1975) «*Paracoccus denitrificans* and the evolutionary origin of the mitochondrion». *Nature* 254:495-498.
17. Gray, M. W. and Doolittle, W. F. (1982) «Has the endosymbiont hypothesis been proven?» *Microbol. Rev.* 46:1-42.
18. Martin, W., Stoebe, B., Goremykin, V., Hansmann, S., Hasegawa, M. and Kowallik, K. V. (1998) «Gene transfer to the nucleus and the evolution of chloroplasts». *Nature* 393:162-165.
19. Gray, M. W., Burger G. and Lang, B. F. (1999) «Mitochondrial evolution». *Science* 283:1476-1481.
20. Gibbs, S. P. (1978) «The chloroplast of *Euglena* may have evolved from symbiotic green algae». *Can. J. Bot.* 56:2883-2889.
21. Gilson, P. R., Maier, U.-G. and McFadden, G. I. (1997) «Size isn't everything: lessons in genetic miniaturisation from nucleomorphs». *Curr. Opin. Genet. Dev.* 7:800-806.
22. Cavalier-Smith, T. (1987). «The simultaneous symbiotic origin of mitochondria, chloroplasts and microbodies». *Ann. NY Acad. Sci.* 503:55-71.
23. Cavalier-Smith, T. (1997) «Cell and genome coevolution: facultative anaerobiosis, glycosomes and kinetoplastan RNA editing». *Trends Genet.* 13:6-9.
24. Gupta, R. S., Aitken, K., Falah, M. and Singh, B. (1994) «Cloning of *Giardia lamblia* heat shock protein HSP70 homologs: implications regarding origins of eukaryotic cells and of endoplasmic reticulum». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91:2895-2899.
25. Gupta, R. S. (1998) «Protein phylogenies and signature sequences: a reappraisal of evolutionary relationships among archaeobacteria, eubacteria and eukaryotes». *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 62:1435-1491.
26. Doolittle, R. F. (1998) «Microbial genomes opened up». *Nature* 392:339-342.
27. Gray, M. W. (1999) «Evolution of organelle genome» *Curr. Opin. Genet. Dev.* 9:678-687.
28. Margulis, L. (1971) «The original of plant and animal cells». *Am.Sci.* 59:230-235.
29. Müller, M., and Martin, W. (1999). «The genome of *Rickettsia prowazekii* and some thoughts on the origin of mitochondria and hydrogenosomes». *Bioessays* 21:377-381.
30. Horiike, T., Hamada, K., Kanaya, S. and Shinozawa, T. (2001) «Origin of eukaryotic cell nuclei by symbiosis of Archaea in bacteria is revealed by homology-hit analysis». *Nat. Cell Biol.* 3:210-214.

31. Misteli, T. (2001) «Where the nucleus comes». *Trends on Cell Biology* 11:149.
32. <http://users.rcn.com/jkimball.ma.ultranet/BiologyPages/E/Endosymbiosis.html>
33. <http://cellbio.utmb.edu/cellbio/mitoch1.htm> από Fawcett, A Textbook of Histology, Chapman and Hall, 12th edition, 1994.
34. http://www.soils.umn.edu/academics/classes/soil3612/Symbiotic_Nitrogen_Fixation/History.htm
35. <http://www.buddycom.com/bacteria/nongram.html>
36. Clark, C. G., and Roger, A. J. (1995) «Direct evidence for secondary loss of mitochondria in *Entamoeba histolytica*». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92:6518-6521.
37. Embley, T. M., Horner, D. A. and Hirt, R. P. (1997) «Anaerobic eukaryote evolution: hydrogenosomes as biochemically modified mitochondria?» *Trends Ecol. Evol.* 12:437-441.
38. Lang, B. F., Gray, M. W. and Burger, G. (1999) «Mitochondrial genome evolution and the origin of eukaryotes». *An. Rev. Genet.* 33:351-397.
39. Rotte, C., Henze, K., Müller, M. and Martin, W. (2000) «Origins of hydrogenosomes and mitochondria». *Curr. Opin. Microbiol.* 3:481-486.
40. Martin, W. (1999) «A briefly argued case that mitochondria and plastids are descendants of endosymbionts, but that the nuclear compartment is not». *Proc. R. Soc. Lond. B* 266:1387-1395.
41. Roger, A. J. (1999) «Reconstructing early events in eukaryotic evolution». *Am. Nat.* 154:S146-S163.
42. Blackstone, N. (1995) «A units-of-evolution perspective on the endosymbiont theory of the origin of the mitochondrion». *Evolution* 49:785-796.
43. Fenchel, T. and Finlay, B. J. (1995) *Ecology and Evolution in Anoxic Worlds* (Oxford, UK: Oxford University Press).
44. Müller, M. (1998) «Enzymes and compartmentation of core energy metabolism of anaerobic protists -a special case in eukaryotic evolution?» In: *Evolutionary relationships among protozoa*, G. H. Coombs, K. Vickerman, M. A. Sleigh and A. Warren, eds. (Dordrecht, The Netherlands: Kluwer), pp. 109-131.
45. Müller, M. (1993) «The hydrogenosome». *J. Gen. Microbiol.* 139:2879-2889.
46. Whatley, J. M., John, P. and Whatley, F. R. (1979) «From extracellular to intracellular: the establishment of chloroplasts and mitochondria». *Proc. R. Soc. Lond. B* 204:165-187.
47. Müller, M. (1988) «Energy metabolism of protozoa without mitochondria». *An. Rev. Microbiol.* 42:465-488.

48. Doolittle, W. F. (1996) «Some aspects of the biology of cells and their possible evolutionary significance». In: *Evolution of Microbial Life*, 54th Symp. Soc. Gen. Microbiol., D. Roberts, P. Sharp, G. Alserson and M. Collins, eds (Cambridge, UK: Cambridge University Press), pp. 1-21.
49. Müller, M. (1997) «The evolutionary origin of trichomonad hydrogenosomes». *Parasitol. Today* 13:166-167.
50. Biagini, G. A., Finlay, B. J. and Lloyd, D. (1997) «Evolution of the hydrogenosome». *FEMS Microbiol. Lett.* 155:133-140.
51. Hackstein, J. H. P., Akhmanova, A., Boxma, B., Harhangi, H. R. and Voncken F. G. J. (1999) «Hydrogenosomes: eukaryotic adaptations to anaerobic environments». *Trends Microbiol.* 7:441-447.
52. Finlay, B. J., Span, A. S. W. and Harman, J. M. P. (1983). «Nitrate respiration in primitive eukaryotes». *Nature* 303:333-336.
53. Kobayashi, M., Matsuo, Y., Takimoto, A., Suzuki, S., Maruo, F. and Shoun, H. (1996) «Denitrification, a novel type of respiratory metabolism in fungal mitochondrion». *J. Biol. Chem.* 271:16263-16267.
54. Takaya, N., Suzuki, S., Kuwazaki, S., Shoun, H., Maruo, F., Yamaguchi, M. and Takeo, K. (1999) «Cytochrome P450nor, a novel class of mitochondrial cytochrome P450 involved in nitrate respiration in the fungus *Fusarium oxysporum*». *Arch. Biochem. Biophys.* 372:340-346.
55. Embley, T. M., Finlay, B. J., Dyal, P. L., Hirt, R. P., Wilkinson, M. and Williams, A. G. (1995) «Multiple origins of anaerobic ciliates with hydrogenosomes within the radiation of aerobic ciliates». *Proc. R. Soc. Lond. B* 262:87-93.
56. Martin, W. and Cerff, R. (1986) «Prokaryotic features of a nucleus encoded enzyme: cDNA sequences for chloroplast and cytosolic glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenases from mustard (*Sinapis alba*)». *Eur. J. Biochem.* 159:323-331.
57. Markos, A., Miretsky, A. and Müller, M. (1993) «A glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase with eubacterial features in the amitochondriate eukaryote *Trichomonas vaginalis*». *J. Mol. Evol.* 37:631-643.
58. Henze, K., Badr, A., Wettern, M., Cerff, R. and Martin, W. (1995) «A nuclear gene of eubacterial origin in *Euglena gracilis* reflects cryptic endosymbioses during protist evolution». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92:9122-9126.
59. Henze, K., Schnarrenberger, C. and Martin, W. (2001) «Endosymbiotic gene transfer: a special case of horizontal gene transfer germane to endosymbiosis, the origins of organelles and the origins of eukaryotes». In: *Horizontal Gene Transfer*, M. Syvanen and C. Kado, eds. (London, UK: Academic Press), pp. 343-352.

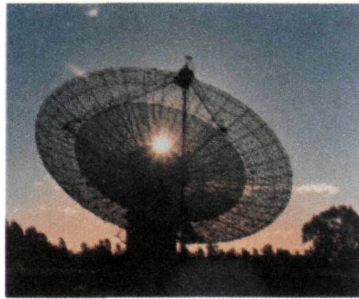
60. Martin, W. and Schnarrenberger, C. (1997) «The evolution of the Calvin cycle from prokaryotic to eukaryotic chromosomes: a case study of functional redundancy in ancient pathways through endosymbiosis». *Curr. Genet.* 32:1-18.
61. Schönheit, P. and Schäfer, T. (1995) «Metabolism of hyperthermophiles. World». *J. Microbiol. Biotechnol.* 11:26-57.
62. Schäfer G., Engelhard, M. and Müller, V. (1999) «Bioenergetics of the Archaea». *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 63:570-620.
63. Müller, M. (1998) «Enzymes and compartmentation of core energy metabolism of anaerobic protists - a special case in eukaryotic evolution?» In: *Evolutionary relationships among protozoa*, G. H. Coombs, K. Vickerman, M. A. Sleight and A. Warren, eds (Dordrecht, The Netherlands: Kluwer), pp. 109-131.
64. http://www.uni-oldenburg.de/planteco/_bild/_photos/chloroplast.jpg
65. <http://www.cellsalive.com/cells/chloropl.htm>
66. <http://staff.jccc.net/pdecell/photosyn/photomon.html>
67. Archibald, J. M. and Keeling, P. J. (2002) «Recycled plastids: a green movement in eukaryotic evolution». *Trends Genet.* 18:577-584.
68. McFadden, G. I. (2001) «Primary and secondary endosymbiosis and the origin of plastids». *J. Phycol.* 37:951-959.
69. Leister, D. (2003) «Chloroplast research in the genomic age». *Trends Genet.* 19:47-56.
70. <http://www.hos.ufl.edu/ctdcweb/pcb6528II.htm>
71. <http://users.rcn.com/jkimball.ma.ultranet/BiologyPages/E/Endosymbiosis.html>
72. Moran, N. A. (1996) «Accelerated evolution and Muller's ratchet in endosymbiotic bacteria». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93:2873-2878.
73. Allen, J. F., Raven, J. A. (1996) «Free-radical-induced mutation vs redox regulation: costs and benefits of genes in organelles». *J. Mol. Evol.* 42:482-492.
74. Race, H. L., Herrmann, R. G. and Martin, W. (1999) «Why have organelles retained genomes?» *Trends Genet.* 15:364-370.
75. Saccone, C., Gissi, C., Lanave, C., Larizza A., Pesole, G. and Reyes, A. (2000) «Evolution of the mitochondrial genetic system: an overview». *Gene.* 261:153-159.
76. Kondrashov, A. S. (1994) «Muller's ratchet under epistatic selection». *Genetics.* 136:1469-1473.
77. Bergstrom, C. T. and Pritchard, J. (1998) «Germline bottlenecks and the evolutionary maintenance of mitochondrial genomes». *Genetics.* 149:2135-2146.
78. Jansen, R. P. and de Boer, K. (1998) «The bottleneck: mitochondrial imperatives in oogenesis and ovarian follicular fate». *Mol. Cell. Endocrinol.* 145:81-88.

79. Morita, Y. and Tilly, J. L. (1999) «Oocyte apoptosis: like sand through an hourglass». *Dev. Biol.* 213:1-17
80. Santos, M., Zintzaras, E. and Szathmáry, E. (2003) «Origin of sex revisited» *Orig. Life Evol. Biosphere*, 33:405-432.
81. Michod, R. E. and Levin, B. R. (eds): 1988, *The Evolution of Sex: An Examination of Current Ideas*, Sinauer Associates, Sunderland.
82. Raven, H. P. and Jonson G. G. *Biology* 3rd edition 1992 Mosby-Year Book, Inc.
83. Δραϊνιάς, Κ., *Γενετική. Σημειώσεις παραδόσεων Ιωάννινα* 2000.
84. Carroll, S. B. (2001) «Chance and necessity: The evolution of morphological complexity and diversity». *Nature* 409:1102-1109.
85. Schopf, J. W. (1993) «Microfossils of the Early Archean Apex chert: new evidence of the antiquity of life». *Science* 260:640-645.
86. Bonner, J. T. (1998) «The origins of multicellularity». *Integ. Biol.* 1:28-36.
87. Knoll, A. H. (1992) «The early evolution of eukaryotes: a geological perspective». *Science* 256:622-627.
88. Butterfield, N. J. (2000) «*Bangiomorpha pubescens* n. gen., n. sp.: implications for the evolution of sex, multicellularity, and the Mesoproterozoic/ neoproterozoic radiation of eukaryotes». *Paleobiology* 26:386-404.
89. Martin, M. W., Grazhdankin, D. V., Bowring, S. A., Evans, D. A., Fedonkin, M. A. and Kirschvink, J. L. (2000) «Age of Neoproterozoic bilaterian body of trace fossils. White Sea, Russia: implications for metazoan evolution». *Science* 288:841-845.
90. Knoll, A. H. and Carroll, S. B. (1999) «Early animal evolution: emerging views from comparative biology and geology». *Science* 284:2129-2137.
91. Briggs, D. E. G., Erwin, D. H. and Collier, F. J. *The Fossils of the Burgess Shale* (Smithsonian Institution Press, Washington DC, 1994).
92. Kenrick, P. and Crane, P.R. *The Origin and Early Diversification of Land Plants* (Smithsonian Institution Press, Washington DC, 1997).
93. Graham, L. E. *Origin of Land Plants* (Wiley, New York, 1993).
94. Kirk, D. L *Volvox: Molecular Generic Origins of Multicellularity and Cellular Differentiation* (Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1998).
95. Qui, Y.-L, Cho, Y., Cox, J. C and Palmer, J. D. (1998) «The gain of three mitochondrial introns identifies liverworts as the earliest land plants». *Nature* 394:671-674.
96. Knoll, A. H. (1994) «Proterozoic and early Cambrian protists: evidence for accelerating evolutionary tempo». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91:6743-6750.
97. Conway, Morris, S. *The Crucible of Creation: The Burgess Shale and the Kite of Animals* (Oxford Univ. Press, Oxford, 1998).

98. Budd, G. E and Jensen, S. (2000) «A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla». *Biol. Rev.* 75:253-295.
99. Benton, M. J. (1997) «Models for the diversification of life». *Trends Ecol. Evol.* 12:490-495.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 21ο

Η έρευνα για εξωγήινη ζωή



Κάτι εκπληκτικό συνέβηκε στο σύμπαν. Αναδύθηκε αυτό που ονομάσαμε ζωή. Έγινε άραγε μόνο σε έναν πλανήτη τον οποίον αργότερα οι κάτοικοί του ονόμασαν Γη ή συνέβη και συμβαίνει σε όσα μέρη επικρατούν οι κατάλληλες συνθήκες;

Τις τελευταίες δεκαετίες ο άνθρωπος έχει αρχίσει, σοβαρά και συστηματικά, να ψάχνει για αποδείξεις ύπαρξης ζωής αλλού¹. Ενώ δεν έχουν βρεθεί ακόμη οργανισμοί εκτός της Γης, υπάρχουν ωστόσο κάποιοι ενθαρρυντικοί λόγοι. Ανιχνευτές-ρομπότ του διαστήματος έχουν προσδιορίσει κόσμους όπου η ζωή θα μπορούσε κάποτε να έχει υπάρξει, παρόλο που σήμερα δεν ακμάζει. Τα διαστημόπλοια που στέλνει η NASA μάς φέρνουν στοιχεία που υπονοούν σημάδια ζωής στα μέρη αυτά.

Ζωή με βάση τον άνθρακα

Πρακτικά, η κοινότητα των επιστημόνων που ερευνά την ύπαρξη ζωής αλλού στο ηλιακό μας σύστημα, στηρίζει τη χημική προσέγγιση. Οι ανθρώπινες υπάρξεις, όπως και κάθε άλλος οργανισμός στη Γη, βασί-

ζονται στο νερό και στα οργανικά μόρια. Μια στρατηγική έρευνας, λοιπόν, είναι η αναζήτηση νερού και οργανικών μορίων (συνθήκη αναγκαία βέβαια για ύπαρξη ζωής αλλά όχι επαρκής). Με τέτοια στρατηγική μπορεί να μην βρούμε μορφές ζωής τις οποίες αγνοούμε, αλλά ωστόσο αυτό δεν σημαίνει ότι δεν μπορούμε να τις ανιχνεύσουμε με άλλες μεθόδους. Εάν ένα ζώο βασισμένο στο πυρίτιο περπατούσε γύρω από τον ανιχνευτή-ρομπότ που στάλθηκε στην επιφάνεια του Άρη ασφαλώς η παρουσία του θα γινόταν αντιληπτή.

Το να επικεντρωνόμαστε στην οργανική ύλη με βάση τον άνθρακα, δεν είναι και τόσο εγωιστικό και ανθρωποκεντρικό όσο φαίνεται. Κανένα άλλο χημικό στοιχείο δεν πλησιάζει τον άνθρακα στον αριθμό και στην ποικιλομορφία των ενώσεων που σχηματίζει. Το νερό παρέχει ένα σταθερό μέσο όπου τα οργανικά μόρια διαλύονται και αντιδρούν μεταξύ τους. Επιπλέον τα οργανικά μόρια είναι κοινώς διαδεδομένα στο σύμπαν. Τα βρίσκουμε παντού. Από το μεσοαστρικό αέριο και τους κόκκους σκόνης έως τους μετεωρίτες και το εξωτερικό ηλιακό σύστημα.

Κάποια άλλα μόρια, όπως για παράδειγμα το υδροφθόριο, μπορεί να είναι παρόμοια σε κάποιες ιδιότητες με το νερό (το υδροφθόριο π.χ. είναι πολικό και σχηματίζει δεσμούς υδρογόνου) και να διαλύουν άλλα μόρια, αλλά βρίσκονται σε εξαιρετικά μικρή ποσότητα στο σύμπαν. Αρκετά άλλα άτομα, όπως για παράδειγμα το πυρίτιο, θα μπορούσαν, κατά κάποιον τρόπο να παίξουν τον ρόλο του άνθρακα σε μια εναλλακτική χημεία της ζωής, αλλά η ποικιλία της πληροφορίας που μπορούν να παρέχουν είναι εξαιρετικά μικρότερη από αυτήν του άνθρακα. Επιπλέον, το διοξείδιο του πυριτίου, το αντίστοιχο του διοξειδίου του άνθρακα, είναι στερεό σε όλες τις επιφάνειες των πλανητών και όχι αέριο. Αυτό θα δυσκόλευε την εξέλιξη ενός μεταβολισμού με βάση το πυρίτιο.

Σε εξαιρετικά κρύους κόσμους, όπου το νερό είναι πάγος, κάποι-οι άλλοι διαλύτες, όπως η αμμωνία για παράδειγμα, μπορεί να είναι το κλειδί για έναν διαφορετικό τύπο βιοχημείας. Σε χαμηλές θερμοκρασίες, αρκετές τάξεις μορίων απαιτούν πολύ μικρή ενέργεια ενεργοποίησης για να υποστούν χημικές αντιδράσεις. Επειδή όμως οι περισσότερες αντιδράσεις που εξετάζουμε στα εργαστήρια είναι σε θερμοκρασίες δωματίου και όχι, για παράδειγμα, στις θερμοκρασίες που επικρατούν στον Τρίτωνα, τον δορυφόρο του Ποσειδώνα, οι γνώ-

σεις μας για τα μόρια αυτά είναι ανεπαρκείς. Προς το παρόν, λοιπόν, οι βασισμένες στον άνθρακα και το νερό μορφές ζωής είναι το μόνο είδος που ξέρουμε ή που μπορούμε να φανταστούμε.

Στη Γη τα μόρια υπογραφές της ζωής είναι τα νουκλεϊνικά οξέα (DNA και RNA) που αποτελούν τις κληρονομικές οδηγίες και οι πρωτεΐνες, οι οποίες ως ένζυμα ελέγχουν καταλυτικά τις χημικές αντιδράσεις του κυττάρου και του οργανισμού. Η ομοιομορφία της βιοχημείας υπονοεί ότι όλοι οι οργανισμοί στον πλανήτη μας έχουν κοινή προέλευση και μια διαφορετική εξέλιξη ο καθένας. Μπορούμε να κάνουμε διάφορες υποθέσεις για διαφορετικά είδη ζωής, αλλά μόνο με την εξέταση διαφορετικών μορφών ζωής μπορούμε να καθορίσουμε πραγματικά τι άλλο είναι δυνατό να υπάρχει.

Υπάρχει λοιπόν αυτό που ονομάζουμε «ζωή» πέρα από τη Γη;

Ίσως είναι από τα πλέον δυσεπίλυτα επιστημονικά μυστήρια. Η άγνοιά μας στο θέμα αυτό αναπαριστά και το χάσμα της γνώσης που έχουμε για τη φύση. Με όργανα όπως το διαστημικό τηλεσκόπιο Hubble ανιχνεύουμε αχανείς περιοχές που μας φέρνουν σε αμηχανία, αλλά το μόνο που βλέπουμε είναι ακατοίκητα μέρη.

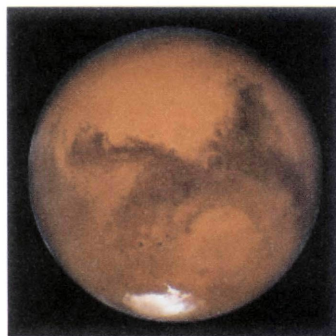
Στο ηλιακό μας σύστημα

Το προφανές μέρος για να αρχίσει η αναζήτηση της ζωής είναι το ηλιακό σύστημά μας. Έτσι, λοιπόν, διαστημικά σκάφη ρομπότ έχουν ήδη εξερευνήσει περισσότερους από 70 πλανήτες, δορυφόρους, κομήτες και αστεροειδείς σε αποστάσεις που ποικίλλουν από περίπου 100-100.000km. Τα σκάφη αυτά εξοπλισμένα με μαγνητόμετρα, ανιχνευτές φορτισμένων μορίων, συστήματα απεικόνισης και φωτομετρικά και φασματομετρικά όργανα τα οποία ανιχνεύουν ακτινοβολίες διαφόρων μηκών κυμάτων στέλνουν διάφορες πληροφορίες για το ηλιακό μας σύστημα. Τις περισσότερες βέβαια πληροφορίες έχουμε για τη Σελήνη, την Αφροδίτη και τον Άρη.

Καμία από τις πληροφορίες αυτές ωστόσο δεν υποδηλώνει έντονα την ύπαρξη εξωγήινης ζωής. Ακόμα και να υπάρχει τέτοια ζωή, είναι σίγουρα αρκετά αντίθετη από τις μορφές με τις οποίες είμαστε εξοικειωμένοι, ή είναι παρούσα μόνο περιθωριακά. Ίσως και οι τεχνικές ανίχνευσης από απόσταση, που χρησιμοποιούνται για την εξέταση

άλλων κόσμων, να μην είναι ευαίσθητες στα πιθανά λεπτά σημάδια ζωής σε έναν άλλο κόσμο. Το πείραμα ελέγχου, δηλαδή την ανίχνευση ζωής του πλανήτη μας από το διάστημα, το έκανε το διαστημικό σκάφος Galileo. Τα θετικά αποτελέσματα μάς ενθαρρύνουν ότι είμαστε σε θέση να επισημάνουμε την υπογραφή της ζωής σε άλλους κόσμους. Δεδομένου ότι δεν έχουμε βρει κανένα τέτοιο στοιχείο, καταλήγουμε στο συμπέρασμα ότι διαδεδομένη βιολογική δραστηριότητα, μεταξύ όλων των ουράνιων σωμάτων του ηλιακού συστήματος, υπάρχει σήμερα μόνο στη Γη.

Ο Άρης είναι ο κοντινότερός μας πλανήτης. Σήμερα είναι ένας ψυχρός πλανήτης που δεν κατοικείται, αν και πιστεύεται ότι, στο παρελθόν, και συγκεκριμένα πριν από 4 με 3,8 δισεκατομμύρια χρόνια, κατοικούσαν από μικροοργανισμούς και ότι πιθανόν να ήταν το μέρος όπου δημιουργήθηκε η ζωή στο ηλιακό μας σύστημα και κατόπιν μεταφέρθηκε στη Γη όπως αναφέρουμε σε άλλα μέρη του βιβλίου αυτού.



ΕΙΚΟΝΑ 21.1.
Ο Άρης

Το ενδιαφέρον για εύρεση ζωής ανανεώθηκε στον τομέα της αστροβιολογίας μετά την ανακάλυψη των ακραιόφιλων οργανισμών. Σίγουρο είναι ότι αναπτυγμένη ζωή δεν υπάρχει σε άλλο μέρος του ηλιακού μας συστήματος. Όμως υπάρχει πιθανότητα ζωής στα αρχικά της στάδια. Μολονότι δεν έχει βρεθεί στοιχειώδης ζωή ακόμα και μετά την προσεδάφιση των διαστημικών οχημάτων στον Άρη, υποστηρίζεται ότι μπορεί να βρεθεί. Επίσης έχει διατυπωθεί πρόσφατα η άποψη δημιουργίας ακραιόφιλων οργανισμών στα σύννεφα της Αφροδίτης, τα οποία αποτελούνται από θειικό οξύ.

Άλλα, περισσότερο πιθανά, μέρη δημιουργίας της ζωής και εργαστήρια για την προβιοτική χημεία είναι οι δορυφόροι του Δία και του Κρόνου. Ο Τιτάνας επίσης, ο μεγαλύτερος δορυφόρος του Κρόνου, μπορεί να έχει παρόμοιες συνθήκες με εκείνες της Γης όταν άρχισε η ζωή σε αυτήν. Είναι ο μοναδικός δορυφόρος του ηλιακού συστήματος που έχει ατμόσφαιρα και μάλιστα πιστεύεται παρόμοια με αυτήν της Γης πριν από 4 δισεκατομμύρια χρόνια. Τελευταία, βρέθηκε να έχει και ο Εγκέλαδος, ένας από τους δορυφόρους του Κρόνου.



