

**А. М. Макаров**

# **ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ**

*Происхождение жизни,  
доклеточные и клеточные формы*



Министерство науки и высшего образования Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное  
образовательное учреждение высшего образования  
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

**А. М. Макаров**

# **ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ**

*Происхождение жизни,  
доклеточные и клеточные формы*

*Учебное пособие для студентов биологических  
и естественно-научных направлений подготовки в вузах*

Петрозаводск  
Издательство ПетрГУ  
2025

© Макаров А. М., 2025

ISBN 978-5-8021-4221-9

© Петрозаводский государственный университет,  
2025

УДК 573

ББК 28.0

Издаётся по решению редакционно-издательского совета  
Петрозаводского государственного университета

Рецензенты:

- Э. В. Ивантер*, профессор, член-корр. РАН, гл. науч. сотрудник КарНЦ РАН;  
*В. В. Горбач*, д-р биол. наук, доцент, зав. кафедрой зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий ПетрГУ;  
*В. А. Илюха*, д-р биол. наук, доцент, ст. науч. сотрудник лаборатории Института биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина РАН

**Макаров, Александр Михайлович.**

- M152      Общая биология. Происхождение жизни, доклеточные и клеточные формы : учебное пособие для студентов биологических и естественно-научных направлений подготовки в вузах / А. М. Макаров ; М-во науки и высш. образования Рос. Федерации, Федер. гос. бюджет. образоват. учреждение высш. образования Петрозав. гос. ун-т. — Петрозаводск : Издательство ПетрГУ, 2025. — 1 CD-ROM. — Систем. требования : PC, MAC с процессором Intel 1,3 ГГц и выше ; Microsoft Windows, MAC OSX ; 256 Мб (RAM); Adobe Reader ; дисковод CD-ROM. — Загл. с титул. экрана. — Текст. Изображение : электронные.

ISBN 978-5-8021-4221-9

В учебном пособии, представляющем собой обзорный курс, рассматриваются фундаментальные вопросы общей биологии: происхождение жизни, неклеточные формы, появление и развитие клетки, формирование и расхождение основных таксонов, образование эукариотической клетки, развитие многоклеточности, общие структурные характеристики биоразнообразия. Задача книги — формирование единой картины биологических знаний на основании современных литературных источников и многообразных биологических курсов, изучаемых в высших учебных заведениях. Материал подан в общей форме — без разделения на таксоны. Изложены основные закономерности и теории. Автор не стремился к выделению в каждом вопросе единственного эволюционного пути, а старался представить многообразие вариантов и гипотез. Приведён глоссарий употребляемых в книге терминов.

Адресовано студентам старших курсов биологических и естественно-научных направлений подготовки высших учебных заведений, аспирантам, преподавателям и научным работникам.

УДК 573

ББК 28.0

Учебное электронное издание

Минимальные системные требования:

PC, MAC с процессором Intel 1,3 ГГц и выше;  
Microsoft Windows, MAC OSX; 256 Мб (RAM);  
Adobe Reader; дисковод CD-ROM

© Макаров А. М., 2025

© Петрозаводский государственный университет, 2025

# Оглавление

Сокращения .....	10
<b>Предисловие .....</b>	<b>11</b>
<b>1. Жизнь как природное явление .....</b>	<b>14</b>
1.1. Биология и подходы к познанию жизни.....	14
1.2. Определение жизни .....	19
1.3. Признаки живой материи.....	25
1.4. Химический состав живых организмов.....	34
1.5. Аксиомы биологии .....	42
1.6. Биоразнообразие .....	47
1.6.1. Основные эволюционные переходы в развитии живого.....	52
1.6.2. Уровни организации живой материи .....	58
1.7. Биология и социальные отношения в человеческом обществе.....	66
<b>2. Концепции происхождения жизни .....</b>	<b>69</b>
2.1. Религиозные взгляды на происхождение жизни .....	69
2.2. Самопроизвольное (спонтанное) зарождение.....	74
2.3. Гипотеза стационарного состояния .....	75
2.4. Теория панспермии.....	76
2.5. Теория биохимической эволюции (абиогенез).....	83
2.5.1. Пребиотическая эволюция .....	85
2.5.1.1. Состав атмосферы ранней Земли.....	86
2.5.1.2. Моделирование синтеза органических веществ.....	88
2.5.2. Теория Опарина — Холдейна.....	93
2.5.3. Гипотеза РНК-мира.....	100
2.5.3.1. Материал для построения РНК .....	105
2.5.3.2. Рибозимы .....	107
2.5.3.3. Изменчивость в РНК-мире.....	110
2.5.3.4. Пути компарментализации и полимеризации РНК .....	114
2.5.3.5. Гомохиральность в живой природе .....	123
2.5.3.6. Среда формирования РНК-мира .....	126

2.5.3.7. Предположительная схема перехода к современным живым организмам .....	128
2.5.4. Гипотеза мира пре-РНК.....	131
2.5.5. Гипотеза гиперциклов .....	133
2.5.6. Гипотеза прогена.....	137
2.5.7. Пребиотические автокаталитические комплексы.....	138
<b>3. Между живым и неживым.....</b>	<b>141</b>
3.1. Неклеточные формы.....	141
3.1.1. Вирусы .....	142
3.1.1.1. Жизненный цикл вирусов.....	144
3.1.1.2. Происхождение вирусов .....	152
3.1.2. Вироиды .....	160
3.1.3. Сателлиты .....	162
3.1.4. Транспозоны .....	163
3.1.5. Плазмиды .....	166
3.1.6. Прионы.....	167
3.2. Центральная догма молекулярной биологии .....	170
3.3. Происхождение клетки.....	172
3.4. Горизонтальная передача генов .....	184
3.5. Клеточная теория.....	192
<b>4. Одноклеточные организмы.....</b>	<b>196</b>
4.1. Прокариоты .....	196
4.1.1. История формирования представлений о прокариотах .....	196
4.1.2. Общая характеристика прокариотов.....	199
4.2. История доменов.....	203
4.3. Бактерии (эубактерии) Bacteria .....	208
4.3.1. Общая характеристика бактерий.....	209
4.3.2. Переживание неблагоприятных условий.....	214
4.3.3. Магнитосомы.....	218
4.3.4. Хищничество .....	218
4.4. Археи Archaea .....	221
4.5. Эукариоты .....	224

4.5.1. Половое размножение и смена ядерных фаз.....	227
4.5.2. Происхождение эукариотической клетки.....	232
4.5.2.1. История развития представлений о симбиогенезе.....	232
4.5.2.1.1. От симбиоза к облигатному эндосимбиозу.....	235
4.5.2.2. От FECA до LECA.....	236
4.5.2.3. Ископаемые следы микроорганизмов.....	240
4.5.2.4. Безмитохондриальные эукариоты?.....	243
4.5.2.5. Происхождение фагоцитоза.....	245
4.5.2.6. Клеточные преобразования при формировании эукариотов.....	247
4.5.2.7. «Материнская клетка» эукариотов.....	249
4.5.2.8. Происхождение митохондрий.....	252
4.5.2.9. Гипотезы происхождения эукариотов.....	254
4.5.2.9.1. Водородная гипотеза.....	258
4.5.2.9.2. Гипотеза HS-синтрофии.....	261
4.5.2.9.3. Паразитизм как возможное начало формирования симбиогенеза.....	264
4.5.2.10. Формирование ядра и эндоплазматического ретикула.....	265
4.5.2.10.1. Симбиотические гипотезы формирования ядра.....	266
4.5.2.10.2. Гипотезы формирования эндоплазматической системы.....	269
4.5.2.10.3. Аутогенные гипотезы формирования ядра.....	271
4.5.2.11. Происхождение хлоропластов.....	274
4.6. Сравнение бактерий, архей и эукариотов.....	281
<b>5. Происхождение многоклеточных организмов.....</b>	<b>290</b>
5.1. Роль изменений среды в формировании и развитии многоклеточности.....	291
5.2. Становление многоклеточности.....	298
5.2.1. Преимущества многоклеточных организмов.....	300
5.2.2. Обязательные характеристики многоклеточных организмов.....	301
5.2.3. Генетические основы формирования многоклеточности.....	302
5.2.4. Возврат к одноклеточности.....	305
5.2.5. Клетки-обманщики (опухолевый рост).....	306
5.3. Свободноживущие одноклеточные организмы.....	312
5.4. Механизмы формирования многоклеточности.....	316

5.4.1. Формы агрегативной многоклеточности .....	326
5.4.1.1. Моновидовые агрегаты .....	326
5.4.1.2. Многовидовые агрегаты .....	329
5.4.2. Формы клональной многоклеточности.....	338
5.4.2.1. Ценобии .....	342
5.4.2.2. Колониальные одноклеточные организмы .....	344
5.4.2.3. Многоклеточные организмы .....	345
5.4.2.3.1. Многоклеточные магнитотактические прокариоты .....	346
5.4.2.3.2. Многоклеточные с дифференцированными клетками без выраженных тканей .....	348
5.4.2.3.3. Многоклеточные с дифференцированными клетками, объединёнными в ткани.....	350
5.4.2.3.3.1. Грибы с трёхмерной дифференцированной организацией .....	351
5.4.2.3.4. Унитарные и модулярные (модульные) организмы .....	352
5.4.2.3.4.1. Основные общие свойства модулярных организмов .....	354
5.4.2.3.4.2. Экологические особенности модулярных организмов .....	357
5.4.2.3.5. Суперорганизмы (эусоциальные организмы) .....	359
5.4.2.3.5.1. Общая характеристика .....	361
5.4.2.3.5.2. Разнообразие эусоциальных организмов .....	362
5.4.2.3.5.3. Морфологическая и функциональная дифференциация .....	364
5.4.2.3.5.4. Генетика суперорганизмов .....	366
5.4.2.3.5.5. Коммуникация внутри суперорганизма .....	370
5.4.2.3.5.6. Формирование эусоциальности.....	370
5.4.2.3.5.7. Предсказание эусоциальности.....	374
5.4.2.3.5.8. Роль суперорганизмов в экосистемах.....	375
5.5. Происхождение многоклеточных животных .....	376
5.5.1. Современные многоклеточные животные.....	377
5.5.2. Возможные одноклеточные предки Metazoa .....	379
5.5.3. Гипотезы происхождения многоклеточных животных .....	387
5.5.3.1. Агрегативная гипотеза .....	388
5.5.3.2. Симбиотическая гипотеза.....	389
5.5.3.3. Гипотеза целлюляризации .....	390

5.5.3.4. Колониальные теории .....	391
5.5.3.4.1. Гипотезы первичной мобильности.....	391
5.5.3.4.2. Гипотезы первичной седентарности .....	397
5.6. Проблема индивидуальности организма.....	402
5.7. Очень краткий обзор ископаемых остатков многоклеточных организмов .....	406
5.8. Основные пути повышения уровня организации у клеточных форм.....	414
Глоссарий .....	419
Библиографические ссылки.....	443



Учебное электронное издание

**Макаров Александр Михайлович**

# **ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ**

*Происхождение жизни,  
доклеточные и клеточные формы*

*Учебное пособие для студентов биологических  
и естественно-научных направлений подготовки в вузах*

Редактор *Т. Климяк*

Художественный редактор *Н. Осипов*

Рисунок на обложке и оформление всплывающих подсказок к терминам — *А. М. Макаров*

Подписано к использованию 28.02.2025.

1 CD-R. 67,6 Мб. Тираж 100 экз. Изд. № 59

Федеральное государственное бюджетное образовательное  
учреждение высшего образования  
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
185910, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

<https://petsu.ru>

Тел.: (8142) 71-10-01

Изготовлено в Издательстве ПетрГУ  
185910, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33  
URL: [press.petsu.ru/UNIPRESS/UNIPRESS.html](http://press.petsu.ru/UNIPRESS/UNIPRESS.html)

Тел./факс: (8142) 78-15-40

[nvrahomova@yandex.ru](mailto:nvrahomova@yandex.ru)

ISBN: 978-5-8021-4221-9



## Сокращения

АТФ	— аденозинтрифосфат
ДНК	— дезоксирибонуклеиновая кислота
ГПГ	— горизонтальный перенос генов
ММП	— многоклеточные магнитотактические прокариоты
МТБ	— магнитотактические бактерии
РНК	— рибонуклеиновая кислота
GOE	— Great Oxidation Event, Великое окислительное событие
LECA	— Last Eukaryotic Common Ancestor, последний общий предок эукариотов
LUCA	— Last Universal Cellular Ancestor, последний универсальный клеточный предок
FECA	— First Eukaryotic Common Ancestor, первый общий предок эукариотов
MTE	— Major Transitions in Evolution, основные эволюционные переходы в эволюции
NCLDV	— Nucleocytoplasmic Large DNA Viruses, крупные ядерно-цитоплазматические ДНК-содержащие вирусы (гигантские вирусы)
VBNC	— Viable but nonculturable, жизнеспособные, но некультивируемые клетки

## Предисловие

*Ничто в биологии не имеет смысла, кроме как в свете эволюции.*

Т. Добжанский

*По-обычному в природе правилу одна и та же цель достигается самыми разнообразными средствами, даже иногда у близкородственных форм.*

Ч. Дарвин

Эта книга создана на основе лекций по общей биологии, которые автор с 2010 года читает на выпускных курсах эколого-биологического факультета и Института биологии, экологии и агротехнологии Петрозаводского государственного университета. Курс не вводный, а обзорный, опирающийся на разнообразные биологические предметы, изученные студентами за университетские годы.

Пособие разработано в соответствии с ФГОС ВО, утверждённым приказом Министерства науки и высшего образования РФ от 07.08.2020 г. № 920 (с изменениями от 26.11.2020 № 1456) и учебным планом по направлению подготовки бакалавриата 06.03.01 «Биология (профиль «Биоразнообразии»).

Формальная цель курса — подготовка к итоговому государственному экзамену по биологии. Неформальная цель — создание у читателя единой современной картины формирования и развития живых организмов, установление внутренних связей между знаниями, полученными в процессе изучения различных биологических дисциплин.

Биология последние десятилетия стремительно развивается, число научных публикаций во многих областях этой науки непрерывно нарастает. Разные биологические дисциплины всё больше специализируются, их терминология становится всё менее понятной для специалистов в смежных областях биологии. Погружение в детали постепенно ведёт к потере общей картины живого.

Учебники за развитием науки явно не поспевают, соответственно, в лекционном курсе приходится очень часто пояснять различия между современными представлениями и гипотезами и тем, что изложено в учебниках по общей био-

логии. Это, собственно, и послужило толчком к написанию данной книги. Понятно, что сегодняшнее состояние биологии уже завтра станет вчерашним, но обобщение современных научных сведений очень полезно для дальнейшего познания.

Биология — наука, своеобразная тем, что для решения многих, казалось бы, стандартных вопросов разные виды и сообщества находят альтернативные пути. Идентичны только некоторые основные решения на молекулярном уровне, все остальное представлено множеством хотя и сходных между собой, но различающихся вариантов. В качестве примера можно вспомнить хотя бы использование твёрдой пищи разными организмами. Можно перемолоть пищу твёрдыми зубами (млекопитающие), или использовать для этого же камешки и мускулистые стенки желудка (птицы), или прибегнуть к помощи симбиотических микроорганизмов, которые будут преобразовывать трудноперевариваемые материалы (жвачные парнокопытные), или применить внекишечное пищеварение, введя в тело жертвы пищеварительный сок и затем высосав содержимое (пауки). И это только некоторые пути. Познание формирования всего разнообразия далеко выходит за границы начальных учебных курсов. Эту возможную альтернативность хотелось отразить в книге, аналогично представить и разнообразие мнений и теорий в некоторых общебиологических вопросах. Научное знание нельзя рассматривать как завершённое, оно находится в непрерывном развитии.

Наверное, полноценный и всеобъемлющий учебник по общей биологии в XXI веке уже невозможен из-за колоссального объёма знаний, накопленных человечеством в этой области, и непрерывного их пополнения. Соответственно, автор не пытался объять необъятное, и здесь разбираются темы, которые предполагаются основополагающими в развитии живого мира. Ради сохранения разумного объёма книги многие темы, многократно повторённые студентами в университетских курсах, сняты из рассмотрения.

Автор старался минимизировать использование специальной терминологии; термины, без которых обойтись невозможно, пояснены в глоссарии в конце книги. В тексте первое употребление термина, включённого в глоссарий, выделено курсивом. Для обеспечения возможности автоматического поиска слова

в файле книги в формате .pdf ударение в поясняемых терминах отмечено не традиционным знаком ударения, а полужирным начертанием ударной буквы.

В отличие от традиционных учебников, в этом издании приведены ссылки на основные источники информации, позволяющие более подробно разобраться в основаниях выводов автора. В конце каждой главы предложены вопросы для самопроверки и список рекомендуемой литературы. В тексте присутствуют также внутренние ссылки на подразделы книги.

Рассмотрение столь разнообразных тем неизбежно подразумевает некоторые ошибки и неточности. Автор с благодарностью примет комментарии и замечания к книге по электронной почте [a.makarov@karelia.ru](mailto:a.makarov@karelia.ru).

Остаётся выполнить приятную обязанность — поблагодарить всех тех, кто принимал активное участие в создании и появлении на свет этой книги.

Прежде всего автор выражает свою горячую признательность официальным рецензентам книги: Э. В. Ивантеру, В. В. Горбачу и В. А. Илюхе. Детальный анализ всей книги, мелкие и крупные, иногда слегка язвительные замечания, очень помогли в доработке текста.

Отдельные главы или весь текст читали и комментировали преподаватели и научные сотрудники разных биологических специальностей из Петрозаводского университета, Института биологии КарНЦ РАН, заповедника «Кивач». Автор очень благодарен за помощь Г. С. Антипиной, Т. О. Волковой, Н. С. Зыкиной, А. В. Коросову, А. П. Кутенкову, А. В. Сониной, Т. Г. Шibaевой.

Хотелось бы сказать спасибо студентам-зоологам выпуска ПетрГУ 2024 года, которые старательно читали главу о происхождении многоклеточности, и многие их замечания оказались весьма полезны. Отдельная благодарность М. А. Германовой, которая тщательно проанализировала весь текст.

Автор невероятно признателен за помощь и терпение жене — Макаровой Ольге Петровне, без которой эта книга никогда не появилась бы на свет.

---

*Эта работа распространяется по лицензии CC BY 4.0*

*<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>*

# 1. Жизнь как природное явление

## 1.1. Биология и подходы к познанию жизни

До XIX века зоология, ботаника, анатомия и физиология были частью «натуральной философии» — философии природы, в рамках которой ещё в античную эпоху пытались сформировать целостную систему самых общих законов естествознания. В эту систему знаний входили вместе и достоверные сведения, и выводы, и некоторые умозрительные фантазии, ошибочные заключения о причинах природных явлений.

Как самостоятельная наука биология сформировалась в начале XIX века. Объекты её изучения — живые *организмы*, их взаимоотношения и взаимодействие с окружающей средой. Название науки происходит от греческих слов βίος — «жизнь» и λόγος — «речь, учение». Считается, что термин предложили в 1802 году независимо друг от друга Ж. Б. Ламарк и Г. Р. Тревиранус. Однако ещё ранее в своих работах его использовали Т. Роозе (1797) и К. Бурдах (1800). Само слово было известно в латинской форме *biologia* по крайней мере с XVII века в немецкоязычных университетах, где оно традиционно использовалось для некрологов — тогда это было название повествования о всей жизни человека (Gayon, 2010).

Сейчас биология — это целая система наук о живом. Развитие биологии, как и любой другой науки, шло через последовательное разложение сложного предмета на составные части. Основные части биологии (список не полный, науки приведены примерно в порядке формирования) — это зоология, ботаника, анатомия, физиология, гистология, микробиология, биология клетки, генетика, биохимия и молекулярная биология. Каждая из этих наук, в свою очередь, включает несколько составных частей. Например, зоология подразделяется по объектам исследования на зоологию позвоночных и беспозвоночных, а зоология позвоночных включает ихтиологию, *батрахологию*, герпетологию, орнитологию и *териологию*. Но кроме этого, существует ещё и несистематическое подраз-

деление зоологии, по задачам исследования: на филогению, морфологию, физиологию, эмбриологию, этологию, зоогеографию, экологию животных и т. д. По мере изучения объекта количество наук, которые им занимаются, непрерывно возрастает, и отдельные вопросы развиваются в самостоятельные науки. Интересно, что даже соподчинение биологических наук может меняться в нашем восприятии: *микология* традиционно была поддисциплиной ботаники, но теперь филогенетический анализ привёл нас к пониманию того, что грибы гораздо ближе к животным, чем к растениям, соответственно, микология стала самостоятельной дисциплиной.

Ю. Одум (1975) предложил представить структуру биологии в виде слоёного пирога, который можно разрезать на куски по горизонтали — тогда мы получим «фундаментальные» науки, изучающие основные свойства жизни. А можно разрезать пирог по вертикали — тогда получим так называемые «таксономические» науки, изучающие различные характеристики разных групп организмов (рис. 1.1).

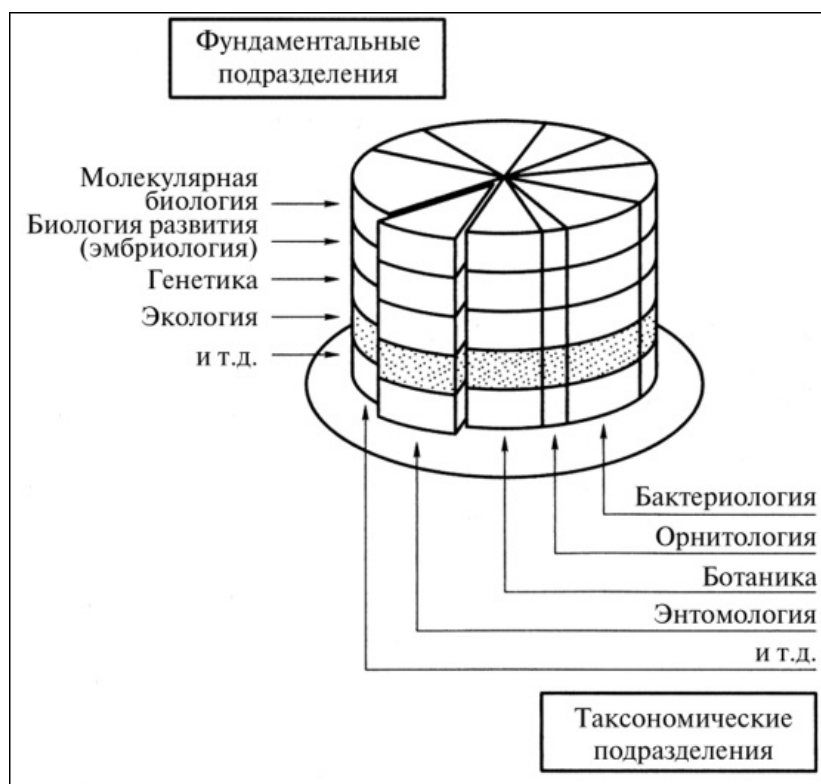


Рис. 1.1. «Слоёный пирог биологии». Фундаментальные (горизонтальные) и «таксономические» (вертикальные) подразделения (Одум, 1975)

Общая биология — это научное направление, рассматривающее и изучающее наиболее общие и присущие всем живым существам закономерности. По Э. С. Бауэру (1935) в общую или теоретическую биологию входят эволюционная теория, или учение о происхождении видов, и общая теория живой материи.

Границы этой области науки являются весьма размытыми и понимаются разными авторами различно. Как учебная дисциплина она преподаётся в старших классах средней школы. Курс общей биологии как вводный входит в программу первых курсов естественно-научных факультетов вузов, конкретное содержание курса при этом определяется спецификой учебного заведения.

С 1940 года в издательстве «Наука» выходит «Журнал общей биологии», где публикуются статьи по теоретическим вопросам биологии, представляющие интерес для биологов любой специальности (вопросы эволюции, экологии, общей таксономии, общей цитологии, генетики, проблемы механизмов приспособления живых организмов к условиям существования, закономерности развития организмов, бионика и т. д.).

Биология невероятно многообразна, и в её изучении очень важным является единство биологических знаний. Огромный массив накопленных фактических данных требует установления взаимосвязей между ними и построения единой картины биологического мира, соответственно, общая биология и должна служить каркасом, объединяющим разные составные части биологии.

Наука в целом — это познавательная деятельность, направленная на выработку и систематизацию объективных знаний о действительности. Осуществляется эта деятельность путём сбора фактов, их регулярного обновления, систематизации и критического анализа (Уайтхед, 1990).

Основы современной науки: 1) применение эксперимента, наблюдения и опыта при изучении природы; 2) логические доказательства выводов, полученных из основных предпосылок; 3) возможность математического представления природных процессов (Веселовский, 1961). Анализ выяв-



ленных причинно-следственных связей позволяет осуществлять прогнозирование.

Современная наука исходит из предпосылки, что нам известно далеко не всё. Допускается, что нечто, известное нам и принимаемое нами за истину, окажется неполным и неточным или даже ложным, когда накопится больше знаний. Согласно взглядам классической философии, истина есть мысль, соответствующая объективной действительности (Порус, 2008). Если вспомнить ещё и лозунг «Познание бесконечности требует бесконечного времени» из книги А. и Б. Стругацких «Понедельник начинается в субботу» (1965), то можно резюмировать: достижение истины крайне проблематично, а познание — беспредельно.

В биологии есть множество примеров изменения наших представлений по разным вопросам, причём нередко взгляды меняются несколько раз: так было с происхождением жизни (см. раздел 2), историей развития многоклеточности у животных (см. 6.5), развитием эволюционных концепций. Соответственно, в научном познании не существует теорий или идей вне критики.

Путь познания, при котором явления пытаются понять на основе изучения их отдельных частей, называется *редукционизм*. Доводя его до логического завершения, можно пытаться постигнуть характеристики жизни на основе изучения элементарных форм материи. Исследуя молекулярные основы жизни и анализируя биохимические процессы, мы двигаемся именно этим путём. А. А. Любищев (1977) различал три основных типа редукционизма в биологии:

- молекулярно-биологический (принцип исследования, состоящий в сведении сложного к совокупности или сумме его частей, при изучении которых получают сведения и о свойствах исходного целого);
- иерархический (возможность интерпретации явлений высших уровней биологической иерархии на языке молекулярных моделей);
- эволюционный (сведение всей социальной эволюции к биологической) (Любищев, 1977).

В биологии работает и противоположный редукционизму подход, который называется *холизм*. С этой точки зрения целое всегда есть нечто большее, нежели сумма частей, его составляющих. Жизнь рассматривается как явление, которое нельзя полноценно объяснить на основе исключительно только законов физики и химии, поскольку многие проявления жизни присущи лишь системе как целому. Такая характеристика называется эмерджентность — несводимость свойств системы к сумме свойств её компонентов. В широком смысле холизм представляет собой установку на учёт всех сторон рассматриваемого явления и критическое отношение к любому одностороннему подходу.

Можно назвать некоторые направления биологии, которые изучают в основном системные явления. Это не только науки, изучающие надорганизменные уровни организации жизни или организованные определённым образом совокупности особей (в частности, экология, популяционная биология, теория эволюции), но и науки, областью изучения которых является комплекс разнонаправленных процессов внутри организма, например, теория старения. Специализированно изучает взаимодействие между составляющими частями живых систем системная биология, а в XXI веке формируется новый её вариант — системная компьютерная биология, которая с помощью вычислительных технологий и моделирования исследует биологические процессы на различных иерархических уровнях организации жизни.

Ещё в XIX веке в биологии утратил своё значение витализм — учение о качественном отличии живой природы от неживой. Он постулировал наличие в живых телах особых нематериальных сверхъестественных сил и факторов, отсутствующих в неживых, и принципиальную несводимость жизненных процессов к силам и законам неорганического мира (Белоусов, 2023). Поздним его проявлением в СССР была антинаучная теория О. Б. Лепешинской (см. 2.2).

Таким образом, при изучении живых систем могут использоваться различные подходы к их познанию, редукционизм и холизм — это два пути в едином процессе познания, в совокупности они формируют системное

представление. Эффективность того или иного подхода может различаться при анализе разных уровней организации жизни (см. 1.6.2).

## 1.2. Определение жизни

«Жизнь» — это некое специфическое свойство молекулярных систем, которые мы называем «живыми». То, как мы определим это свойство, вызовет отнесение той или иной системы к категории живого или неживого. Н. Бор на основании того, что изучение отдельных атомов в составе организма несовместимо с продолжением его жизнедеятельности, предложил такую формулировку: «...существование жизни следует рассматривать как элементарный факт, который не поддаётся объяснению, но должен быть взят в качестве отправной точки в биологии» (Bohr, 1933) — то есть предложил существование жизни считать аксиомой. Решение элегантное, но при нынешнем развитии науки мы вполне обоснованно пытаемся понять, что такое жизнь и сформулировать её определение.

Французский философ науки Ж. Кангилем (Canguilhem, 1952) выделял три основные философские концепции жизни: жизнь как одушевление, жизнь как механизм и жизнь как организация. Концепция жизни как одушевления предполагает, что живые существа обладают свойствами, отличающими их от всех других природных объектов, и поэтому требуют особого объяснения, восходит эта концепция ещё к Аристотелю. Согласно концепции жизни как механизма, все жизненно важные функции — это не более чем механизмы, а само живое тело — машина. Механистическая концепция жизни основана на представлении природы, в которой нет реального различия между неживыми и живыми телами, наиболее развитая форма этой концепции сформулирована Декартом. Третья философская концепция жизни состоит в подчёркивании организованности, и, следовательно, она отождествляет живые существа с «организмами», то есть подчёркивает их способность к самоорганизации. Размышления И. Канта об «организованных существах» оказали огромное влияние на развитие биологии (Gayon, 2010).

В биологии мы тяготеем к третьей приведённой философской концепции и в её рамках пытаемся дать определение жизни, но на сегодняшний день общепринятой научной формулировки нет.

Определение жизни по форме в идеале должно соответствовать следующим критериям (Emmeche, 1998; Cleland, Chyba, 2002; Ruiz-Mirazo et al., 2004; Zhuravlev, Avetisov, 2006):

- не противоречить современным знаниям в области биологии, химии и физики;
- избегать многословности и быть согласованным внутри самого определения;
- быть элегантным по форме и одновременно обеспечивать лучшее понимание природы жизни;
- быть универсальным (в смысле использования универсальных и необходимых характеристик жизни, а также отказа от использования редких и случайных);
- быть минимальным, но достаточно специфичным (включать общие характеристики всех форм жизни и одновременно — критерий, позволяющий отличить живое от неживого, по возможности с пояснением пограничных случаев);
- быть открытым и не ограничиваться нашим текущим уровнем знаний (Tirard et al., 2010).

Однако идеал формулировки явно не достигнут (и неизвестно, будет ли достигнут), хотя мало что в биологии обсуждалось шире определения жизни. Существующие концепции зависят от характеристик жизни, которые авторы этих определений считают наиболее важными, и от целей, для которых конкретная формулировка предназначена. Формулировок существует множество, к примеру, только в материалах совещания Международного общества по изучению теоретических основ жизни на 40 страницах приведено 78 различных определений (Palyi et al., 2002), причём из 230 характеристик жизни, которые там были использованы, только 19 являются общеупотребительными (Kompanichenko, 2004).

Минимальное итоговое определение, которое не противоречит прочим: «жизнь — это самовоспроизведение с изменениями» (Trifonov, 2011). Получено это определение на основе анализа 123 формулировок, однако вполне понятно, что и этот вариант никак нельзя считать исчерпывающим.

Неожиданно то, что данная формулировка воспроизводит смысл термина «конвариантная редупликация», введённого Н. В. Тимофеевым-Ресовским почти сто лет назад. Сам Тимофеев-Ресовский (1980) описывал, что в конце 20-х — начале 30-х годов XX века постепенно выяснилось: у всех живых организмов существует спонтанный мутационный процесс, мутации наследственны, и они посредством редупликации передаются следующим поколениям живых существ. «Обсуждая с М. Дельбрюком и П. Дираком возможность формулировки связанного с этим явлением общебиологического исторического принципа, мы придумали выражение, по-моему, очень удобное, — конвариантная редупликация, то есть редупликация живых частиц, включающая наследственные вариации» (Тимофеев-Ресовский, 1980). В полном виде формулировка выглядит так: «конвариантная редупликация дискретных кодов наследственной информации, передаваемых от поколения к поколению».

Таким образом, в поисках термина, совмещающего описание наследственности и эволюции, родилось самое непротиворечивое определение жизни. В наших нынешних представлениях оно как бы содержит подсознательную отсылку к процессу *репликации* нуклеиновых кислот (хотя во времена рождения термина считалось, что ген имеет белковую природу).

В 1959 году на знаменитых дискуссиях по случаю столетия теории Дарвина Г. Дж. Мёллер своё мнение о том, что такое жизнь, сформулировал так:

«Я думаю, что наиболее фундаментальным свойством, отличающим живое существо, — и которое, следовательно, может быть использовано для определения жизни — является его способность создавать копии самого себя. Мы называем это “размножением”, но такие копии также

должны включать инновации — мутации, которые отличают данное живое существо от его родителей... Естественный отбор не мог бы продолжаться без необходимой основы — способности материала копировать не только себя, но и свои вариации. Это, я думаю, и есть сердце жизни, и такой материал, когда он возник, по праву называется “живым”» (Muller, 1959). Можно ещё добавить, что в 1932 году Мёллер работал в Германии вместе с Тимофеевым-Ресовским и Дельбрюком, так что формулировка, повторно выведенная Трифоновым, родилась гораздо раньше 2011 года. Тем не менее и эта формулировка получила изрядную порцию критики и многими учёными отвергается (Lazcano, 2010).

Приведённые далее определения условно можно подразделить на три группы по основным характеристикам жизни, которые положены в их основу.

#### **1. Особенности химического состава, наличие обмена веществ и самовоспроизведение:**

Ф. Энгельс: «Жизнь — это способ существования белковых тел, существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой, причём с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка. И у неорганических тел может происходить подобный обмен веществ, который и происходит с течением времени повсюду, так как повсюду происходят, хотя очень медленно, химические действия. Но разница заключается в том, что в случае неорганических тел обмен веществ разрушает их, в случае же органических тел он является необходимым условием их существования» (Энгельс, 1941).

Л. С. Берг: «Живое можно определить как машину, самостоятельно поддерживающую существование своего вида» (Берг, 1922).

М. В. Волькенштейн: «Живые тела, существующие на Земле, представляют собой открытые, саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот» (Волькенштейн, 1965).

Биологический энциклопедический словарь (1989): «Жизнь — активное, идущее с затратой полученной извне энергии поддержание и самовоспроизведение специфической структуры».

## **2. Эволюционное развитие живых систем (сохранение, передача и преобразование информации):**

Н. В. Тимофеев-Ресовский «Конвариантная редупликация» — см. выше.

Официальное определение NASA, сформулировано в 1994 году для поиска жизни во Вселенной: «Жизнь — самоподдерживающаяся химическая система, способная к дарвиновской эволюции» (Юзе, 1994).

В. Н. Пармон: «Жизнь — это фазово-обособленная форма существования функционирующих *автокатализаторов*, способных к химическим мутациям и претерпевших достаточно длительную эволюцию за счёт естественного отбора» (Пармон, 2005).

Г. Р. Иваницкий: «Жизнь с точки зрения физики можно определить как результат процесса игры взаимодействий материи, в которой одна её часть приобрела свойство запоминать вероятности появления удач и неудач в предыдущих раундах этой игры, повышая тем самым свой шанс на существование в последующих раундах» (Иваницкий, 2010).

## **3. Термодинамические особенности живого:**

По Э. С. Бауэру, основой жизни служат неравновесные термодинамические процессы, и живые системы создают внутреннюю упорядоченность за счёт увеличения неупорядоченности в абиотической среде, накапливая «отрицательную» энтропию. «Все и только живые системы никогда не бывают в равновесии и исполняют за счёт своей свободной энергии постоянно работу против равновесия, требуемого законами физики и химии при существующих внешних условиях» (Бауэр, 1935).

В. А. Энгельгардт: «Именно в способности живого создавать порядок из хаотического теплового движения молекул, состоит наиболее глубокое, коренное отличие живого от неживого. Тенденция к упорядочению, к созданию порядка из хаоса есть не что иное, как противодействие возрастанию энтропии» (Энгельгардт, 1969).

Э. Либберт: «Живыми называют такие системы, которые способны самостоятельно поддерживать и увеличивать свою очень высокую степень упорядоченности в среде с меньшей степенью упорядоченности» (Либберт и др., 1982).

Приведённые формулировки не исчерпывают всего существующего разнообразия. Если их сравнивать, то варианты из первой группы соответствуют организмам с клеточным строением. Определения из второй и третьей группы шире по охвату и соответствуют и клеточным организмам, и неклеточным *репликаторам*, вне зависимости от химического состава; они в наименьшей степени привязаны к нашим знаниям о живом на Земле и претендуют на универсальность подхода.

Не исключено, что в условиях высоких температур и высокого давления стабильными могут оказаться иные (непривычные нам) молекулы и структуры. Соответственно, гипотетически не исключена возможность существования форм жизни, несходных с земными.

Почти для любого определения жизни можно либо показать примеры живого, которые не включены в это определение, либо, напротив, примеры неживого, которые включены в него. Жизнь перерабатывает энергию, но то же самое делает и огонь; жизнь развивается с использованием сложных химических преобразований, как и *прионы*; жизнь способна к самоподдержанию, а паразиты (в определённом смысле) — нет. Яркий пример — приведённое выше определение NASA включает вирусы, но *мулы* ему явно не соответствуют (Mariscal, 2021).

Как итог, едва ли в ближайшем будущем будет достигнуто согласие и выработано единое определение, поскольку взгляды учёных существенно расходятся. Нет единства в понимании явлений, которые определение жизни призвано объединить. Некоторые учёные включили бы прионы и вирусы в список живых объектов, в то время как другие полностью их отвергают. Некоторые могут принять цифровые организмы за живые, другие отрицают возможность такого подхода (Mariscal, 2021).



### 1.3. Признаки живой материи

Изначально создаётся впечатление, что живое от неживого отличить просто. Ч. Дарвин в последних строках «Происхождения видов» в качестве основных характеристик живого назвал рост, воспроизведение, наследственность и изменчивость, но позднее этот список был существенно дополнен; его содержание у разных авторов весьма сходно, хотя по форме может заметно различаться.