ΕΙΚΟΝΑ 21.2.

Ο Τιτάνας, ο μεγαλύτερος δορυφόρος του Κρόνου είναι ένα ενδιαφέρον φυσικό εργαστήριο για την προβιοτική χημεία. Ο Τιτάνας έχει μια παχιά ατμόσφαιρα στην οποία σχηματίζονται σύνθετα οργανικά στερεά τα οποία με τη βροχή πέφτουν στην επιφάνεια του¹.

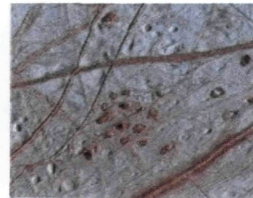
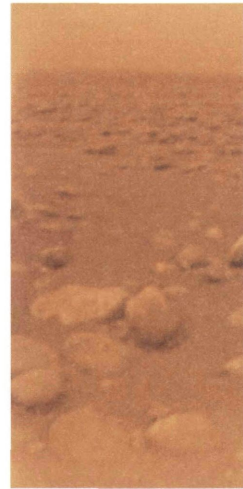
Στην επιφάνεια της Ευρώπης, του δορυφόρου του Δία, επικρατούν θερμοκρασίες -170°C .

Αυτό που κάνει όμως την Ευρώπη ενδιαφέρον μέρος για δημιουργία ζωής είναι το νερό που πιστεύεται ότι βρίσκεται κάτω από τους παγωμένους ωκεανούς.

Έρευνες για στοιχειώδη ζωή, αλλά και για συνθήκες που οδήγησαν ή οδηγούν στη ζωή γίνονται σε οποιοδήποτε μέρος του ηλιακού μας συστήματος, όπως κομήτες, αστεροειδείς ή δορυφόρους πλανητών.

ΕΙΚΟΝΑ 21.3.

Η επιφάνεια του Τιτάνα, δορυφόρου του Κρόνου, σε κιτρινοπορτοκαλί σε αυτήν τη φωτογραφία, από το μη επανδρωμένο εξερευνητικό διαστημικό όχημα Huygens το οποίο προσεδάφιστηκε στις 14 Ιανουαρίου 2005. Αλλά όργανα έδειξαν ότι μια λεπτή κρούστα πάγου φαίνεται να καλύπτει την επιφάνεια. [ESA/NASA/Univ. Arizona]



ΕΙΚΟΝΑ 21.4.

Η Ευρώπη, ο δορυφόρος του Δία με τους παγωμένους ωκεανούς που πιστεύεται ότι κάτω από την επιφάνεια τους υπάρχει νερό και πιθανόν ζωή στη στοιχειώδη της μορφή² [NASA].

Εκτός ηλιακού συστήματος – στον γαλαξία μας ή σε άλλους γαλαξίες

Μέχρι τη δεκαετία του 1990 οι μόνοι πλανήτες που ξέραμε ήταν αυτοί του ηλιακού μας συστήματος. Κατόπιν, το 1995, δύο αστρονόμοι έκαναν μια βαρυσήμαντη ανακάλυψη. Ανίχνευσαν έναν νέο πλανήτη, που γυρίζει γύρω από ένα μακρινό άστρο καλούμενο 51 Pegasi. Η ανακάλυψη αυτή είχε αντίκτυπο στην επιστημονική κοινότητα και στα μαζικά μέσα ενημέρωσης. Το ηλιακό σύστημά μας δεν ήταν πλέον μόνο. Νέοι κόσμοι εκεί έξω περίμεναν να ανακαλυφθούν. Μέχρι σήμερα πάνω από 100 πλανήτες έχουν βρεθεί έξω από το ηλιακό σύστημα. Κάποιοι αστρονόμοι σκέφτονται ότι μπορεί να υπάρχουν πλανήτες που περιστρέφονται γύρω, μέχρι και από τα μισά περίπου, από τα άστρα του γαλαξία μας, δηλαδή πάνω από 50 δισεκατομμύρια πιθανά πλανητικά συστήματα².

Πώς ανακαλύπτονται οι νέοι πλανήτες

Ο ήλιος έχει γύρω του μια οικογένεια πλανητών. Λογικό είναι να ψάξει κανείς γύρω από άστρα παρόμοια με τον ήλιο για την ύπαρξη πλανητών. Υπάρχουν στον γαλαξία μας πάνω από 250 εκατομμύρια άστρα παρόμοια με τον ήλιο σε βάρος και σύσταση.

Το πρόβλημα έγκειται στο πώς μπορεί να ανιχνεύσει κανείς τους νέους πλανήτες γύρω από αυτά τα αστέρια. Δυστυχώς επειδή είναι πάρα πολύ μακριά δεν μπορούμε να τους επιστημονικά άμεσα παρατηρώντας τους με ένα τηλεσκόπιο. Ο μόνος τρόπος να προσδιοριστούν πλανήτες πέρα από το ηλιακό μας σύστημα είναι να ερευνηθεί η επίδραση που έχουν στο άστρο γύρω από το οποίο περιστρέφονται. Επίδραση δηλαδή στην κίνησή του ή στη φωτεινότητά του όταν ο πλανήτης περνά μεταξύ του παρατηρητή και του αστεριού. Οι περιορισμοί της σύγχρονης τεχνολογίας επιβάλλουν ώστε μόνο οι γιγαντιαίοι πλανήτες, παρόμοιοι για παράδειγμα με τον Δία, να έχουν ανιχνευθεί μέχρι τώρα ενώ οι μικρότεροι βραχώδεις πλανήτες παρόμοιοι με τη Γη να παραμένουν αφανείς. Όπως θα έχει αντιληφθεί κανείς, είναι αδύνατον για την ώρα να προσδιοριστεί το αν υπάρχει ζωή στην αναπτυσσόμενη της ή έστω στη στοιχειώδη της μορφή στους πλανήτες αυτούς.

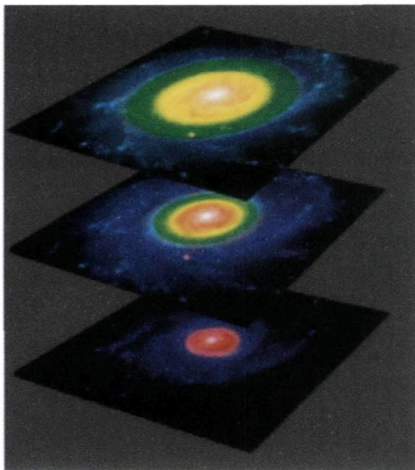
«Κατοικήσιμες» ζώνες

Για να μπορεί ένας πλανήτης να φιλοξενεί ζωή πρέπει να είναι:

- ♦ Αρκετά κοντά στον «ήλιο» του, για να παίρνει αρκετή ενέργεια
- ♦ Όχι όμως υπερβολικά κοντά στον «ήλιο» του, για να μπορεί να υπάρχει νερό σε υγρή μορφή

Αυτή η περιοχή γύρω από ένα αστέρι είναι γνωστή ως κατοικήσιμη πλανητική ζώνη. Βεβαίως, για να είναι κατοικήσιμος ένας πλανήτης απαιτούνται πολύ περισσότερες συνθήκες. Να λειτουργεί, για παράδειγμα, το φαινόμενο του θερμοκηπίου ή να μην περιστρέφεται γύρω από διπλά άστρα³. Μπορεί επίσης ένα μέρος να είναι κατοικήσιμο χωρίς να ανήκει στην κατοικήσιμη ζώνη. Για παράδειγμα ένας δορυφόρος ενός γιγάντιου αέριου πλανήτη ο οποίος έχει θερμοκρασίες που να μπορούν να στηρίζουν την εμφάνιση ζωής. Ένα άλλο χαρακτηριστικό της κατοικήσιμης ζώνης είναι ότι αυτή μπορεί να μεταβάλλεται με τον χρόνο και για να αναπτυχθεί ζωή θα πρέπει να δίνεται το κατάλληλο χρονικό διάστημα⁴.

Υπάρχει όμως και μια «κατοικήσιμη ζώνη» στον γαλαξία μας⁵. Πρόσφατα προσδιορίστηκε μια περιοχή στον γαλαξία μας όπου η ζωή έχει μεγαλύτερη πιθανότητα να ευημερήσει. Η καλούμενη γαλαξιακή κατοικήσιμη ζώνη, είναι μια περιοχή του γαλαξία μας της οποίας τα όρια καθορίζονται από το ήρεμο και ασφαλές περιβάλλον και την πρόσβαση στα χημικά υλικά τα απαραίτητα για την οικοδόμηση των στερεών πλανητών παρόμοιων με αυτόν της Γης.



ΕΙΚΟΝΑ 21.5.

Ο σχηματισμός και η επέκταση της κατοικήσιμης ζώνης του γαλαξία μας. Στα αρχικά στάδια του σχηματισμού του γαλαξία (η πρώτη εικόνα κάτω) δεν υπήρχαν αρκετά βαριά στοιχεία για να σχηματίσουν τους βραχώδεις πλανήτες παρά μόνο στις κεντρικότερες περιοχές του γαλαξία, όπου ο κίνδυνος λόγω των κοντινών σουπερνόβα ήταν πολύ υψηλός (με κόκκινο). Καθώς τα βαριά στοιχεία εξαπλώθηκαν στον γαλαξία, οι βραχώδεις πλανήτες σχημάτισαν και μια κατοικήσιμη ζώνη η οποία διευρύνθηκε (με πράσινο στις δύο επάνω εικόνες)⁵.

Έρευνα για εξωγήινους πολιτισμούς

Υπάρχουν άραγε άλλα μέρη στα οποία αναφέρονται ή παρατηρούνται πολιτισμοί σαν τους δικούς μας, ή ακόμη πιο ανεπτυγμένοι; Στο θέμα αυτό έχουμε διάφορες υποθέσεις και σενάρια.

Ο αστρονόμος Carl Sagan υπολόγισε ότι υπάρχουν ένα εκατομμύριο αναπτυγμένοι τεχνολογικοί πολιτισμοί μόνο στον γαλαξία μας. Ο πιο συντηρητικός συνάδελφός του Frank Drake μιλάει για 10.000. Ο John Oró, διακεκριμένος ερευνητής κομητών, υπολογίζει ότι είναι διασκορπισμένοι στον γαλαξία μας μια εκατοντάδα πολιτισμών. Τέλος, υπάρχουν σκεπτικιστές, όπως ο αστρονόμος Ben Zuckerman, ο οποίος πιστεύει ότι πιθανόν να είμαστε μόνοι στο γαλαξία μας, εάν όχι σε ολόκληρο το σύμπαν.

Όλοι οι υπολογισμοί είναι άκρως υποθετικοί. Το γεγονός είναι ότι δεν υπάρχει καμιά αδιαμφισβήτητη απόδειξη ύπαρξης ζωής πέρα από τη Γη. Βεβαίως, η απουσία αποδείξεων για την ύπαρξη ζωής, δεν σημαίνει ότι υπάρχουν αποδείξεις ότι δεν υπάρχει ζωή πέρα από τη Γη. Αλλά δεν έχουμε ακόμη καμιά αδιαφιλονίκητη γνώση για ένα ξένο μικρόβιο, έναν μοναδικό σπόρο και πολύ λιγότερο για ένα περαστικό ξένο διαστημόπλοιο.

Ερευνητές της NASA, που είναι επιφορτισμένοι με το έργο της ανίχνευσης της εξωγήινης ζωής, ασχολούνται με πιο πρακτικά θέματα. Όπως, για παράδειγμα, τα μέρη που θα μπορούσε να αναπτυχθεί ζωή, τα μέρη στα οποία είχε αναπτυχθεί αλλά δεν υπάρχει πια ή και τα μέρη που ήδη υπάρχει ζωή στο ηλιακό μας σύστημα. Και επειδή, βέβαια, δεν γνωρίζουμε άλλα μέρη σαν τη Γη, ψάχνουμε για ζωή σε ακραία περιβάλλοντα, ζωή που έχει ανακαλυφθεί στη Γη και που πριν μερικές δεκαετίες δεν φανταζόμασταν ότι θα μπορούσε να υπάρχει.

Εάν υπάρχουν εξωγήινοι πολιτισμοί γιατί δεν έρχονται σε επαφή με εμάς;

Το 1961, ο αστρονόμος Frank Drake επινόησε έναν τύπο –ο μοναδικός που έχει προταθεί μέχρι σήμερα– για τον υπολογισμό του αριθμού των τεχνολογικών πολιτισμών που υπάρχουν στον γαλαξία μας. Ο τύπος αυτός, γνωστός ως εξίσωση του Drake είναι ο εξής:

$$N = R \cdot f_p \cdot n_e \cdot f_l \cdot f_i \cdot f_c \cdot L$$

Στην εξίσωση αυτή, το N είναι ο αριθμός των «ανοικτών» πολιτισμών, δηλαδή των πληθυσμών που είναι πρόθυμοι να δεχθούν και να πάρουν πληροφορίες, το R είναι το ποσοστό του σχηματισμού κατάλληλων άστρων, το f_p το κλάσμα αυτών των άστρων που έχουν πλανήτες, το n_e ο αριθμός των πλανητών που μοιάζουν με αυτόν της Γης ανά ηλιακό (αστρικό) σύστημα, το f_i το κλάσμα των πλανητών με ζωή, το f_c το κλάσμα των πλανητών με «τηλεπικοινωνιακή» τεχνολογία, και τέλος το L ο χρόνος ζωής των επικοινωνούντων πολιτισμών.

Αν και έχουμε μια αρκετά καλή ιδέα για τον σχηματισμό των άστρων, η ανεπάρκεια για τις άλλες μεταβλητές συνεπάγεται ότι οι υπολογισμοί είναι θέμα επινοητικών εικασιών κάποιων αστρονόμων. Οι περισσότεροι επιστήμονες που ασχολούνται με την έρευνα της εξωγήινης νοημοσύνης είναι ρεαλιστικοί για τους περιορισμούς του πεδίου τους.

Χρησιμοποιώντας την εξίσωση του Drake και τοποθετώντας τιμές $R = 10$, $f_p = 0,5$, $n_e = 0,2$, $f_e = 0,2$, $f_i = 0,2$, $f_c = 0,2$ και $L = 50.000$ χρόνια, τότε έχουμε $N = 400$ πολιτισμούς, ή έναν ανά 4.300 έτη φωτός. Χρησιμοποιώντας άλλα στοιχεία και τροποποιημένη την εξίσωση Drake θα έχουμε σύμφωνα με τον Zubrin $N = 5.000.000$ πολιτισμούς στο γαλαξία μας ή έναν στα 185 έτη φωτός. Ανάλογα με τις τιμές των μεταβλητών έχουν υπολογισθεί από 4.000 από τον McDonough και 1.000.000 από τον Sagan.

Το $L = 50.000$ όμως είναι υπερβολικά μεγάλο. Λαμβάνοντας υπόψη την ακμή και παρακμή των αυτοκρατοριών στη Γη και τοποθετώντας την τιμή $L = 420$ χρόνια από τον Shermer, υπολογίζονται 2-3 πολιτισμοί στον γαλαξία μας ή ένας πολιτισμός κάθε 25.000 έτη φωτός. Να μια εξήγηση, γιατί το σύμπαν είναι τόσο ήσυχο⁶. Η άνοδος και η πτώση των πολιτισμών γίνονται πολύ γρήγορα, σύμφωνα με τη μέχρι τώρα εμπειρία μας από παλαιότερους πολιτισμούς, για να επιτραπούν τα ταξίδια ή η επικοινωνία στις αχανείς και αδειανές εκτάσεις μεταξύ των άστρων. Εξελιχθήκαμε σε μικρές κοινότητες κυνηγών-συλλεκτών των 100-200 ατόμων. Μπορεί το είδος μας, και πιθανόν επίσης τα εξωγήινα είδη (θεωρώντας ότι η εξέλιξη ενεργεί με παρόμοιο τρόπο παντού) απλά να μην μπορεί να επιβιώσει για μεγάλες περιόδους σε μεγάλους πληθυσμούς.

Όποια και αν είναι η ποσότητα του L, όποια και αν είναι η ποσότητα των N, εμείς απλώς θα πρέπει να διασφαλίσουμε να μην πέσει το L στο μηδέν στον πλανήτη μας, τη μόνη πηγή πολιτισμού που είναι γνωστή.

Συνοψίζοντας, η ανάδυση της ζωής στο σύμπαν εξαρτάται από κάποιες σταθερές των νόμων της φυσικής. Πολλοί έχουν παρατηρήσει ότι ακόμη και με ελάχιστες αλλαγές στους νόμους αυτούς, η ζωή, τουλάχιστον όπως τη γνωρίζουμε, θα ήταν αδύνατη⁷.

Το ότι το σύμπαν είναι «φιλικό» στη δημιουργία της ζωής είναι τυχαίο ή υπάρχει βαθύτερη αιτία; Μια αυξανόμενη και δημοφιλής άποψη είναι ότι αυτό που εμείς καλούμε σύμπαν είναι μόνο ένα κομμάτι από ένα πολύ μεγαλύτερο πολυ-σύμπαν ή, καλύτερα, υπάρχουν πολλά σύμπαντα τα οποία είναι απομονωμένα μεταξύ τους και στα οποία ισχύουν άλλοι νόμοι της φυσικής. Γνωρίζουμε ότι είναι δύσκολο να υπάρχει ελληνική λέξη που να εννοεί κάτι μεγαλύτερο από το σύμπαν. Η ευνοϊκή φύση των νόμων στο «σύμπαν μας» ως προς τη δημιουργία ζωής τότε επεξηγείται ως αποτέλεσμα της ανθρωπικής αρχής⁶. Αλλά πόσο σοβαρά μπορούμε να πάρουμε την ύπαρξη αυτών των άλλων συμπάντων; Πόσο τέτοιες θεωρίες μπορούν να ελεγχθούν πειραματικά⁸;

Ο Albert Einstein είπε κάποτε ότι το σύμπαν είναι πολύ πιο παράξενο από ότι μπορούμε να φανταστούμε. Όμως οι άνθρωποι δεν θα πάψουν ποτέ να προσπαθούν να φανταστούν πώς το σύμπαν λειτουργεί, ούτε θα σταματήσουν να προσπαθούν να καταλάβουν την προσωπική τους θέση καταμεσής της μεγαλοπρέπειας και του μυστηρίου.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Sagan, C. (1997) «The search for extraterrestrial life». *Scientific American* Jan 1997
2. <http://www.bbc.co.uk/science/space/life/looking/index.shtml>
3. Brahic, A. (1999) *Τα παιδιά του Ήλιου*, Εκδόσεις Κάτοπτρο (ελληνική μετάφραση: 2002).
4. <http://www.spacedaily.com/news/extrasolar-04i.html>
5. <http://astronomy.swin.edu.au/GHZ/>
6. Shermer, M. (2002) «Why ET hasn't called. The lifetime of civilizations in the Drake equation for estimating extraterrestrial intelligences is greatly exaggerated». *Scientific American* July 2002.
7. Hawking, S. W. *Το χρονικό του χρόνου* Εκδόσεις Κάτοπτρο, Αθήνα 1988.
8. Paul Davies «Is the universe a bio-friendly place? Why is the universe a bio-friendly place?» <http://www.astrobiology.com/asc2002/abstract.html?ascid=20>

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 22ο

Σύνοψη – Ποια κομμάτια λείπουν

Παρόλο που γίνεται μεγάλη συζήτηση για την προέλευση των προβιοτικών οργανικών μονομερών, υπάρχει η αίσθηση ότι αυτό δεν είναι το κρίσιμο σημείο του αινίγματος της προέλευσης της ζωής. Είτε αυτό συνέβη μέσω αναγωγικής ατμόσφαιρας (στο εργαστήριο με πειράματα τύπου Miller-Urey), είτε με εξωγήινη μεταφορά, είτε με οποιονδήποτε άλλον τρόπο. Για τις περιεκτικότητες των κομητών θα δούμε στο μέλλον αποτελέσματα πιο άμεσα, κυρίως με αποστολές ανιχνευτών ρομπότ και όχι τόσο με τις αναλύσεις των μετεωριτών που έπεσαν στη Γη. Έτσι, θα μάθουμε αρκετά για τα μητρικά σώματα από τα οποία προήλθαν. Ήδη έχει αποδειχτεί ότι τα προβιοτικά κοινά μόρια είναι πολύ συνηθισμένα στο μεσοαστρικό διάστημα.

Με τον ένα ή τον άλλο τρόπο, τα μονομερή ήταν διαθέσιμα στη νεοσχηματισθείσα Γη. Ο πολυμερισμός με αξιοσημείωτες αποδόσεις είναι ένα πρόβλημα. Δεν ξέρουμε δηλαδή πώς έγινε η μετάβαση από τα βιομονομερή στα βιοπολυμερή. Ένα καθήκον, λοιπόν, των ερευνητών είναι να ανακαλύψουν έναν πιθανό τρόπο παρασκευής πολυμερών, ώστε να βρουν το μονοπάτι μέσω του οποίου ενεργοποιημένα ενδιάμεσα χρησιμοποιούν αυτά τα πολυμερή ως εκμαγεία.

Απουσιάζει, επίσης, ένας μηχανισμός αντίδρασης που κάνει δεσμούς C-C. Αυτό θα μπορούσε να χρησιμεύσει ποικιλοτρόπως. Στην καθήλωση, για παράδειγμα, του CO₂ στην πρώιμη φωτοσύνθεση. Ένα άλλο ζήτημα είναι η πηγή του καθηλωμένου αζώτου και ένα μονοπάτι αντιδράσεων με το οποίο το άζωτο μπορεί να εισέλθει στα αρχικά μεταβολικά μονοπάτια. Χρειάζεται επίσης μια λογική πηγή φωσφόρου και κάποιοι μηχανισμοί που να το προσδένουν μη ενζυμικά στις οργανικές

ενώσεις. Χρειαζόμαστε μια πηγή υδρογονανθράκων με μεγάλη αλυσίδα, γιατί είναι αναγκαίοι για να παρασκευάσουν την πρώτη μεμβράνη λιπιδίων. Πώς και ποιες ήταν οι πρώτες σχετικές με τη διαδικασία της ζωής χρωστικές; Συνθέτονταν στα πρώτα κύτταρα όπως η χλωροφύλλη σήμερα ή τις έπαιρναν από το περιβάλλον ως θρεπτικά υλικά και μόνο αργότερα καθώς η ζωή εξελισσόταν συντέθηκαν στο κύτταρο;

Όλες αυτές οι προβιοτικές χημικές αντιδράσεις που κάνουν οι ερευνητές στα εργαστήρια, κατά πόσο θα δούλευαν άραγε κάτω από πιο πιθανές προβιοτικές συνθήκες ιδιαίτερα σε θαλασσινό νερό, αν βέβαια η ζωή άρχισε εκεί;

Θα πρέπει να γίνουν βέβαια παρόμοιες έρευνες και στις υψηλές θερμοκρασίες τις οποίες συναντούμε στα υδρόθερμα υποθαλάσσια συστήματα. Πιστεύεται ότι ο τελευταίος κοινός πρόγονος ήταν θερμόφιλος, αλλά μόλις τώρα, τα τελευταία χρόνια, γίνονται πειράματα προσομοίωσης σε υδρόθερμες συνθήκες. Στον τομέα αυτό, λοιπόν, έχουν πολλά να γίνουν.

Μπορεί οι ερευνητές στο άμεσο μέλλον να δημιουργήσουν στο εργαστήριο συστήματα με βάση το RNA που ικανοποιούν τον δαρβινικό ορισμό της ζωής. Αυτό, όμως, δεν σημαίνει αναγκαστικά ότι αυτή η μορφή ζωής ήταν που υπήρχε στη νεαρή Γη. Το πιθανότερο είναι ότι θα αποδειχτεί ευκολότερο να φτιάξουμε ζωή στο εργαστήριο, παρά να απαντήσουμε στο ιστορικό ερώτημα: πώς πράγματι εγέρθηκε η ζωή στη Γη.

Σύμφωνα με τον Dave Bartel, οι επιστήμονες ποτέ δεν θα αναπλάσουν τις ακριβείς συνθήκες που υπήρχαν στην προβιοτική Γη: «Εν μέρει επειδή δεν ξέρουμε ποιες ήταν αυτές και εν μέρει λόγω χρονικών περιορισμών. Η αρχέγονη Γη ήταν ένας πολύ μεγαλύτερος δοκιμαστικός σωλήνας από αυτούς που μπορούμε να χρησιμοποιήσουμε. Προσπαθούμε να σκαρώσουμε πράγματα που μπορούν να συμβούν σε εύλογο χρονικό διάστημα και σε μικρό όγκο».

Βεβαίως, ο άνθρωπος βρίσκει πολλές φορές εναλλακτικές λύσεις.

Αυτό που θα πρέπει να κρατήσουμε είναι ότι γνωρίζουμε αρκετά κομμάτια ενός παζλ. Γνωρίζουμε, επίσης, την αρχή και το τέλος, δηλαδή ότι από απλά προβιοτικά μόρια με διαδικασίες που τις γνωρίζουμε επακριβώς, προήλθε η κυτταρική ζωή. Ως προς αυτό δεν υπάρχουν σοβαρές αντιρρήσεις. Σιγά σιγά λύνεται το μυστήριο και

αποκαλύπτονται όλο και περισσότερα για τις διαδικασίες αυτές. Βεβαίως, πολλά έπονται να γίνουν. Είτε μελετώντας τους καταλύτες της προβιοτικής χημείας, είτε μελετώντας τους κόσμους πριν από το RNA, πολλά αναμένονται να αποκαλυφθούν. Το δίλημμα «πρώτα η αυτοαντιγραφή» ή «πρώτα ο μεταβολισμός» ίσως να μην είναι τόσο σπουδαίο όσο φάνηκε στην αρχή. Για την ύπαρξη του πρώτου γενετικού υλικού χρειαζόταν ένα είδος πρωτομεταβολισμού. Ακόμα και αυτοί που υποστηρίζουν ότι ο μεταβολισμός προηγήθηκε, δεν μπορούν εύκολα να αμφισβητήσουν τα στοιχεία που λένε ότι κάποτε το RNA κυριαρχούσε στη ζωή.

Ίσως ποτέ δεν θα κατορθώσουμε να μάθουμε πώς ακριβώς έγινε η ζωή στη Γη, αλλά αυτό δεν είναι ουσιώδες. Αν μάθουμε τις συνθήκες κάτω από τις οποίες μπορεί να σχηματιστεί η ζωή, δηλαδή αν μπορέσουμε να φανταστούμε τα μέρη όπου δημιουργείται ή ήδη έχει δημιουργηθεί η ζωή και τους μηχανισμούς που διατηρούν τη ζωή, θα έχει επιτευχθεί ο στόχος μας. Στο μεταξύ θα έχουμε πάντα να απαντήσουμε στο γιατί η ύλη αυτοσυγκροτείται σε πολυπλοκότερους σχηματισμούς. Μέχρι τότε, ας αρκεστούμε στην ανθρωπική* αρχή για τους αμφισβητίες ή στην ύπαρξη Θεού για τους πιστούς. Πάντως είμαστε αναγκασμένοι να πορευτούμε όλοι μαζί.