1. **Дискретность.** Под дискретностью подразумевается прерывистость строения любой живой системы, то есть возможность её подразделения на отдельные составляющие. Виды подразделяются на популяции, а популяции состоят из особей. Многоклеточные организмы состоят из отдельных клеток. При рассмотрении всего разнообразия биологических объектов картина усложняется: оказывается, что понятие особи резко различается в отношении унитарных и *модулярных организмов* (см. 5.4.2.3.4). Агрегационные объединения и *ценобии* (см. 5.4.1 и 5.4.2.1) вносят ещё большую путаницу в соотношение «часть — целое» (см. 5.6). Различается у разных организмов и понятие вида как объединяющей концепции. Для видов с половым размножением это объективная реальность, а для форм, размножающихся бесполом или партеногенетическим путём, это может быть такое же условное объединение, как в случае таксономических категорий надвидовых рангов. Клетка является структурной частью любого многоклеточного организма, однако для одноклеточного организма клетка — это не часть, а весь организм. То есть дискретность характерна для живых систем, но выражена очень различно у разных организмов и на разных уровнях организации.

2. **Целостность.** Целостная система обладает качествами, которых лишены элементы в отдельности и которые возникают благодаря взаимодействию элементов. Биогеоценоз как система обладает свойствами, которых нет у популяций и организмов, в него входящих; популяция обладает свойствами, которых нет у особей, её составляющих; многоклеточный организм обладает свойствами, отсутствующими у отдельных его клеток; клетка обладает свойствами, которых нет у её органоидов и ма-

кромолекул, входящих в состав клетки. Целостность биологических систем качественно отличается от целостности неживого прежде всего тем, что она поддерживается в процессе развития.

**3. Упорядоченная иерархическая структура.** Все биосистемы характеризуются высокой упорядоченностью и иерархической организацией, не встречающимися в неживой природе. Это результат эволюционного развития организмов, в ходе которого выработано воспроизведение строго определённого типа молекулярных и надмолекулярных структур и обмена веществ. Структурно-функциональной единицей строения организмов является клетка.

**4. Обмен веществ и энергии (метаболизм)** — совокупность всех химических процессов, происходящих в организме, основа его жизнедеятельности. Живые организмы являются открытыми системами, они зависят от поступления в них веществ и энергии из окружающей среды. Поток энергии является источником движения в системе; под влиянием накачки энергией в живом организме, как и любой ограниченной системе, возникают разнообразные циклические перемещения и преобразования вещества (Печуркин, 2011). В организме они подразделяются на пластический обмен (ассимиляция или *анаболизм*) и энергетический обмен (диссимиляция или *катаболизм*). В пластическом обмене используются и преобразуются либо вещества, поступающие извне, либо синтезируемые. Живые организмы используют два вида энергии: энергию солнечного света и энергию химических связей. Использование солнечной энергии осуществляется через фотосинтез с помощью пигментов, в частности хлорофилла (растения, водоросли и некоторые бактерии). Хемосинтетики (прокариоты) и гетеротрофы (животные и грибы) для синтеза органических веществ своего тела используют энергию химических связей. В процессе диссимиляции сложные органические вещества распадаются на сравнительно простые. Ненужные продукты обмена веществ выводятся из организма. Биохимические процессы организма протекают только в определённом диапазоне его внутренней температуры. *Гомойотермные* организмы стабилизируют свою температуру через

энергозатратные химические и физические механизмы; затраты энергии минимальны у них при оптимальной температуре среды; *пойкилотермные* — могут регулировать внутреннюю температуру перемещением в пространстве в зону температурного оптимума.

**5. Саморегуляция (авторегуляция)** поддерживает процессы жизнедеятельности организма и препятствует неуправляемому распаду структур и вещества, бесцельному выделению энергии. Обеспечивает самообновление организма, поддерживает относительное постоянство его химического состава, постоянство его функционирования в условиях меняющейся окружающей среды (гомеостаз). Организм является системой, реагирующей на воздействия как единое целое. Системы уровня популяции и вида состоят из дискретных единиц, но также способны реагировать на воздействие как единое целое. Регуляция внутриклеточных, внутриорганизменных и внутрипопуляционных процессов осуществляется через различные, как правило, продублированные регуляторные системы.

**6. Способность воспроизводить себя (размножение, или репродукция).** Характерна для всех живых организмов. Существование каждой отдельно взятой особи ограничено во времени, поэтому поддержание живых систем связано с самовоспроизведением, через размножение все организмы обеспечивают поддержание существования популяции и вида во времени. На молекулярном уровне самовоспроизведение происходит через матричный синтез ДНК. Размножение организмов характеризуется чрезвычайным разнообразием форм и механизмов. Вирусам для размножения необходима клетка с соответствующим биохимическим аппаратом.

**7. Наследственность и изменчивость.** Наследственность — способность организмов передавать свои признаки, свойства и особенности развития из поколения в поколение. Она обеспечивается стабильностью ДНК и воспроизведением при репликации её химического строения с высокой точностью. Материальными структурами наследственности, передаваемыми от родителей потомкам, являются хромосомы и гены. Ген —

это последовательность ДНК (у некоторых вирусов — РНК), задающая последовательность мономеров в белке или информационной РНК.

Изменчивость — это возможность для организмов получать новые признаки, функции и свойства. Изменчивость поставляет материал для отбора особей. Она как бы противоположна наследственности, но вместе с тем тесно связана с ней. В её основе лежат изменения материальных структур наследственности, которые происходят при различных ошибках репликации, то есть, строго говоря, изменчивость не является какой-то отдельной способностью, это неизбежное следствие неисправленных ошибок репликации. Часть таких ошибок в клетке исправляется сразу (*репарация*), а часть сохраняется и передаётся следующим поколениям (конвариантная редупликация). Конвариантная редупликация — видимо, единственное известное нам специфическое для жизни свойство (Яблоков, Юсуфов, 2006).

Генотип диплоидных организмов в природе насыщен рецессивными мутациями, которые в *фенотипе* проявляются только при переходе в гомозиготное состояние, а в гетерозиготном — незаметны. Если при переходе рецессивного *аллеля* в гомозиготное состояние изменение признака, кодируемого этим аллелем, окажется полезным для организма, то это повысит шансы на передачу этого аллеля потомкам. Такие изменения приводят к появлению новых форм жизни, новых видов организмов.

Возможна изменчивость и без изменения последовательности *нуклеотидов* в ДНК, она может быть следствием воздействия среды на организм и/или результатом изменения *экспрессии генов*.

**8. Раздражимость.** Все живые существа способны реагировать на изменения внешней и внутренней среды, что резко повышает их способность к выживанию. У животных раздражимость проявляется ярче, не только в виде физиологических реакций, но и через поведенческие акты; у растений раздражимость проявляется на физиологическом уровне.

**9. Подвижность.** Животные и бактерии способны направленно перемещаться в пространстве. Хотя у растений подвижность и ограничена,

но она тоже есть: меняется положение листьев (направляются к свету), открываются и закрываются устьица, цветки могут открываться и закрываться в зависимости от времени суток, стебли у вьющихся растений совершают движения в поисках субстрата для прикрепления.

**10. Рост и развитие.** Организмы способны наращивать свою массу и объём за счёт увеличения количества и размера клеток и неклеточных образований. Объекты неживой природы если растут (кристаллы, сталагмиты, планеты), то путём наращивания вещества на своей наружной поверхности. Живые же существа растут изнутри, где в результате ассимиляции из неживого вещества образуется живое.

Развитие живой материи представлено индивидуальным развитием (*онтогенез*) и историческим развитием (*филогенез*). Онтогенез — тесно связанные количественные (рост) и качественные преобразования особей с момента зарождения и до конца жизни. Филогенез — развитие жизни на Земле с момента её зарождения и до настоящего времени.

**11. Ритмичность.** Эволюционно закреплённая адаптация к ритмично меняющимся условиям среды. Проявляется в периодических изменениях интенсивности физиологических функций через определённые равные промежутки времени. Закреплённость биоритмов обеспечивает опережающее изменение функций до того, как произойдут соответствующие изменения в окружающей среде.

Перечисленные одиннадцать главных признаков в той или иной степени присущи всем живым организмам.

Можно встретить утверждения о том, что сложность жизни возрастает в ходе эволюции, но эта тенденция не является ни всеобщей, ни неизбежной, то есть не может быть принята как обязательная закономерность. Эволюционный процесс не является неизбежным прогрессом (Maynard Smith, Szathmáry, 1995), он гораздо сложнее и не может рассматриваться как однонаправленный. Отбор ведёт к достижению ближайшего локального оптимума (обеспечивающего какие-либо биологиче-

ские преимущества). Уровень сложности организма при этом может меняться разнонаправленно.

Приведём некоторые примеры.

- Эволюция без заметного повышения уровня сложности организмов: едва ли мы можем считать, что бактерии сегодня устроены сложнее, чем их предки два миллиарда лет назад, хотя всё это время они подвергались естественному отбору.

- Эволюция с усложнением: эукариотические клетки устроены явно сложнее, чем прокариотические; многоклеточные животные и растения сложнее протистов\*.

- Эволюция с относительным упрощением уровня организации: паразитические организмы с определённых точек зрения проще свободноживущих; известно, что некоторые одноклеточные организмы являются потомками многоклеточных (см. 5.2.4), предполагается, что некоторые неклеточные формы в прошлом были частью генома клеточных организмов (см. 3.1).

**\*Терминологические пояснения.** Микроорганизмы, которых прежде объединяли под названием «протисты» (Protista), «протозоа» (Protozoa) или «протоктисты» (Protoctista), не являются монофилетической группой. Поэтому в современной системе эукариотов такие таксоны отсутствуют. Все эти три названия были предложены их авторами для групп организмов, выделяемых по сходному принципу: в это (третье) царство живой природы помещались все организмы, которые по формальным критериям не могли быть отнесены ни к настоящим растениям, ни к настоящим животным. Сейчас термины «простейшие», «протисты» и «протоктисты» вполне можно использовать как равноправные синонимы, не забывая, что они, подобно широко употребительному названию «беспозвоночные», обозначают нетаксономическую группу (Фролов, Костыгов, 2013). Соответственно, в данной книге эти три термина используются именно так, для обозначения нетаксономической группы одноклеточных эукариотов.

Вирусы и другие неклеточные формы жизни рассматриваются как объекты на грани между живым и неживым. По сути, это «молекулярные машины», которые «не имеют внутренних биохимических процессов, не потребляют и не усваивают энергию (пищу), самостоятельно не раз-

множаются» (Иваницкий, 2010). Весьма афористично это сформулировал Э. Сатмари (Szathmáry, 2006): вирус аналогичен программе, написанной на декодируемом языке, которая говорит компьютеру: «Печатайте меня снова и снова, даже если вы в результате этого распадётесь!» Вирус, как и органические и неорганические молекулы, может быть представлен в виде формулы, отражающей соотношение атомов в нём. Тем не менее неклеточные формы, как и клеточные организмы, подвержены дарвиновской эволюции.

Некоторые бактерии, которые являются внутриклеточными паразитами, в частности *хламидии* и *риккетсии*, так же как и вирусы, вне организма-хозяина самостоятельно не размножаются. Однако у них есть характерные бактериальные признаки и протекают различные внутренние биохимические процессы, и мы без сомнений их относим к живым организмам.

Среди признаков живой материи нет ни одного сравнительно простого, который можно было бы использовать как единственный и абсолютный для разделения с неживыми объектами (табл. 1.1). Единственное, но сложно проверяемое исключение неоднократно упомянуто выше — конвариантная редупликация.

Таблица 1.1

### Сравнение признаков живой и неживой материи

№	Признаки живой материи	Признаки неживой материи (Иваницкий, 2010, с дополнениями)
1	Упорядоченная иерархическая структура	Все объекты неживой природы отвечают этому же условию и устроены по иерархическому принципу: элементарные частицы → атомы → молекулы → макромолекулы и т. д.
2	Обмен веществ и энергии. Живые организмы — открытые системы	Все реакции окисления связаны с обменом веществ с окружающей средой и обладают этим свойством, например горение. Преобразование энергии — это свойство всей природы, а не специфическое свойство живых

		систем. Смерчи, тайфуны, ветер, молнии черпают энергию от Солнца; извержения вулканов, землетрясения, подвижка материков происходят за счёт энергии из недр Земли. Таким образом, открытость живых систем — не специфический признак живого
3	Саморегуляция	Устойчивые вихри, торнадо, ячейки Рэля — Бенара — саморегулирующиеся системы. Ледяная сосулька после разрушения восстанавливается. Кристаллы способны к регенерации дефектов. Следовательно, сам факт саморегуляции и регенерации не может служить отличительным признаком живого от неживого
4	Способность к самовоспроизведению	Коацерватные капли органических веществ могут расти и делиться. Из растворов солей растут кристаллы. Фрагмент, отломившийся от растущего кристалла, становится зародышем для подобного кристалла. Чёрные курильщики и белые столбы на дне океана также размножаются
5	Наследственность и изменчивость	Ответная реакция объектов неживой природы обычно направлена на «нейтрализацию» внешнего воздействия. Ответная реакция неживого объекта — это стремление сохранить своё исходное состояние (принцип Ле Шателье, принцип Ленца, инерция Ньютона). Существуют проявления в неживых объектах и элементов памяти: например, магнитный гистерезис. Явление «структурной наследственности» в сплавах — тенденция сохранять в отливках структуру и свойства исходных шихтовых материалов (Никитин, 1995)
6	Раздражимость	Механически, химически и электрически возбудимые материалы известны в неживом мире (примерами являются заряженные мышеловки, лесные пожары и туннельные диоды)



		ды). Намагничивание, электризация, свечение, поляризация, деформация, инерция, перемещение, разрушение и т. д. — это также ответы неживых объектов на внешние воздействия
7	Подвижность	Этим свойством обладают ферромагнитные частицы в магнитном поле, ионы в электрическом поле, броуновские частицы в тепловом поле; частицы, имеющие массу, в гравитационном поле и т. д.
8	Рост и развитие	Объекты в астрофизике (образование газопылевых облаков → туманностей → галактик), в геофизике (образование горячего ядра планет → сравнительно холодной мантии поверхности планет → тектонических плит → материков и океанов) и в химии (преобразование субстратов в продукты) также демонстрируют эволюционное изменение и усложнение. Растут небесные тела, кристаллы, сосульки (см. также п. 4)
9	Ритмичность	Ритмичность процессов в живых организмах является приспособлением к ритмичности в неживой природе. Именно ритмика неживой природы является первичной: смена дня и ночи, смена сезонов, приливы и отливы и пр.

Подтверждением сложности установления грани между живым и неживым является спорная, но сравнительно популярная гипотеза Геи, сформулированная Дж. Лавлоком и разработанная далее совместно с Л. Маргулис (Lovelock, 1972, 1983; Lovelock, Margulis, 1974; Margulis, 1998). Согласно ей, живые организмы взаимодействуют с неживой природой Земли, формируя систему, которая через саморегуляцию поддерживает основные параметры среды, позволяющие существовать на планете живым организмам. Основана гипотеза на данных климатологии, геологии, экологии. Для того чтобы доказать правдоподобность гипотезы, была со-

здана компьютерная модель условной планеты под названием «Маргаритковый мир», имитирующая процессы в атмосфере Земли под влиянием излучения Солнца (Watson, Lovelock, 1983). Гипотеза нашла своё отражение в различных литературных произведениях. А саму идею о Земле как живом организме впервые предложил ещё в XVIII веке Дж. Хаттон.

Эта гипотеза (или, скорее, даже не научная гипотеза, а метафорическое отражение взаимодействия Земли и жизни на ней) способствовала развитию системного подхода к изучению планеты, при котором Земля рассматривается как единое целое, а не как набор отдельных частей.

#### 1.4. Химический состав живых организмов

**Элементарный состав.** Живые существа способны избирательно поглощать из окружающей среды и накапливать определённые элементы. Всего в живых организмах отмечено до 40 химических элементов. К категории важнейших органогенных относят четыре из них — кислород, углерод, водород и азот (составляют в среднем около 98 % массы живых организмов). В список жизненно важных, по мнению разных авторов, входят 20—29 элементов. Далее приведён такой перечень из классического учебника биохимии (Ленинджер, 1985) — из 27 элементов, но не все из них обязательны для каждого организма (табл. 1.2).

Таблица 1.2

##### Биоэлементы (Ленинджер, 1985)

Основные элементы, входящие в состав органического вещества			
Углерод	C	Азот	N
Водород	H	Фосфор	P
Кислород	O	Сера	S
Элементы, встречающиеся в виде ионов			
Натрий	Na <sup>+</sup>	Кальций	Ca <sup>2+</sup>
Калий	K <sup>+</sup>	Хлор	Cl <sup>-</sup>
Магний	Mg <sup>2+</sup>		

Микроэлементы			
Железо	Fe	Никель	Ni
Медь	Cu	Хром	Cr
Цинк	Zn	Фтор	F
Марганец	Mn	Селен	Se
Кобальт	Co	Кремний	Si
Йод	I	Олово	Sn
Молибден	Mo	Бор	B
Ванадий	V	Мышьяк	As

Гипотетически можно предположить, что в иных условиях (не земных) возможны альтернативные варианты жизни с другой элементной базой. В качестве замены углерода в биомолекулах предлагают кремний, азот и бор; в качестве замены фосфора — мышьяк; в качестве замены кислорода — серу или фтор; в качестве замены воды — аммиак, метан или фтороводород. Такие предложения основаны на некоторых химических свойствах указанных элементов и соединений, но на данный момент это не более чем смелые гипотезы, которые реализованы только в фантастической литературе. Таким образом, замена элементной базы в альтернативной биохимии кажется крайне проблематичной. В популярной форме, но более подробно альтернативные варианты жизни поясняет М. Никитин (Никитин, 2016; Никитин, Штерн, 2024).

Набор нуклеотидов, протеиногенных аминокислот или соответствие между тройкой нуклеотидов ДНК/РНК и конкретной аминокислотой не кажутся столь безвариантными, особенно если учесть, что некоторые аминокислоты можно закодировать с помощью не единственного жёстко фиксированного триплета. Не исключено, что в период становления жизни существовали какие-то другие варианты, которые чем-то нашей линии развития уступили, возможно, случайно (см. 2.5.4).

Существуют неканонические нуклеозиды, входящие в состав РНК (Carell et al., 2012), формирование которых могло быть параллельным с каноническими (абиотическое происхождение) или более поздним

(биологическое происхождение). Уже представлен правдоподобный сценарий химического происхождения некоторых из этих неканонических оснований, который предполагает, что они являются «окаменелостями ранней Земли» (Becker et al., 2018a; Schneider et al., 2018); соответственно, это либо потенциальные химические предки современных нуклеотидов (Weiss et al., 2016), или варианты, которые при отборе «на каноничность» проиграли. То есть какие-то следы былой молекулярной эволюции можно пытаться найти в современных организмах.

В 1953 году Дж. Уотсон и Ф. Крик описали структуру молекулы ДНК, содержащей в составе нуклеотидов четыре азотистых основания: аденин, гуанин, тимин и цитозин (Watson, Crick, 1953). Азотистые основания двух цепей соединены водородными связями, которые обеспечивают конфигурацию двухцепочечной макромолекулы ДНК. В XXI веке несколько лабораторий разрабатывают синтетические нуклеотиды, которые могут быть встроены в молекулу ДНК и образовывать дополнительные пары оснований в двухцепочечной молекуле аналогично тому, как это происходит в естественных парах «аденин — тимин» и «цитозин — гуанин». Уже создано две пары таких искусственных оснований (Kool et al., 2000; Hirao et al., 2006; Malyshev, Romesberg, 2015; Hoshika et al., 2019). Предполагается, что расширенный генетический алфавит может значительно увеличить химическое разнообразие природных нуклеиновых кислот и, следовательно, привести новые функции и свойства. Показано, что возможна *транскрипция* шестибуквенного расширенного алфавита ДНК (с одной дополнительной парой искусственных нуклеотидов) с помощью РНК-полимеразы *E. coli* (Oh et al., 2023) (рис. 1.2). То есть альтернатива природным нуклеотидам уже найдена, хотя пока и не понятно, насколько эти нуклеотиды смогут быть функциональны.

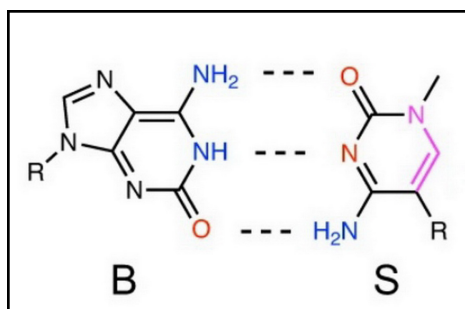


Рис. 1.2. Пара искусственных нуклеотидов В и S, соединённых водородными связями  
(Oh et al., 2023)

Продемонстрирована возможность расширения списка кодируемых аминокислот для включения в белок — пять дополнительных аминокислот у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* были включены в ответ на кодон TAG (из стандартных нуклеотидов) (Chin et al., 2003).

**Изотопный состав организмов** сходен с составом окружающей среды, но существуют различия в содержании изотопов углерода, которые имеют практическое значение — позволяют оценивать возраст остатков живых существ.

В атмосфере Земли содержатся стабильные изотопы углерода  $^{12}\text{C}$  (98,89 %) и  $^{13}\text{C}$  (1,11 %) и нестабильный изотоп  $^{14}\text{C}$  (около  $10^{-10}$  %). Изотоп  $^{14}\text{C}$  в основном формируется в верхних слоях атмосферы под действием космического излучения из азота  $^{14}\text{N}$  и далее равномерно распределяется по всей атмосфере.

Растения поглощают  $^{14}\text{C}$  вместе с другими изотопами в процессе фотосинтеза из углекислого газа, животные получают его, поедая растительную пищу. Измерение содержания радиоактивного изотопа  $^{14}\text{C}$  в остатках организмов в сравнении со стабильными изотопами углерода применяется для определения возраста этих остатков. После смерти организма обмен углеродом с окружающей средой прекращается, соотношение между стабильными изотопами  $^{12}\text{C}$  и  $^{13}\text{C}$  сохраняется неизменным, а  $^{14}\text{C}$  в останках постепенно распадается. По его остаточной доле можно оценить время гибели организма.

Метод называется «радиоуглеродное датирование», предложен У. Либби в 1946 году (Нобелевская премия по химии, 1960) и позволяет ориен-

тировочно оценивать возраст остатков живого организма в пределах до 50—55 тысяч лет.

В биологических исследованиях иногда используется изотоп  $^{15}\text{N}$  (0,42 %). Это тяжёлый стабильный изотоп азота, который участвует в тех же химических реакциях, что и более распространённый  $^{14}\text{N}$  (99,64 %), поэтому применяется для отслеживания и количественной оценки превращений соединений азота. Наиболее активно используется в почвоведении (Baggs, 2008), но находит применение и в других биологических науках.

**Молекулярный состав живых организмов** очень разнообразен. Однако ещё в 1926 году А. Клейвер сформулировал принцип биохимического единства жизни. Знаменит его афоризм: «Все организмы от маслянокислой бактерии до слона имеют одинаковую биохимическую основу» (Kluyver, Donker, 1926). Эта основа — универсальный генетический код, стандартные мономеры биополимеров, системы преобразования энергии и основные пути конструктивного метаболизма.

Для живой природы характерно:

1. Наличие биополимеров — высокомолекулярных веществ, состоящих из большого числа повторяющихся групп атомов или звеньев различного химического строения. К ним относятся белки, полисахариды, нуклеиновые кислоты. Смешанные биополимеры состоят из мономерных звеньев, относящихся к органическим веществам различных типов (гликопротеиды, липопротеиды).

Мономеры биополимеров могут в некоторых случаях формироваться и в неживой природе (см. 2.5.1).

2. В состав белков, синтезируемых в рибосомах, включаются 20  $\alpha$ -аминокислот (протеиногенные, или стандартные), представленных здесь только *стереоизомерами* с L-конфигурацией. Исключение — глицин, у него нет стереоизомеров. Все 20 протеиногенных аминокислот характеризуются общей структурной особенностью — наличием карбоксильной группы и аминогруппы, связанных с одним и тем же атомом углерода, различаются они только боковыми цепями (рис. 1.3).

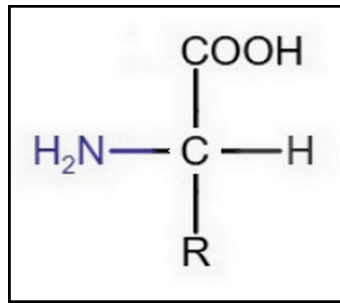


Рис. 1.3. Общая структурная формула аминокислот, входящих в состав белка.

Верхняя на рисунке часть структуры одинакова у всех  $\alpha$ -аминокислот (кроме пролина).

Буквой R обозначена боковая цепь. Каждая аминокислота имеет свою, характерную для неё R-группу. Во всех аминокислотах, за исключением глицина,  $\alpha$ -атом углерода связан с четырьмя различными замещающими группами и, следовательно, является асимметрическим, или *хиральным*, атомом углерода (Ленинджер, 1985)

Химический синтез вне организма даёт смесь разных стереоизомеров аминокислот, но генетическим кодом кодируются для рибосомного синтеза только аминокислоты L-ряда.

D-аминокислоты могут входить в состав *пептидов*, но тогда они либо образуются при посттрансляционной модификации, либо это пептиды грибов и микроорганизмов, образованные путём нерибосомного синтеза.

**Явление изомерии** в значительной степени обуславливает многообразие органических соединений. *Изомеры* — соединения с одинаковым качественным и количественным составом, но различающиеся последовательностью связывания атомов или их расположением в пространстве. Даже минимальные расхождения в структуре изомеров биомолекул приводят к заметным различиям в их физических и химических свойствах и очень сильно влияют на их биологическую активность (Слесарев, 2007). Изомерия изучается в курсах органической химии и биохимии, но поскольку этот вопрос очень важен с точки зрения дальнейшего рассмотрения происхождения жизни, строения биомолекул и их функционирования, то его необходимо вспомнить, хотя бы и очень кратко.

**Структурные изомеры** — это вещества, имеющие одинаковый состав, но разное строение, то есть разный порядок соединения атомов

в молекуле, соответственно, у них и разные химические свойства (рис. 1.4).

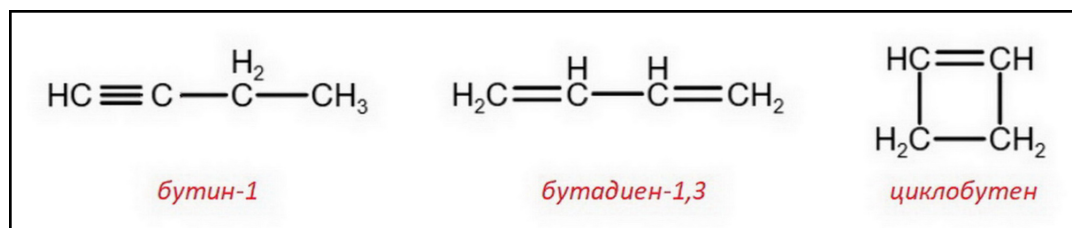
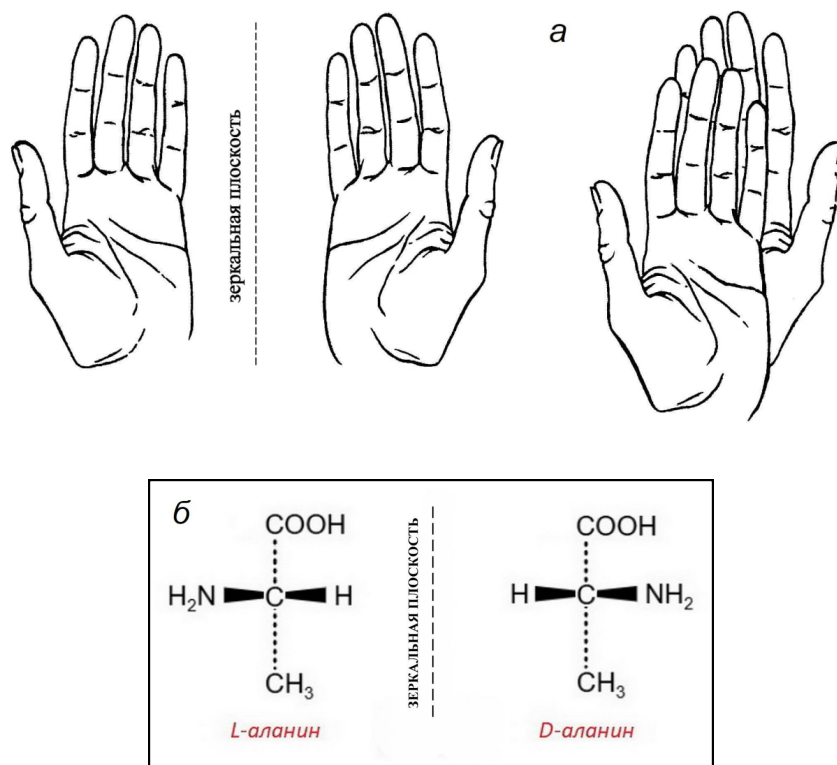


Рис. 1.4. Пример структурных изомеров с общей формулой C<sub>4</sub>H<sub>6</sub>

**Стереоизомеры**, или пространственные изомеры, следует отличать от структурных изомеров. Стереоизомеры имеют не только одинаковые молекулярные формулы, но и одинаковые структурные формулы, т. е. одинаковую последовательность атомов в молекулах. Однако они различаются расположением атомов в трёхмерном пространстве. Различают:

1. **Оптические изомеры (энантиомеры)** — стереоизомеры, представляющие собой зеркальные отражения друг друга, имеющие одинаковые химические и физические свойства. Превращение одного такого изомера в другой возможно лишь при разрыве соответствующих химических связей. Для них характерна оптическая активность — способность вращать плоскость поляризации проходящего через них плоскополяризованного света на одинаковую величину угла, но в противоположных направлениях.





*Рис. 1.5.* Пояснение понятия хиральности — несовпадения зеркальных отражений на примере рук человека (а) и оптических изомеров аминокислоты аланина: L-аланина и D-аланина (б). Необходимо помнить, что молекулы не плоские, а трёхмерные (а – Травень, 2015а; б – рис. авт.)

Существование оптических изомеров связано с наличием у их молекул хиральности — свойства не совпадать в пространстве со своим зеркальным отражением. Причина — асимметрический, или хиральный, атом углерода. У протеиногенных аминокислот этот  $\alpha$ -атом углерода указан на схеме (рис. 1.3). Термин «хиральность» основан на древнегреческом названии наиболее узнаваемых хиральных предметов — рук человека. Левая и правая руки являются зеркальными отражениями, но не могут быть совмещены друг с другом в пространстве (рис. 1.5). Явление, когда в состав полимерной молекулы включаются мономеры с одинаковой хиральностью, называется хиральной чистотой, или *гомохиральностью*. Такое строение у белков (упомянуто чуть выше) и у сахаров, которые входят в состав РНК и ДНК (D-сахара).

Две энантиомерные формы одной молекулы обычно имеют различную биологическую активность. Это связано с тем, что ферменты, антитела и другие элементы организма также обладают хиральностью, и структурное несоответствие между этими элементами и хиральными молекулами препятствует их взаимодействию. Природные белки, синтезированные в рибосомах, состоят из L-аминокислот, искусственно синтезированные D-аминокислоты организмом не усваиваются. Природные сахара представлены преимущественно в виде оптических изомеров с D-конфигурацией, соответственно, например, дрожжи сбраживают только такие изомеры сахаров, не используя L-сахара. Обозначения D и L основаны на пространственной конфигурации молекулы, а не на вращении плоскости поляризации света.

Живые организмы различают молекулы с различной хиральностью, в частности, у человека это может проявляться через ощущения запаха или вкуса. Такое вещество, как карвон, содержится в разных эфирных маслах: один его оптический изомер для нас имеет сладковато-мятный запах, как у листьев мяты, другой — запах тмина (Leitereg et al., 1971).

2. Диастереомеры (диастереоизомеры) — стереоизомеры, не являющиеся зеркальными отражениями друг друга. В отличие от оптических изомеров они имеют различные физические свойства и различные величины удельного вращения света.

## **1.5. Аксиомы биологии**

Предполагается, что определение жизни заведомо должно быть афористично, а афоризм — оригинальная законченная мысль в лаконичной запоминающейся форме. То есть определение не может претендовать на универсальный охват вопроса. Интересной и полезной формой развёрнутого определения жизни можно считать выделенные Б. М. Медниковым (1982, 1984, 1989, 2001) «аксиомы биологии», названные по фамилиям авторов, впервые описавших указанные закономерности. Они подчинены двум требованиям: 1) охватывать все живые сущности — от ви-

русов до человека; 2) быть специфичными для живой природы. Предполагается, что это совокупность исходных положений, удовлетворяющих требованиям необходимости и достаточности, на основании которой можно построить систему непротиворечивых взглядов, охватывающих всю науку о живом (Медников, 1989). Список в 2016 году дополнен аксиомой В. И. Вернадского (Яблоков и др., 2016).

Едва ли эти формулировки можно считать совершенно бесспорными и исчерпывающими, однако сами аксиомы весьма полезны для формирования цельных представлений об общей биологии. Ссылки приведены на источники формулировок:

**1. Аксиома Вейсмана — фон Неймана** (Медников, 1982; Яблоков и др., 2016).

Все живые организмы представляют единство реализованной биологической структуры (фенотипа) и программы для её построения (генотипа), передающейся в чреде поколений.

Впервые это положение было выдвинуто А. Вейсманом (в его терминологии фенотип — сома, генотип — зародышевая плазма). Фон Нейман доказал его, исходя из основных положений теории информации. Из этой аксиомы, в частности, естественным путём вытекает возможность феномена, присущего только живой природе, — чередования поколений, осуществляемого согласно передающимся по наследству программам (Медников, 1989).

**2. Аксиома Кольцова — Крика — Уотсона** (Медников, 1982).

Генетическая программа синтезируется матричным путём. В качестве матрицы, на которой строится ген будущего поколения, используется ген предшествующего ему поколения.

Аксиома носит имя Н. К. Кольцова, впервые выдвинувшего идею матрицирования гена, а также Ф. Крика и Дж. Уотсона, расшифровавших структуру двойной спирали ДНК, из которой вытекает механизм её полуконсервативного матричного синтеза. Из всех основополагающих принципов общей биологии этот наиболее разработан. Предполагается, что поддержание оптической асимметрии в построении биомолекул (хиральность) является следствием матричного принципа синтеза (Медников, 1989).

### 3. Аксиома Дарвина — Тимофеева-Ресовского (Медников, 1982).

В процессе передачи из поколения в поколение генетические программы в результате многих причин изменяются произвольно и ненаправленно, и лишь случайно эти изменения оказываются приспособительными.

Положение непосредственно восходит к дарвиновским представлениям о неопределённой изменчивости. Н. В. Тимофеев-Ресовский пришёл к выводу, что в мутагенезе по разным причинам наблюдается неопределённость. Если мы рассматриваем конкретный ген организма, то после соответствующего облучения мы не можем точно и однозначно предсказать, произойдёт ли в нём мутация вообще, и если да, то какая именно (Тимофеев-Ресовский, Ромпе, 1959). Соответственно, в популяции любого организма мы никогда не можем предсказать, какая из возможных мутаций произойдёт первой. Так как мутационный процесс, поставляющий материал для эволюции, складывается из индивидуальных непредсказуемых событий, то и сама эволюция оказывается принципиально непредсказуемой. Как следствие, повторное возникновение одного и того же вида, пусть даже из одинакового предка, исключено, каждый вымирающий вид вымирает раз и навсегда (Медников, 1989).

Первые три аксиомы совместно описывают конвариантную редупликацию.

#### 4. Аксиома Тимофеева-Ресовского.

Принцип усилителя — биологический механизм, в результате действия которого сравнительно слабые влияния факторов физической или химической природы усиливаются и реализуются в организме в значимых биологических эффектах.

«Принцип усилителя», предложенный Н. В. Тимофеевым-Ресовским и К. Циммером в 1935 году, прошёл в то время незамеченным (Timofeeff-Ressovsky, Zimmer, 1935). В качестве биологической аксиомы введён Б. М. Медниковым (1982). Из всех предложенных аксиом это наименее знакомая для биологов. Предлагаемое определение отражает разные стороны действия принципа, не ограничиваясь эффектом усиления на пути от гена до становления фенотипа, который обычно рассматривается как основной (Медников, 1982, 2001; Яблоков и др., 2016).

Наследственная информация, которая в организме закодирована в молекуле нуклеиновой кислоты в виде генов в единичном количестве (обычно кратно показателю пloidности) — трансформируется в макроскопические свойства организма с количественным усилением: от одной цепи ДНК — ко многим молекулам информационной РНК и далее — с помощью рибосомы синтезируются многочисленные молекулы белка. Таким образом, минимальное воздействие, которое привело к единичной мутации в составе гена, приводит к формированию большого количества изменённых молекул белка. Основа этого процесса — аксиома Кольцова — Крика — Уотсона — матричная схема воспроизведения, которая позволяет на матрице сделать много копий: первая матрица в этой цепи — молекула ДНК, вторая — молекула информационной РНК.

Это не единственный пример работы принципа усилителя в организме. Все биологические сигнальные системы так или иначе эксплуатируют в своей работе механизм усиления. Вследствие способности к локальному внутреннему усилению возникает возможность эстафетной передачи незатухающего сигнала на макроскопические расстояния в реальных

биологических системах. Без этого, в частности, невозможно функционирование нейронов (Гурия, 2001).

По современным представлениям, формирование макроскопических структурных признаков на ранних этапах онтогенеза обусловлено действием своеобразных усилительных механизмов в синтезе ключевых метаболитов (Белинцев, 1991; Wolpert et al., 2019).

Яркий пример действия данного принципа — работа системы свёртывания крови при остановке кровотечений. В сравнении с другими биологическими системами регуляции, она выделяется сверхвысоким (доходящим до  $10^9$ ) коэффициентом усиления. Основа её работы — сложный многоступенчатый каскад ферментативных реакций, который в сосудах обычно запускается в окрестности места повреждения сосудистой стенки. Если бы не было ультравысоких коэффициентов усиления в системе свёртывания крови, то развитие тромбов не обеспечивало бы эффективного противодействия сильному кровотечению (Гурия, 2001).

В радиологии констатируется, что в результате попадания частицы или кванта излучения в критическую структуру биологического объекта (мишень) развиваются процессы, во много раз усиливающие первичное поражение клетки (Тимофеев-Ресовский и др., 1981).

## 5. Аксиома Дарвина (Яблоков и др., 2016).

Оказавшиеся удачными генетические изменения закрепляются естественным отбором.

Этот общебиологический принцип был предложен Ч. Дарвином в «Происхождении видов» и в переводе К. А. Тимирязева сформулирован как «естественный отбор, или переживание наиболее приспособленных» (Дарвин, 1937).