* Η ισχυρή (υπάρχει και η ασθενής που είναι παρεμφερής) ανθρωπική αρχή «το σύμπαν είναι αυτό που είναι, ακριβώς επειδή, αν ήταν διαφορετικό, εμείς δεν θα είμαστε αυτοί που είμαστε για να το παρατηρήσουμε».

ΕΠΙΛΟΓΟΣ

Η Γη όταν σχηματιζόταν, πριν από 4,6 δισεκατομμύρια χρόνια, ήταν ένα αφιλόξενο μέρος δίχως ζωή. Ένα δισεκατομμύριο χρόνια αργότερα, έβριθε από ζωή με οργανισμούς που έμοιαζαν με τα σημερινά κυανοβακτήρια. Πώς ήταν αυτοί οι μικροοργανισμοί εκεί; Πώς με άλλα λόγια άρχισε η ζωή; Αυτό το ερώτημα που μένει αναπάντητο, θα συνεχίσει να γεννά εκπληκτικές εικασίες και επινοητικά πειράματα.

Σύμφωνα με όσα αναφέρει στο βιβλίο του, *Τύχη και αναγκαιότητα, δοκίμιο για τη φυσική φιλοσοφία της νεώτερης βιολογίας*, ένας από τους μεγαλύτερους βιολόγους του εικοστού αιώνα, ο J. Monod, η ζωή είναι ένα καθαρά τυχαίο γεγονός το οποίο συνέβη στη διάρκεια του χρόνου και μετά από ένα ορισμένο στάδιο εξέλιξης πήρε τον χαρακτήρα αναγκαιότητας. «Τύχη και αναγκαιότητα» πρόκειται για μια έκφραση δανεισμένη από έναν δικό μας φιλόσοφο, τον μεγάλο Αβδηρίτη Δημόκριτο, όταν στον τόπο μας, πριν από δυόμισι χιλιάδες χρόνια, γεννιόνταν εκπληκτικές φιλοσοφίες και σκέψεις. Πάντως, δεν είναι ξεκαθαρισμένο μέχρι ποιο σημείο η χημική εξέλιξη είναι μια τυχαία διαδικασία.

Εναλλακτικά, η βιβλική ημέρα είναι μια ευρύτερη έννοια από την εικοσιτετράωρη περιστροφή της γης. Σήμερα, θεωρείται ότι διανύουμε την έβδομη ημέρα. Προκαλούμαστε να ερευνήσουμε τη φύση για τις προηγούμενες μέρες, αν και μπορεί να μην βρούμε ποτέ καμία απάντηση.

Εμείς, λοιπόν, οι άνθρωποι, εφήμερες υπάρξεις ενός μικρού πλανήτη, κάπου στην απεραντοσύνη του σύμπαντος, με επίμονη προσπάθεια σμιλεύουμε θεωρίες, εφευρίσκουμε κοσμολογικά μοντέλα, μοντέλα της προέλευσης της ζωής. Προσπαθούμε, ακόμα, να κατανοήσουμε την προέλευση της ζωής και στον πλανήτη μας, καθώς και σε ανάλογα μέρη στο σύμπαν, προσπαθούμε να κατανοήσουμε το μυστήριο της ύπαρξής μας.

Θεωρούμε ότι η έρευνα για τη δημιουργία της ζωής δίνει γνώσεις και συνεισφέρει στη Γνώση. Συνεισφέρει στην εσωτερική ανάγκη του ανθρώπου να απαντηθούν υπαρκτικά ερωτήματα όπως το «πώς έγινε η ζωή». Δίνει, τέλος, γνώσεις για τους μηχανισμούς του κυττάρου οι οποίοι μπορούν να αξιοποιηθούν για το καλό, ελπίζουμε, του ανθρώπου.

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑΤΑ

Παράρτημα 1ο

Πώς γίνεται ο προσδιορισμός των ηλικιών των ουράνιων σωμάτων

Παράρτημα 2ο

Το ηλιακό μας σύστημα

Παράρτημα 3ο

Η αφθονία χημικών στοιχείων και η δημιουργία τους στο σύμπαν, στη Γη και στο ανθρώπινο σώμα

Παράρτημα 4ο

Κατάλογος διαστρικών μορίων

Παράρτημα 5ο

Αστροχημεία και προέλευση της ζωής

Παράρτημα 6ο

Προτεινόμενος προβιοτικός μηχανισμός σύνθεσης αδερίνης και υποξανθίνης

Παράρτημα 7ο

Οι τρεις επικράτειες της ζωής – Ομοιότητες και διαφορές

Παράρτημα 8ο

Ταξινόμηση των οργανισμών αναλόγως με τον τρόπο θρέψης – Μηχανισμοί συγκέντρωσης ενέργειας που χρησιμοποιούν οι οργανισμοί και προέλευση/εξέλιξη της ζωής

Παράρτημα 9ο

Αρχαία

Παράρτημα 10ο

Αχραιόφιλοι οργανισμοί

Παράρτημα 11ο

Επεξήγηση όρων

Παράρτημα 12ο

Ιστορίες επιστημονικής φαντασίας

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ 1

Πώς γίνεται ο προσδιορισμός των ηλικιών των ουράνιων σωμάτων

Υπάρχουν δύο βασικές τεχνικές για να προσδιοριστεί η ηλικία ενός ουράνιου σώματος¹. Με τον υπολογισμό του:

- ♦ σχετικού χρόνου, δηλαδή με το πόσο παλαιότερα ή νεότερα είναι τα γεγονότα ή τα υλικά, σε σχέση με άλλα γεγονότα ή υλικά, ή του
- ♦ «απόλυτου» χρόνου, δηλαδή της ακριβούς χρονολογίας που συνέβησαν τα γεγονότα ή τα υλικά.

Για τον καθορισμό του απόλυτου χρόνου υπάρχουν διάφορες τεχνικές με πιο κοινή αυτή των ραδιοϊσοτόπων. Η μέθοδος αυτή βασίζεται στη διάσπαση των ραδιενεργών ισοτόπων και συγκεκριμένα στην αναλογία των ποσοστών του μητρικού ραδιενεργού με τον θυγατρικό σταθερό πυρήνα στον οποίον ο μητρικός πυρήνας μετατρέπεται. Κάθε ραδιενεργό στοιχείο έχει τον δικό του χρόνο υποδιπλασιασμού ή ημιζωής, δηλαδή τον χρόνο που απαιτείται ώστε ένας αριθμός ραδιενεργών πυρήνων να μειωθεί στο μισό του αρχικού αριθμού. Όσο μεγαλύτερος είναι ο χρόνος ημιζωής τόσο μεγαλύτερα χρονικά διαστήματα μπορούμε να μετρήσουμε. Στον παρακάτω πίνακα¹ δίνονται ζεύγη μητρικών και θυγατρικών πυρήνων καθώς και ο χρόνος ημιζωής για μετατροπή του ραδιοϊσότοπου μητρικού στον σταθερό θυγατρικό πυρήνα.

Ραδιενεργός μητρικός πυρήνας	Σταθερός θυγατρικός πυρήνας	Χρόνος ημιζωής
Κάλιο 40	Αργό 40	1,25 δισεκ. χρόνια
Ρουβίδιο 87	Στρόντιο 87	48,8 δισεκ. χρόνια
Θόριο 232	Μόλυβδος 208	14 δισεκ. χρόνια
Ουράνιο 235	Μόλυβδος 207	704 εκατομ. χρόνια
Ουράνιο 238	Μόλυβδος 206	4,47 δισεκ. χρόνια
Άνθρακας 14	Άζωτο 14	5730 χρόνια

Έτσι οι αρχαιολόγοι μπορούν να καθορίσουν την εποχή που κατασκευάστηκε ένα αγγείο με βάση τον άνθρακα-14. Όμως, αν και η μέτρηση με ^{14}C έχει μεγάλη χρησιμότητα στην αρχαιολογία, δεν ισχύει το ίδιο για τον προσδιορισμό ηλικιών αστρονομικής κλίμακας. Για τον προσδιορισμό τέτοιων ηλικιών χρησιμοποιούμε ραδιοϊσότοπα με μεγάλο χρόνο ημιζωής. Παρακάτω δίνονται οι μέθοδοι ραδιοχρονολόγησης που χρησιμοποιήθηκαν για τη μέτρηση της ηλικίας του σύμπαντος και της ηλικίας του ηλιακού μας συστήματος που αναφέρονται στα κεφάλαια 1 και 3 αντίστοιχα.

Χρονολόγηση του σύμπαντος

Υπάρχουν αρκετές τεχνικές που εφαρμόζονται για την εύρεση της ηλικίας του σύμπαντος. Μια από αυτές είναι η μέτρηση του ρυθμού διαστολής του. Σε μέτρηση που αναφέρεται στο πρώτο κεφάλαιο εφαρμόστηκε η τεχνική με τα ραδιοϊσότοπα ^{232}Th και ^{238}U με ημιπερίοδο ζωής 14,1 δισεκατομμύρια χρόνια και 4,5 δισεκατομμύρια χρόνια αντίστοιχα. Η δυσκολία ήταν να βρεθεί άστρο με χαμηλή περιεκτικότητα σε σίδηρο (με αντιδράσεις σύντηξης ο σίδηρος θα έχει μετατραπεί σε βαρύτερα στοιχεία), όπως το άστρο CS31082-001 που βρέθηκε στη γαλακτική άλω^{2,3} στις εξωτερικές περιοχές του γαλαξία μας.

Χρονολόγηση του ηλιακού μας συστήματος

Η τεχνική χρονολόγησης τύπου U-Pb είναι παρόμοια με την προηγούμενη καθώς τα δύο κύρια ισότοπα του ουρανίου ^{235}U και ^{238}U παθαίνουν αυθόρμητη αλυσιδωτή διάσπαση μέχρι τον σχηματισμό των σταθερών ^{207}Pb και ^{206}Pb αντίστοιχα. Οι χρόνοι ημιζωής των ^{235}U και ^{238}U είναι 700 εκατομμύρια και 4,5 δισεκατομμύρια αντίστοιχα. Χρησιμοποιώντας την αναλογία $^{207}\text{Pb}/^{206}\text{Pb}$, δίνεται η δυνατότητα να καθοριστεί η απόλυτη ηλικία υλικών του αρχικού ηλιακού συστήματος⁴. Η τεχνική αυτή έχει χρησιμοποιηθεί για τη χρονολόγηση του ηλιακού μας συστήματος και βρέθηκε ότι αυτό σχηματίστηκε πριν $4,566 \pm 0,002$ δισεκατομμύρια χρόνια⁵.

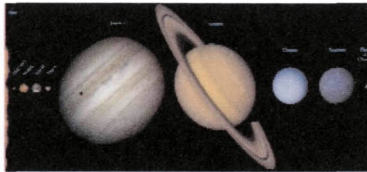
Η μέθοδος είναι ανεπαρκής στον καθορισμό των ρυθμών σχηματισμού των πλανητών και των συνιστάμενων μερών τους, όπως ο πυρήνας και η ατμόσφαιρα⁶.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. <http://www.gpc.edu/~pgore/geology/geo102/radio.htm>
2. Cayrel, R., Hill, V., Beers, T. C., Barbuy, B., Spite, M., Spite, F., Plez, B., Andersen, J., Bonifacio, P., François, P., Molaro, P., Nordström, B. and Primas, F. (2001) «Measurement of stellar age from uranium decay». *Nature*, 409:691-692.
3. Sneden, C. (2001) «The age of the Universe». *Nature*, 409:673-675.
4. Patterson, C.C. (1956) *Geochim. Cosmochim. Acta*, 10:230-237
5. Allègre, C. J., Manhès, G. and Göpel, C. (1995) *Geochim. Cosmochim. Acta*, 59:1445-1456.
6. Halliday, A. N. (2001) «Earth science. In the beginning». *Nature*, 409:144-145.

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ 2

Το ηλιακό μας σύστημα



Τα ουράνια σώματα που αποτελούν το ηλιακό μας σύστημα είναι:

- ◆ Ήλιος
- ◆ Ερμής
- ◆ Αφροδίτη
- ◆ Γη
 - ◆ Σελήνη
- ◆ Άρης
 - ◆ Φόβος, Δείμος
- ◆ Δίας
 - ◆ Μήτις, Αδράστεια, Αμάλθεια, Θήβη, Ιώ, Ευρώπη, Γανυμήδης, Καλλιστώ, Λήδα, Ιμαλία, Λυσιθέα, Ελάρα, Ανάγκη, Κάρμη, Πασιφάη, Σινώπη, 1999J1
- ◆ Κρόνος
 - ◆ Παν, Άτλας, Πανδώρα, Προμηθεύς, Επιμηθεύς, Ιανός, Μίμας, Εγκέλαδος, Τηθύς, Καλυψώ, Τελεστώ, Διώνη, Ελένη, Ρέα, Τιτάν, Υπερίων, Ιαπετός, Φοίβη, αρκετοί νέοι δορυφόροι
- ◆ Ουρανός
 - ◆ Κορδηλία, Οφηλία, Μπιάνκα, Χρησιγίδα, Δυσδαιμόνα, Ιουλιέτα, Πορτία, Ροζαλίντα, Μπελίντα, Πακ, Μιράντα, Άριελ, Ούμβριελ, Τιτάνια, Ομπερόν, Caliban, Sycorax, Prospero, Setebos, Stephano, και 1986U10
- ◆ Ποσειδώνας
 - ◆ Ναϊάς, Θάλασσα, Δέσποινα, Γαλάτεια, Λάρρισα, Πρωτεύς, Τρίτων, Νηρηίς

- ◆ Πλούτων (Πλούτονας)
 - ◆ Χάρων (Χάροντας)
- ◆ Μικρά ουράνια σώματα

Κομήτες (Halley, Shoemaker-Levy 9, 2000 CR105 κ.λπ.)

- ◆ Ζώνη Kuiper και το νέφος Oort
- ◆ Αστεροειδείς (951 Γκάσπρα, 243 Ίδη, 243 Ματθίλδη κ.λπ.)
- ◆ Μετεωρίτες και θραύσματα
- ◆ Το μεσοπλανητικό υλικό

Μια ταξινόμηση του ηλιακού συστήματος είναι:

- Εσωτερικό ηλιακό σύστημα: Περιλαμβάνει τους πλανήτες Ερμή έως Άρη
- Εξωτερικό ηλιακό σύστημα: Περιλαμβάνει τους πλανήτες από τον Δία και πέρα.

Πηγή: <http://www.seds.org/nineplanets/nineplanets/nineplanets.html>

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ 3

Η αφθονία χημικών στοιχείων και η δημιουργία τους
στο σύμπαν, στη Γη και στο ανθρώπινο σώμα

Πίνακας 1

Αφθονία των σπουδαιότερων χημικών στοιχείων¹. $N(\text{Si})=10^6$

Z	Στοιχείο	N	Z	Στοιχείο	N
1	H	27.900.000.000	26	Fe	900.000
2	He	2.720.000.000	27	Co	2.250
3	Li	57,1	28	Ni	49.300
4	Be	0,73	29	Cu	522
5	B	21,2	30	Zn	1.260
6	C	10.100.000	33	As	6,56
7	N	3.130.000	34	Se	62,1
8	O	23.800.000	35	Br	11,8
9	F	843	36	Kr	45
10	Ne	3.440.000	40	Zr	11,4
11	Na	57.400	42	Mo	2,55
12	Mg	1.074.000	47	Ag	0,486
13	Al	84.900	50	Sn	3,82
14	Si	1.000.000	51	Sb	0,309
15	P	10.400	52	Te	4,81
16	S	515.000	53	I	0,90
17	Cl	5.420	56	Ba	4,49
18	Ar	101.000	73	Ta	0,0207
19	K	3.770	78	Pt	1,34
20	Ca	61.100	79	Au	0,187
21	Sc	34,2	80	Hg	0,34
22	Ti	2.400	82	Pb	3,15
23	V	293	83	Bi	0,144
24	Cr	13.500	90	Th	0,0335
25	Mn	9.550	92	U	0,0090

Πίνακας 2

Σύσταση φλοιού της Γης και του ανθρωπίνου σώματος

Φλοιός της Γης		Ανθρώπινο σώμα	
Στοιχείο	%	Στοιχείο	%
O	47	H	63
Si	28	O	25,5
Al	7,9	C	9,5
Fe	4,5	N	1,4
Ca	3,5	Ca	0,31
Na	2,5	P	0,22
K	2,5	Cl	0,08
Mg	2,2	K	0,06
Ti	0,46	S	0,05
H	0,22	Na	0,03
C	0,19	Mg	0,01

Πίνακας 3

Πυρηνοσύνθεση στοιχείων²

Στοιχείο	Πηγή	Διαδικασία
${}^1_1\text{H}$	Big-Bang	
${}^2_2\text{He}$	Big-Bang και σύντηξη H	
${}^6_6\text{C}$	σύντηξη He	$3\alpha \Rightarrow {}^6_6\text{C}$
${}^8_8\text{O}$	σύντηξη He	${}^6_6\text{C} \Rightarrow {}^8_8\text{O}$
${}^7_7\text{N}$	σύντηξη H	κύκλος CNO
${}^{15}_{15}\text{P}$	σύντηξη C και Ne	Πολλές διαδικασίες ²
${}^{16}_{16}\text{S}$	σύντηξη O	

Πηγές:

1. Trimble V. (1997) «Origin of the Biologically important elements». *Origins of Life and Evolution of the Biosphere*, 27:3-21.
2. Maciá E., Hernández M. V. and Oró J. (1997) «Primary Sources of Phosphorus and Phosphatases in Chemical Evolution». *Origins of Life and Evolution of the Biosphere*, 27:459-480.

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ 4

Κατάλογος διαστρικών μορίων (2005)

Ενώσεις υδρογόνου

H_2 HD H_3^+ H_2D^+

Ενώσεις υδρογόνου και άνθρακα

\underline{CH}	CH^+	C_2	CH_2	C_2H	$*C_3$
CH_3	C_2H_2	$C_3H(\text{lin})$	$c-C_3H$	$*CH_4$	C_4
$c-C_3H_2$	$H_2CCC(\text{lin})$	C_4H	$*C_5$	$*C_2H_4$	C_5H
$H_2C_4(\text{lin})$	$*HC_4H$	CH_3C_2H	C_6H	$*HC_6H$	H_2C_6
$*C_7H$	CH_3C_4H	C_8H	$*C_6H_6$		

Ενώσεις υδρογόνου, άνθρακα (πιθανόν) και οξυγόνου

\underline{OH}	\underline{CO}	CO^+	H_2O	HCO	HCO^+
$HO C^+$	C_2O	CO_2	H_3O^+	$HO CO^+$	H_2CO
C_3O	CH_2CO	$HCOOH$	H_2COH^+	CH_3OH	H_2CHO
CH_2CHOH	HC_2CHO	C_5O	CH_3CHO	$c-C_2H_4O$	CH_3OCHO
CH_2OHCHO	CH_2OHCHO	CH_3COOH	CH_3OCH_3	CH_3CH_2OH	CH_3CH_2CHO
$(CH_3)_2CO$	$HOCH_2CH_2OH$		$C_2H_5OCH_3$		

Ενώσεις υδρογόνου, άνθρακα (πιθανόν) και αζώτου

NH	\underline{CN}	N_2	NH_2	HCN	HNC
N_2H^+	NH_3	$HCNH^+$	H_2CN	$HCCN$	C_3N
CH_2CN	CH_2NH	HC_2CN	HC_2NC	NH_2CN	C_3NH
CH_3CN	CH_3NC	HC_3NH^+	$*HC_4N$	C_5N	CH_3NH_2
CH_2CHCN	HC_5N	CH_3C_3N	CH_3CH_2CN	HC_7N	$CH_3C_5N?$
HC_9N	$HC_{11}N$				

Ενώσεις υδρογόνου, άνθρακα (πιθανόν) αζώτου και οξυγόνου

NO HNO N_2O $HNCO$ NH_2CHO

Άλλες ενώσεις

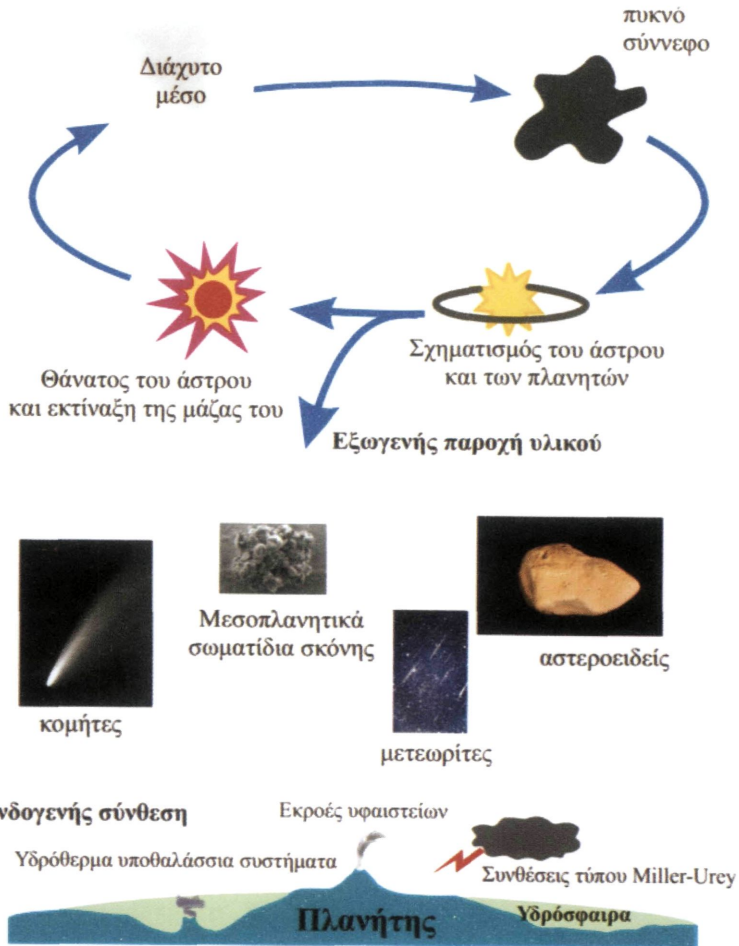
SH	CS	SO	SO ⁺	NS	SiH
*SiC	SiN	SiO	SiS	HCl	*NaCl
*AlCl	*KCl	HF	*AlF	*CP	PN
H ₂ S	C ₂ S	SO ₂	OCS	HCS ⁺	c-SiC ₂
*SiCN	*SiNC	*NaCN	*MgCN	*MgNC	*AlNC
H ₂ CS	HNCS	C ₃ S	c-SiC ₃	*SiH ₄	*SiC ₄
CH ₃ SH	C ₅ S	FeO			

- Μόρια γραμμένα με πλάγιο τύπο έχουν ανιχνευτεί με απορρόφηση σε ορατό ή UV. Όταν έχουν ανιχνευτεί με ραδιοκύματα είναι υπογραμμισμένα.
- Μοριακά ιόντα είναι με έντονα γράμματα.
- *Μόρια που βρίσκονται γύρω από τα άστρα (περιφερειακά).
- (c) κυκλικά, (lin) γραμμικά μόρια.

Πηγή: <http://www.wusr.obspm.fr/departement/demirm/list-mol.html>

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ 5

Αστροχημεία και προέλευση της ζωής



ΕΙΚΟΝΑ Π5.1.

Ένας κύκλος γέννησης και θανάτου των άστρων οδηγεί στη σύνθεση και την εξέλιξη των οργανικών ενώσεων που μπορούν να παραδοθούν και να αναμιχθούν με εκείνες που παράγονται στις επιφάνειες των πλανητών [από Deamer et al. *Astrobiology* 2:371-382 (2002) ανα-σχεδιασμένοι].

Στην παραπάνω εικόνα αναπαριστώνται σχηματικά οι διαδικασίες που παρείχαν το υλικό από το οποίο σχηματίστηκε η ζωή.

Οι επιστήμονες έχουν αντιληφθεί, πλέον, ότι υπάρχει μια κυκλική ροή της ύλης σύμφωνα με την οποία ο μεσοαστρικός χώρος αποτελεί το μέρος όπου γεννιούνται τα άστρα με τους πλανήτες τους και όπου επίσης καταλήγουν τα υλικά αυτών μετά τον θάνατο των άστρων. Μετά από κάθε κύκλο ο μεσοαστρικός χώρος εμπλουτίζεται. Έτσι είναι σημαντικό για την προέλευση της ζωής να γνωρίζουμε τη σύσταση του μεσοαστρικού χώρου, που αποτέλεσε το υλικό από το οποίο σχηματίστηκε το ηλιακό μας σύστημα πριν από 4.56 δισεκατομμύρια χρόνια.

Σε σύγκριση με την ατμόσφαιρα που περιβάλλει τη Γη, ο μεσοαστρικός χώρος είναι σχεδόν κενός. Αλλά επειδή οι αποστάσεις είναι τεράστιες η ολική μάζα των αερίων, που υπάρχουν εκεί, μπορεί να δώσει υλικό για να σχηματιστούν δισεκατομμύρια άστρα μόνο στον γαλαξία μας.

Η ύλη που υπάρχει στον μεσοαστρικό χώρο δεν κατανέμεται ομοιόμορφα. Υπάρχει ένα πολύ αραιό υλικό που δεν μπορεί να χαρακτηριστεί ομοιογενές και πιο πυκνά μέρη που ονομάζουμε νέφη και τα οποία βέβαια δεν έχουν σχεδόν καμία σχέση με τα νέφη που υπάρχουν στη γη. Το ηλιακό μας σύστημα προήλθε από τη συμπύκνωση ενός τέτοιου νέφους. Συνεπώς, είναι σημαντικό να κατανοήσουμε τον σχηματισμό και την εξέλιξη αυτών των γιγάντιων σύννεφων μορίων. Γενικά, στον μεσοαστρικό χώρο υπάρχουν μόρια αερίων, κόκκοι σκόνης και κοσμική ακτινοβολία. Το μέγεθος των κόκκων είναι μικρό αλλά αυτοί διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο (προστατεύουν τα μόρια, καταλύουν αντιδράσεις κλπ.). Τέλος, οι κοσμικές ακτίνες είναι πυρήνες ατόμων, ηλεκτρόνια, ποζιτρόνια που έχουν μεγάλες ταχύτητες (της τάξης του 90% της ταχύτητας του φωτός).