## 6. Аксиома В. И. Вернадского (Яблоков и др., 2016).

Прогрессия размножения — основа биогеохимического «давления» жизни (увеличения числа и массы одновременно живущих особей, вызывающего необходимость освоения все новых ресурсов).

Избыточная численность потомства, характерная для всех без исключения организмов, приводит к двум важным последствиям:

1) поскольку увеличивается количество особей, то возрастает вероятность появления новых наследственных уклонений;

2) давление жизни влечёт за собой борьбу за существование, которая является фундаментом естественного отбора (Яблоков, Юсуфов, 2006).

Предполагается, что из перечисленных аксиом можно вывести все основные свойства живой природы (Медников, 1989).

### 1.6. Биоразнообразие

Биоразнообразие — это, собственно, основа биологии в целом. Мы знаем как исключение даже целую экосистему, состоящую из одного вида *сульфатредуцирующих* бактерий *Desulforudis audaxviator*, которые могут существовать совершенно автономно, используя хемосинтез (Chivian et al., 2008) (см. 2.4), но в норме все экосистемы являются многовидовыми, а их функционирование связано со взаимодействием между разными видами. Познание и сохранение биоразнообразия важны не только для развития биологии как науки, но и для поддержания благополучного существования всего человечества.

Определение термина включено в Конвенцию о биологическом разнообразии ООН: «“Биологическое разнообразие” означает вариабельность живых организмов из всех источников, включая, среди прочего, наземные, морские и иные водные экосистемы и экологические комплексы, частью которых они являются; это понятие включает в себя разнообразие в рамках вида, между видами и разнообразие экосистем» (Конвенция о биологическом ..., 1992).

### **Уровни биоразнообразия:**

1) генетическое разнообразие — разнообразие генов, аллелей и генотипов — характеризуется через среднюю гетерозиготность, число аллелей на *локус*, генетическое расстояние (между популяциями);

2) популяционно-видовое разнообразие — разнообразие видов, внутривидовых форм, а также форм, к которым понятие вида применимо ограниченно (неклеточные формы, клональные формы); близкое понятие — таксономическое разнообразие — разнообразие таксонов (на уровне видов, родов и т. п.).

3) разнообразие экосистем, охватывающее различия между типами экосистем, разнообразие сред обитания и экологических процессов.

Отмечают разнообразие экосистем не только по структурным и функциональным составляющим, но и по масштабу — от микробиогеоценоза до биосферы (Розенберг и др., 2016).

У сообществ выделяют **типы разнообразия** (Whittaker, 1960; Уиттекер, 1980; Розенберг и др., 2016):

- альфа-разнообразие — разнообразие внутри сообщества, разнообразие в узком смысле — видовое богатство, измеряемое числом видов на единицу площади или объёма;

- бета-разнообразие — разнообразие между сообществами, показатель степени дифференцированности распределения видов или скорости изменения видового состава, видовой структуры вдоль градиентов среды;

- гамма-разнообразие — разнообразие ландшафтов, разнообразие в широком смысле — объединение альфа- и бета-разнообразия; простейшим показателем гамма-разнообразия будет конкретная флора, список видов в пределах ландшафта;

Интересно, что приведённая система оценки типов разнообразия — это пример очень долгоживущей научной концепции — Р. Уиттекер (Whittaker, 1960) представил свою систему всего на двух страницах, но по состоянию на 2022 год общее количество цитирований перевалило за 4300 (Whittaker et al., 2022) — подтверждение того, что так называемый *околонуучный период полураспада знаний* работает далеко не всегда.



Первоначально в этой книге мы будем основываться на видовом разнообразии, разнообразии сообществ затронем в связи с концепцией структурных уровней в биологии (см. 1.6.2).

«...Мы вправе сказать, что разнообразие порождает разнообразие. Разнообразие видов — это самоусиливающийся эволюционный феномен; эволюция разнообразия делает возможной дальнейшую эволюцию разнообразия» (Уиттекер, 1980, с. 118).

Сформировать общее представление о разнообразии живых организмов сложно из-за многочисленности видов, обитающих на нашей планете. Суммарное их количество остаётся крайне неопределённым, официально зарегистрировано на 2019 год немногим меньше 2 миллионов видов (The Catalogue of Life, 2019). Большинство специалистов, основываясь на опубликованных данных, предполагают общее количество современных видов от 8 до 11 миллионов (Mora et al., 2011; Larsen et al., 2017); оценочно они составляют порядка 0,1—1 % от вымерших видов.

Предполагается, что это полное видовое разнообразие живых организмов планеты. Однако нужно понимать, что оценки видового разнообразия прокариотов очень условны, в указанной базе данных их числится чуть больше 10 тысяч видов, а в различных публикациях можно встретить прогнозы общего видового разнообразия прокариотов в миллионы или даже миллиарды видов. Учитывая условную применимость концепции вида к прокариотам (Staley, 2006), оценить достоверность этих прогнозов пока не представляется реальным.

Возможный путь формирования общих представлений о биологическом многообразии — через познание общей картины эволюционного древа. Однако оно было сравнительно простым только во времена Дарвина. Именно он впервые представил абстрактную диаграмму части большего древа для видов одного рода в книге «Происхождение видов» (Darwin, 1859). А первый его набросок древа жизни датируется 1837 годом (рис. 1.6).



PEDIGREE OF MAN.

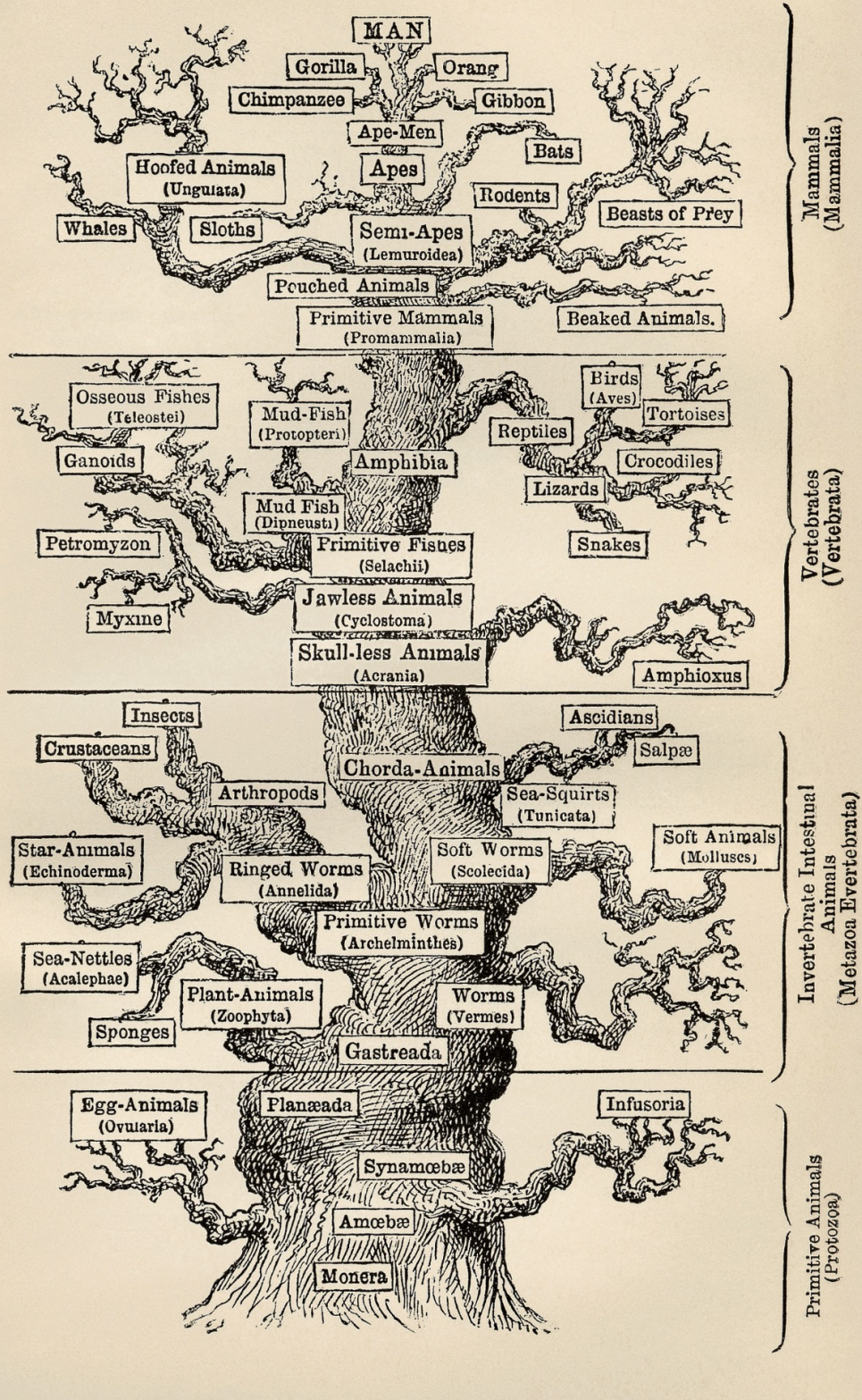


Рис. 1.7. Эволюционное древо из книги «Эволюция человека» (Haeckel, 1879,

[https://en.wikipedia.org/wiki/Ernst\\_Haeckel#/media/File:Tree\\_of\\_life\\_by\\_Haeckel.jpg](https://en.wikipedia.org/wiki/Ernst_Haeckel#/media/File:Tree_of_life_by_Haeckel.jpg))

Далее система классификации организмов становилась всё более сложной, а графическое её отображение — всё более громоздким, рисунок Геккеля давно катастрофически устарел. Система, построенная в основном на морфологии организмов, казалась незыблемой, пока не появился геномный анализ, который привёл к революции в систематике, продолжающейся и сейчас. В рамках этой революции рушатся и преобразуются даже систематические категории высокого порядка. Основные ветви современной системы эукариотов — это совершенно незнакомые неспециалистам различные группы одноклеточных организмов. Последний опубликованный на время написания настоящей книги вариант системы живых организмов был предложен в 2022 году (Kumar et al., 2022). Крайне сложная и меняющаяся система явно уже не способствует формированию единой картины многообразия живого у неспециалиста — это очень серьёзный и сложный вопрос, а его рассмотрение в обзорном курсе общей биологии предполагает в будущем написание отдельной главы.

### **1.6.1. Основные эволюционные переходы в развитии живого**

Мы уже вспоминали, что тенденция к усложнению живых организмов не является ни всеобщей, ни неизбежной (см. 1.3), хотя именно усложнение многие авторы считают обязательной характеристикой развития жизни. Идея о том, что из простых предков далее возникли более совершенные потомки, заменившие своих низших предшественников, одновременно и влиятельна, и глубоко проблематична (Ruse, 1996).

Анализируя разнообразие и сложность живого, можно сделать следующие выводы:

1. В ходе эволюции разнообразие живых организмов постепенно возрастает (хотя локально в пространстве и времени возможно и снижение биоразнообразия).

2. Сложность самого сложного из существующих организмов имеет тенденцию к увеличению с течением времени.

Эта тенденция является следствием самого происхождения жизни и того факта, что максимальной границы сложности организма не существует, существует только минимальная, отличающая живое от неживого (Gould, 1996).

3. Эволюция живых систем следует принципу встречно направленной морфологической эволюции, в соответствии с которым может происходить как усложнение, так и деградация организмов; сочетание прогрессивных и регрессивных изменений в строении живых существ приводит к появлению новых таксонов любого ранга, в том числе и очень высокого (класс, тип и т. д.) (Seravin, 2001).

В рамках познания биоразнообразия попытаемся пойти не через рассмотрение всего видового разнообразия и классификацию живых организмов, а через историю преобразований организационных схем живого, то есть через внутреннее структурное разнообразие.

В истории жизни на Земле произошла серия так называемых «основных эволюционных переходов»\* (major transitions in evolution — МТЕ), которые радикально изменили потомков форм, подвергшихся такому переходу (Buss, 1988; Maynard Smith, Szathmáry, 1995; Okasha, 2022). В настоящее время это активно разрабатываемое научное направление, которым занимаются и биологи, и философы биологии. Концепция является развитием идей метасистемного перехода (Turchin, 1977; Heylighen, 1995), она очень важна с точки зрения понимания общего разнообразия форм живого (Grosberg, Strathmann, 2007; Herron, 2021).

**\*Терминологические пояснения.** Содержание понятия «основной эволюционный переход» перекликается с термином «ароморфоз», введённым А. Н. Северцовым (1939): «Под именем “ароморфозов” мы объединяем такие изменения организации и функций животных, которые, имея общее значение, поднимают энергию жизнедеятельности животных». В более поздней формулировке И. И. Шмальгаузена (1969): «Ароморфоз означает усложнение организации (поднятие её в целом на высший уровень), дающее организму возможность расширить использование внешней среды». Смысл терминов близок, но в случае ароморфоза не определён критерий усложнения организации, соответственно, чётко не определены границы его возможного применения. Эволюционные события, включаемые в категорию МТЕ, являются ароморфозами, но обратное утверждение некорректно.

Совокупность МТЕ — это история преобразования организационных характеристик живых организмов на нашей планете. Необходимо подчеркнуть, что МТЕ выделяет эпизоды эволюции не по важности или повторяемости, а по сходности общих характеристик этих переходов, поэтому масштаб их последствий различен.

Существует мнение, что рост сложности живых организмов зависел от небольшого числа крупных изменений в способе передачи генетической информации между поколениями при МТЕ. Поскольку эти переходы не являются неизбежной закономерностью, то можно представить, что жизнь вполне могла застрять на стадии прокариотов или одноклеточных эукариотов (Maynard Smith, Szathmáry, 1995).

Основные эволюционные переходы — это формирование новых интегрированных уровней индивидуальности, которые мы далее рассматриваем как вновь созданные индивидуальные сущности (см. 6.6). Отражение основных эволюционных переходов — иерархически соподчинённые уровни индивидуальности. В развёрнутом виде идея была представлена в 1995 году в книге (Maynard Smith, Szathmáry, 1995) и журнальном обзоре (Szathmáry, Smith, 1995). Авторы предложили три критерия для отбора МТЕ — по их мнению, при переходе меняется следующее:

- 1) воспроизведение: объекты, которые были способны к независимой репликации до перехода, после него могут реплицироваться только как части более крупной единицы (формирование нового уровня индивидуальности);
- 2) способ хранения и передачи наследственной информации;
- 3) разделение функций между частями сформированной более крупной единицы после перехода.

Основным и наиболее обоснованным считается первый критерий (Michod, Roze, 1997; Michod, 2011; Herron, 2021; Okasha, 2022). Другие формулировки первого критерия: переход между единицами отбора (Buss, 1988), эволюционное изменение, которое приводит к новому уровню отбора (Herron, 2021), появление новых эволюционных индивидуумов (Michod, Roze, 1997). Если использовать только этот критерий, то список основных переходов сокращается — из него уходят формирование генетического кода, переход от бесполок клонов к половому размножению и формирование языка при переходе к человеческому сообществу, как несоответствующие критерию. Указанные события не становятся менее важными для эволюции на планете, они просто иные в сравнении с теми, которые входят в МТЕ. Основные эволюционные переходы также

не учитывают преобразования метаболизма и метаболические различия организмов (O'Malley, Powell, 2015).

К списку МТЕ по критерию формирования новой индивидуальности в сравнении с начальными представлениями (Maynard Smith, Szathmáry, 1995) были добавлены переходы, которые привели к формированию пластид (Szathmáry, 2015; West et al., 2015), облигатных симбиотических ассоциаций (Bourke, 2011) и колониальных многоклеточных организмов (Buss, 1988; Bourke, 2011) (табл. 1.3).

Таблица 1.3

**Основные эволюционные переходы, соответствующие критерию формирования нового интегрированного уровня индивидуальности**

(Bonner, 1974; Buss, 1988; Maynard Smith, Szathmáry, 1995; Szathmáry, Smith, 1995; Bourke, 2011; Michod, 2011; Szathmáry, 2015; West et al., 2015; Herron, 2021)

№	Начальная стадия перехода	Результат перехода	Раздел книги
1	Одиночные молекулы-репликаторы	Популяции молекул-репликаторов в <i>компартаментах</i> (прото клетках)	2.5.3—2.5.7
2	Несвязанные молекулы-репликаторы	Хромосомы	3.3
3	Прокариоты	Эукариоты	4.5.2
4	Цианобактерии	Пластиды	4.5.2.11
5	Одноклеточные организмы	Многоклеточные организмы с дифференцировкой клеток	5.2—5.8
6	Свободноживущие одноклеточные и многоклеточные организмы	Облигатные симбиотические ассоциации	4.5.2.1.1
7	Одиночные многоклеточные организмы	Колониальные (модулярные) многоклеточные организмы	5.4.2.3.4
8	Одиночные многоклеточные организмы	Эусоциальные организмы (суперорганизмы) с нерепродуктивными <i>кастами</i>	5.4.2.3.5

Такой более строгий подход к критерию МТЕ кажется предпочтительным по следующим причинам.

1. Исчезает невнятная формулировка критерия «изменение способа передачи генетической информации», и тогда снимается вопрос о том, как именно изменения в способе передачи информации связаны с эволюцией единиц более высокого уровня (Okasha, 2022).

2. Устраняется невнятная формулировка о разделении функций, которую сами авторы считали подчинённой (Maynard Smith, Szathmáry, 1995; Szathmáry, Smith, 1995).

3. Список переходов формируется по единому критерию, что предполагает объективный выбор событий и ограничивает возможность их произвольного группирования (Herron, 2021).

4. Ограничение критериев определения лучше соответствует цели поиска общей теории МТЕ (Okasha, 2022).

При попытке использования двух критериев понятие МТЕ становится слишком широким, настолько, что может включать в себя почти любое эволюционное событие, которое автор считает «достаточно важным» по избранному критерию (McShea, Simpson, 2011). Существует более детальная модель подразделения эволюционных переходов и близких понятий (Hanschen et al., 2018), однако она существенно сложнее и излишне подробна для обобщённого обзора эволюции организационной структуры организмов.

Из приведённого списка переходы 3, 4, 6 (формирование эукариотов, пластид и облигатных симбиотических ассоциаций) являются сходными по механизму — через симбиотические взаимодействия. Различны они по частоте формирования: возникновение эукариотов считается уникальным (предположительная причина — сложность процесса и участие в нём разнородных организмов) (см. 4.5.2), формирование пластид — множественное (первичные хлоропласты, вторичные, третичные и симбиоз между амёбами рода *Paulinella* и цианобактерией) (см. 4.5.2.11); формирование облигатных симбиотических ассоциаций — явление многочисленное, отмеченное у разных организмов и весьма разномастное (см. 4.5.2).

Для того чтобы эволюционный переход был успешным, необходимо, чтобы отбор более высокого уровня «превзошёл» отбор более низкого уровня. Это требует развития защитных механизмов для регулирования отбора более низко-



го уровня, чтобы он не противодействовал отбору на более высоком уровне. Другой вариант — согласование эволюционных интересов отбора более низкого и более высокого уровней (Buss, 1988; Maynard Smith, Szathmáry, 1995). В качестве примера можно остановиться на переходе от одноклеточных к многоклеточным организмам. Неконтролируемое размножение соматических клеток (онкологическое заболевание) ведёт к смерти многоклеточного организма, соответственно, отбор на более высоком уровне способствует формированию физиологических механизмов, контролирующих и ограничивающих такое размножение (см. 5.2.5). С другой стороны, преимущества многоклеточности обеспечивают каждой клетке в составе многоклеточного организма условия для успешного воспроизведения её генома через репродуктивные клетки. То есть как бы есть и репрессивный механизм, и согласование эволюционных интересов.

В научно-популярной литературе под разными названиями присутствуют списки основных эволюционных событий, созданные без использования внятных критериев. Пример — популярная книга «Лестница изобретений эволюции» (Лейн, 2013). Здесь в список изобретений включены следующие ступени: 1) происхождение жизни; 2) формирование ДНК; 3) фотосинтез; 4) формирование сложной эукариотической клетки; 5) половое размножение; 6) движение; 7) зрение; 8) теплокровность; 9) сознание; 10) смерть. Это, конечно, очень интересно, познавательно и полезно для неспециализированного читателя и представляет ему упрощённое отражение истории жизни на планете, но с МТЕ никак не связано и не помогает понять закономерности преобразований организационных схем живого.

Исчерпывают ли перечисленные основные эволюционные переходы список важнейших эволюционных преобразований живого — конечно, нет! Это не более чем выборка, основанная на единственном критерии, показывающая преобразование организационных схем живых организмов, которые привели к формированию новых интегрированных объектов.

Предложено в концепцию МТЕ дополнительно включить вирусы как основные катализаторы эволюционных переходов, участвующие в них двумя способами (Koonin, 2016):

- «гонка вооружений» между паразитами и хозяевами часто приводит к формированию сложных структур и росту уровня сложности для борьбы с угрозой вирусов;

- перенос генов от вирусов и вирусоподобных элементов может способствовать появлению важных генов для возникновения более высоких уровней организации.

Концепция МТЕ впервые показала, как события, которые кажутся разными и произошли на совершенно различных этапах эволюции, на самом деле поддерживаются сходными механизмами и приводят к сходным общим результатам.

В рамках обсуждения концепции МТЕ очень интересен теоретический вопрос: насколько вероятно, что ключевые преобразования на пути от последнего общего клеточного предка к человеку могут повториться, если «ленту жизни» перемотать назад (Gould, 1989) или если бы жизнь развивалась в другом мире?

С. Гулд предположил, что если бы у нас была возможность проиграть земную эволюцию снова, то мы могли бы оказаться в мире, населённом потомками совершенно иных, малознакомых или даже совершенно фантастических для нас существ. Основывался он не на случайности, а скорее на непредвиденных обстоятельствах, когда любое изменение в последовательности событий меняет конечный результат (Gould, 1989). При этом необходимо учитывать, что приспособленность к существующим условиям не гарантирует долгосрочного выживания при катастрофическом изменении условий. Выживание многих видов в этом случае зависит больше от удачи, чем от былой приспособленности (Gould, 1994).

Однако эти рассуждения совершенно не меняют принципы развития биоты, сформулированные в концепции МТЕ.

### **1.6.2. Уровни организации живой материи**

Это иерархически соподчинённые уровни организации биосистем, отражающие степень их усложнения и эволюционной значимости\*. Уровень является системой из подсистем нижележащего уровня и одновременно подсистемой для системы более высокого уровня. Свойства каждого вышележащего уровня значительно сложнее и многообразнее предыдущего. В пределах каждого уровня существуют связи и отношения между биотическими элементами и неорганиче-

ской средой. Система уровней организации живой материи важна как элемент формирования общих представлений о функционировании жизни. С уровнями организации живой материи связаны и наши представления о трёх уровнях био-разнообразия: генетическом, популяционно-видовом и экосистемном (см. 1.6).

**\*Терминологические пояснения.** Понятие уровня организации живой материи, в отличие от основных эволюционных переходов (МТЕ), в общем виде не привязано к идее индивидуальности — это организационная схема функционирования биосистем разного масштаба и устройства. В её рамках на каждом уровне взаимодействуют разные структуры, которые могут функционировать внутри организма, могут быть представлены организмами или надорганизменными системами. Надорганизменные уровни организации живой материи индивидуумами не являются. В традиционном понимании индивиды — это функционально интегрированные целостности, разграниченные в пространстве и времени (Ghiselin, 1974; Hull, 1978, 1980). Популяция имеет определённую структуру, но это не означает, что она функционально интегрирована или связана в пространстве и времени так же, как выше описанные индивиды (Pigliucci, Finkelman, 2014).

Разнонаправленные возмущения на одном иерархическом уровне усредняются, что приводит к меньшей вариативности на следующем, более высоком, уровне. Нарушения одного уровня могут быть уменьшены или устранены путём замены нескольких компонентов на нижележащем уровне. Из-за разницы в пространственном масштабе и динамике более высокие структурные уровни изменяются медленнее тех, которые ниже; чем более высоким и важным является уровень, тем менее уязвимым он становится (Jørgensen, 2012).

Возможны разные подходы к выделению уровней, ограничимся исключительно функционально-биологическим, не затрагивая философские аспекты, как выходящие за рамки предмета.

При выделении уровней необходимо учитывать существование организмов с разной формой организации: одноклеточных, колониальных, многоклеточных с истинными тканями и без них, унитарных и модулярных (см. 5.3, 5.4). При таком разнообразии строения организмы, тем не менее обладают сходными обязательными характеристиками, обеспечивающими их жизнедеятельность и воспроизведение. Система уровней организации жизни должна учитывать существование и неклеточных форм: хотя мы и рассматриваем их как объекты на

границы между живым и неживым, но они очень важны в функционировании внутриклеточных систем и могут через клетку влиять на все уровни организации жизни. Исходя из упомянутого универсальная схема уровней организации жизни не может быть подробной, иначе она теряет свой универсализм.

Возможно, первая линейка уровней организации живых систем была предложена в следующем виде: клетки — ткани — органы — системы органов — организм (Novikoff, 1945). Такой вариант мы сейчас воспринимаем как недостаточно функциональный, игнорирующий, с одной стороны, одноклеточные организмы, с другой — сообщества.

Разные авторы выделяют до 19 уровней организации живой материи, но при разработке экологических моделей в большинстве случаев учитывают не более 9 (Jørgensen, 2012). Столь дробное подразделение является скорее формальным, что может приводить далее к поискам схемы, объединяющей уровни, которая выводит на три ступени организации живого: микросистемы (доорганизменная ступень), мезосистемы (организменная ступень) и макросистемы (надорганизменная ступень) (Курбатова, Козлова, 2007), что ещё больше запутывает общую схему.

Критериями выделения уровней должны быть специфические элементарные дискретные структуры и элементарные явления, характерные именно для конкретных уровней (Яблоков, Юсуфов, 2006). Наиболее универсальной и лаконичной представляется схема, предложенная Н. В. Тимофеевым-Ресовским (Тимофеев-Ресовский, 1958, 1962, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1977), где по специфическим элементарным структурам и явлениям выделено четыре уровня организации живого вещества: молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой (собственно эволюционный) и биогеоценотический (биосферный). Все остальные, дополнительные к этим четырём, уровни (субмолекулярный, молекулярный, клеточный, внутриклеточный, тканевой, органный, популяционный, видовой, экосистемный (биогеоценотический, биомный, ландшафтный) и др.) выделяются не по специфическим внутренним процессам, а скорее по удобству изучения (Яблоков и др., 2016).

## **Молекулярно-генетический уровень**

На этом уровне внутриклеточные управляющие системы (хромосомы, некоторые органеллы и биологически активные макромолекулы) осуществляют авторепродукцию и передают наследственную информацию от поколения к поколению.

Основная характеристика уровня — наличие конвариантной редупликации: то есть генетический материал копируется в следующих поколениях, но при этом возникают и мутации, которые далее также будут копироваться (то есть сочетается и стабильность, и изменчивость) (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Мутации — изменения в молекуле ДНК, структуре хромосом, структуре генома — могут быть спонтанными, возникающими случайно или индуцированными, вызванными внешним воздействием мутагенных факторов. Основные процессы, в ходе которых возникают мутации — репликация ДНК, транскрипция и репарация ДНК, *генетическая рекомбинация*. Мутационный процесс является неизбежным, он изначально формирует генетическое разнообразие, которое на следующем, онтогенетическом, уровне создаёт материал для отбора.

Основные представления о функционировании этого уровня уже сформированы. Нам известны структура и репликация ДНК и РНК, строение хромосом, создана хромосомная теория наследственности, известны механизмы мутационного процесса, строение фагов и вирусов и схема их взаимодействия с клеточными организмами. Изучение подробностей всех этих процессов продолжается.

Единицы рассмотрения на этом уровне — гены, молекулы ДНК и РНК, хромосомы.

Основные элементарные явления — мутации и передача наследственной информации.

## **Онтогенетический уровень**

Жизнь всегда представлена в виде дискретных организмов (особей, индивидов, индивидуумов). Вне зависимости от того, состоит ли индивидуум из одной клетки, или из миллионов клеток, для него характерна системная организация и регуляция, и он функционирует как единое целое. Подробно понятие индивидуума и его границ рассмотрено в разделе 5.6, в случаях со сложными симбиозами.

тическими организмами, ценобиями, агрегационными объединениями и *модулярными организмами* грань между особью и группой может быть условна.

С эволюционной точки зрения особью следует считать все морфофизиологические единицы, происходящие от одной зиготы, гаметы, споры, почки, индивидуально подлежащие действию элементарных эволюционных факторов (Яблоков, Юсуфов, 2006).

Данный уровень называется онтогенетическим потому, что здесь идёт онтогенез особей — процесс реализации наследственной информации, закодированной в молекулах нуклеиновых кислот зародышевой клетки, которая дала начало индивидууму. Онтогенез как развитие особи появился после возникновения вариативного пути от гена к признаку.

Наследственная информация в ДНК кодирует не напрямую признаки как таковые, а состав белковых молекул, обеспечивающих обмен веществ в организме и его гомеостаз. Процесс, в ходе которого ген в виде последовательности нуклеотидов ДНК преобразуется в функциональный продукт — РНК или белок — называется экспрессией генов. Регуляция экспрессии генов включает в себя широкий спектр механизмов, которые позволяют клеткам модулировать практически любой этап этого процесса. Они могут увеличивать или уменьшать выработку белка или РНК и таким путём контролировать собственную структуру и функции, что является основой дифференцировки и адаптации клеток. Модуляция экспрессии генов — в первую очередь механизм для изменений внутри организма, не затрагивающий структуру генотипа, причём изменение характеристик экспрессии одного гена может влиять на функции других генов в организме (Патрушев, 2000). Так, один и тот же генотип может формировать определённый диапазон фенотипов и определять изменения в процессе онтогенеза.

В ходе онтогенеза у многоклеточных организмов происходит рост тела, дифференциация его частей (образование тканей и органов) и одновременно интеграция развития в целостный процесс, осуществляется структурно-функциональная дифференцировка клеток, регуляция количества клеток определённого типа (Ярыгин, 2023). Механизмы значительной части этих процессов остаются слабо изученными и непонятными. Кроме реализации наследственной инфор-

мации, на этом же уровне проходит проверка согласованности реализованных наследственных признаков и работы управляющих систем.

На этом уровне «в материальной форме образуется большая часть эволюционных новообразований, в том числе и таких, которые определяют возникновение следующего уровня организации — популяционно-видового — посредством развития признаков и свойств, определяющих единство и дискретность вида» (Тимофеев-Ресовский и др., 1977, с. 20).

Элементарная единица и элементарное явление на этом уровне как бы сливаются воедино: элементарная единица онтогенетического уровня — особь, рассматриваемая во времени, а явление — её изменение в процессе онтогенеза.

Следующие уровни — надорганизменные:

### **Популяционно-видовой (эволюционный) уровень**

Вид существует в природе в форме популяций. Популяция — это минимальная по численности группа особей одного вида, способная к самовоспроизведению в течение эволюционно длительного времени, населяющая единое пространство, относительно обособленная от аналогичных групп, формирующая самостоятельную генетическую систему и собственную экологическую нишу (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1987; Биологический энциклопедический словарь, 1989; Реймерс, 1990). С появлением генетического подхода термин «популяция» получил чётко очерченное содержание как находящаяся в динамическом равновесии система генотипов. Несмотря на то, что популяция представляет собой совокупность самостоятельных особей, она функционирует как единое целое и поддерживает подвижную внутреннюю структуру. Целостность популяций и видов поддерживается обменом генетическим материалом в процессе полового размножения, при этом уровень обмена особями и генами между разными популяциями всегда ниже, чем внутри одной и той же популяции.

В процессе естественного отбора в популяции происходит проверка жизнеспособности сформированных фенотипов. Непосредственно отбор проходят фенотипы, но следствием этого отбора становится преимущественное сохранение тех или иных аллелей генов, которые далее воспроизводятся в потомках. Трансформация популяции осуществляется через дифференцированное размножение

групп генетически различных особей, отбор благоприятствует сохранению и воспроизведению особей с наиболее адаптивными признаками (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Природные популяции насыщены рецессивными признаками, не проявляющимися в фенотипе, но формирующими генетическое разнообразие, являющееся потенциальным материалом для отбора (Четвериков, 1926).

Популяция — это генетически открытая система, частично изолированная от других популяций того же вида, которая является элементарной эволюционной единицей. Элементарное явление на данном уровне — изменение генотипического состава популяции (качественное или количественное).

Вид, в отличие от популяции, — закрытая генетическая система, как правило, неспособная к обмену генами с другими видами. Вид — качественный этап в процессе эволюции (Яблоков, Юсуфов, 2006).

Популяции и виды в природе всегда существуют в составе экосистем, включающих биотические и абиотические компоненты. Среда, в которой протекает эволюционный процесс в конкретной популяции, — биогеоценоз. То есть популяция, с одной стороны, — это часть вида, с другой — часть биогеоценоза, который является элементарной единицей следующего структурного уровня.

### **Биогеоценотический (биосферный) уровень\***

**\*Терминологические пояснения.** Формулировка «экосистемный уровень организации» менее правильна, поскольку понятие «экосистема» является неопределённым по объёму — это совокупность совместно обитающих организмов и условий их существования, находящихся в закономерной взаимосвязи друг с другом и образующих систему взаимообусловленных биотических и абиотических явлений и процессов (Биологический энциклопедический словарь, 1989). Термин «экосистема» предложен английским экологом А. Тенсли (Tansley, 1935).

Данный уровень рассматривается двояко, в разном масштабе: с одной стороны, как разнообразие отдельных биогеоценозов с незамкнутыми циклами вещества и энергии; с другой — как единый для планеты биосферный уровень с замкнутыми геохимическими циклами, состоящий из биогеоценозов (поступлением вещества из космоса и потерей газов из верхнего атмосферного слоя в данном случае можно пренебречь). Выделение биосферного структурного уровня



как отдельного от биогеоценотического является весьма распространённым в литературе (Вернадский, 1926, 1931; Мазинг, 1972; Пучковский, 1990; Левченко, 1993, 2012; Jørgensen, 2012).

Биогеоценоз — однородный участок земной поверхности с определённым составом живых организмов (биоценоз) и неживой окружающей среды, объединённый обменом вещества и энергии и в совокупности образующий единый внутренне взаимообусловленный комплекс. Термин предложен В. Н. Сукачёвым (1942). Биогеоценоз объединяет продуцентов, консументов и редуцентов единым циклом метаболизма. Основа для формирования комплекса — автотрофы — прокариоты и растительные организмы. Границы биогеоценоза, как правило, совпадают с границами фитоценоза. Внутри биогеоценоза не проходит биоценотических, микроклиматических, почвенных и гидрологических границ, соответственно, он отличается от других экосистем своей самостоятельностью и внутренней целостностью (Яблоков и др., 2016).

Биогеоценозы являются реальной средой протекания процесса эволюции, в разных биогеоценозах могут происходить разнонаправленные эволюционные процессы. Популяции различных видов в составе биогеоценоза вынужденно приспособляются друг к другу. В связи с изменением составляющих их видов эволюционируют и сами биогеоценозы. На этом уровне происходит взаимодействие между разными видами и между живыми организмами и абиогенной средой, что ведёт к саморегуляции биогеоценоза. Закономерное развитие биогеоценоза со сменой видового населения называется сукцессией.

Планетарная совокупность биогеоценозов образует биосферу Земли, разные биогеоценозы в ней связаны круговоротами вещества и энергии. Биосфера — это не только оболочка Земли, в пределах которой существуют живые организмы, но одновременно и результат взаимодействия этих живых организмов (Вернадский, 1926). Множество процессов, протекающих в биосфере, связаны с изменением биогеоценозов благодаря живым организмам:

- круговороты углерода, кислорода и других элементов, используемых живыми организмами;
- изменение состава атмосферы;
- изменение радиационного режима поверхности планеты и её альбедо;

- изменение температурного режима планеты;
- формирование и изменение широтной зональности;
- геохимические изменения;
- захоронение биогенных остатков;
- изменение гидрологического режима;
- изменение буферных свойств водных экосистем.

Суммарно это привело к тому, что в каждой геологической эпохе в истории Земли было сформировано своё равновесное содержание углекислоты и молекулярного кислорода в атмосфере, свои параметры круговоротов вещества (Левченко, 2012). По-видимому, для эволюции биосферы был характерен скачкообразный характер, постепенное и плавное развитие сменялось убыстрёнными преобразованиями (Северцов, 1921; Gould, Eldredge, 1993) (см. 5.1). Выделяют следующие основные направления развития биосферы (Яблоков и др., 2016):

- экспансия живого вещества по поверхности планеты;
- совершенствование биотического круговорота с повышением его замкнутости в отдельных биогеоценозах;
- структурное и функциональное усложнение экосистем;
- увеличение массы живого вещества, участвующего в биосферном круговороте.

Единицы рассмотрения на биогеоценотическом (биосферном) уровне — биоценозы и биогеоценозы. Элементарные явления здесь — эволюционные изменения биогеоценозов, которые могут ограничиваться локальными процессами, а могут приводить к эволюционным изменениям физических, химических и биологических процессов планетарного масштаба. Эволюция биогеоценозов в частности и биосферы в целом определяется взаимодействием биологических и абиотических процессов.

В сравнительно развёрнутом варианте функционирование биосферного уровня жизни показано в разделе 5.1.

## **1.7. Биология и социальные отношения в человеческом обществе**

Человек как организм является таким же объектом изучения биологии, как, например, амёба. Многие аспекты поведения человека также можно понять, ис-

ходя из его биологической сущности. Пример такого анализа — «Голая обезьяна» (1967, перевод на русский 2001) и другие работы Д. Морриса.

Биология анализирует объективно существующие материальные явления и процессы. Социальные отношения в человеческом обществе частично основаны на материальных явлениях и процессах, а частично — на воображаемой реальности (сюда относятся религия, мифы, понятия права, законодательство, деньги как мерило ценности, экономические отношения в целом и многое-многое другое). Всё перечисленное совершенно реально для человеческого общества, но создано исключительно нашим сознанием и материального воплощения не имеет, это некая договорённость, существующая в обществе. К примеру, в биологии нет понятия права, а есть только возможность, обеспеченная какими-либо структурами и навыками. Конечно, мышление определяется вполне материальными процессами, протекающими в человеческом мозге, и тем не менее эти материальные процессы создают именно воображаемую реальность. Исходя из этого, социальные отношения в человеческом обществе не могут быть сведены к биологическим явлениям и процессам.