Θα πρέπει να τονιστεί ότι αυτά τα γιγάντια σύννεφα αερίων και σκόνης περιέχουν τεράστιους αριθμούς μορίων και εκτείνονται σε τεράστιες αποστάσεις, άνω του ενός έτους φωτός ή και



ΕΙΚΟΝΑ Π5.2.

Μοριακά σύννεφα που ιονίζονται από την ακτινοβολία UV από τα κοντινά O & B άστρα στο νεφέλωμα του Αετού (M16) [Hubble].

περισσότερο. Στο μεγαλύτερο δε μέρος του όγκου τους, οι πιέσεις, οι πυκνότητες και οι θερμοκρασίες είναι υπερβολικά χαμηλές¹.

Με διάφορα είδη φασματοσκοπίας έχει εδραιωθεί η ύπαρξη μιας μεγάλης ποικιλίας των πολυατομικών μορίων, των ιόντων και των ριζών τους στον μεσοαστρικό χώρο. Σε αυτά περιλαμβάνονται απλές οργανικές ενώσεις όπως, CH_4 , CH_3OH , H_2CO , HCOOH , και $\text{CH}_3\text{CH}_2\text{OH}$, ακόρεστες αλυσίδες υδρογονανθράκων (π.χ. HCN , HC_3N) μόρια πολυκυκλικών αρωματικών υδρογονανθράκων (PAHs), καθώς επίσης και ποικίλες ανόργανες ενώσεις όπως H_2O , NH_3 , CO , CO_2 , SO , και SO_2 . Κάποια από αυτά στα εργαστήρια είναι ασταθή αλλά βρίσκονται σε μεγάλη αφθονία στον μεσοαστρικό χώρο. Συνολικά, μέχρι σήμερα, έχουν ανιχνευτεί στον μεσοαστρικό χώρο 141 μόρια, τα οποία αναφέρονται στο προηγούμενο παράρτημα. Πολύ περισσότερα, αναμφισβήτητα, αναμένεται να ανακαλυφθούν. Οι παρατηρήσεις των μεσοαστρικών μορίων στον γαλαξία μας έχουν γίνει πια υπόθεση ρουτίνας^{2,3}. Βεβαίως, δεν υπάρχει κανένας λόγος να πιστεύουμε ότι οι πολύπλοκες οργανικές ουσίες είναι πιο διαδεδομένες στον δικό μας γαλαξία παρά στους άλλους, οι οποίοι λόγω της μεγάλης απόστασης από εμάς έχουν μελετηθεί λιγότερο⁴.

Τα διάχυτα σύννεφα είναι μερικώς διαφανή στην ορατή και υπεριώδη ακτινοβολία ενώ τα πυκνά σύννεφα μορίων είναι γενικά αδιαφανή στις μεσοαστρικές ακτινοβολίες⁵.

Η ποικιλομορφία της αστροχημείας αντανακλά την ευρύτητα των φυσικών συνθηκών που υπάρχουν στο διάστημα καθώς και την ποικιλία των αντιδράσεων που είναι δυνατόν να γίνουν. Έτσι, η χημεία στα πυκνά σύννεφα κυριαρχείται από αντιδράσεις ιόντων-μορίων οι οποίες συμβαίνουν λόγω ιοντισμού που προκαλεί η κοσμική ακτινοβολία. Το αποτέλεσμα είναι τα σκοτεινά σύννεφα να χαρακτηρίζονται από αφθονία ακόρεστων μορίων, ριζών και ιόντων. Στην επιφάνεια περιοχών τέτοιων σύννεφων, όπως και στα διάχυτα σύννεφα, οι αντιδράσεις ιόντων-μορίων είναι ακόμη σημαντικές, αλλά στην προκειμένη περίπτωση η χημεία ελέγχεται από φωτοαντιδράσεις. Οι υψηλές θερμοκρασίες των εκροών της ύλης γύρω από τα άστρα επιτρέπουν αντιδράσεις με υψηλή πιθανότητα να συμβούν, εφόσον υπάρχουν ιδιαίτερα μεγάλες ενέργειες⁴.

Πέρα από τις αντιδράσεις που συνδέονται με τον σχηματισμό των κόκκων², οι αντιδράσεις στην επιφάνεια των κόκκων είναι επίσης σημαντικές. Η επιφάνεια μπορεί να δρα καταλυτικά. Στα σκοτεινά σύννεφα, οι αντιδράσεις υδρογόνωσης και οξείδωσης οδηγούν σε σχηματισμό πάγου (π.χ. H_2O , CH_3OH , NH_3 , CO_2). Φωτόνια FUV (Far Ultraviolet) προκαλούν διέγερση του H_2 το οποίο αντιδρώντας με τις προηγούμενες ενώσεις προκαλεί τον σχηματισμό περισσότερο πολύπλοκων μορίων. Επιπλέον, ο θερμικός πολυμερισμός της φορμαλδεΐδης οδηγεί σε σύνθετα μόρια. Κατά τον σχηματισμό των νέων άστρων, οι πάγοι εξατμίζονται αφήνοντας τον δρόμο ανοιχτό για νέες αντιδράσεις και οδηγώντας σε χημική πολυπλοκότητα. Ο σχηματισμός των μορίων και η χημική τους εξέλιξη είναι αντικείμενο της αστροχημείας. Η αστροχημεία είναι πραγματικά πολύπλοκη.

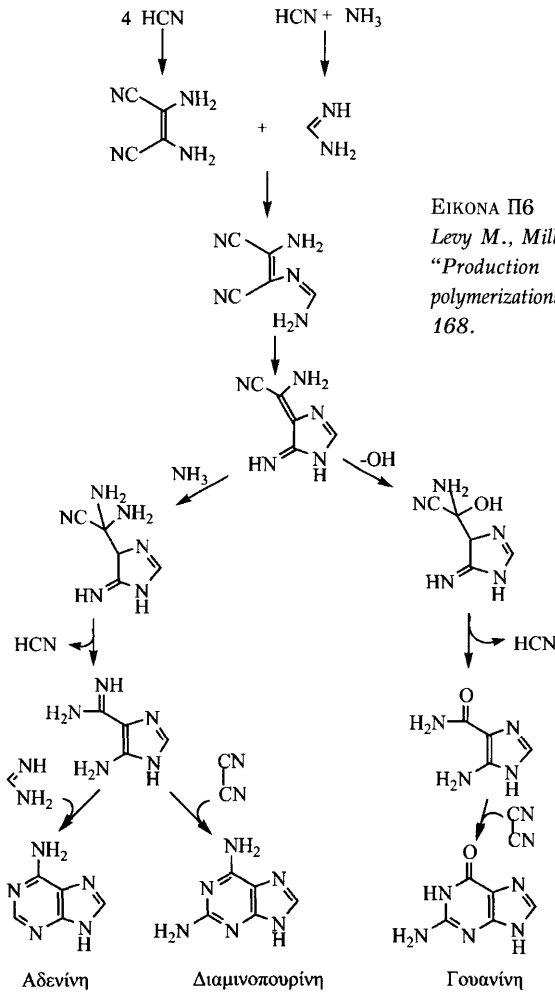
Ο αριθμός των ενδείξεων ότι τα μόρια αυτά επέζησαν μεσοαστρικά, κατά τον σχηματισμό του ηλιακού μας συστήματος, αυξάνεται. Τέτοιες ενδείξεις προέρχονται από μελέτες της σύνθεσης ισότοπων των ανθρακούχων μετεωριτών, από σωματίδια μεσοπλανητικής σκόνης και από κομήτες. Η απομόνωση πολυκυκλικών αρωματικών υδρογονανθράκων με μια χαρακτηριστική ισοτοπική αναλογία $^{12}C/^{13}C$ είναι ένα παράδειγμα. Θεωρείται πολύ πιθανό, τα πτητικά υλικά των πλανητών του εσωτερικού ηλιακού συστήματος, όπως είναι η Γη, να προήλθαν από συγκρούσεις κομητών με συντρίμια μετεωριτών, συντρίμια που μπορεί να περιείχαν πολλές από τις ενώσεις που προϋπήρχαν στο ηλιακό νεφέλωμα. Ως εκ τούτου, υπάρχει άμεση σύνδεση μεταξύ της αστροχημείας και της προέλευσης της ζωής στη γη και βέβαια η μελέτη της αστροχημείας παίζει σημαντικό ρόλο σε ό,τι έχει να κάνει με την ανάδυση της ζωής στο σύμπαν.

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Irvine, W. M. (1998) «Extraterrestrial Organic Matter. A review». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 28:365-383.
2. Ohta, K., Yamada, T., Nakanishi, K., Kohno, K., Akiyama, M. and Kawabe, R. (1996) *Nature*, 382:426-428.
3. Omont, A., Petitjean, P., Guilloteau, S., McMahon, R. G., Solomon, P. M. and Pecontal, E. (1996) *Nature*, 382:428.
4. Tielens, A. G. G. M. and Charnley, S. B. (1997) «Circumstellar and interstellar synthesis of organic molecules». *Orig. Life Evol. Biosphere*, 27:23-51.
5. Songaila, A. and Cowie, L. L. (1996) *Astron. J.*, 112, 335.

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ 6

Προτεινόμενος προβιοτικός μηχανισμός σύνθεσης αδενίνης και υποξανθίνης



ΕΙΚΟΝΑ Π6

Levy M., Miller S. L. and Orò J. (1999)
 "Production of guanine from NH₄CN
 polymerizations". *J. Mol. Evol.*, 49:165-
 168.

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ 7

Οι τρεις επικράτειες της ζωής – Ομοιότητες και διαφορές

Σε τι μοιάζουν όλα τα κύτταρα μεταξύ τους

Χρωμοσωμικό υλικό	Δίκλωνο DNA
Μεταγραφή RNA	Κοινή αρχέγονη RNA πολυμεράση
Μετάφραση	Κοινά αρχέγονα rRNAs και παράγοντες επιμήκυνσης
Πρωτεΐνες	Κοινές αρχέγονες λειτουργικές δομικές περιοχές (functional domains)
Δομή του κυττάρου	Η οριοθέτηση των κυττάρων και η διαμερισματοποίηση γίνεται με μεμβράνες

Βακτήρια Αρχαία Ευκάρυα

Σε τι μοιάζουν τα Αρχαία-Βακτήρια μεταξύ τους

Μέγεθος του κυττάρου	1-100 μm^2 (συνήθως)	1-10 ⁶ μm^2
DNA χρωμοσώματα	Κυκλικά (συνήθως)	Γραμμικά
Οργάνωση γονιδίων	Πολλαπλά γονίδια σε οπερόνια -λίγα ιντρόνια	Απλά γονίδια Πολλά ιντρόνια
Μεταβολισμός	Απονιτροποίηση, καθήλωση N ₂ , λιθοτροφία, αναπνοή και ζύμωση	Αναπνοή και ζύμωση
Πυρηνική μεμβράνη	Καμία (πυρηνοειδής)	Πυρηνική μεμβράνη
Μονοκύτταροι/πολυ- κύτταροι οργανισμοί	Μονοκύτταροι	Μονοκύτταροι ή πολυκύτταροι

Σε τι μοιάζουν τα Αρχαία-Ευκάρυα μεταξύ τους

Μονομοριακό κυτταρικό τοίχωμα	Πεπτιδογλυκάνη (σχεδόν πάντοτε)	Απουσιάζει στα περισσότερα είδη (τα μεθανογόνα έχουν ψευδοπεπτιδογλυκάνη)
Ευαισθησία των ριβοσωμάτων σε Cam, Kan, και Str	Ευαίσθητα	Ανθεκτικά
Έναρξη μετάφρασης	Φορμυλο-μεθειονίνη	Μεθειονίνη (εκτός από μιτοχόνδρια -F-Met)
RNA πολυμεράση	Βακτηριακή	Ευκαρυωτική
Μεταγραφικοί παράγοντες	Βακτηριακοί	Ευκαρυωτικοί

Σε τι μοιάζουν τα Βακτήρια-Ευκάρυα μεταξύ τους

Μεθανογένεση	Όχι	Ναι	Όχι
Ανάπτυξη σε θερμό περιβάλλον	> 80°C	> 100°C	> 80°C
Φωτοσύνθεση	Πολλά είδη Βακτηριοφύλλη	Μόνο τα αλοβακτηρία Βακτηριοφύλλη	Πολλά είδη Χλωροφύλλη
Απορρόφηση χλωροφυλλών	Κόκκινο και μπλε	Πράσινο	Κόκκινο και μπλε
Λιπίδια μεμβρανών	Λιπαρά οξέα ενωμένα με εστερικό δεσμό	Τερπενοειδή ενωμένα με αιθερικό δεσμό	Λιπαρά οξέα ενωμένα με εστερικό δεσμό
Παθογόνα έναντι ζώων και φυτών	Πολλά είναι παθογόνα	Κανένα παθογόνο	Πολλά είναι παθογόνα

Συντομογραφίες αντιβιοτικών

Cam-Chloramphenicol, Kan-Kanamycin SO₄, Str-Streptomycin SO₄: από την ιστοσελίδα

http://biology.kenyon.edu/Microbial_Biorealm/domains.html

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ 8

Ταξινόμηση των οργανισμών αναλόγως με τον τρόπο θρέψης
–Μηχανισμοί συγκέντρωσης ενέργειας που χρησιμοποιούν
οι οργανισμοί

Ταξινόμηση των οργανισμών ανάλογα με τον τρόπο θρέψης

Οι οργανισμοί ανάλογα με τον τρόπο θρέψης χωρίζονται σε αυτότροφους και ετερότροφους.

Αυτότροφοι (λιθότροφοι) οργανισμοί:

Δεσμεύουν ενέργεια είτε από το φως (φωτοαυτότροφοι) είτε από χημικές αντιδράσεις (χημειοαυτότροφοι). Χρησιμοποιούν την ενέργεια αυτή για να φτιάξουν ενώσεις πλούσιες σε ενέργεια, τις οποίες είτε τις αποθηκεύουν είτε τις χρησιμοποιούν ως δομικά συστατικά. Η κύρια πηγή άνθρακα είναι το CO₂. Οι αυτότροφοι οργανισμοί ονομάζονται και παραγωγοί.

Φωτοαυτότροφοι

Είναι οι οργανισμοί που η κύρια πηγή ενέργειάς τους είναι το φως και η πηγή του άνθρακα είναι το CO₂.

Στους φωτοαυτότροφους οργανισμούς περιλαμβάνονται φυτά, φύκη, κυανοβακτήρια και μερικά φωτοσυνθετικά βακτήρια.

Χημειοαυτότροφοι (ή χημειολιθότροφοι):

Παίρνουν ενέργεια από ανόργανες χημικές αντιδράσεις. Οι χημειοαυτότροφοι οργανισμοί αποτελούν τους παραγωγούς στα υδρόθερμα συστήματα του ωκεάνιου πυθμένα. Ως παραγωγοί, οι οργανισμοί

αυτοί αποτελούν το πρώτο επίπεδο της τροφικής αλυσίδας στα υδρόθερμα συστήματα, π.χ. Μεθανογόνα (Αρχαία).

Ετερότροφοι (Οργανότροφοι) οργανισμοί:

Οργανισμοί που παίρνουν ενέργεια καταναλώνοντας οργανικές ενώσεις ενεργειακά πλούσιες οι οποίες, σήμερα, συνθέτονται από τους αυτότροφους οργανισμούς. Ονομάζονται και καταναλωτές.

Πολλοί ετερότροφοι οργανισμοί είναι αναερόβιοι.

Φωτοετερότροφοι οργανισμοί

Είναι οι οργανισμοί των οποίων η πηγή ενέργειας είναι το φως και οι οποίοι χρησιμοποιούν οργανικές ενώσεις ως κύρια πηγή άνθρακα. Οι οργανισμοί αυτοί δεν μπορούν να μετατρέψουν το CO₂ σε σάκχαρα ούτε να παράγουν O₂.

Τα παραπάνω βρίσκονται συνοπτικά στον πίνακα Π8.1

Πίνακας Π8.1 Κύριοι τρόποι θρέψης
Κύριοι θρεπτικοί τρόποι

Τρόποι θρέψης	Πηγή ενέργειας	Πηγή άνθρακα	Τύποι οργανισμών
Αυτοτροφικά			
Φωτοαυτοτροφικά	Φως	CO ₂	Φωτοσυνθετικά προκαρυωτικά, π.χ. κυανοβακτήρια Φυτά Κάποια πρώτιστα (φύκη)
Χημειοαυτοτροφικά	Ανόργανα υλικά	CO ₂	Κάποια προκαρυωτικά (π.χ. <i>Sulfolobus</i>)
Ετεροτροφικά			
Φωτοετεροτροφικά	Φως	Οργανικές ενώσεις	Κάποια προκαρυωτικά
Χημειοετεροτροφικά	Οργανικές ενώσεις	Οργανικές ενώσεις	Πολλά προκαρυωτικά και πρώτιστα Μύκητες Ζώα Κάποια παρασιτικά φυτά

Μηχανισμοί συγκέντρωσης ενέργειας που χρησιμοποιούν οι οργανισμοί και εξέλιξη της ζωής

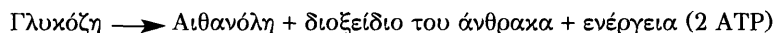
Οι χημειοαυτότροφοι οργανισμοί δεσμεύουν ενέργεια από ανόργανες χημικές αντιδράσεις, π.χ. Μεθανογόνα (Αρχαία).



Ο μηχανισμός αυτός δεν είναι αποδοτικός σε ATP, αλλά παράγει αρκετό μεθάνιο.

Μεθανογόνοι οργανισμοί καταναλώνουν διοξείδιο του άνθρακα στα υδρόθερμα υποθαλάσσια συστήματα. Ας σημειωθεί ότι όλοι οι μεθανογόνοι οργανισμοί δεν είναι αυτότροφοι, υπάρχουν και ετερότροφοι. Είναι όμως όλοι αυστηρά *αναερόβιοι*.

Οι ετερότροφοι οργανισμοί παίρνουν ενέργεια καταναλώνοντας οργανικές ενώσεις ενεργειακά πλούσιες οι οποίες σήμερα συνθέτονται από τους αυτότροφους οργανισμούς, π.χ. ζύμωση.



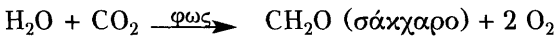
Τα βακτήρια χρησιμοποιούν αυτό το μονοπάτι για την τροφή τους και τον καταβολισμό των οργανικών ενώσεων, όπως των σακχάρων, αλλά δεν σπάνε κάθε δυνατό δεσμό πλούσιο σε ενέργεια. Ως επακόλουθο μάς δίνουν μια ένωση πλούσια σε ενέργεια (αιθανόλη) και ATP (η απόδοση της αντίδρασης είναι χαμηλή σε ATP).

Επιπρόσθετα πολλοί ετερότροφοι οργανισμοί δεν ανέχονται το οξυγόνο. Είναι *αναερόβιοι*.

Η ζύμωση και η χημειο-αυτοτροφία ήταν πιθανόν κοινά στην αρχαϊκή εποχή. Βαθμιαία, οι μικροοργανισμοί που χρησιμοποιούσαν αυτά τα μονοπάτια, κατανάλωσαν όλο το υδρογόνο και τις προβιοτικές οργανικές ενώσεις που ήταν παρούσες στην επιφάνεια της Γης. Αυτό θα οδήγησε σε μια αρχαϊκή ενεργειακή κρίση. Με μικρή ποσότητα αυτού του είδους της τροφής, αναγκαστικά ευνοήθηκαν νέα είδη οργανισμών.

Οι φωτοαυτότροφοι αιχμαλωτίζουν την ηλιακή ενέργεια χρησιμοποιώντας μόρια με οργανομεταλλικά σύμπλοκα, π.χ. πορφυρίνες. Η χλωροφύλλη είναι ένα είδος πορφυρίνης που χρησιμοποιείται για τον σκοπό αυτό. Η ηλιακή ενέργεια χρησιμοποιείται για παραγωγή ATP, το οποίο χρησιμοποιείται για παραγωγή σακχάρων.

Φωτοσύνθεση



Το ένζυμο ρουμπίσκο χρησιμοποιήθηκε για να διευκολύνει τη μετατροπή του διοξειδίου του άνθρακα σε σάκχαρο.

Όταν άρχισε να λειτουργεί η φωτοσύνθεση, που παράγαγε O_2 , ήταν μια από τις μεγαλύτερες επαναστάσεις που έγιναν ποτέ στη Γη. Η παραγωγή τροφής από την ηλιακή ενέργεια, το νερό και το διοξείδιο του άνθρακα, παράγοντας οξυγόνο ως παραπροϊόν είχε μεγάλες επιπτώσεις στο περιβάλλον της Γης:

1) Οι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί είχαν σχεδόν μια απεριόριστη πηγή τροφής.

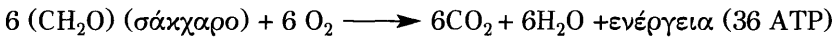
2) Το οξυγόνο είναι τοξικό για πολλά είδη Αρχαίων και Βακτηρίων. Έτσι το απόβλητο αέριο από τη φωτοσύνθεση μπορεί να οδήγησε Αρχαία και Βακτήρια σε φυσικά περιβάλλοντα όπου το οξυγόνο είναι σπάνιο.

3) Το οξυγόνο δημιουργεί προβλήματα ακόμη και στους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς γι' αυτό οι περισσότεροι χρησιμοποιούν αντιοξειδωτικά για να προστατεύσουν τους ιστούς τους από αυτό.

4) Τα υψηλά επίπεδα του οξυγόνου επέτρεψαν ένα νέο σύστημα αξιοποίησης ενέργειας από οργανική ύλη.

Αερόβια αναπνοή

Οι οργανισμοί που χρησιμοποιούν την αερόβια αναπνοή μετατρέπουν τις οργανικές ενώσεις με ελεύθερο οξυγόνο προς διοξείδιο του άνθρακα, νερό και ενέργεια. Για παράδειγμα:

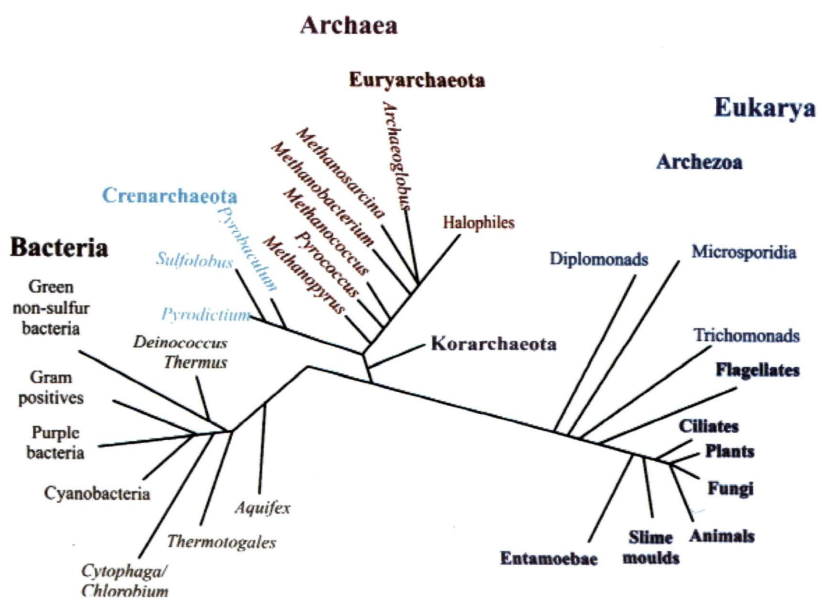


Η αναπνοή είναι πολύ περισσότερο αποδοτική από τη ζύμωση. Παράγει πολύ περισσότερη ενέργεια, αλλά τα τελικά προϊόντα της δεν είναι πλούσια σε ενέργεια.

Με τις λειτουργίες της φωτοσύνθεσης, που παράγει οξυγόνο, και της αερόβιας αναπνοής, η ζωή ανέπτυξε ένα σύστημα ροής ενέργειας με σχεδόν απεριόριστες δυνατότητες. Όλα όσα απαιτούνταν για να διατηρηθεί ένα οικοσύστημα ήταν φως, νερό και διοξείδιο του άνθρακα.

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ 9

Όλοι οι ζωντανοί οργανισμοί όπως ήδη αναφέραμε ταξινομούνται, όπως φαίνεται στην παρακάτω εικόνα, σε τρεις επικράτειες¹, τα Βακτήρια, τα Αρχαία και τα Ευκάρυα. Η κάθε επικράτεια χωρίζεται περαιτέρω σε διάφορες διακλαδώσεις.



ΕΙΚΟΝΑ Π9.1.

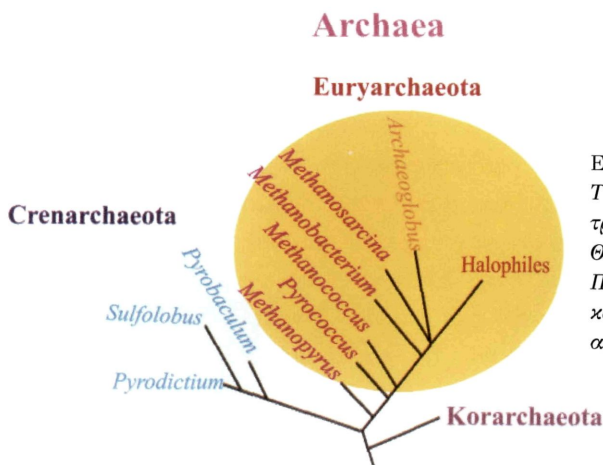
Ταξινόμηση των οργανισμών σε τρεις επικράτειες

Από τη στιγμή της ανακάλυψης ότι τα μεθανογόνα ανήκουν στα Αρχαία και όχι στα Βακτήρια, αρκετές άλλες ομάδες Αρχαίων έχουν ανακαλυφθεί. Αυτές περιλαμβάνουν μερικά πολύ παράξενα μικρόβια τα οποία αναπτύσσονται στο εξαιρετικά αλμυρό νερό, καθώς επίσης και μικρόβια που ζουν σε θερμοκρασίες που πλησιάζουν το σημείο βρασμού του νερού. Ακόμα πιο πρόσφατα, οι επιστήμονες έχουν

αρχίσει να βρίσκουν τα Αρχαία σε μια αυξανόμενη ποικιλία φυσικών περιβάλλοντων, όπως στην ωκεάνια επιφάνεια, σε βαθιές ωκεάνιες λάσπες, σε έλη πλούσια σε άλατα, σε έντερα ζώων, ακόμη και σε αποθέματα πετρελαίου βαθιά κάτω από την επιφάνεια της Γης. Τα Αρχαία έχουν έρθει στο φως μέσα σε 25 μόνο χρόνια και είναι μάλιστα, σχεδόν, πανταχού παρόντα!