В качестве примера расхождений можно вспомнить постулат Декларации независимости США «Мы исходим из той самоочевидной истины, что все люди созданы равными и наделены их Творцом определёнными неотчуждаемыми правами, к числу которых относятся жизнь, свобода и стремление к счастью» и сравнить этот текст с переводом на язык биологии. Это звучит примерно так: «Мы считаем самоочевидной истину, что все люди развиваются по-разному и что они рождаются с определёнными мутирующими свойствами, в числе которых — жизнь и стремление к удовольствию» (Харари, 2016). Смысл этих двух утверждений явно резко различен.

### **Контрольные вопросы и задания**

(для обдумывания и самопроверки)

1. Что именно в определениях жизни Вы считаете наиболее важным? Какое или какие определения из приведённых Вам кажутся наиболее информативными?

2. Сформулируйте своё определение понятия «жизнь» на основе прочитанного материала.

3. Перечислите основные признаки живых организмов.

4. Как отличается целостность биологических систем от целостности неживого?

5. Опишите признаки, по которым планета Земля сходна с живыми организмами, и признаки, по которым наша планета отличается от живых организмов.

6. Какие признаки, характерные для живых организмов, часто встречаются в неживой природе?

7. Почему именно углеродные соединения являются основой жизни на Земле?

8. Где в природе встречается изотоп углерода  $^{14}\text{C}$ ?

9. Охарактеризуйте аминокислоты, входящие в состав живых организмов.

10. Почему в современной зоологии не используется таксономическое название протисты Protista?

11. Докажите, что тенденция к усложнению живых организмов не является ни всеобщей, ни неизбежной.

12. Опишите сходство и различия биологических понятий «основной эволюционный переход», «структурный уровень организации биосистем» и «ароморфоз».

### **Рекомендуемая литература к разделу 1**

Основы общей биологии / Э. Гюнтер, Л. Кемпфе, Э. Либберт [и др.]; под общ. ред. Э. Либберта. — Москва : Мир, 1982. — 437 с.

*Пехов А. П.* Биология с основами экологии / А. П. Пехов. — Санкт-Петербург : Лань, 2000. — 672 с. (Учебники для вузов. Специальная литература).

*Сыч В. Ф.* Общая биология : учебник для студентов высших учебных заведений / В. Ф. Сыч. Ч. 1. — Ульяновск : УлГУ, 2005. — 176 с.

*Тейлор Д.* Биология : в 3 т. / Д. Тейлор, Н. Грин, У. Стаут ; под ред. Р. Сопера. — Москва : БИНОМ. Лаборатория знаний, 2013. — Т. 1—3.

Biology / P. Raven, G. Johnson, K. Mason [et al.]. 11th ed. — New York : McGraw Hill Education, 2016. — 1408 p.

## 2. Концепции происхождения жизни

Изначально необходимо вспомнить, в чём различие понятий «теория» и «гипотеза». Теория (в широком смысле) — это комплекс взглядов, представлений, идей, направленных на истолкование и объяснение какого-либо явления. В более узком и специальном смысле — высшая, наиболее развитая форма организации научного знания, дающая целостное представление о закономерностях и существенных связях определённой области действительности. Для теории характерны логическая зависимость одних элементов от других, выводимость её содержания из некоторой совокупности утверждений и понятий (Швырев, 2010). Проверяется теория или экспериментально, или по наличию предсказательной силы.

Религиозные взгляды не могут рассматриваться как теория, поскольку не проверяемы экспериментально и не имеют предсказательной силы.

К. Поппер в 1934 году сформулировал принцип фальсифицируемости — критерий научности теории, согласно которому она является научной только в том случае, если существует возможность её экспериментального или иного опровержения (даже если такой эксперимент и не был поставлен), то есть **научная теория не может быть принципиально непроверяемой**. Однако даже и опровергнутая теория в науке может использоваться до появления более успешной (Порус, 2010).

Если логические построения первоначально не подтверждены практикой, то такую концепцию необходимо называть гипотезой. Гипотеза — научное допущение или предположение, истинностное значение которого неопределённо (Меркулов, 2010).

### 2.1. Религиозные взгляды на происхождение жизни

Религиозные взгляды на происхождение жизни в рамках разных религий и даже различных внутрирелигиозных течений существенно различаются.

Наука и религия — это два разных способа понимания мира.

По мнению В. И. Вернадского (1926): «Положение в области изучения жизни... трудное, так как едва ли есть область естествознания, которая бы в самых

основных своих понятиях была так проникнута чуждыми по своему генезису науке философскими и религиозными построениями».

В науке какое-либо представление, которому нет доказательства или подтверждения, считается недоказанным, а доказанное признаётся (возможно, временно) истинным. То есть наука стремится к доказательности и искоренению приблизительности. В религии же наличие или отсутствие доказательства не является принципиальным, представление без доказательства может признаваться истинным без его подтверждения. С научной точки зрения такое представление рассматривается как ложное или неподтверждённое.

Научное объяснение какого-либо явления часто оказывается сложным для восприятия, оно может быть скучным, нудным и заставляющим думать; поскольку религиозное представление принимается за истину без доказательства, то оно проще и его легче принять. Данное мнение не отвергает сложности рассуждений богословов, они строго логичны, но при этом используются доводы, основанные на некоторых представлениях, принятых религией без доказательств.

**Креационизм** — это различные взгляды, которые объясняют те или иные явления природы непосредственным вмешательством потустороннего существа или силы («акт творения»). По мнению Фомы Аквинского, «creatio» (созидание, творение) представляет собой чистый акт, которому никакая возможность не предшествует (Резвых, Колчинский, 2010), то есть до этого акта не было никаких для него предпосылок. В основе так называемых монотеистических религий (христианства, иудаизма, ислама) лежит вера в существование высшего существа — бога, создавшего мир и управляющего им. В рамках этих религий изначально постулировалось, что природа создана богом в законченном, совершенном виде, и поэтому всё в ней постоянно и неизменно. Креационистские элементы присутствовали уже в архаичных мифологиях Древнего Востока (древнеегипетской, шумерской, ассиро-вавилонской) (Резвых, Колчинский, 2010).

Процесс божественного сотворения, как правило, предполагается однократным и потому недоступным наблюдению, повторению и проверке. Это выносит всю концепцию божественного творения за рамки научного исследования.

То есть наука принципиально не может ни доказать, ни опровергнуть данную концепцию.

Согласно Библии, «И сказал Бог: да произрастит земля зелень, траву, сеющую семя, дерево плодовитое, приносящее по роду своему плод, в котором семя ему на земле. И стало так». Это был день третий творения, в пятый день были сотворены рыбы, пресмыкающиеся и птицы, в шестой — млекопитающие и человек (Быт. 1 : 11).

Изначально священные книги на основе канонических текстов трактовались буквально. После появления теории эволюции Чарльза Дарвина и особенно в XX—XXI веках в рамках традиционных религий появились различные течения, которые в большей или меньшей степени принимают научные представления о происхождении Вселенной, Солнечной системы и Земли. Классификация этих течений для небогослова проблематична, поэтому изложенное далее — не более чем мнение биолога по конкретному вопросу. В общем виде в христианстве с точки зрения представлений об эволюции и формировании жизни можно выделить четыре направления (названия их условны, но все они согласуются в том, что Бог принимал активное участие в создании планеты) (Христианство и теория ... , 2014):

1. Младоземельный креационизм признаёт только традиционное толкование Библии — с творением за 6 дней по 24 часа в каждом (Храмов, 2018).

2. Концепция разумного замысла утверждает, что в научном знании есть проблемы, которые потребовали сверхъестественного вмешательства. Сторонники концепции признают возраст Земли примерно 4,5 млрд лет, возраст Вселенной — около 13,5 млрд лет, признают хронологию книги Бытия, но в соотношении «день = эра». Предполагается возможность неоднократных актов творения с целью создания новых видов, макроэволюция отвергается, микроэволюция признаётся. Идея разумного замысла восходит к книге У. Пейли «Естественное богословие» (Paley, 1802 — книга и до сих пор переиздаётся и доступна в Интернете), где была сформулирована так называемая «концепция часовщика». Если мы найдём в поле часы, то невозможно будет предположить, что они возникли сами по себе — в результате случайных взаимодействий молекул. Очевидно, что часы появились в результате воплощения разумного замысла, авто-

ром которого был часовщик. И Вселенная, и биологические системы намного сложнее, чем часы, — Вселенная и жизнь не могли бы существовать, если бы их не создал «часовщик» с неизмеримо более мощным разумом, чем создатель простых часов. Центральный аргумент концепции получил название «неуменьшаемая (или несводимая) сложность» — предположение, что некоторые биологические структуры столь сложны, что не могли развиваться в результате ненаправленных мутаций и естественного отбора, что свидетельствует о разумном замысле (Behe, 1996).

3. Концепция прогрессивного творения принимает научные представления о возрасте Земли и Вселенной, признаёт общую хронологию книги Бытия. Отличается от концепции разумного замысла тем, что признаёт законы эволюции. Отвергает мысль о том, что эволюция представляет собой случайный процесс, полностью лишённый вмешательства руки Бога, постулирует, что Бог совсем близко, и он вовлечён в жизнь своих созданий (Scott, 2005).

4. Эволюционный креационизм, или теистическая эволюция. Сторонники принимают научные взгляды относительно возраста Земли и Вселенной. Более того, они полагают, что случайные мутации и естественный отбор служат единой цели и призваны объяснить эволюцию всех видов от простейших форм до появления человека — Бог достаточно мудр, чтобы создать физические обстоятельства, которые привели путём случайных, но тщательно продуманных естественных процессов, к конечному результату, которым и является появление на свет разумных живых существ. Предполагается, что божественное вмешательство в *абиогенез* было косвенным — Бог создал Вселенную, способную самостоятельно породить жизнь (Scott, 2005; Peters, Hewlett, 2006).

Два последних перечисленных направления трактуют биологическую эволюцию как природный процесс творения: эволюция рассматривается как инструмент бога. Их сторонники придерживаются мнения, что религиозные учения о творении и научные теории об эволюционном развитии не отрицают, а дополняют друг друга. Такой взгляд на эволюцию невозможно подтвердить или опровергнуть научными методами.

Как отдельное направление можно выделить альтеризм — богословскую концепцию, согласно которой сотворённый богом мир был принципиально иным,



нежели мы наблюдаем сейчас, а существующая Вселенная возникла уже после грехопадения человека (Кирьянов, 2017). Альтеристы признают данные современной науки, в том числе синтетическую теорию эволюции и происхождение человека от общего с обезьяной предка, но рассматривают нынешнее человеческое тело как форму, данную людям для существования в падшем мире (Храмов, 2019).

В целом креационизм как учение, с одной стороны, отвергает последовательные и цельные представления об эволюционном процессе, с другой — сам активно эволюционирует и использует наработки науки в своих целях.

По данным опроса Всероссийского центра изучения общественного мнения (ноябрь 2009), 44 % взрослых жителей России считают, что они являются скорее сторонниками божественной концепции сотворения мира, а 48 % считают, что человек создан высшими силами. Мнения жителей европейских стран принципиально сходны. Таким образом, хотя в естественно-научной среде креационизм обычно считается давним прошлым, но в умах наших современников он остаётся весьма распространённым.

Взгляды разных религий на вопрос о происхождении жизни не сводятся только к креационизму, происхождение жизни может быть вынесено за рамки верования, или жизнь и Вселенная признаются вечно существующими. В представлениях буддизма Вселенная существует циклически, разрушаясь и вновь возникая. У этого процесса нет начала и, вероятно, не предполагается конца. То есть состояние не стационарное, но вечное. Первопричина колеса перерождений непознаваема. Отрицание идеи бога-творца является ключевым различием между буддизмом и теистическими религиями.

Индуизм не является единым набором верований — это группа различных философских точек зрения, которая включает разные представления о происхождении жизни. Единой истории сотворения мира здесь также не существует, индуистские тексты не содержат какого-либо её единого канонического описания; в них упоминаются различные представления, некоторые из этих представлений явно противоречат друг другу. Впервые сотворение мира описывается в Упанишадах, согласно которым Вселенная со всеми населяющими её живыми существами проходит через повторяющийся цикл творения и разрушения.

В настоящее время сторонники эволюционизма присутствуют во всех основных религиях.

В заключение этого подраздела нужно вспомнить книгу «Происхождение жизни. Наука и вера»: «Правда ли, что представление об эволюции — тоже вопрос веры?»

Ответ: научные представления об эволюции и религиозная вера — разные явления. Представления об эволюции логически происходят из огромного массива научных данных, полученных в ходе исследования разных сторон устройства природы. Эти данные многократно проверены независимыми исследованиями, которые длятся уже более полутора столетий. Исследования продолжаются, массив данных пополняется, и наши представления о механизмах эволюции развиваются и уточняются. То есть представления об эволюции — это научное знание, а не вера (Происхождение жизни ... , 2010).

## **2.2. Самопроизвольное (спонтанное) зарождение**

Концепция имеет чисто исторический интерес. Была распространена ещё в Древнем Китае, Вавилоне и Египте в качестве альтернативы креационизму. Сторонниками были, в частности, Аристотель и Лукреций. В рамках этой концепции предполагалось, что живые организмы могут спонтанно возникать из неорганических веществ или из продуктов жизнедеятельности других организмов. Пример — описание опыта Яна ван Гельмонта (начало XVII века), в котором мыши за три недели «зародились» в кувшине с грязным нижним бельём и зёрнами пшеницы.

Открытие микроорганизмов относится к концу XVII века, и их самозарождение ещё в начале XIX века считалось вполне возможным, а в 1859 году Ф. А. Пуше издал объёмную книгу, содержащую описание опытов, доказывающих этот процесс (Pouchet, 1859).

Взгляды на самозарождение жизни менялись очень плавно. Некогда весьма распространённый вариант на бытовом уровне — сочетание представлений о божественном происхождении мира и одновременно о возможности самозарождения микроорганизмов, членистоногих и других мелких животных.

Ранняя научная эволюционная теория трансформизма объясняла появление одних видов живых организмов из других следствием изменений, происходящих по естественным причинам. Вопрос происхождения жизни теория не затрагивала, картина божественного сотворения жизни оставалась незыблемой. Исключение — Ж. Б. Ламарк, наиболее яркий представитель трансформизма, который в вышедшей в 1809 году «Философии зоологии» (Ламарк, 1955) впервые попытался создать стройную и целостную картину эволюции живого мира. Его взгляды включали, в частности, с одной стороны, первичное сотворение богом материи как пассивного начала, с другой — постоянное самопроизвольное зарождение жизни, в том числе сложных форм, и их изменение. По мнению исследователей трудов Ламарка, он был убеждённым *деистом* (Packard, 1901; Moore, 1981; Ruse, 1999). В современных представлениях его взгляды напоминают упомянутый выше эволюционный креационизм.

Доказательство невозможности самозарождения жизни имеет долгую историю. Итальянский врач и биолог Ф. Реди в работе «Эксперименты по зарождению насекомых» впервые экспериментально опроверг возможность самозарождения мух на гнилом мясе. Он показал, что личинки здесь появляются только в том случае, если к мясу есть доступ у живых мух (Redi, 1688. Приводится по: Hawgood, 2003). Окончательно невозможность самозарождения жизни доказал своими экспериментами Луи Пастер только во второй половине XIX века (Pasteur, 1860).

Тем не менее уже опровергнутая идея самозарождения жизни ещё сохранялась даже в 1934 году (начало периода лысенковщины), когда О. Б. Лепешинская опубликовала работу о новообразовании животных клеток из бесструктурного «живого вещества». Только к 1958 году в СССР заканчивается период мичуринской агробиологии Т. Д. Лысенко и теория Лепешинской была признана политизированным и антинаучным направлением в советской биологии.

### **2.3. Гипотеза стационарного состояния**

Эта концепция вопрос происхождения жизни не рассматривает вообще: предполагается, что Земля никогда не возникала, а существовала вечно; она всегда

была способна поддерживать жизнь, а если и изменялась, то очень незначительно. Виды существовали вечно и либо меняли численность, либо вымирали. Наличие или отсутствие ископаемых интерпретируются либо как изменение численности, либо как наличие/отсутствие условий для сохранения их останков. Предложил гипотезу в 1880 Т. В. Прейер.

Ранние взгляды В. И. Вернадского на происхождение жизни вполне соответствовали этой концепции: «Все нам известные точно установленные факты ни в чём не изменятся... если бы мы признали, что жизнь всегда была и не имела начала, что живое — живой организм — никогда и нигде не происходил из косной материи...» (Вернадский, 1926).

Выше уже упомянуто, что некоторые религиозные концепции рассматривают существование Вселенной и жизни как вечное (см. 2.1).

## **2.4. Теория панспермии**

До обсуждения реалистичных вариантов происхождения жизни (см. 2.4—2.5) необходимо определить объект обсуждения. Мы говорим о том, что анализируем историю возникновения жизни, но каких-либо исторических данных для такого анализа у нас почти нет, и в действительности мы обсуждаем не историю, а версии того, как жизнь могла возникнуть на Земле, что совсем не одно и то же. По мнению отечественного палеонтолога Б. С. Соколова (2004, с. 419), «уместнее говорить о появлении её [жизни. — *А. М.*] на Земле». И ещё один очень важный момент: в исследованиях, как правило, предполагается, что жизнь началась с молекул, характерных для современной жизни на Земле, но однозначных доказательств такой идентичности у нас нет.

Происхождение идеи панспермии связывают с древнегреческим философом Анаксагором. В более современной версии теория сформулирована и обоснована С. Аррениусом (Arrhenius, 1908). Странниками являлись Я. Берцеллиус, Г. Рихтер, Ю. Либих, Г. Гельмгольц, У. Томсон, В. Н. Вернадский, Ф. Крик. По мнению Вернадского, «Жизнь может быть извечной, но новой лишь на Земле, где есть условия для её продолжения, но не для её зарождения» (1978).

Теория предполагает, что жизнь (однократно или многократно) возникла вне планеты Земля и была сюда занесена. То есть проблема возникновения жизни как таковая в рамках данной теории не рассматривается.

Для решения вопроса о возможности такого переноса нужно сначала подтвердить, способны ли живые организмы существовать вне Земли в условиях иных космических тел. Модельные организмы на эту роль мы можем подбирать только из тех, которые есть на нашей планете (иные нам пока не известны). В условиях эксперимента показано, что некоторые земные *археи-метаногены* вполне способны выживать и расти в условиях, существующих под поверхностью Марса. Им не нужен свободный кислород и как продукт своей жизнедеятельности они выделяют метан (Sinha et al., 2017; Mickol, Kral, 2017). Высокий уровень радиации также не обязательно делает невозможным существование микроорганизмов, некоторые из них очень устойчивы. Экстремофильный *кокк Deinococcus radiodurans* способен выживать при дозе облучения до 10 000 Грей (для человека летальна доза 5 Грей) (Raineu et al., 2005). Его клетка содержит несколько копий генома, что позволяет его восстанавливать при сильных повреждениях (White et al., 1999). Известны ещё некоторые бактерии и *археи*, сравнимые по высокой устойчивости к радиации. Отдельные виды микроорганизмов способны выжить даже в смоделированных катастрофах столкновения с астероидом (Horneck et al., 2001, 2008; Stöffler et al., 2007; Meyer et al., 2011).