Τα Αρχαία (παλαιότερα αποκαλούνταν Αρχαιοβακτήρια) θεωρείται πως ανήκουν στους παλαιότερους οργανισμούς του πλανήτη μας και πιθανόν να μοιάζουν πολύ με τα πρώτα κύτταρα που κατοίκησαν στη Γη. Ο όρος «Αρχαία» αναφέρεται στην αρχαία προέλευσή τους και προέρχεται από την αντίστοιχη ελληνική λέξη. Κατοικούν σε μερικά από τα πιο ακραία περιβάλλοντα του πλανήτη, όπου οι περισσότεροι άλλοι οργανισμοί δεν μπορούν να επιζήσουν. Αυτά τα περιβάλλοντα χαρακτηρίζονται από τις συνθήκες που πιθανόν να επικρατούσαν στην πρώιμη Γη. Διαφέρουν τόσο πολύ από τα Βακτήρια όσο και από τα ευκαρυωτικά. Η ανακάλυψη τους από τον Carl Woese, τον οδήγησε να προτείνει το σύστημα τριών επικρατειών.

Φυλογενετικά τα Αρχαία εμπίπτουν σε τρεις ευδιάκριτες ομάδες, από τις οποίες οι δύο έχουν μελετηθεί εκτενώς. Η μία ομάδα περιλαμβάνει Μεθανογόνα, θειικά αναγόμενα (το γένος *Archaeoglobus*), δύο τύπους Θερμόφιλων (το γένος *Thermoplasma* και την ομάδα *Thermococcus-Pyrococcus*) και ακραία Αλόφιλα. Το προτεινόμενο επίσημο όνομα για την ομάδα αυτήν είναι Ευρυαρχαιότα (*Euryarchaeota*). Χρησιμοποιούνται, επίσης, τα ονόματα Ευρυαρχαιότες ή πιο απλά Ευρυότες.



ΕΙΚΟΝΑ Π9.2.

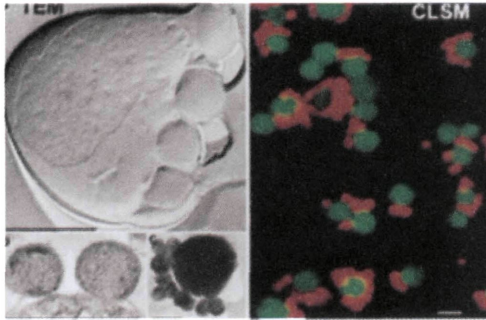
Τα Αρχαία χωρίζονται σε τρεις ομάδες (Μεθανογόνα, Θερμόφιλα και Αλόφιλα). Πρόσφατα έχει προστεθεί και μια τέταρτη: τα Νανοαρχαία.

Στη δεύτερη ομάδα των Αρχαίων εμπίπτουν τα περισσότερα από αυτά που έχουν ονομαστεί «θερμοοξινόφιλα», «θειο-εξαρτώμενα αρχαιοβακτήρια», «εοκύτταρα» ή «ακραία θερμοφιλα». Είναι μια σχετικά ομοιογενής ομάδα, της οποίας οικολογικά η θέση είναι θερμοφιλή. Εφόσον η θερμοφιλικότητα είναι ο μόνος γενικός φαινότυπος που παρατηρείται στις δύο διακλαδώσεις των Αρχαίων, είναι και ο αρχαίος φαινότυπος των Αρχαίων. Από αυτό το βασίλειο προτάθηκε το όνομα Κρηνοαρχαιότα (*Crenarchaeota*). Χρησιμοποιούνται επίσης τα ονόματα Κρηναρχαότες ή Κρηνότες. Ας σημειωθεί ότι το όνομα Κρηνοαρχαιότα ετυμολογείται από την ελληνική λέξη κρήνη, δηλαδή πηγή, λόγω της φαινομενικής ομοιότητας του φαινότυπου με την αρχαία (πηγή) της επικράτειας των Αρχαίων.

Για την τρίτη ομάδα, τα Κοραρχαιότα, δεν γνωρίζουμε πολλά, καθώς οι οργανισμοί που ανήκουν στην ομάδα αυτή ανακαλύφθηκαν σχετικά πρόσφατα. Τα Κοραρχαιότα έχουν βρεθεί σε υπερθερμοφιλα περιβάλλοντα, παρόμοια με αυτά που κατοικούνται από τα Κρηναρχαιότα. Η ανάλυση 16S RNA τα διαχωρίζει από τα άλλα Αρχαία και πιθανόν, στην εξελικτική αλυσίδα, να είναι πρόγονοι τους. Παρόλο που σε καλιέργεια ζουν ελάχιστα περισσότερα, το μόνο γνωστό είναι ότι αυτοί οι οργανισμοί αυξάνονται σε βέλτιστη θερμοκρασία 85°C.

Μια τέταρτη ομάδα έχει πρόσφατα ανακαλυφθεί, τα Νανοαρχαία. Πρόκειται για οργανισμούς που ζουν στο αφιλόξενο (για μας) περιβάλλον ενός υδροθερμού υποθαλάσσιου συστήματος, έχουν μικροσκοπικό μέγεθος γονιδιώματος το οποίο πλησιάζει το θεωρητικό ελάχιστο της ύπαρξης μιας οντότητας. Ο *Nanoarchaeum equitans* είναι σφαιρικός, διαμέτρου μόλις 400 nm, και μεγαλώνει συνδεδεμένος με την επιφάνεια ενός συγκεκριμένου ξενιστή. Είναι ένας συμβιωτής –εάν όχι ένα παράσιτο– και δεδομένου ότι αυτό ζει σε συνθήκες παρόμοιες με εκείνες που υποθέτουμε ότι υπήρχαν στην πρώιμη Γη, ενδέχεται να είναι ένας επιζών συγγενής των πιο πρώιμων μορφών ζωής^{2,3}.

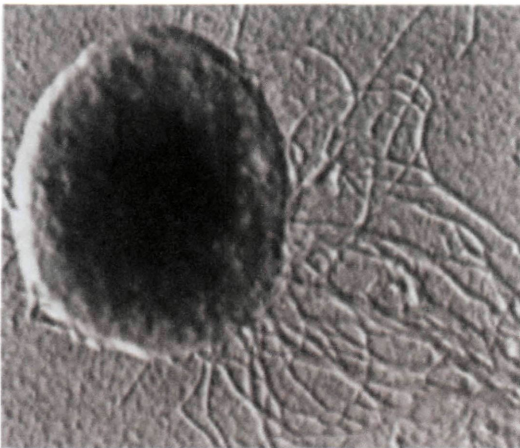
Αν και τα Αρχαία είναι γνωστά ως οι μικροοργανισμοί που ζουν σε ακραία φυσικά περιβάλλοντα, εντούτοις δεν εντοπίζονται εκεί. Έχει αποδειχτεί επίσης, ότι τα Αρχαία εμφανίζονται σε αφθονία στο πλαγκτόν της ανοικτής θάλασσας. Πολλά αναμένεται να ανακαλυφθούν για αυτά τα μικρόβια, αλλά είναι σαφές ότι τα Αρχαία είναι μια εντυπωσιακά διαφορετική κατηγορία οργανισμών. Τα Αρχαία μελετούνται και κατανοούνται σιγά σιγά σε μεγαλύτερο βαθμό.



ΕΙΚΟΝΑ Π9.3.

Τα Νανοαρχαία συνδεδεμένα με *Ignicoccus*. Τα Αρχαία *Nanoarchaeum equitans* είναι μικροσκοπικοί σφαιρικοί, συμβιωτικοί οργανισμοί. Τα *Nanoarchaeum equitans* είναι προσδεδεμένα στην εξωτερική μεμβράνη των *Ignicoccus*. Τα Νανοαρχαία έχουν ένα μικροσκοπικό γονιδίωμα μόλις 490 kb. Τα *Ignicoccus* ανήκουν στα Κρηναρχαιότα [ευγενική χορηγία Huber et al.]

Ένα δείγμα οργανισμού που ανήκει στα Αρχαία είναι το Μεθανογόνο, *Methanococcus jannaschii*, που βρέθηκε σε βάθος 3km στους 85°C. Έχει 1.738 γονίδια, από τα οποία το 56% είναι νέα για την επιστήμη. Τα γονίδια του είναι σαν αυτά των Βακτηρίων και των Οπερονίων, αλλά διαθέτουν πρωτεϊνοσύνθεση, διαδικασίες μετάδοσης πληροφορίας και συστήματα έκκρισης σαν αυτές των Ευκαρυωτικών⁵.



ΕΙΚΟΝΑ Π9.4.

Το *Methanococcus jannaschii* ανήκει στα Αρχαία. Αυστηρά αναερόβιος οργανισμός, χρησιμοποιεί ως πηγή ενέργειας H_2 και CO_2 . Αυξάνεται σε ένα μέσο με μεταλλικά στοιχεία μεταπτώσεως παρόμοιο με το μέσο από όπου απομονώθηκε (λευκές καμινάδες)⁶.

Παρακάτω δίνονται οι γνωστοί Αρχαίοι οργανισμοί ταξινομημένοι⁶:

- **Crenarchaeota**
 - ο Desulfurococcales
 - *Aeropyrum*
 - *Ignicoccus*
 - ο Sulfolobales
 - *Sulfolobus*
 - ο Thermoproteales
- **Euryarchaeota**
 - ο Archaeoglobales
 - *Archaeoglobus*
 - ο Haloarchaea (-bacteriales)
 - *Halobacterium*
 - *Natronococcus*
 - ο Methanobacteriales
 - *Methanothermobacter*
 - ο Methanococcales
 - *Methanococcus*
 - *Methanosarcinas*
 - ο Methanopyrales
 - *Methanopyrus*
 - ο Thermococcales
 - *Pyrococcus*
 - ο Thermoplasmatales
 - *Ferroplasma*
 - *Thermoplasma*
- **Korarchaeota**
- **Nanoarchaeota**
 - *Nanoarchaeum*

Μερικά ακραία περιβάλλοντα και κάποιοι Αρχαίοι οργανισμοί που ζουν σε αυτά

Όπως αναφέρθηκε, οι οργανισμοί που ανήκουν στην επικράτεια των Αρχαίων κατοικούν σε μερικά από τα πιο ακραία περιβάλλοντα στη Γη. Βεβαίως, όπως αναφέρεται και στο επόμενο παράρτημα, δεν ανήκουν όλοι οι ακραιόφιλοι οργανισμοί στην επικράτεια των Αρχαίων. Η παρακάτω εικόνα επεξηγεί μερικά από τα ακραία περιβάλλοντα στα οποία ζουν οι Αρχαίοι οργανισμοί⁴.



1. Πάγος
θάλασσας

2. Υδροθερμες
υποθαλάσσιες
ρωγμές

3. Θειϊκές πηγές

4. Αλατούχα λίμνη

5. Αλκαλική λίμνη

Μικροοργανισμοί που προτιμούν τα κρύα περιβάλλοντα (ψυχρόφιλοι)

Μικροοργανισμοί που προτιμούν τα θερμά περιβάλλοντα (θερμόφιλοι και υπερθερμόφιλοι)

Μικροοργανισμοί που προτιμούν τα όξινα περιβάλλοντα (οξεόφιλοι)

Μικροοργανισμοί που προτιμούν μεγάλες συγκεντρώσεις αλάτων (αλόφιλοι)

Μικροοργανισμοί που προτιμούν τα αλκαλικά περιβάλλοντα (αλκαλόφιλοι)

Polaromonas vacuolata

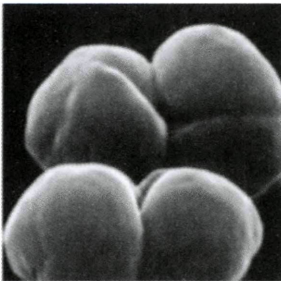
Methanopyrus kandleri

Sulfolobus acidocaldarius

Haloferax volcanii

Natronobacterium gregoryi

Μεθανογόνα



Methanosarcina barkeri

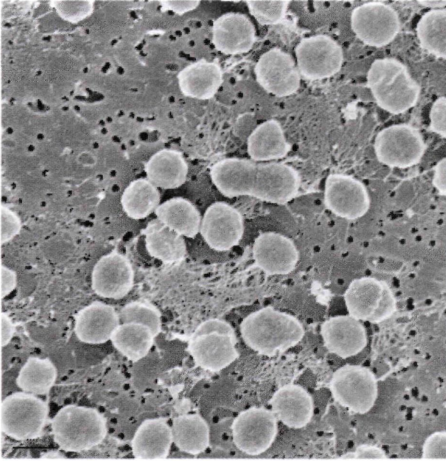
Τα μεθανογόνα είναι αυστηρά αναερόβιοι οργανισμοί που παράγουν το μεθάνιο ως υποπροϊόν παραγωγής ενέργειας. Ζουν σε περιβάλλοντα όπου δεν υπάρχει οξυγόνο, όπως τα έλη ή μέσα στα έντερα ζώων (συμπεριλαμβανομένων των ανθρώπων). Εκεί παίζουν συχνά σημαντικό ρόλο στην πέψη καταβολίζοντας την κυτταρίνη. Χρησιμοποιούνται μερικές φορές για να αποσυνθέσουν τα λύματα ή τα απορρίμματα.

Αλόφιλα

Τα αλόφιλα ζουν σε περιοχές με μεγάλη συγκέντρωση σε αλάτι, όπως η Νεκρά θάλασσα, η Μεγάλη Αλατούχα λίμνη (Great Salt Lake) ή σε λίμνες όπου εξατμίζεται το νερό της θάλασσας. Μερικά αλόφιλα απλά ανέχονται τα εξαιρετικά αλατώδη περιβάλλοντα, ενώ σε άλλα είναι απαραίτητα για να επιβιώσουν. Το κυτταρικό τοίχωμα, τα ριβοσώματα και τα ένζυμά τους απαιτούν υψηλή συγκέντρωση Na^+ για να σταθεροποιηθούν. Τα περισσότερα είναι φωτοαυτότροφα και χρησιμοποιούν τη χρωστική ουσία της βακτηριοροδοψίνης για τη φωτοσύνθεση. Αυτή η πορφυρή χρωστική ουσία είναι υπεύθυνη για το χρώμα τους. Κάποια είναι ετερότροφα και συμπληρώνουν την τροφή τους με τη χρησιμοποίηση του φωτός μέσω βακτηριοροδοψίνης. Το εκτενέστερα μελετημένο Αρχαίο αλόφιλο είναι το *Halobacterium*. Η φωτοευαίσθητη χρωστική ουσία βακτηριοροδοψίνη τού δίνει το χρώμα του και του παρέχει χημική ενέργεια. Η βακτηριοροδοψίνη έχει ένα ωραίο πορφυρό χρώμα και αντλεί πρωτόνια έξω από τη μεμβράνη. Όταν αυτά τα πρωτόνια ρέουν προς τα πίσω, χρησιμοποιούνται στη σύνθεση του ATP, η οποία είναι η πηγή ενέργειας του κυττάρου.

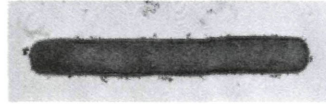
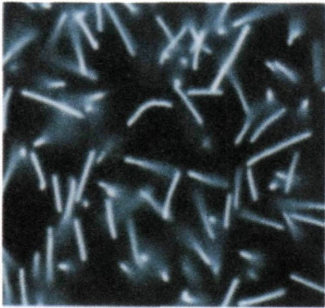
Θερμόφιλα

Τα θερμόφιλα ζουν σε εξαιρετικά θερμές συνθήκες, όπως οι υποθαλάσσιες υδρόθερμες ρωγμές (βλέπε εικόνα αριστερά) ή σε θερμές πηγές θείου. Μπορούν να επιζήσουν σε νερό θερμοκρασίας άνω των 100°C . Τα περισσότερα είναι χημειοαυτότροφα και πιθανόν να είναι το κλειδί στην προέλευση του μεταβολισμού των κυττάρων. Πραγματοποιούν μια αντίδραση με τις ενώσεις του σουλφιδίου υδρογόνου (H_2S) και τις ενώσεις του σιδήρου (Fe) οι οποίες ήταν άφθονες στην πρόωρη Γη για να παράγουν την ενέργεια.

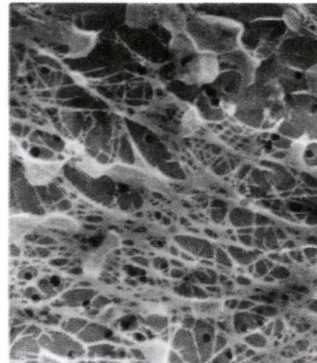
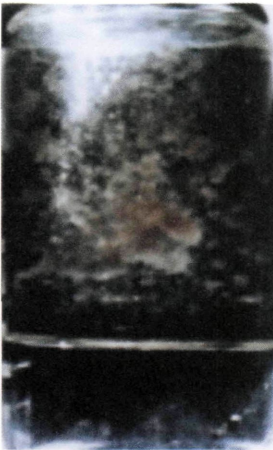


ΕΙΚΟΝΑ Π9.5:
Methanococcus jannaschii
[Ευγενική χορηγία B. Boonyaratana-
kornkit & D. S. Clark, Chemical
Engineering, G. Vrdoljak Electron
Microscope Lab, University of California
Berkeley].

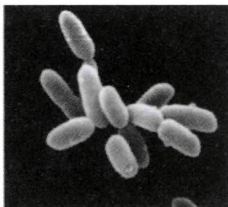
Μερικοί οργανισμοί που
ανήκουν στα Αρχαία



ΕΙΚΟΝΑ Π9.6:
*Methanopyrus kandleri*⁷⁻⁹. Το μεθανογόνο υπερθερ-
μόφιλο λιθοαυτότροφο αυτό Αρχαίο αναπτύσσεται
στους 110°C σε μια ατμόσφαιρα H₂-CO₂. Έχει πλά-
τος 0,5 μm και μήκος 2-14μm. Έχει ένα κυκλικό
χρωμόσωμα 1.694.969 bp. Βρέθηκε σε μια “μαύρη
καμινάδα” σε βάθος 2000m στον ωκεάνειο βυθό.



ΕΙΚΟΝΑ Π9.7:
Pyrodictium θερμοφίλος Αρχαίος οργανισμός που ανήκει
στα Κρηναρχαϊότα.

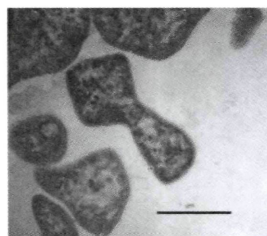
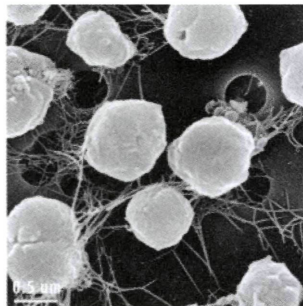


ΕΙΚΟΝΑ Π9.8:

Το Αρχαίο *Halobacterium salinarum*. Είναι αερόβιος οργανισμός με βέλτιστη αύξηση 37°C και φυσικά, όπως δηλώνει και το όνομά του, αναπτύσσεται σε υψηλές συγκεντρώσεις άλατος. Η ανάλυση του γονιδιώματος έδειξε υψηλό ποσοστό G+C βάσεων^{10,11}.

ΕΙΚΟΝΑ Π9.9:

Methanocaldococcus jannaschii^{12,5}. Αυτότροφος θερμοφίλος οργανισμός, αυστηρά αναερόβιος. Ήταν ο πρώτος οργανισμός του οποίου το γονιδιώμα συγκρίθηκε με τα γονιδιώματα των Βακτηρίων και των Ευκάρυων. Βρέθηκε σε μια "άσπρη καμινάδα". Αρχικά ήταν τυπικό είδος του γένους *Methanococcus*, αλλά, λόγω της ικανότητάς του να αναπτύσσεται σε μεγαλύτερη θερμοκρασία αναταξινομήθηκε. Έχει ένα κυκλικό χρωμόσωμα 1.664.970bp, ένα μεγάλο πρόσθετο χρωμοσωμικό στοιχείο 58.407bp και ένα μικρό πρόσθετο χρωμοσωμικό στοιχείο 16.550bp. Βρέθηκαν ομοιότητες με τα γονιδιώματα των άλλων επικρατειών αλλά και διαφορές. Ο *Methanocaldococcus jannaschii* μπορεί να αναπτύσσεται σε πίεση μέχρι και πάνω από 200 atm και σε μια θερμοκρασία που κυμαίνεται μεταξύ των 48 και 94°C, με μια βέλτιστη θερμοκρασία που είναι 85°C. [B. Boonyaratankornkit & D. S. Clark, Chemical Engineering, G. Vrdoljak Electron Microscope Lab, University of California Berkeley].



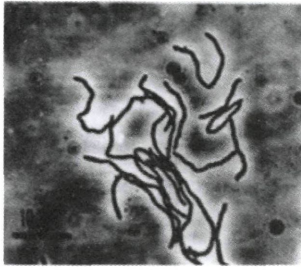
ΕΙΚΟΝΑ Π9.10:

Methanoculleus submarinus^{13,14}



ΕΙΚΟΝΑ Π9.11:

Το Αρχαίο *Methanosarcina acetivorans*. Τα είδη που ανήκουν στα *Methanosarcina* μπορούν να σχηματίσουν αποικίες κυττάρων. Έχουν βρεθεί σε διάφορα περιβάλλοντα όπως στο στομάχι των αγελάδων, των προβάτων, των αιγών, των ελαφιών και στο παχύ έντερο των ανθρώπων. Πρόσφατα στο *M. barkeri* ανιχνεύτηκε το 22° αμινοξύ, η πυρολυσίνη¹⁵. [Ευγενική χορηγία Everly Conway de Macario και Alberto J. L. Macario].

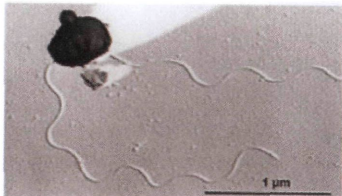
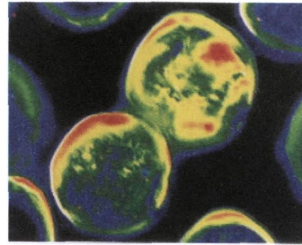


ΕΙΚΟΝΑ Π9.12:

Το *Methanothermobacter thermoautotrophicum* μπορεί να απομονωθεί από εγκαταστάσεις επεξεργασίας αποβλήτων. Αυτό το Αρχαίο αναπτύσσεται σε θερμοκρασίες που κυμαίνονται από 40 με 70°C με βέλτιστο στους 65°C. Είναι αναερόβιος λιθοαυτότροφος θερμοφίλος οργανισμός και για να αναπτυχθεί απαιτεί μόνο CO₂, H₂ και άλατα. Αν και Μεθανογόνο συγκρίνοντας το γονιδιώμά του με το γονιδίωμα του *Methanocaldococcus jannaschii* έχει αρκετές διαφορές^{16,17}

ΕΙΚΟΝΑ Π9.13:

Ο *Archaeoglobus fulgidus* είναι αναερόβιος υπερθερμοφίλος οργανισμός που μεταβολίζει το θείο και βρέθηκε σε υδροθερμες ρωγμές, κοιτάσματα πετρελαίου και θερμές πηγές. Είναι γνωστό ότι προκαλεί διάβρωση του σιδήρου και του χάλυβα στα συστήματα επεξεργασίας πετρελαίου, γιατί σχηματίζει σουλφίδιο του σιδήρου. Η ανάλυση του γονιδιώματός του έδειξε ότι το ένα τέταρτο των γονιδίων είναι συντηρημένα όπως ισχύει σε άλλα Αρχαία των οποίων, όμως, δεν γνωρίζουμε τις λειτουργίες, το άλλο τέταρτο κωδικοποιεί πρωτεΐνες μοναδικές για τον οργανισμό αυτό. Επίσης υπάρχουν πολλοί διπλασιασμοί και οι αναπαραχθείσες πρωτεΐνες δεν είναι ίδιες. Κάτω από συνθήκες στρες σχηματίζει βιοϋμένια τα οποία σκέφτονται να χρησιμοποιηθούν επωφελώς για ιατρικούς ή άλλους λόγους όπως την αποτοξίνωση μετάλλων.¹⁸⁻²⁰ [Nature]



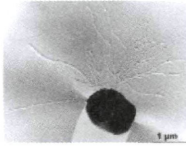
ΕΙΚΟΝΑ Π9.14:

Ένα κύτταρο *Archaeoglobus veneficus*. Γενικά, όλα τα είδη *Archaeoglobus* είναι αναερόβιοι οργανισμοί που μεταβολίζουν το θείο και το σχήμα τους είναι μια ανώμαλη σφαίρα με έναν γλυκοπρωτεϊνικό φάκελο και μη πολικά μαστίγια. [Ευγενική χορηγία Karl Stetter.]

ΕΙΚΟΝΑ Π9.15:

Ο *Aeropyrum* ανήκει στα Κρηναρχαιότα και είναι ένας υπερθερμοφίλος οργανισμός (έχει βέλτιστη ανάπτυξη μεταξύ 90 και 95°C, pH 7, και αλατότητα 3.5%) και έχει πολλά ίδια χαρακτηριστικά με τον *Pyrococcus*, εκτός από το ότι είναι ένα αερόβιο Αρχαίο. Πιστεύεται ότι η εύρεση αλληλουχίας του οργανισμού αυτού θα μπορούσε να δώσει απαντήσεις για την προέλευση του συστήματος της οξυγονούχας αναπνοής²¹.
Εικόνα του *Aeropyrum pernix* K1 [Ευγενική χορηγία του NITE και του Prof. Y Sako, Kyoto Univ., Japan]

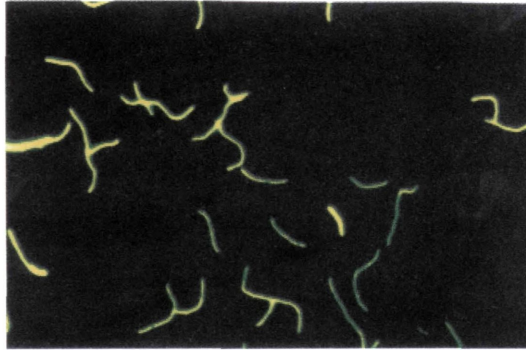




ΕΙΚΟΝΑ Π9.16:
*Pyrococcus furiosus*²²
[Ευγενική χορηγία Henry C. Aldrich].

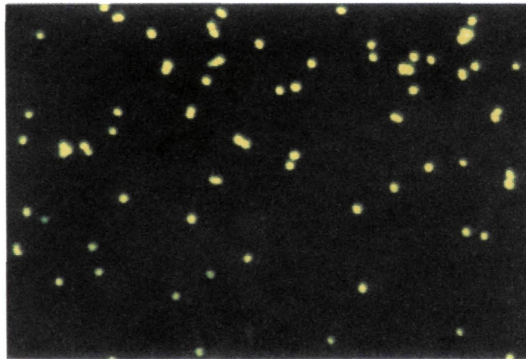
Χαρακτηριστικό της ποικιλομορφίας των μεθανογόνων είναι οι ακόλουθες εικόνες οργανισμών που ανήκουν στην κατηγορία αυτή.

A



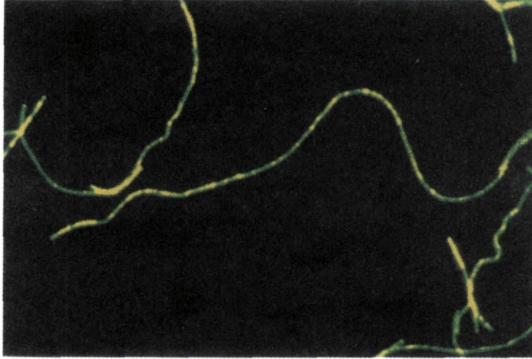
Methanobacterium bryantii: Έμμεσος ανασοφθορισμός με εξειδικευμένο αντίσωμα. Μεγέθυνση x 4.000. [Ευγενική χορηγία Everly Conway de Macario και Alberto J. L. Macario].

B



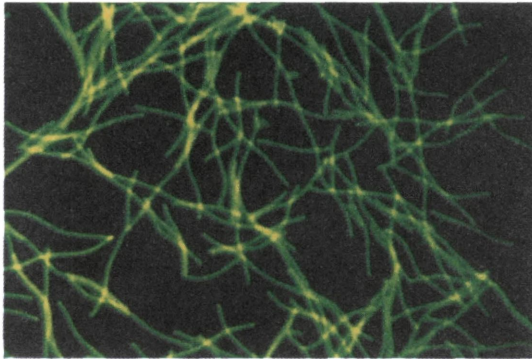
Methanococcus vannielii: Έμμεσος ανασοφθορισμός με εξειδικευμένο αντίσωμα. Μεγέθυνση x 4.000. [Ευγενική χορηγία Everly Conway de Macario και Alberto J. L. Macario].

Γ



Methanoseta concillii: Έμμεσος ανασοφθορισμός με εξειδικευμένο αντίσωμα. Μεγέθυνση x 4.000. [Ευγενική χορηγία Everly Conway de Macario και Alberto J. L. Macario].

Δ



Methanospirillum hungatei: Έμμεσος ανασοφθορισμός με εξειδικευμένο αντίσωμα. Μεγέθυνση x 4.000. [Ευγενική χορηγία Everly Conway de Macario και Alberto J. L. Macario].

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Woese, C. R., Kandler, O. and Wheelis, M. L. (1990) «Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87:4576-4579.
2. Huber, H., Hohn, M. J., Rachel, R., Fuchs, T., Wimmer, V. and Stetter, K. O. (2002) «Nanoarchaeum: A new phylum of Archaea represented by a nanosized hyperthermophilic symbiont». *Nature* 417:63-67.
3. Boucher, Y. and Doolittle, W. F. (2002) «Biodiversity: Something new under the sea». *Nature* 417:27-28.
4. <http://www.bact.wisc.edu/Bact303/MajorGroupsOfProkaryotes>
5. Bult, C. J., White, O., Olsen, G. J., Zhou, L., Fleischmann, R. D., Sutton, G. G., Blake, J. A., FitzGerald, L. M., Clayton, R. A., Gocayne, J. D., Kerlavage, A. R., Dougherty, B. A., Tomb, J. F., Adams, M. D., Reich, C. I., Overbeek, R., Kirkness, E. F., Weinstock, K. G., Merrick, J. M., Glodek, A., Scott, J. L., Geoghagen, N. S. and Venter, J.C. (1996) «Complete genome sequence of the methanogenic archaeon, *Methanococcus jannaschii*». *Science* 273:1058-1073.
6. http://biology.kenyon.edu/Microbial_Biorealm/taxa.html
7. <http://www.biologie.uni-regensburg.de/Mikrobio/Stetter/Frame/index.html>
8. Huber, R., Kurr, M., Jannasch, H. W. and Stetter, K. O. (1989) «*Methanopyrus*: A novel group of abyssal methanogenic archaeobacteria (*Methanopyrus*) growing at 110°C». *Nature* 342:833-834.
9. Kurr, M., Huber, R., Koenig, H., Jannasch, H. W., Fricke, H., Trincone, A., Kristjansson, J. and Stetter, K. O. (1991) «*Methanopyrus kandleri*, gen. and sp.nov. represents a novel group of hyperthermophilic methanogens growing at 110°C». *Arch. Microbiol.* 156:239-247.
10. http://soils1.cses.vt.edu/ch/biol_4684/Microbes/halo.html
11. http://biology.kenyon.edu/Microbial_Biorealm/archaea/halobacterium/halobacterium.html
12. http://biology.kenyon.edu/Microbial_Biorealm/archaea/methanococcus/methanococcus.html?name=Methanococcales&genome=1
13. Mikucki, J. A., Liu, Y., Delwiche, M., Colwell, F. S. and Boone, D. R. (2003) «Isolation of a Methanogen from deep marine sediments that

- contain Methane Hydrates, and description of *Methanoculleus submarinus* sp. nov.». *Applied and Environmental Microbiology*, 69(6):3311-3316.
14. http://biology.kenyon.edu/Microbial_Biorealm/archaea/methanoculleus/methanoculleus.html
 15. http://biology.kenyon.edu/Microbial_Biorealm/archaea/methanosarcin/methanosarcina.html
 16. http://biology.kenyon.edu/Microbial_Biorealm/archaea/methanothermobacter/methanothermobacter.html
 17. Smith et al. (1997) «Complete genome sequence of *Methanobacterium thermoautotrophicum* Delta H: Functional analysis and comparative genomics». *Journal of Bacteriology* 179:7135- 7155.
 18. http://biology.kenyon.edu/Microbial_Biorealm/archaea/archaeoglobus/archaeoglobus.html
 19. Klenk et al. (1997) «The complete genome sequence of the hyperthermophilic, sulphate-reducing archaeon *Archaeoglobus fulgidus*». *Nature* 390:364-370.
 20. La Paglia Christopher, Patricia, L. Hartzell, (1997) «Stress-induced production of biofilm in the hyperthermophile *Archaeoglobus fulgidus*». *Applied and Environmental Microbiology* 63:3158-3163.
 21. http://biology.kenyon.edu/Microbial_Biorealm/archaea/aeropyrum/aeropyrum.html
 22. http://www.genomenetwork.org/resources/sequenced_genomes/genome_guide_p2.shtml

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ 10

Ακραιόφιλοι οργανισμοί

Την αυγή του 21ου αιώνα γνωρίζουμε ότι στο ηλιακό σύστημα, ακόμη και στη Γη, υπάρχουν ακραία περιβάλλοντα σε σύγκριση με αυτά που οι άνθρωποι γνώριζαν πριν από έναν αιώνα. Οι οργανισμοί που ζουν σε τέτοια ακραία περιβάλλοντα ονομάστηκαν από τον Macelroy ακραιόφιλοι οργανισμοί (ή εξτρεμόφιλοι) από το *extreme* και *philos*¹. Η ανακάλυψη των ακραίων περιβάλλοντων και των οργανισμών που τα κατοικούν έκανε πιθανότερη την ύπαρξη ζωής έξω από τη Γη, ακόμα και τη δυνατότητα της πανσπερμίας (τη μεταφορά ζωής από έναν πλανήτη σε άλλον).

Τα τελευταία χρόνια γίνονται πολλές έρευνες για τους οργανισμούς αυτούς με προοπτική μάλιστα τη βιομηχανική εκμετάλλευσή τους. Σε αυτό το βιβλίο, μας ενδιαφέρει, φυσικά, ο ρόλος των ακραιόφιλων οργανισμών στην προέλευση της ζωής.

Ένας οργανισμός που ζει και αναπτύσσεται σε ακραίο περιβάλλον είναι ακραιόφιλος. Ο όρος «ακραίο» περιλαμβάνει φυσικές ακραίες συνθήκες (π.χ. θερμοκρασίας, ακτινοβολίας ή πίεσης) και γεωφυσικές ακραίες συνθήκες (π.χ. ξηρασίας, αλατότητας, pH κ.λπ)². Αν ζει σε πολλά ακραία περιβάλλοντα είναι πολυακραιόφιλος. Ο *Sulfolobus acidocaldarius*, για παράδειγμα, ένας οργανισμός που ανήκει στα Αρχαία, ζει σε pH 3 και θερμοκρασία 80°C.

Οι ακραιόφιλοι οργανισμοί μάς φέρνουν συνειρμικά εικόνες Προκαρυωτικών οργανισμών, αν και ακραιόφιλοι υπάρχουν και στις τρεις επικράτειες οργανισμών. Αν και όλα τα υπερθερμόφιλα ανήκουν στα Αρχαία και στα Βακτήρια, τα Ευκαρυωτικά είναι συνήθη μεταξύ των ψυχρόφιλων, οξεόφιλων, αλκαλόφιλων, πιεζόφιλων, ξηρόφιλων και αλόφιλων (που αντίστοιχα αναπτύσσονται σε χαμηλές θερμοκρασίες,

χαμηλό pH, υψηλή πίεση και κάτω από ακραίες πιέσεις ξηρασίας και αλατότητας). Στους ακραιόφιλους οργανισμούς συμπεριλαμβάνονται πολυκύτταροι οργανισμοί και στους ψυχρόφιλους σπονδυλωτά.

Ένα ερώτημα είναι αν πράγματι ένας ακραιόφιλος οργανισμός προτιμά το συγκεκριμένο περιβάλλον ή απλά το ανέχεται. Στις τελευταίες δεκαετίες βρέθηκε ένας αριθμός αληθινά ακραιόφιλων οργανισμών. Σε κάποια, όμως, ακραία περιβάλλοντα (π.χ. σε περιβάλλοντα με ακτινοβολίες, κενό, ή μεγάλες συγκεντρώσεις μετάλλων) υπάρχουν οργανισμοί που απλά ανέχονται παρά προτιμούν το συγκεκριμένο περιβάλλον.

Ένα άλλο ερώτημα είναι αν ένας οργανισμός είναι ακραιόφιλος σε όλα τα στάδια της ζωής του και κάτω από όλες τις συνθήκες; Το Βακτήριο *Deinococcus radiodurans*, το πιο ανθεκτικό στην ακτινοβολία από όλους τους γνωστούς ακραιόφιλους οργανισμούς, θεωρείται ευρέως ως κατεξοχήν ακραιόφιλος οργανισμός. Η ανθεκτικότητα, όμως, του οργανισμού στις ακτινοβολίες ελαττώνεται σημαντικά στη στάσιμη φάση συγκρινόμενη με τη λογαριθμική φάση ανάπτυξης³, κάτω από αυξανόμενες συγκεντρώσεις⁴ Mn^{2+} , με ψύξη ή ξηρασία, και κάτω από περιορισμένες συνθήκες θρέψης⁵. Τα σπόρια, γενικά, είναι όλα πολύ πιο ανθεκτικά στα περιβαλλοντικά άκρα από τις βλαστικές μορφές. Δέντρα, βάτραχοι, έντομα και ψάρια μπορούν να ανέχονται αξιοσημείωτα τις χαμηλές θερμοκρασίες κατά τη διάρκεια του χειμώνα ως αποτέλεσμα εποχιακών μεταβολών στη φυσιολογία.

Αυτό που ενδιαφέρει κυρίως τον τομέα της προέλευσης της ζωής είναι αν κάποιοι οργανισμοί, π.χ. θερμόφιλοι ή υπερθερμόφιλοι, ήταν οι οργανισμοί που επικρατούσαν στη Γη, δηλαδή αν η ζωή προήλθε ή πέρασε από ένα στάδιο κατά το οποίο το περιβάλλον ήταν πολύ θερμό. Επίσης, κατά πόσο μπορούσαν να ταξιδέψουν σε ακραίες τιμές κενού, ακτινοβολίας και ψύχους, συνθήκες που επικρατούν στο διάστημα. Ποιους μηχανισμούς χρησιμοποιούν για να επιζήσουν στα ακραία περιβάλλοντα όπου ζουν;

Είναι ζωτικό για έναν οργανισμό να διατηρεί τις λειτουργίες του και ο ευκολότερος τρόπος να το πετύχει είναι να διατηρεί το εξωτερικό περιβάλλον έξω από αυτό. Για παράδειγμα, οι οργανισμοί *Cyanidium caldarium* και *Dunaliella acidophila* βρέθηκαν σε pH 0,5 αλλά το κυτταρόπλασμα τους είναι κοντά^{6,7} στο ουδέτερο pH. Αυτό,

βέβαια, σημαίνει ότι οι εξωκυτταρικές τους πρωτεΐνες είναι ανεκτικές σε όξινα περιβάλλοντα. Το επόμενο στάδιο είναι να απομακρύνουν το πρόβλημα όσο το δυνατό γρηγορότερα. Βακτήρια ανθεκτικά σε βαρέα μέταλλα χρησιμοποιούν συστήματα εκροής για να απομακρύνουν για παράδειγμα τον ψευδάργυρο, τον χαλκό και το κοβάλτιο⁸. Εάν είναι αδύνατο να διατηρούν το περιβάλλον έξω από αυτούς, η εξέλιξη έχει συνεπιφέρει προστατευτικούς μηχανισμούς, τροποποιώντας τη φυσιολογία ή επαυξάνοντας τις ικανότητες επιδιόρθωσης. Η έρευνα έχει επικεντρωθεί μέχρι τώρα σε τρεις τάξεις βιομορίων: στα νουκλεϊνικά οξέα, στα λιπίδια των μεμβρανών και στις πρωτεΐνες. Για τα νουκλεϊνικά οξέα, η λειτουργία τους και η δομή τους είναι αναπόσπαστα συνδεδεμένες. Ιδιαίτερα το DNA είναι ευάλωτο σε υψηλή θερμοκρασία, σε ακτινοβολίες, σε βλάβες από οξειδωση, καθώς και σε ξήρανση. Η κατανόηση των εναλλακτικών τρόπων που χρησιμοποιούν οι ακραιόφιλοι οργανισμοί θα βοηθήσει στην κατανόηση των εξελικτικών διαδικασιών που συνέβησαν στον πλανήτη μας, καθώς και στην κατανόηση των εξελικτικών διαδικασιών αλλού όπως επίσης και στην εμπορική αξιοποίηση των ακραιόφιλων οργανισμών².

Θερμοκρασία

Οι οργανισμοί, ανάλογα με τη βέλτιστη ανάπτυξή τους σε σχέση με τη θερμοκρασία, ταξινομούνται σε υπερθερμόφιλους, θερμοφίλους, μεσόφιλους και ψυχρόφιλους όπως φαίνεται στον παρακάτω πίνακα.

Πίνακας Π10.1

Τύπος οργανισμού	Βέλτιστη ανάπτυξη	Παραδείγματα
Υπερθερμόφιλοι	>80°C	<i>Pyrolobus fumarii</i> , 113°C
Θερμόφιλοι	60-80°C	<i>Synechococcus lividis</i>
Μεσόφιλοι	15-60°C	<i>Homo sapiens</i>
Ψυχρόφιλοι	<15°C	<i>Psychrobacter</i> , κάποια έντομα

Η θερμοκρασία δημιουργεί μια σειρά δυσκολιών, από δομικές καταστροφές εξαιτίας των κρυστάλλων πάγου μέχρι την αποδιάταξη των βιομορίων σε μεγάλες θερμοκρασίες. Η διαλυτότητα των αερίων στο νερό εξαρτάται από τη θερμοκρασία (με την αύξηση της θερμοκρασίας μειώνεται η διαλυτότητα των αερίων), δημιουργώντας προβλήματα σε

υψηλές θερμοκρασίες σε υδρόβιους οργανισμούς που χρειάζονται O_2 ή CO_2 . Θερμοκρασίες που πλησιάζουν τους $100^\circ C$ κανονικά αποδιατάσσουν τις πρωτεΐνες και τα νουκλεϊνικά οξέα και αυξάνουν τη ρευστότητα των μεμβρανών σε θανατηφόρα επίπεδα. Πάνω από τους $75^\circ C$ η χλωροφύλλη αποικοδομείται αποκλείοντας έτσι τη φωτοσύνθεση.

Από αυτά που γνωρίζουμε μέχρι τώρα, οι θερμικές προτιμήσεις των οργανισμών στη φύση κυμαίνονται (βλέπε πίνακα Π10.1) από υπερθερμόφιλες⁹ (βέλτιστη ανάπτυξη $>80^\circ C$) μέχρι ψυχρόφιλες (βέλτιστη ανάπτυξη $<15^\circ C$). Οι πλέον υπερθερμόφιλοι οργανισμοί ανήκουν στα Αρχαία, με το *Pyrolobus fumarii* (Crenarchaeota), ένα χημειολιθοαυότροφο που ανάγει τα νιτρικά, ικανό για ανάπτυξη σε θερμοκρασία μεγαλύτερη από $113^\circ C$. Τα υπερθερμόφιλα ένζυμα μπορούν να έχουν βέλτιστο σε ακόμη μεγαλύτερη θερμοκρασία: για παράδειγμα, η αμυλοπουλολανάση έχει δραστηριότητα μεγαλύτερη από $142^\circ C$ ¹⁰. Υπάρχουν θερμόφιλοι οργανισμοί μεταξύ των φωτοτροπικών Βακτηρίων (κυανοβακτήρια, πορφυρά και πράσινα βακτήρια), Βακτηρίων (*Bacillus*, *Clostridium*, *Thiobacillus*, *Desulfotomaculum*, *Thermus*, βακτήρια γαλακτικού οξέος, ακτινομύκητες, σπιροχέτες και πολυάριθμα άλλα γένη) και των Αρχαίων (*Pyrococcus*, *Thermococcus*, *Thermoplasma*, *Sulfolobus* και των Μεθανογόνων). Αντίθετα, τα ανώτερα όρια των Ευκαρυωτικών οργανισμών είναι περίπου $60^\circ C$, μια θερμοκρασία που είναι κατάλληλη για μερικά πρωτόζωα, φύκη και μύκητες. Η μέγιστη θερμοκρασία για βρύα είναι χαμηλότερη για άλλους $10^\circ C$, για αγγειώδη φυτά περίπου $48^\circ C$, και για ψάρια $40^\circ C$, πιθανόν οφειλόμενη στη χαμηλή διαλυτότητα του οξυγόνου σε υψηλές θερμοκρασίες.

Αντιπρόσωποι από όλες τις μεγάλες ταξινομικές ομάδες ζουν σε θερμοκρασίες μόλις λίγο κάτω από τους $0^\circ C$. Πολλά μικρόβια και κυτταρικές σειρές μπορούν να διατηρηθούν επιτυχώς στους $-196^\circ C$ (σε υγρό άζωτο), αλλά η χαμηλότερη καταχωρημένη θερμοκρασία για ενεργές μικροβιακές κοινότητες είναι σημαντικά υψηλότερη, συγκεκριμένα στους $-18^\circ C$. Σε χαμηλές θερμοκρασίες με πυρήνωση το νερό παγώνει. Οι προκύπτοντες κρύσταλλοι πάγου μπορούν να σχίσουν τις μεμβράνες του κυττάρου, και η απουσία νερού να σταματήσει τη χημεία σε διαλύματα. Το παγωμένο, μέσα στο κύτταρο, νερό είναι σχεδόν πάντα θανατηφόρο. Η μόνη εξαίρεση αυτού του κανόνα, μέχρι σήμερα, είναι το νηματοειδές *Panagrolaimus davidi*, το οποίο αντέχει το πάγωμα του νερού σε ολόκληρο το σώμα¹¹.

Προσαρμογή σε υψηλή θερμοκρασία

Λόγω του μικρού μεγέθους των κυττάρων των υπερθερμόφιλων, κάθε προστασία με μόνωση έναντι του θερμού περιβάλλοντος φαίνεται αδύνατη. Έτσι όλα τα συστατικά του κυττάρου θα πρέπει να είναι ανθεκτικά στη θερμότητα. Η μοριακή βάση είναι ακόμη άγνωστη και ερευνάται. Τα υπερθερμόφιλα, όπως αναφέρθηκε, ανήκουν σε δύο πολύ διαφορετικές φυλογενετικές επικράτειες στα Βακτήρια και τα Αρχαία. Συνεπώς, οι στρατηγικές των διαφορετικών οργανισμών, συμπεριλαμβανομένης και της προσαρμογής στη θερμότητα, θα πρέπει να είναι μάλλον ανόμοιες, εξαρτώμενες από τη φυλογενετική θέση του αντίστοιχου οργανισμού.

Η υψηλή θερμοκρασία αυξάνει τη ρευστότητα των μεμβρανών. Για να διατηρήσει τη βέλτιστη ρευστότητα το κύτταρο πρέπει να προσαρμόσει τη σύσταση των μεμβρανών, συμπεριλαμβανομένων της ποσότητας και του τύπου των λιπιδίων (για παράδειγμα, κορεσμένων έναντι ακόρεστων). Η θερμοκρασία επιδρά επίσης στη δομή και τη λειτουργία των πρωτεϊνών¹². Οι οργανισμοί εξέλιξαν κάποιους τρόπους για να αντεπεξέλθουν στις υψηλές θερμοκρασίες, π.χ. αύξηση της περιεκτικότητας ζευγών-ιόντων, σχηματισμός υψηλότερης τάξης ολιγομερών και μείωση της ευκαμψίας σε θερμοκρασία δωματίου. Είναι γνωστή επίσης η μείωση του μήκους των επιφανειακών αναδιπλώσεων.

Το DNA σε υψηλές θερμοκρασίες (>70°C) κανονικά παθαίνει αποδιάταξη και χημική τροποποίηση, ωστόσο, το DNA των υπερθερμόφιλων, όπως του *Pyrococcus furiosus*, είναι πιο σταθερό in vivo από αυτό του μεσόφιλου οργανισμού *Escherichia coli*¹³. Μονοσθενή και δισθενή άλατα επαυξάνουν τη σταθερότητα των νουκλεϊνικών οξέων επειδή αυτά συγκαλύπτουν τα αρνητικά φορτία των φωσφορικών ομάδων και επειδή τα άλατα KCl και MgCl¹² προστατεύουν το DNA από αποπύρωση και από υδρόλυση¹⁴.

Το ζεύγος G-C των νουκλεϊνικών οξέων είναι πιο σταθερό στη θερμότητα από τα ζεύγη A-T ή A-U λόγω του επιπλέον δεσμού υδρογόνου¹⁵. Αλλά αυξημένες αναλογίες G+C δεν βρέθηκαν μεταξύ των υπερθερμόφιλων Προκαρυωτικών λόγω της σταθερότητας του χρωμοσωμικού DNA μολονότι η σταθερότητα έναντι της θερμοκρασίας σχετίζεται με το περιεχόμενο των G+C στα ριβοσωμικά και μεταφορικά RNAs¹⁶.

Προσαρμογή σε χαμηλή θερμοκρασία

Η ρευστότητα των μεμβρανών ελαττώνεται με μείωση της θερμοκρασίας. Σε απάντηση, οι οργανισμοί αυξάνουν την αναλογία των ακόρεστων έναντι των κορεσμένων λιπαρών οξέων. Επιπλέον, η ικανότητα να αντέχουν σε θερμοκρασίες παγώματος στηρίζεται σε δύο στρατηγικές: την προστασία των κυττάρων από τον σχηματισμό πάγου με αποφυγή του παγώματος και αν σχηματιστεί πάγος, με προστασία από ζημιά κατά το λιώσιμο².

Η προσαρμογή της πρωτεΐνης σε θερμοκρασία ψύχους συμβαίνει συνήθως με τρόπους που θα προβλέπονταν από θερμόφιλα ένζυμα¹⁷. Στις χαμηλές θερμοκρασίες υπάρχουν χαμηλά επίπεδα ελεύθερης ενέργειας. Έτσι για να μειώσει την ενέργεια ενεργοποίησης ένα ένζυμο, πρέπει να έχει μεγάλη συμπληρωματικότητα με το υπόστρωμά του¹⁸.

Ακτινοβολία

Η ακτινοβολία είναι ενέργεια σε κίνηση, είτε με τη μορφή σωματιδίων (π.χ. νετρόνια, ηλεκτρόνια, πρωτόνια, σωματίδια α ή βαριά ιόντα) ή ηλεκτρομαγνητικών κυμάτων (π.χ. ακτίνες γ, ακτίνες X, υπεριώδης ακτινοβολία, ορατό φως, υπέρυθρο, μικροκύματα ή ραδιοκύματα). Μεγάλα επίπεδα ακτινοβολίας, τέτοια που να μπορούν να χαρακτηρίσουν μια «ακραίοφιλη» κατάσταση, σπάνια συναντούνται στη Γη με φυσικό τρόπο. Μεγάλα, όμως, επίπεδα UV και ιοντίζουσας ακτινοβολίας έχουν μελετηθεί καλά λόγω της σπουδαιότητας στην ιατρική, στην παραγωγή ενέργειας, στις πολεμικές επιχειρήσεις και στα διαστημικά ταξίδια. Οι κίνδυνοι από τη UV και την ιοντίζουσα ακτινοβολία έγκεινται στην ελάττωση ή αναστολή της φωτοσύνθεσης, με πλέον σοβαρό αυτόν της βλάβης των νουκλεϊνικών οξέων. Άμεσες βλάβες στο DNA ή έμμεσες βλάβες λόγω της παραγωγής δραστικών μορφών οξυγόνου δημιουργούν τροποποιημένες βάσεις και απλά ή διπλά σπασίματα².

Το βακτήριο *Deinococcus radiodurans* είναι πολύ γνωστό για την ικανότητά του να αντέχει την ιοντίζουσα ακτινοβολία και την ακτινοβολία γ , αλλά αυτή η ασυνήθιστη ανθεκτικότητα πιστεύεται ότι είναι παραπροϊόν της ανθεκτικότητας σε ακραία ξηρασία¹⁹. Άλλοι οργανι-

σμοί, που είναι ανθεκτικοί σε υψηλά επίπεδα αντινοβόλησης, είναι δύο είδη *Rubrobacter*²⁰ και το πράσινο φύκος *Dunatiella bardawif*²¹.

Πάντως η επίδραση της ακτινοβολίας και η αντοχή των οργανισμών σε αυτήν ενδιαφέρει άμεσα τον τομέα της προέλευσης της ζωής καθώς και της εξέλιξής της γιατί μέχρι να παρασκευαστεί η στοιβάδα των αερίων που δημιουργούν το φαινόμενο του θερμοκηπίου (που δεν αποκλείεται να είναι προϊόν της ζωής) οι τυχόν οργανισμοί θα ήταν απροστάτευτοι, ειδικά στην υπεριώδη ακτινοβολία. Επίσης, κατά καιρούς στο παρελθόν, θεωρείται ότι είχαμε μηδενισμό του βαρυτικού πεδίου της Γης, συνεπώς δεν είχε η επιφάνεια της Γης προστασία από την κοσμική ακτινοβολία με αποτέλεσμα την κατακόρυφη αύξησή της. Η επίδραση της ακτινοβολίας στους οργανισμούς ενδιαφέρει και την πανσπερμία.

Προφύλαξη των οργανισμών από ακτινοβολία και οξειδωση

Η ακτινοβολία και η οξειδωτική δράση είναι πολύ κοινές στη γη. Οι μηχανισμοί για να αποφύγουν ή να αποκαταστήσουν την ζημιά περιλαμβάνουν την παραγωγή των αντιοξειδωτικών και των ενζύμων που αποτοξινώνουν, την αποφυγή συγκεκριμένης συμπεριφοράς και των μηχανισμών επιδιόρθωσης²². Ο οργανισμός *D. radiodurans* αντιμετωπίζει τα εξαιρετικά επίπεδα ακτινοβολίας με τον περιορισμό ενός μοναδικού μηχανισμού επισκευής που περιλαμβάνει την εκ νέου συγκέντρωση του τεμαχισμένου DNA^{19,23}.

Πίεση

Τα ανθρωποειδή εξελίχθηκαν σε μια ατμοσφαιρική πίεση των 101kPa (= 1 atm), αν και οι υδρόβιοι πρόγονοι εκπορεύτηκαν κάτω από υδροστατική πίεση. Η υδροστατική πίεση αυξάνει με ρυθμό 10,5kPa ανά μέτρο βάθους. Το σημείο βρασμού του νερού αυξάνεται με την πίεση, έτσι το νερό στον πυθμένα των ωκεανών παραμένει υγρό στους 400°C.

Η πίεση συμπιέζει το πακετάρισμα των λιπιδίων με αποτέλεσμα τη μείωση της ρευστότητας των μεμβρανών²⁴. Αν μια χημική αντίδραση έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση του όγκου, όπως συμβαίνει συχνά, τότε αναστέλλεται με την αύξηση της πίεσης²⁵. Μολονότι πολλοί

οργανισμοί προσαρμόστηκαν σε πολύ υψηλές πιέσεις, μια ξαφνική αλλαγή μπορεί να είναι θανατηφόρος.

Η τάφρος Mariana, που είναι ο βαθύτερος πυθμένας της θάλασσας σε όλο τον κόσμο με μέγιστο βάθος 10.898m, φιλοξενεί οργανισμούς που μπορούν να αυξάνονται σε κανονική θερμοκρασία και πίεση. Υπάρχουν επίσης κάποια είδη υποχρεωτικά πιεζόφιλα²⁶ που μπορούν να έχουν βέλτιστη ανάπτυξη σε πιέσεις 70 και 80MPa, αλλά όχι κάτω από 50MPa.

Ένα στοιχείο της πίεσης είναι η βαρύτητα. Μέχρι τώρα, οι οργανισμοί στη Γη έχουν, εκτός από σύντομα διαστήματα, ζήσει σε 1g. Η εξερεύνηση του διαστήματος περιλαμβάνει εκτεταμένες περιόδους σε μέρη με καθεστώς βαρύτητας διαφορετικό από το δικό μας: για παράδειγμα, οχήματα εκτόξευσης (μεταβλητό g), το διεθνές σταθμό του διαστήματος (μικροβαρύτητα), τη Σελήνη (0,17g) και τον Άρη (0,38g). Αν και το περισσότερο ενδιαφέρον εστιάζεται στις επιπτώσεις πάνω στην ανθρώπινη υγεία, βαρυτικές επιπτώσεις έχουν επίσης παρατηρηθεί και στα μικρόβια και σε αλλαγές της παραγωγής της βιομάζας, αύξηση στη βακτηριακή σύζευξη και αλλαγές στην διαπερατότητα των μεμβρανών σε *Escherichia coli*²⁷.

Προφύλαξη οργανισμών από την πίεση

Η πίεση είναι γνωστό ότι τροποποιεί την έκφραση των γονιδίων²⁸. Όταν η πίεση μεγαλώνει ή η θερμοκρασία μειώνεται, τα μόρια των λιπιδίων των μεμβρανών πακετάρονται πιο σφιχτά με αποτέλεσμα να μειώνεται η ρευστότητα των μεμβρανών²⁹. Συχνά, οι οργανισμοί παρακάμπτουν αυτό το πρόβλημα με αύξηση της αναλογίας των ακόρεστων λιπαρών οξέων στις μεμβράνες τους²⁴. Η πίεση μπορεί επίσης να βοηθά στη σταθεροποίηση των ενζύμων²⁹. Η υψηλή πίεση μπορεί να προκαλέσει βλάβες στο DNA και ιδιαίτερα στις πρωτεΐνες³⁰, έτσι η επιβίωση απαιτεί την αποφυγή των βλαβών ή υψηλούς ρυθμούς επιδιόρθωσης.

pH

Τύπος οργανισμού	Βέλτιστη ανάπτυξη	Παραδείγματα
Αλκαλόφιλοι	pH>9	<i>Natrobacterium</i> , <i>Bacillus firmus</i> OF4,
(ή βασεόφιλοι)		<i>Spirulina</i> spp. (όλα σε pH 10,5)
Οξεόφιλοι	αναπτύσσονται σε χαμηλό pH	<i>Cyanidium caldarium</i> , <i>Ferroplasma</i> sp. (αμφότερα σε pH 0)

Οι βιολογικές διεργασίες τείνουν να γίνονται στο μέσον της κλίμακας pH. Το ενδοκυτταρικό και το pH του περιβάλλοντος συχνά εμπίπτουν επίσης στο μέσον περίπου της κλίμακας (για παράδειγμα, το pH του θαλασσινού νερού είναι ~8,2). Όμως, καταρχήν το pH μπορεί να είναι υψηλό, όπως στις αλκαλικές λίμνες ή σε ξηραμένες λιμνούλες ή τόσο χαμηλό όπως pH 0 ($[H^+] = 1M$), αλλά και χαμηλότερο². Οι πρωτεΐνες αποδιατάσσονται σε εξαιρετικά χαμηλό pH.

Τα οξεόφιλα αναπτύσσονται σε χαμηλό pH. Ορισμένοι μονοκύτταροι Ευκαρυωτικοί οργανισμοί ζουν σε pH κάτω του 1. Το καλύτερα χαρακτηρισμένο είναι το κόκκινο φύκος *Cyanidium caldarium*³¹, το οποίο έχει περιγραφεί από τη φύση με pH τόσο χαμηλό όπως 0,5, αν και το βέλτιστο pH αύξησής του σε καλλιέργεια³² είναι 2-3. Το πράσινο φύκος *Dunaliella acidophila* μπορεί επίσης να επιζήσει σε pH 0, με ένα οξύ μέγιστο αύξησης⁶ σε pH 1. Τρεις μύκητες, οι *Acontium cylatium*, *Cephalosporium* sp. και *Trichosporon cerebriae*, αυξάνονται κοντά³³ στο pH 0. Αρχαία έχουν βρεθεί επίσης σε ακραία οξύτητα. Τα αερόβια ετερότροφα *Picrophilus oshimae* και *Picrophilus torridus* που απομονώθηκαν από τα ιαπωνικά χώματα είχαν τη βέλτιστη ανάπτυξη³⁴ στο pH 0,7 και 60°C. Το *Ferroplasma acidatmanus* έχει περιγραφεί ότι αυξάνεται σε pH 0 στην όξινη αποξήρανση ορυχείων³⁵, που αναπτύσσεται σε ένα παρασκευαστήριο θειικού οξέος και των υψηλών επιπέδων χαλκού, αρσενικού, καδμίου και ψευδαργύρου με μόνο μια κυτταρική μεμβράνη και καθόλου κυτταρικό τοίχωμα.

Τα αλκαλόφιλα (βασεόφιλα) προτιμούν το υψηλό pH. Όπως και με το χαμηλό pH, παρατηρείται συχνά μια διαφορά 2 ή περισσότερων μονάδων pH μεταξύ του εσωτερικού και του εξωκυτταρικού περιβάλλοντος. Τα πρωτόνια είναι σπάνια και δημιουργούν ενεργειακά εμπόδια για τους αερόβιους Προκαρυωτικούς οργανισμούς με μια μεμ-

βρανική συνδεδεμένη ATP συνθετάση³⁶. Εκπρόσωποι από όλες τις επικράτειες^{37,38} και τα βασίλεια των Ευκαρυωτών είναι ικανά να ανέχονται pH τόσο υψηλό όσο ~11.

Πώς το κατορθώνουν;

Οι οργανισμοί που ζουν σε ακραία pH είναι σε θέση να το κάνουν με τη διατήρηση του κυτταροπλάσματός τους στο ίδιο pH με τους μεσόφιλους συγγενείς τους προλαμβάνοντας κατά συνέπεια την ανάγκη για την εξέλιξη της αλλαγμένης εσωτερικής φυσιολογίας².

Άλλα κοινά, φυσικά περιβάλλοντα όπου ζουν ακραιόφιλοι οργανισμοί είναι περιβάλλοντα ξηρασίας ή αυξημένης αλατότητας. Ακόμα και η έλλειψη οξυγόνου μπορεί να θεωρηθεί ως «ακραίο περιβάλλον» αν και η Γη θεωρείται ότι ήταν αναερόβια κατά ένα μεγάλο μέρος της ιστορίας της. Οι σημερινοί οργανισμοί κατοικούν σε περιβάλλοντα που κυμαίνονται από αυστηρά αναερόβια μέχρι αερόβια. Υπάρχουν και άλλα φυσικά και χημικά ακραία περιβάλλοντα. Σε αυτά συμπεριλαμβάνονται ακραία περιβάλλοντα στη σύνθεση αερίου (Το *Cyanidium* μεγαλώνει σε μέσο όπου υπάρχει καθαρό CO₂), τοξικές ενώσεις, και συγκεντρώσεις βαρέων μετάλλων⁸. Υπάρχουν οργανισμοί που μπορούν και ζουν σε υψηλά επίπεδα οργανικών διαλυτών³⁹. Το ηλεκτροφόρο χέλι (η μουδιάστρα *Electrophorus electricus*) μπορεί να παράγει, συνεπώς μπορεί και να ανέχεται, ισχυρά ηλεκτρικά ρεύματα.

Παραδείγματα ακραίων οικοσυστημάτων περιβάλλοντος

- ◆ Θερμές πηγές και θερμοπίδακες
- ◆ Υδροθερμες αναβλήσεις στον ωκεάνιο φλοιό. Είναι μέρη που ενδιαφέρουν πολύ την προέλευση ή/ και εξέλιξη της ζωής
- ◆ Περιβάλλοντα υπεραλατότητας. Σε αυτά τα περιβάλλοντα συχνά κυριαρχούν αλοφιλικά Αρχαία
 - ◆ Εβαπορίτες
 - ◆ Έρημοι
 - ◆ Πάγος, πέρμαφροστ και χιόνι

Άλλα περιβάλλοντα που ενδιαφέρουν τον άνθρωπο είναι αυτά που έχουν σχέση με το διάστημα. Τα κύρια περιβάλλοντα άμεσου ενδια-

φέροντος είναι τα περιβάλλοντα στα διαστημόπλοια, το διαπλανητικό διάστημα (για να εξεταστεί η περίπτωση της πανσπερμίας), οι πλανήτες με πρωτεύοντα τον πλανήτη Άρη, τον δορυφόρο του Δία, την Ευρώπη κ.ά.

Η σημασία των ακραιόφιλων οργανισμών

Οι ακραιόφιλοι οργανισμοί έχουν παράσχει στοιχεία σημαντικά για τη βιοχημεία, συμπεριλαμβανομένων των πληροφοριών για την αναδιπλώση των πρωτεϊνών. Η εξελικτική βιολογία έχει ωφεληθεί πολύ. Στην προσπάθεια αποκάλυψης των πιο ακραίων ακραιόφιλων, ολόκληρες νέες ταξινομικές ομάδες (taxa) ανακαλύφθηκαν και αυξήθηκαν έτσι οι γνώσεις μας για τη φυλογένεση. Φαίνεται ότι η ικανότητα να επιζεί κάποιος οργανισμός σε μερικά ακραία περιβάλλοντα εξελίχθηκε πολλές φορές, οδηγώντας έτσι σε μια νέα κατανόηση της πιθανότητας έναντι της αναγκαιότητας σε εξελικτικά μονοπάτια, ειδικά στο μοριακό επίπεδο.

Οι ακραιόφιλοι οργανισμοί έχουν καταστεί προσφιλείς στις πολύ μεγάλες βιομηχανίες που ασχολούνται με τη γεωργία, τη χημική σύνθεση, τα απορρυπαντικά πλυντηρίων και τα φαρμακευτικά είδη. Επιδιώκονται τα ένζυμα που είναι σταθερά και λειτουργικά στα οικονομικά προτιμητέα περιβάλλοντα, όπως οι υψηλές ή ασταθείς θερμοκρασίες⁴¹. Τα ένζυμα από τους ακραιόφιλους οργανισμούς, «extremozymes»⁴², έχουν δυνατότητες σε πολλά πεδία, είτε με τη χρησιμοποίηση των ίδιων των ενζύμων, είτε με τη χρησιμοποίησή τους ως πηγών ιδεών ώστε να τροποποιηθούν τα παραγόμενα ένζυμα από τους μεσόφιλους οργανισμούς. Τυπικό παράδειγμα των ενζύμων που παράγονται από τους ακραιόφιλους οργανισμούς στη βιοτεχνολογία είναι η Taq πολυμεράση, το ένζυμο που βοηθά την αλυσιδωτή αντίδραση πολυμεράσης (PCR).

Η έρευνα για τους ακραιόφιλους μπαίνει σε μια συναρπαστική φάση. Η εμπορική δυνατότητα έχει αναγνωριστεί, αλλά είναι μακριά από την πραγματοποίηση. Η άγνοια που έχουμε για τη μικροβιακή ποικιλομορφία που υπάρχει σε συνδυασμό με τις βελτιώσεις στην εξερεύνηση και την τεχνολογία υπονοούν ότι θα υπάρξουν πολλές ανακαλύψεις. Η αποίκιση του Άρη θα απαιτήσει έναν βιόκοσμο ο οποίος πιθανόν να αρχίσει από τους ακραιόφιλους οργανισμούς².

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Macelroy, R. D. (1974) «Some comments on the evolution of extremophiles». *Biosystems* 6:74-75.
2. Rothschild, L. J. and Mancinelli, R. L. (2001) «Life in extreme environments» *Nature* 409:1092-1101.
3. Minton, K. W. (1994) «DNA repair in the extremely radioresistant bacterium *Deinococcus radiodurans*». *Mol. Microbiol.* 13:9-15.
4. Chow, F. I. and Tan, S. T. (1990) «Manganese (H) induces cell division and increases in superoxide dismutase and catalase activities in an aging deinococcal culture». *J. Bacterial* 172:2029-2035.
5. Venkateswaran, A. et al. (2000) «Physiologic determinants of radiation resistance in *Deinococcus radiodurans*». *Appl. Environ. Microbiol.* 66:2620-2626.
6. Pick, U. in *Enigmatic Microorganisms and Life in Extreme Environments* (ed. Seckbach, I.) 467-478 (Kluwer, Dordrecht, 1999).
7. Beardall, J. & Entwisle, L. (1984) «Internal pH of the obligate acidophile *Cyanidium caldarium* Geitler (Rhodophyta?)». *Phycologia* 23:397-399.
8. Nies, D. H. (2000) «Heavy metal-resistant bacteria as extremophiles: molecular physiology and biotechnological use of *Ralstonia* sp. CH34». *Extremophiles* 4:77-82.
9. Morita, R.Y. (1975) «Psychrophilic bacteria». *Bacteriol. Rev.* 39:144-167.
10. Schuliger, J. W., Brown, S. H., Baross, I. A. and Kelly, R. M. (1993) «Purification and characterization of a novel amylolytic enzyme from ES4, a marine hyperthermophilic archaeum». *Mol. Mar. Biol. Biotech.* 2:76-87.
11. Wharton, D. A. and Ferns, D. J. (1995) «Survival of intracellular freezing by the Antarctic nematode *Panagrolaimus davidi*». *J. Exp. Biol.* 198:1381-1387.
12. Jaenicke, R. (1996) «Stability and folding of ultrastable proteins: eye lens crystallins and enzymes from thermophiles». *FASEB J.* 10:84-92.
13. Peak, M. J., Robb, F. T. & Peak, J. G. (1995) «Extreme resistance to thermally induced DNA backbone breaks in the hyperthermophilic archaeon *Pyrococcus furiosus*». *J. Bacterial.* 177:6316-6318.

14. Marguet, E. and Forterre, P. (1998) «Protection of DNA by salts against thermodegradation at temperatures typical for hyperthermophiles». *Extremophiles* 2:115-122.
15. Galtier, N., Tourasse, N. and Gouy, M. (1999) «A nonhyperthermophilic common ancestor to extant life forms». *Science* 283:220-221.
16. Galtier, N. & Lobry, J. R. (1997) «Relationships between genomic G+C content, secondary structures and optimal growth temperature in prokaryotes». *J. Mol Evol.* 44:632.
17. Russell, N. J. (2000) «Toward a molecular understanding of cold activity of enzymes from psychrophiles». *Extremophiles* 4:83-90.
18. Cummings, S. P. and Black, G.W. (1999) «Polymer hydrolysis in a cold climate». *Extremophiles* 3:81-87.
19. Battista, J. R. (1997) «Against all odds: the survival strategies of *Deinococcus radiodurans*». *Annu. Rev. Microbiol.* 51:203-224.
20. Ferreira, A. C. et al. (1999) «Characterization and radiation resistance of new isolates of *Rubrobacter radiotolerans* and *Rubrobacter xylanophilus*». *Extremophiles* 3:235-238.
21. Ben-Amotz, A. & Avron, M. (1990) «*Dunaliella bardawil* can survive especially high irradiance levels by the accumulation of β -carotene». *Trends Biotechnol.* 8:121-126.
22. Rothschild, L. J. in *Enigmatic Microorganisms and Life in Extreme Environments* (ed. Seckbach J.) 551-562 (Kluwer, Dordrecht, 1999).
23. Battista, J. R. in *DNA Damage and Repair, Vol. I: DNA Repair in Prokaryotes and Lower Eukaryotes* (eds Nickoloff J. A. & Hoekstra, M. F.) 287-303 (Humana, Totowa, NJ, 1998).
24. Bartlett, D. H. & Bidle, K. A. in *Enigmatic Microorganisms and Life in Extreme Environments* (ed. Seckbach, J.) 503-512 (Kluwer, Dordrecht, 1999).
25. Van Dover, C. L. *The Ecology of Deep-Sea Hydrothermal Vents* (Princeton Univ. Press, Princeton, 2000).
26. Kato, C., Li, L., Nogi, Y., Nakamura, Y., Tamaoka, J., Horikoshi, K. (1998) «Extremely barophilic bacteria isolated from the Mariana Trench, Challenger Deep, at a depth of 11,000 meters». *Appl. Environ. Microbiol.* 64:1510-1513.
27. Cogoli, A., Iversen, T. H., Johnsson, A., Mesland, D. and Oser, H. (1989) *European Space Agency Spec. Publ.* 1105:49-64.
28. Nakasone, K., Ikegami, A., Kato, C., Usami, R. and Horikoshi, K. (1998) «Mechanisms of gene expression controlled by pressure in deep-sea microorganisms». *Extremophiles* 2:149-154.
29. Pledger, R. J., Crump, B. C. and Baross, J. A. (1994) «A barophilic response by two hyperthermophilic, hydrothermal vent Archaea: an upward shift in the optimal temperature and acceleration of growth

- rate at supra-optimal temperatures by elevated pressure». *FEMS Microbiol. Ecol.* 14:233-242.
30. Abe, R, Kato, C. and Horikoshi, K. (1999) «Pressure-regulated metabolism in microorganisms». *Trends Microbiol.* 7:447-453.
 31. Seckbach, J. in *Enigmatic Microorganisms and Life in Extreme Environments* (ed. Seckbach, J.) 427-435 (Kluwer, Dordrecht, 1999).
 32. Doemel, W. N. and Brock, T. D. (1971) «The physiological ecology of *Cyanidium caldarium*». *J. Gen. Microbiol.* 67:17-32.
 33. Schleper, C., Puhler, G., Kuhlmoorgen, B. and Zillig, W. (1995) «Life at extremely low pH». *Nature* 375:741-742.
 34. Schleper, C. et al. (1995) «*Picrophilus* gen. nov., fam. nov.: a novel aerobic, heterotrophic, thermoacidophilic genus and family comprising archaea capable of growth around pH 0». *J. Bacteriol* 177:7050-7059.
 35. Edwards, K. J., Bond, P. L, Gihring, T. M. and Banfield, I. F. (2000) «An archaeal iron-oxidizing extreme acidophile important in acid mine drainage». *Science* 287:1796-1799.
 36. Krulwich, T. A., Ito, M., Hicks, D. B., Gilmour, R. and Guffanti, A. A. (1998) «pH homeostasis and ATP synthesis: studies of two processes that necessitate inward proton translocation in extremely alkaliphilic *Bacillus* species». *Extremophiles* 2:217-222.
 37. Javor, R. *Hypersaline Environments* (Springer, Berlin, 1989).
 38. Jones, B. E., Grant, W. D., Duckworth, A. W. and Owenson, G. G. (1998) «Microbial diversity of soda lakes». *Extremophiks* 2:191-200.
 39. Isken, S. and de Bont, J. A. M. (1998) «Bacteria tolerant to organic solvents». *Extremophiles* 2:229-238.
 40. Cheng, C-H. C. and Chen, L. (1999) «Evolution of an antifreeze glycoprotein». *Nature* 401:463-464.
 41. Zeikus, J. G., Nielle, C. and Savchenko, A. (1998) «Thermostzymes: biotechnology and structure-function relationships». *Extremophiles* 2:179-182.
 42. Hough, D. W. and Danson, M. J. (1999) «*Extremozymes*». *Cutt. Opin. Chem. Biol.* 3:39-46.

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ 11

Επεξήγηση Όρων

Ανθρωπική αρχή: Η ανθρωπική αρχή (Anthropic Principle) προτάθηκε για πρώτη φορά το 1973 από τον αστροφυσικό και κοσμολόγο Brandon Carter. Βασίζεται στην πεποίθηση ότι οι θεμελιώδεις σταθερές της φυσικής και της χημείας είναι ακριβώς σωστές ή ακριβείς για να επιτρέπουν το σύμπαν και τη ζωή να υπάρχουν όπως τα γνωρίζουμε. Για παράδειγμα, η ασθενής πυρηνική δύναμη ισούται με 10^{28} φορές τη δύναμη της βαρύτητας. Αν η ασθενής πυρηνική δύναμη ήταν ελαφρώς ασθενέστερη, όλο το υδρογόνο στο σύμπαν θα γινόταν ήλιο καθιστώντας έτσι αδύνατη την ύπαρξη νερού. Αν η ισχυρή πυρηνική δύναμη ήταν λίγο μεγαλύτερη, 2% για παράδειγμα, θα είχε αποτραπεί ο σχηματισμός των πρωτονίων παράγοντας έτσι ένα σύμπαν χωρίς άτομα. Μείωση κατά 5% θα παρήγαγε ένα σύμπαν χωρίς άστρα. Εάν η διαφορά στη μάζα μεταξύ ενός πρωτονίου και ενός νετρονίου δεν ήταν ακριβώς όση είναι -κατά προσέγγιση δύο φορές τη μάζα ενός ηλεκτρονίου- τότε όλα τα νετρόνια θα είχαν γίνει πρωτόνια ή αντίστροφα. Δηλαδή δεν θα υπήρχε η χημεία όπως την ξέρουμε και επομένως η ζωή. Τέτοια παραδείγματα υπάρχουν πολλά. Το γεγονός ότι ζούμε και μπορούμε να παρατηρήσουμε τον κόσμο, υπονοεί ότι οι θεμελιώδεις σταθερές πρέπει να είναι «ακριβώς σωστές» για να παράγουν τη ζωή. Υπάρχει εδώ ένα στοιχείο κυκλικού συλλογισμού: Επειδή εάν οι σταθερές δεν ήταν «ακριβώς σωστές», δεν επρόκειτο να ήμαστε εδώ για να παρατηρήσουμε τον κόσμο. Παρ' όλα αυτά, είναι γεγονός ότι το σύμπαν δεν φαίνεται να είναι τυχαίο ή συμβάν πιθανοτήτων. Μπορούμε να υποθέσουμε ένα σενάριο

με πολλά σύμπαντα, στο οποίο μόνο ένα ή μερικά σύμπαντα να επιτρέπουν τη δημιουργία ζωής, αλλά δεν μπορούμε να το ελέγξουμε επιστημονικά επειδή ζούμε μόνο σε ένα από αυτά τα σύμπαντα. Υπάρχουν δύο εκδοχές της ανθρωπικής αρχής: η ασθενής και η ισχυρή.

Απταμερή: Είναι μόρια DNA ή RNA που έχουν επιλεγεί από τυχαία μίγματα μορίων βασισμένα στην ικανότητά τους να συνδέονται με άλλα μόρια. Έχουν επιλεγεί απταμερή που δεσμεύουν νουκλεϊνικά οξέα, πρωτεΐνες, μικρές οργανικές ενώσεις, αλλά και ολόκληρους οργανισμούς. Αυτά τα νέα μόρια έχουν πολλές πιθανές χρήσεις στην ιατρική και την τεχνολογία. Στο πεδίο της προέλευσης της ζωής χρησιμεύουν σε μια νέα τεχνική η οποία ονομάζεται *in vitro* εξέλιξη/ επιλογή όπου γίνεται προσπάθεια να αναπαρασταθεί ένα στάδιο της εξέλιξης της ζωής, ο κόσμος του RNA.

Αστροβιολογία: Η αστροβιολογία αναζητά να κατανοήσει την προέλευση των βιομορίων και το πώς αυτά τα μόρια συνδυάστηκαν για να δημιουργήσουν ζωή, πώς η ζωή επηρεάζει και επηρεάζεται από το περιβάλλον από το οποίο αναδύθηκε και τελικά πέραν από τον πλανήτη της προέλευσής της.

Αυτότροφοι οργανισμοί: Οι οργανισμοί που χρησιμοποιούν ως πηγή άνθρακα το διοξείδιο του άνθρακα. Ανάλογα με την πηγή ενέργειας που χρησιμοποιούν χωρίζονται σε φωτοαυτότροφους –χρησιμοποιούν φωτεινή (ηλιακή) ενέργεια– και χημειο(λιθο)αυτότροφους –χρησιμοποιούν ενέργεια από οξειδώσεις ανόργανων ενώσεων– για να συνθέσουν οργανικές ουσίες. Περισσότερα για τους αυτότροφους και ετερότροφους οργανισμούς αναφέρονται στο Παράρτημα 8 (Ταξινόμηση των οργανισμών αναλόγως με τον τρόπο θρέψης).

Ετεροτροφική υπόθεση του Oparin: Ο πρώτος οργανισμός ήταν ετεροτροφικός, δηλαδή έπαιρνε έτοιμες τις οργανικές ουσίες από το περιβάλλον του (την προβιοτική σούπα). Σύμφωνα με

τον Oparin, οι ετερότροφοι οργανισμοί προηγήθηκαν των αυτότροφων. Στο βιβλίο αναπτύσσεται και μια αντίθετη θεωρία.

Εξωβιολογία: Ο όρος εξωβιολογία εισήχθη από τον κάτοχο του βραβείου Nobel, Joshua Lederberg, και εννοεί τη μελέτη της ζωής πέρα από τη Γη. Αναφέρεται στην έρευνα της ζωής αλλού, στον Άρη, στους πλανήτες του Δία και σε άλλα ηλιακά συστήματα. Επίσης χρησιμοποιείται για να περιγράψει τις μελέτες της καταγωγής της ζωής στη Γη, τη μελέτη της προβιοτικής Γης και τις χημικές αντιδράσεις που συνέβαιναν έως ότου αρχίσει η ζωή. Ο όρος αντικαθίσταται με τον χρόνο από τον όρο «αστροβιολογία».

Ζεόλιθοι: Οι ζεόλιθοι είναι κρυσταλλικά, ένυδρα, αργιλοπυριτικά ορυκτά. Τα κύρια κατιόντα είναι Ca, K, Na και Ba. Μπορούν να χάνουν και να επανακτούν πλήρως το νερό τους με θέρμανση και απλή έκθεση στην υγρασία του αέρα αντίστοιχα, καθώς και να ανταλλάσσουν ορισμένα ιόντα, χωρίς μεταβολές στη δομή τους. Μέχρι σήμερα έχουν προσδιοριστεί πάνω από 45 είδη φυσικών ζεολιθών και αρκετοί παρασκευάζονται συνθετικά. Οι ζεόλιθοι έχουν ιοντοανταλλακτικές ιδιότητες και παρουσιάζουν προσροφητικότητα. Συνήθως εμφανίζονται σε βασικά ηφαιστειακά πετρώματα και σε υδρόθερμα περιβάλλοντα.

Ζιρκόνιο: Χημικό στοιχείο με σύμβολο Zr και ατομικό αριθμό $Z=40$, αλλά και το κύριο ορυκτό του, το $ZrSiO_4$ που είναι και πολύτιμος λίθος, από όπου εξάλλου πήρε και το όνομά του (zargum στα αραβικά σημαίνει χρυσόχρωμος). Το ζιρκόνιο κατέχει την 20ή θέση στην κλίμακα αφθονίας των στοιχείων. Δεν απαντά ελεύθερο, αλλά με τη μορφή του οξειδίου ή πυριτικών αλάτων. Τα ζιρκόνια σπάνια σχηματίζουν ενιαίους κρυστάλλους, αλλά συνήθως σχηματίζουν στοιβάδες (στον πυρήνα ή στις παρυφές), οι οποίες μπορούν να παγιδεύσουν ίχνη στοιχείων που είναι παρόντα μέσα στα υγρά που κινούνται μέσω των βράχων καθώς οι στοιβάδες μεγαλώνουν. Οι στοιβάδες αυτές μπορούν να θεωρηθούν ως αρχαίες γεωλογικές καταγραφές του τι συνέβη σε

ένα πέτρωμα με το πέρασμα του χρόνου. Μια παρόμοια ανάλυση εκτελείται σε πολλά είδη ορυκτών κόκκων συμπεριλαμβανομένων και αυτών που βρίσκονται στους μετεωρίτες.

Θερμοτακτισμός: Κατευθυνόμενη κίνηση ενός οργανισμού σε ένα ερέθισμα μιας πηγής θερμότητας. Έχουμε θετικό θερμοτακτισμό, π.χ. πεταλούδα, και αρνητικό θερμοτακτισμό, π.χ. κατσαρίδα (στα φυτά ονομάζεται θερμοτροπισμός).

Ιλλίτης: Σύνολο ορυκτών των αργίλων με σύσταση μεταξύ μοσχοβίτη και μοντμοριλλονίτη. Γενικός τύπος: $K_8(Al, Mg, Fe)_2(Al_8Si_{4-8})O_{10}(OH)_2$. Ονομάστηκε προς τιμήν της πολιτείας Illinois των ΗΠΑ όπου μελετήθηκαν πολύ οι άργιλοι.

Kelvin κλίμακα: Η κλίμακα Kelvin ή απόλυτος κλίμακα θερμοκρασιών είναι η κλίμακα που χρησιμοποιεί η επιστήμη για τη μέτρηση των θερμοκρασιών. Ισχύει η εξής εξίσωση: θερμοκρασία σε Kelvin = θερμοκρασία σε βαθμούς κελσίου + 273 βαθμούς ή $T = \theta^\circ C + 273$.

Κοματίτης: ηφαιστειακό πέτρωμα πλούσιο σε μαγνήσιο

Κυανοβακτήρια: Είναι υδρόβιοι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί. Ως βακτήρια που είναι, το μέγεθός τους είναι πολύ μικρό και συνήθως πρόκειται για μονοκύτταρους οργανισμούς, αν και συχνά αυξάνονται σε αποικίες αρκετά μεγάλες ώστε να μπορούμε να τις δούμε. Θεωρούνται από τους αρχαιότερους οργανισμούς, πάνω από 3,5 δισεκατομμυρίων ετών. Είναι μια από τις σημαντικότερες ομάδες των βακτηρίων.

Μακροθρεπτικά στοιχεία: Η ομάδα των μακροθρεπτικών στοιχείων περιλαμβάνει τα στοιχεία άζωτο, φωσφόρο, ασβέστιο, θείο, μαγνήσιο, κάλιο, νάτριο και χλώριο. Τα χημικά στοιχεία που υπάρχουν στους οργανισμούς σύμφωνα με μια ταξινόμηση χωρίζονται σε τρεις κατηγορίες: Στην πρώτη κατηγορία είναι αυτά που βρίσκονται σε μεγάλες ποσότητες και στην κατηγο-

ρία αυτή ανήκουν ο άνθρακας, το υδρογόνο και το οξυγόνο. Στη δεύτερη κατηγορία ανήκουν τα μακροθρεπτικά στοιχεία που αναφέραμε. Στην τρίτη κατηγορία ανήκουν τα ιχνοστοιχεία στα οποία συγκαταλέγονται το βόριο, το πυρίτιο, το μαγγάνιο, ο σίδηρος, το κοβάλτιο, ο ψευδάργυρος, το μολυβδαίνιο, το ιώδιο. Ελάχιστες ποσότητες από τα ιχνοστοιχεία χρειάζονται οι οργανισμοί, μάλιστα πολλοί έχουν εξειδικευμένες απαιτήσεις για συγκεκριμένα ιχνοστοιχεία.

Μαύρες καμινάδες «black smokers». Το 1979, κατά τη διάρκεια μιας εξερεύνησης ανακαλύφθηκαν κάποιες μορφές 20ή, σαν καμινάδες, που εκστόμιζαν θερμό μαύρο «καπνό». Έτσι γεννήθηκε ο όρος «μαύρες καπνοδόχοι» για την περιγραφή ρωγμών που εξέπεμπαν μαύρα ρεύματα σωματιδίων. Ενώ η χημεία τους ποικίλει, συχνά εκπέμπουν σωματίδια πλούσια σε θειούχο μόλυβδο, ψευδάργυρο, κοβάλτιο, και άργυρο. Άλλοι τύποι ρωγμών, που έχουν βρεθεί, εκτοξεύουν διαφορετικής σύστασης ορυκτά και ονομάστηκαν «άσπρες καμινάδες». Οι τελευταίες εκτοξεύουν ρεύματα από γύψο και ψευδάργυρο και όχι θειούχα ορυκτά, καθώς επίσης περιέχουν μικρότερες ποσότητες σιδήρου και χαλκού.

Μετεωρίτης ALH84001: Ο μετεωρίτης ALH84001 έπεσε στην Ανταρκτική πριν από περίπου 13.000 χρόνια και ανακαλύφθηκε το 1984. Μόνο πρόσφατες λεπτομερείς αναλύσεις αποκάλυψαν: 1) την παρουσία οργανικών μορίων πιθανής προέλευσης από τον πλανήτη Άρη, 2) πολλά χαρακτηριστικά ορυκτών που στη Γη συνδέονται με βιολογικές δραστηριότητες και 3) την πιθανή παρουσία μικροαπολιθωμάτων, πολύ μικρών οργανισμών παρόμοιων με τα δικά μας βακτήρια.

Μετεωρίτης Murchison: Ο μετεωρίτης Murchison είναι ένας ανθρακούχος χονδρίτης. Πιστεύεται ότι είναι από υπολείμματα κομήτη. Έπεσε στη Γη στις 28 Σεπτεμβρίου 1969 κοντά στα βορειοανατολικά της Μελβούρνης στην Αυστραλία. Έπεσαν συνολικά θρύμματα περίπου 100kg, το μεγαλύτερο εξ αυτών μάζας

7kg. Ο μετεωρίτης περιέχει ορυκτά, νερό καθώς και αμινοξέα.

Μοντμοριλονίτης: Πρόκειται για ένα είδος αργίλου με χημικό τύπο $(\text{Na}, \text{Ca})(\text{Al}, \text{Mg})_6(\text{Si}_4\text{O}_{10})_3(\text{OH})_6 \cdot n\text{H}_2\text{O}$, ενυδατωμένο βασικό πυριτικό νάτριο, κάλιο, αργίλιο, ασβέστιο.

Νουκλίδιο: Άτομο που περιγράφεται από τον ατομικό αριθμό του Z και τον μαζικό αριθμό A. Παλιά χρησιμοποιείτο ο όρος ισότοπο. Ο όρος ισότοπο χρησιμοποιείται όταν αναφέρεται κανείς σε δύο ή περισσότερους πυρήνες. Όταν αναφερόμαστε σε έναν πυρήνα με δοσμένα A και Z προτιμάται ο όρος νουκλίδιο.

Οργανικά μόρια: Είναι οι ενώσεις που περιέχουν άνθρακα, εκτός από το μονοξείδιο του άνθρακα, διοξείδιο του άνθρακα και ανθρακικά άλατα.

Ορθόλογο γονίδιο: Πρόκειται για ένα γονίδιο ενός είδους που αντιστοιχεί σε ένα γονίδιο ενός άλλου είδους και το οποίο συσχετίζεται μέσω ενός κοινού προγονικού είδους (ένα ομόλογο γονίδιο), αλλά έχει εξελιχθεί για να γίνει διαφορετικό από το γονίδιο των άλλων ειδών.

Ουρανίτης: UO_2

Παράδοξο του Levinthal: Προς το τέλος της δεκαετίας του 1960 ένας θεωρητικός βιοχημικός, ο Cytus Levinthal, διετύπωσε ένα ενδιαφέρον ερώτημα για την αναδίπλωση των πρωτεϊνών. Ας φανταστούμε μια απλή πολυπεπτιδική αλυσίδα που αποτελείται από 100 αμινοξέα. Το κάθε αμινοξύ μπορεί να έχει πολλές ευδιάκριτες χωροδιατάξεις της πλευρικής αλυσίδας ως προς την κύρια αλυσίδα. Αν υπολογίσουμε ότι κάθε αμινοξύ μπορεί να πάρει δύο πιθανές χωροδιατάξεις (αριθμός πολύ μικρός) τότε ολόκληρη η πολυπεπτιδική αλυσίδα έχει 2^{100} πιθανές χωροδιατάξεις (διαμορφώσεις), που είναι εξαιρετικά μεγάλος αριθμός. Αν δώσουμε χρόνο 1 picosecond (10^{-12} s) για κάθε μετάβαση σε μια διαμόρφωση, ο χρόνος που απαιτείται για τη διαδικασία

αναδίπλωσης θα ήταν 10^{18} δευτερόλεπτα (δηλαδή περίπου 10^{10} έτη), χρονικό διάστημα μεγαλύτερο και από την ηλικία του σύμπαντος, ενώ γνωρίζουμε ότι οι πρωτεΐνες στα σύγχρονα κύτταρα αναδιπλώνονται σε πολύ μικρό χρονικό διάστημα (της τάξης του ενός δευτερολέπτου ή και λιγότερο). Αυτό το παράδοξο καλείται παράδοξο του Levinthal (1968). Σε αυτό έχουν δοθεί πολλές απαντήσεις από πολλούς ερευνητές.

Πανσπερμία. Χρησιμοποιείται παγκόσμια ο ελληνικός όρος, ο οποίος σε λατινικούς χαρακτήρες έχει ως *panspermia* (παντού σπόροι). Η πρώτη γνωστή αναφορά γίνεται από τον αρχαίο Έλληνα φιλόσοφο Αναξαγόρα, αλλά η θεωρία του Αριστοτέλη για αυθόρμητη γένεση επικράτησε για περισσότερο από 2.000 χρόνια. Το 1864 ο Γάλλος χημικός Louis Pasteur ανακοίνωσε τα σπουδαία πειράματά του που κατέρριπταν την αυθόρμητη γένεση όπως τη φαντάζονταν μέχρι τότε. Στη δεκαετία του 1870 ο Βρετανός φυσικός Lord Kelvin και ο Γερμανός φυσικός Hermann von Helmholtz, ενισχυμένοι από τις θέσεις του Pasteur, πρότειναν ότι η ζωή ήρθε από το διάστημα. Στην πρώτη δεκαετία του 1900, ο μεγάλος Σουηδός χημικός Svante Arrhenius (1859-1927) (βραβείο Nobel χημείας) θεωρητικολογώντας υποστήριξε ότι σπόροι βακτηρίων που προωθήθηκαν δια μέσου του διαστήματος με καταιγίδες και υπό την πίεση της ακτινοβολίας ήταν τα σπέρματα της ζωής στη Γη (δηλαδή δεν χρειάστηκαν τους κομήτες και τους μετεωρίτες). Στις αρχές της δεκαετίας του 1970, οι Βρετανοί αστρονόμοι Fred Hoyle και Chandra Wickramasinghe αναζωπύρωσαν το ενδιαφέρον για την πανσπερμία. Με φασματοσκοπικές παρατηρήσεις και αναλύσεις του φωτός από απομακρυσμένα άστρα βρήκαν νέες ενδείξεις, ίχνη ζωής, στην ενδιάμεση σκόνη. Πρότειναν, επίσης, ότι οι κομήτες, οι οποίοι αποτελούνται κυρίως από πάγο, μεταφέρουν βακτηριακή ζωή μέσω των γαλαξιών και την προστατεύουν από την ακτινοβολία που μπορεί να την καταστρέψει. Βεβαίως, έχει βρεθεί ότι η μεσοαστρική σκόνη καθώς και οι κομήτες περιέχουν οργανικές ενώσεις αλλά δεν έχει βρεθεί, τουλάχιστον ακόμα, ζωή σε άλλο μέρος εκτός από τον πλανήτη

μας. Έτσι το μεγαλύτερο μέρος των επιστημόνων δεν δέχεται ότι ολόκληρα κύτταρα ενέσπειραν τη ζωή στη Γη. Οι Hoyle και Wickramasinghe διεύρυναν και γενίκευσαν την πανσπερμία ώστε να συμπεριλάβει μια νέα κατανόηση της εξέλιξης. Ενώ δέχθηκαν το γεγονός ότι η ζωή στη Γη εξελίχθηκε κατά τη διάρκεια των τεσσάρων δισεκατομμυρίων χρόνων, θεώρησαν ότι τα γενετικά προγράμματα για υψηλότερη εξέλιξη δεν μπορούν να εξηγηθούν με τυχαίες μεταλλάξεις και ανασυνδυασμούς μεταξύ των γονιδίων για μονοκύτταρους οργανισμούς, ακόμα και σε μεγάλα χρονικά διαστήματα: τα προγράμματα πρέπει να προήλθαν από κάπου πέρα από τη Γη. Εν συντομία, η θεωρία τους υποστηρίζει ότι όλη η ζωή προέρχεται από το διάστημα. Η επεκταθείσα θεωρία τους μπορεί ονομασθεί ως «ισχυρή» πανσπερμία.

Πυρίτης ή σιδηροπυρίτης (FeS_2): Είναι το πιο συνηθισμένο θειούχο ορυκτό και συναντάται σε ποικίλα περιβάλλοντα σχηματισμού, όπως ιζηματογενή πετρώματα, πολλές φορές σε άμεση σχέση με την οργανική ύλη, σε πυριγενή πετρώματα καθώς και σε μεταμορφωμένα.

Ριβόζυμα: RNA με καταλυτικές ιδιότητες (σε αντιστοιχία με τα ένζυμα που είναι πρωτεΐνες).

Ρουμπίσκο (Rubisco): Συντομογραφία, στα αγγλικά, του ενζύμου καρβοξυλάση της 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης, ένα ένζυμο που βρίσκεται στη στρωματική πλευρά της μεμβράνης των θυλακοειδών. Το ένζυμο των χλωροπλαστών αποτελείται από οκτώ μεγάλες υπομονάδες (L, 56kd) και οκτώ μικρές (S, 14kd). Κάθε αλυσίδα L περιέχει μία θέση κατάλυσης και μία θέση ρύθμισης. Ο ρόλος των υπομονάδων είναι γνωστός. Το ένζυμο βρίσκεται σε πολύ μεγάλες ποσότητες στους χλωροπλάστες και αποτελεί περισσότερο από το 16% της συνολικής τους πρωτεΐνης. Στην πραγματικότητα η Rubisco είναι ίσως η πλέον άφθονη πρωτεΐνη στη βιόσφαιρα.

Σερπεντινίτες: Ονομάζονται τα πετρώματα που προέρχονται από

μεταμόρφωση υπερβασικών πετρωμάτων, με κύριο συστατικό τα ορυκτά του σερπεντίνη [(Mg, Fe)₃Si₂O₅(OH)₄].

Σιδηρίτης: FeCO₃ και απαντάται σε ιζηματογενή πετρώματα πλούσια σε σίδηρο.

Σιδηροπυρίτης (pyrite, FeS₂): Ο σιδηροπυρίτης σχηματίζεται κυρίως υδροθερμικά. Είναι από τα πλέον διαδεδομένα θειούχα ορυκτά.

Υδροξυαπατίτης: Ορυκτό, ποικιλία του απατίτη.

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ 12

Ιστορίες επιστημονικής φαντασίας

Αν η θεωρία της πανσπερμίας μεταξύ πλανητών είναι πιθανή, ωστόσο η πανσπερμία μεταξύ διαφόρων πλανητικών συστημάτων αγγίζει τα όρια της επιστημονικής φαντασίας.

Ο Thomas Gold αναφέρει ένα είδος πλανητικής καλλιέργειας. Υποθέτει ότι ο γαλαξίας μας κατοικείται εδώ και εκεί από προχωρημένους τεχνολογικούς πολιτισμούς. Αφού πολλοί από αυτούς τους πολιτισμούς είναι πιο προχωρημένοι από μας, δεν αποκλείεται να έχουν ανακαλύψει και εκμεταλλευτεί τις διαστρικές πτήσεις. Ας υποθεθεί πως μια αποστολή ενός τέτοιου πολιτισμού -ας πούμε επιστημονική και εξερευνητική- προσεδαφίζεται σε έναν ακατοίκητο αλλά πάντως ευνοϊκό να φιλοξενήσει ζωή πλανήτη. Αν δεν πάρουν τα πιο αυστηρά μέτρα προστασίας, θα μολύνουν τον πλανήτη. Το σκάφος τους, ο αέρας τους και οι ίδιοι οι αστροναύτες είναι γεμάτοι μικροοργανισμούς διαφόρων ειδών (η πρόληψη των μολύνσεων από τα διαστημόπλοια που στέλνονται και θα συνεχίσουν να στέλνονται σε διάφορα ουράνια σώματα στα οποία θα προσεδαφιστούν αποτελεί ένα σοβαρό πρόβλημα). Ο Gold πάντως φαντάζεται αυτή την πλανητική μόλυνση με πιο ζωηρά χρώματα. Φαντάζεται τους επισκέπτες να κάνουν ένα πικνίκ σε έναν πλανήτη παρθένο και να αφήνουν πίσω τους τα σχετικά σκουπίδια. Σύμφωνα με αυτή την άποψη, ένα μικρόβιο, που ίσως ζούσε μέσα σε κάποιο πρωταρχικό μπισκοτάκι, θα μπορούσε να είναι ο πρόγονος όλων μας.

Μολονότι αυτή η θεωρία των σκουπιδιών για την προέλευση της ζωής δεν είναι και πολύ ελκυστική, δεν πρέπει να την απορρίψουμε. Ίσως μια φυλή εξελιγμένων εξωγήινων να πρόσεχε πολύ ώστε να μη μολύνει έναν ακατοίκητο πλανήτη, ίσως όμως και να μην πρόσεχε.

Υπάρχει ακόμα η συμπληρωματική πιθανότητα για έναν τέτοιο εξελιγμένο πολιτισμό να ξεκίνησε δηλαδή επίτηδες κάποια ζωή σε ακατοίκητους πλανήτες για πολλούς και διαφόρους λόγους: για να προετοιμάσει ίσως τον πλανήτη για μια μεταγενέστερη αποίκηση, με πολύ μακροπρόθεσμο, βέβαια, χρονοδιάγραμμα, ή για να μοιράσει το γενετικό υλικό του πλανήτη προέλευσης ώστε σε περίπτωση καταστροφής να μη χαθεί ολοκληρωτικά η εξελικτική κληρονομιά τους, η ακόμα και σαν απλό βιολογικό πείραμα μέσα σε ένα «εργαστήριο» πολύ μεγαλύτερο από όσα ξέρουμε. Αν υπάρχει ευφυής ζωή στο σύμπαν, είναι δύσκολο να αποκλείσουμε αυτές τις πιθανότητες.

ΤΟ ΒΙΒΛΙΟ
ΠΡΟΕΛΕΥΣΗ ΤΗΣ ΖΩΗΣ
ΘΕΩΡΙΕΣ ΚΑΙ ΠΕΙΡΑΜΑΤΙΚΕΣ ΠΡΟΣΕΓΓΙΣΕΙΣ
ΣΤΟΙΧΕΙΟΘΕΤΗΘΗΚΕ ΚΑΙ ΣΕΛΙΔΟΠΟΙΗΘΗΚΕ
ΑΠΟ ΤΗΝ ΚΕΛΛΥ ΑΓΓΕΛΗ
ΣΤΟ ΕΘΝΙΚΟ ΙΔΡΥΜΑ ΕΡΕΥΝΩΝ
ΚΑΙ ΤΥΠΩΘΗΚΕ ΚΑΙ ΒΙΒΛΙΟΔΕΤΗΘΗΚΕ ΣΤΙΣ
«ΓΡΑΦΙΚΕΣ ΤΕΧΝΕΣ Γ. ΑΡΓΥΡΟΠΟΥΛΟΣ ΕΠΕ»
ΤΟΝ ΝΟΕΜΒΡΙΟ ΤΟΥ 2006
ΣΕ 1.000 ΑΝΤΙΤΥΠΑ
ΤΥΠΟΓΡΑΦΙΚΗ ΕΠΙΜΕΛΕΙΑ
ΕΙΡΗΝΗ ΠΑΠΑΚΥΡΙΑΚΟΥ

Τα ερωτήματα που πηγάζουν σχετικά με την προέλευση της ζωής είναι πάρα πολλά. Ποιες ήταν οι συνθήκες της πρωταρχικής Γης; Ποιο ήταν το πρώτο γενετικό υλικό; Ποια ήταν τα πρώτα μόρια και ποια τα βιοχημικά μονοπάτια που οδήγησαν στον πρώτο αυτοαντιγραφόμενο οργανισμό; Πώς προέκυψαν οι τρεις επικράτειες των κυττάρων;

Η ζωή θα μπορούσε να ξεκινήσει με μια σειρά κλιμακούμενων χημικών αντιδράσεων. Προβιοτικά υλικά για τη ζωή θα μπορούσαν να υπάρχουν στην ατμόσφαιρα της Γης, να σχηματιστούν από τις υπόγειες υδρόθερμες σχισμές ή να έρθουν από το διάστημα μετά από τις συγκρούσεις με μετεωρίτες και κομήτες. Αν και πολλά από τα στοιχεία της προέλευσης της ζωής δεν υπάρχουν πια, ξέρουμε ότι η ιστορία της ζωής στη Γη άρχισε τουλάχιστον πριν από περίπου 3,6 δισεκατομμύρια χρόνια.

Στην παρούσα έκδοση γίνεται προσπάθεια να δοθούν απαντήσεις όσο το δυνατόν πιο απλά γίνεται, κινδυνεύοντας φυσικά να μην ικανοποιηθούν αυτοί που με βαθύ στοχασμό θα ζητήσουν καθαρά επιστημονικές αποδείξεις.

ΕΘΝΙΚΟ ΙΔΡΥΜΑ ΕΡΕΥΝΩΝ (ΕΙΕ)

Λεωφ. Βασιλέως Κωνσταντίνου 48, 116 35 Αθήνα

Τηλ.: 210 72 73 700, Fax: 210 72 46 618

ISBN: 960-7998-36-7