В Южной Африке на глубине около 3 км найдена бактерия *Desulforudis audaxviator*, которая не нуждается ни в солнечном свете, ни в кислороде, ни в каких-либо химических соединениях, производимых другими организмами. Она способна к *сульфатредукции*, может использовать молекулярный водород в окислительно-восстановительных реакциях, а может существовать и как гетеротроф, питаясь готовой органикой. В качестве источника углерода она способна использовать углекислый газ CO<sub>2</sub>, угарный газ CO и формиаты HCOO<sup>-</sup>. Эта бактерия синтезирует все 20 аминокислот и может формировать споры с плотной оболочкой для переживания неблагоприятных условий (Chivian et al., 2008). А живёт это существо в условиях повышенной радиации, сформировав подземную экосистему из одного вида.

Наиболее реалистичным считается перенос с одного космического тела на другое микроскопических форм жизни, таких как споры бактерий, с какими-либо каменными объектами — литопанспермия. Камень при этом частично защищает живой организм от космических излучений. Такой перенос подразделяется на три этапа: 1) выброс с космического тела, 2) транспортировка в космосе, 3) вход в атмосферу и достижение поверхности планеты или иного космического тела.

Куски горной породы могут попасть в космическое пространство в результате удара падающего астероида по поверхности планеты или после мощного взрывного извержения вулкана. Чем меньше космическое тело, тем легче его осколок может оказаться в космосе. Куски твёрдых пород из самого верхнего слоя планеты при этом могут достичь очень высоких скоростей (более 5 км/с), что документально подтверждено наличием на Земле метеоритов, прилетевших с Марса. На 2023 год на Земле идентифицировано 368 марсианских метеоритов (Meteoritical Bulletin, 2023). Их происхождение установлено через сравнение изотопного состава газа, содержащегося в них в микроскопических количествах, с данными анализов марсианской атмосферы, полученными аппаратами «Викинг» (Treiman et al., 2000). В настоящее время на поверхность нашей планеты за год выпадает около 500 кг марсианских обломков (Ксанфомалити, 2008). Таким образом, перемещение каменного объекта с одного небесного тела на другое вполне возможно.

Существует предположение, что на древнем Марсе были более благоприятные условия для формирования жизни, чем на древней Земле (Benner, Kim, 2015). При моделировании выброса в космос и дальнейшего падения на Землю на примере бактериальных эндоспор *Bacillus subtilis* показано, что значительная их часть способна пережить и ударное давление, и высокую температуру: в эксперименте численность жизнеспособных эндоспор снизилась на четыре порядка (Horneck, 2006), что для бактерий, при их скорости размножения, катастрофой не является. Существуют предположения, что некоторые из метеоритов содержат структуры, напоминающие остатки бактерий (хотя однозначного мнения об этом нет) (рис. 2.1). Приведённые фотографии (Астафьева и др., 2011) не уникальны, только в указанном источнике показано 15 таблиц бактериоморфных

структур, найденных в различных метеоритах. Ещё один гипотетически возможный вариант переноса — в ледяных ядрах комет.

С целью анализа внеземных тел человечество пытается исследовать образцы их материалов: в 2023 году получена проба с астероида Бенну, ранее получены пробы с астероидов Итокава и Рюгу и из хвоста одной из комет.

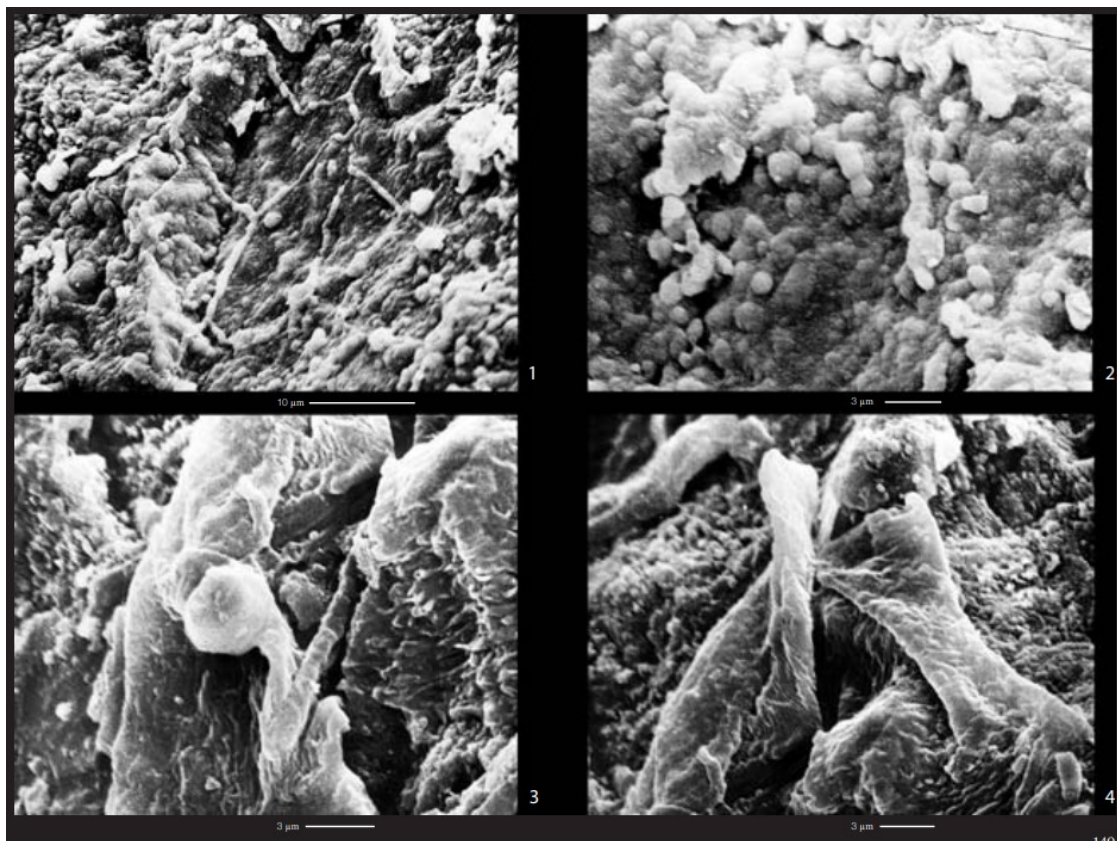


Рис. 2.1. Метеорит Ефремовка, углистый хондрит, найден в 1962 г. в Павлодарской области, Казахстан. Фотографии выполнены с помощью электронных сканирующих микроскопов: 1 — нитчатая форма, напоминающая *актиномицеты*. Лежащая под ними порода состоит из скопления *коккоидных форм*; 2 — скопление коккоидных форм диаметром около 1.5 µm, иногда они образуют дипло- и тетракокки или короткие нити; 3 — *псевдоморфозы* по нитям цианобактерий, на тонкой нити в центре видно её деление на клетки, рядом ответвившаяся короткая нить, заканчивающаяся шаром, возможно, минерализованным спорангием; 4 — псевдоморфозы по нитчатым цианобактериям, состоявшим из нескольких *трихомов*, одетых одним общим чехлом (Астафьева и др., 2011)

Различные эксперименты в космосе и на Земле с контролем параметров среды показали, что некоторые бактерии, микроскопические грибы и лишайники способны выживать и снова переходить к вегетации после пребывания в косми-

ческих условиях (de Vera et al., 2019). Многослойные споры *Bacillus subtilis* выжили после 6 лет (такова была длительность полёта Spacelab) пребывания под перфорированным алюминиевым куполом в космических условиях с УФ-облучением (Horneck, 1993; Horneck et al., 1994).

Очень устойчивые организмы существуют и среди микроскопических многоклеточных, которых также тестировали в космических условиях, — это тихоходки Tardigrada (рис. 2.2), которые выдерживают низкие температуры, обезвоживание до 1—2 % от начальной доли воды, высокое и низкое давление, специфические среды (этанол, сероводород, двуокись углерода), космическую радиацию (Erdmann, Kaczmarek, 2017).

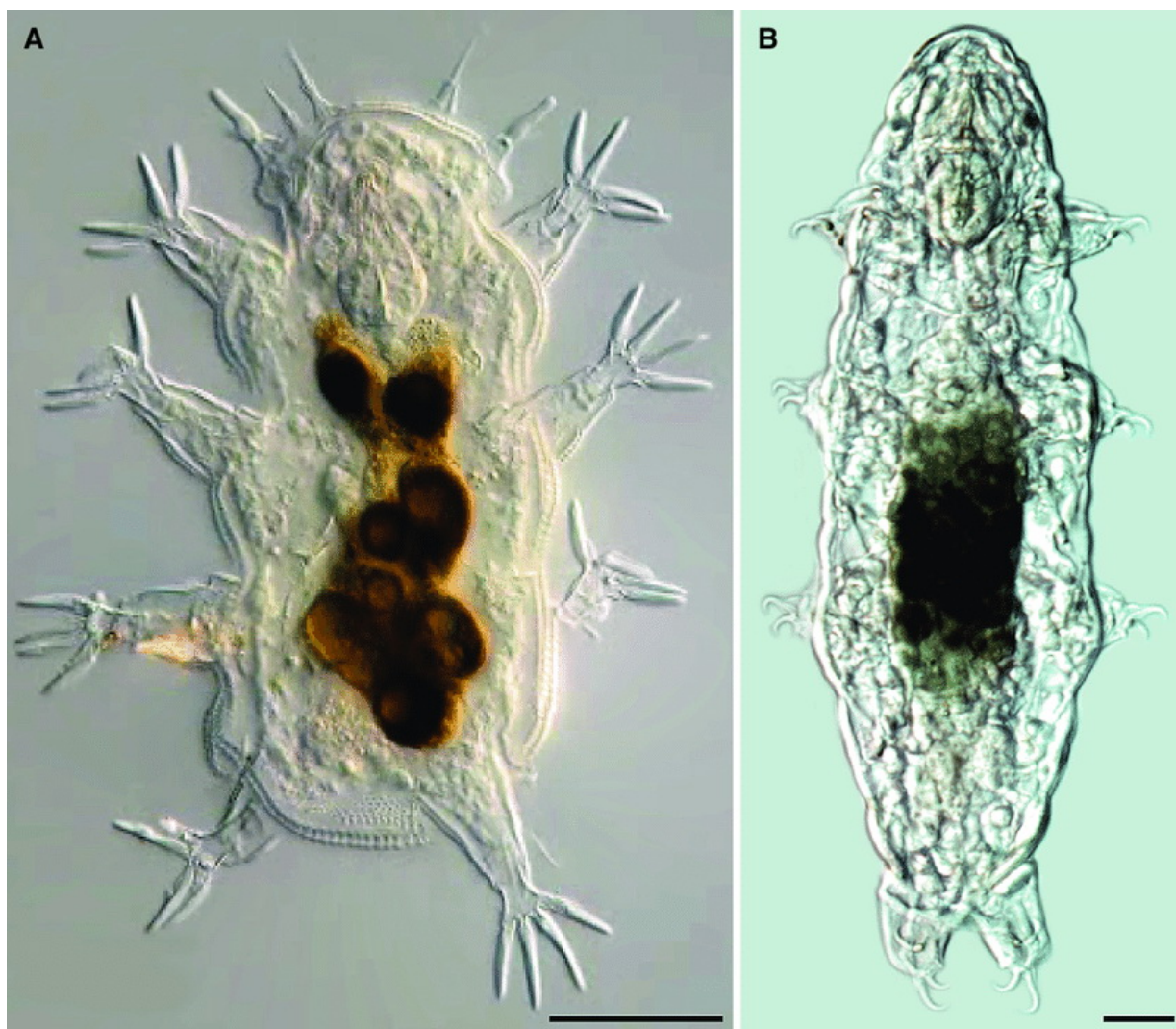


Рис. 2.2. Тихоходки — представители двух основных групп:  
А — *Orzeliscus belopus*; В — *Hypsibius dujardini* (Gross et al., 2015)



При запуске спутника «Фотон-М» № 4 в 2014 году на его обшивке были размещены базальтовые шайбы с лунками, в которых находились различные бактерии. Одна линия термофильных бактерий благополучно пережила полёт и возвращение на Землю. Таким образом, принципиальная возможность панспермии может считаться доказанной.

Микроорганизмы в космос могут попадать и из верхних слоёв планетарной атмосферы, а туда они переносятся с восходящими воздушными потоками. Жизнеспособные споры бактерий земного происхождения обнаруживаются на высоте пребывания МКС (400 км над поверхностью планеты), что свидетельствует о возможности их сохранения в открытом космосе.

С. Аррениус обосновал расчётным путём принципиальную возможность переноса бактериальных спор с планеты на планету под действием давления света (Arrhenius, 1908). Сейчас считается, что столь длительное путешествие незащищённых спор невозможно из-за воздействия космических излучений.

Одна из причин, почему теория панспермии столь популярна — это темп развития жизни на Земле в начальный период: путь от неорганических молекул до структур, которые могут самовоспроизводиться с изменениями, то есть эволюционировать по Дарвину, очень сложен, но следы жизни на Земле предполагаются почти сразу после завершения масштабных космических бомбардировок планеты — то есть почти одновременно с формированием минимально приемлемых условий существования. Соответственно, непонятно, как этот сложный химический путь был пройден за столь короткий срок.

Когда мы пытаемся оценить продолжительность существования жизни на Земле, то основываемся либо на ранних ископаемых или биохимических следах, либо на принципиальной физической возможности существования жизни (понятно, что когда Земля находилась в полурасплавленном состоянии, то жизнь была невозможна). Однако существует и условный теоретический расчёт срока, который необходим для формирования жизни. Основан он на законе Мура — эмпирическом наблюдении, согласно которому сложность компьютерных чипов, измеряемая количеством транзисторов интегральной схемы на кристалле, удваивается каждые 18—24 месяца. Чип — это фрагмент полупроводниковой или диэлектрической пластины, представляющий собой монокристалл пря-

моугольной формы, на котором сформирована интегральная схема из транзисторов, конденсаторов, резисторов, выполняющих заданные функции обработки и передачи данных. В определённой мере аналогом в живых существах является геном — функциональную сложность организмов можно оценить через размер избыточного генома. Удваивался он примерно каждые 340 миллионов лет. Экстраполяция данной тенденции на эволюционный процесс предполагает, что жизнь зародилась  $(9,7 \pm 2,7)$  млрд лет назад — то есть раньше, чем сформировалась Земля. Путь до достижения сложности прокариотов должен был занять около 5 млрд лет (Sharov, Gordon, 2018). Этот расчёт очень условен, поскольку основан на множестве допущений, но вполне согласуется с идеей панспермии.

В 1966 году И. Шкловский и К. Саган предположили, что Земля могла быть «засеяна» жизнью другими цивилизациями (Shklovskii, Sagan, 1966). В дальнейшем идею развили Ф. Крик и Л. Оргел (Crick, Orgel, 1973) и предложили концепцию **управляемой панспермии** — то есть намеренного «заражения» Земли (наряду с другими планетными системами) микроорганизмами, доставленными на непилотируемых космических аппаратах развитой инопланетной цивилизацией. В пользу своей теории они привели два основных довода — универсальность генетического кода (другие известные вариации кода используются в биосфере гораздо реже и мало отличаются от универсального) и значительную роль молибдена в некоторых ферментах. Молибден — очень редкий элемент для всей Солнечной системы. По мнению авторов, первоначальная цивилизация, возможно, обитала около звезды, богатой молибденом.

Концепция **псевдопанспермии** близка к теории панспермии, но в этом случае предполагается, что на Землю попали не живые организмы, а органические молекулы, которые далее были вовлечены в формирование жизни. Была предложена гипотеза, согласно которой космическая пыль в межзвёздном пространстве частично состоит из органических веществ, что позже было подтверждено наблюдениями (Wickramasinghe, Allen, 1980, 1983). Присутствие внеземных органических молекул в метеоритах и кометах теперь твёрдо установлено, и известно, что при падении космических тел на Землю часть из этих молекул сохраняется. Содержание органических веществ в космических телах может

быть весьма значительным: метеориты такой категории, как углеродистые хондриты, обычно содержат органику в количестве от одного до двух процентов по массе (Alexander et al., 2007). Сложные молекулы, такие как *полипептиды*, в метеоритах не обнаружены, хотя дипептиды встречаются (Shimoyama, Ogasawara, 2002).

Для изучения химических реакций в условиях космоса в рамках программы «Розетта» была создана установка, которая имитировала условия ранних стадий формирования газопылевого облака будущей звёздно-планетной системы. Молекулы воды, аммиака, углекислоты, метанола при жёстком ультрафиолетовом излучении конденсировались в виде льда на пористых силикатных и углеродных микрочастицах межзвёздной пыли. При анализе такого искусственного кометного вещества, полученного в рамках программы, обнаружено 26 видов аминокислот и 6 диаминовых кислот (Meinert et al., 2012).

Это подтвердило предположения, что органические соединения, необходимые для возникновения жизни, вполне могли на нашу планету попасть из космоса (Oró, 1961; Anders, 1989; Chyba, Sagan, 1992), проведён даже приблизительный расчёт количества органического вещества, доставленного на Землю кометами за первые 700 миллионов лет существования планеты (Sveinsson, 2002). Существует вероятность того, что доставляемая извне органика могла позволить зарождению жизни на нашей планете обойти некоторые из первых этапов органического синтеза (Ehrenfreund et al., 2006; Kwok, 2009).

Падения метеоритов нужно рассматривать как фундаментальный геобиологический процесс в планетарной эволюции, который может играть важную роль в зарождении жизни. В отличие от других геологических процессов, таких как вулканизм или тектоника плит, образование ударных кратеров распространено на планетах по всей Вселенной и не зависит от их размера, состава и расстояния от родительской звезды (Osinski, 2020).

## **2.5. Теория биохимической эволюции (абиогенез)**

Абиогенез — это возвращение к идее самозарождения жизни, но на новом уровне познания. В основе концепции — не внезапное возникновение живых существ, а образование органических химических соединений, их систем

и дальнейшая эволюция этих комплексов, которая привела к формированию жизни, не обязательно в условиях Земли. Новые исследования в последнее время постоянно вносят изменения в наши представления об этом процессе, и нынешнее состояние вопроса далеко от окончательного. Если мы рассматриваем только научные взгляды, то существуют два мнения о происхождении жизни: либо это процесс случайный, и тогда жизнь на Земле может оказаться уникальной; либо это процесс закономерный, и жизнь при наличии комплекса необходимых условий может формироваться многократно в разных уголках Вселенной. Эти два мнения — крайние позиции; если мы сможем примерно определить, какие процессы должны осуществиться для возникновения жизни, то можно будет ориентировочно оценить их вероятность. Однако пока разные авторы приходят к противоположным оценкам, и можно ознакомиться с заочной дискуссией по этому вопросу (Штерн и др., 2019).

Исходя из теоретических представлений был сформулирован список фундаментальных свойств, необходимых для формирования жизни: метаболизм, самовоспроизведение и билипидная мембрана. Модель предковой формы с такими признаками была названа автором «хемотон» — от словосочетания «химический автомат» (Gánti, 1971). Первые два условия модели ныне сомнению не подвергаются, а вот третье свойство теперь не считается изначальным. В современном представлении оно формулируется как *компартаментализация* — нахождение в отсеке (компарimente), обеспечивающем частичную обособленность от окружающей среды (мембрана — не единственный возможный вариант такой обособленности). Наличие компаримента предполагает пространственные градиенты концентрации веществ между внутренней и внешней средой, в то время как в химии чаще рассматривают хорошо перемешиваемые однородные системы.

Существующие концепции абиогенеза условно подразделяются на два основных направления:

**голобиоз** — подразумевает первичность структур, способных к элементарному обмену веществ, и вторичность генетической системы (сначала *трансляция*, и только потом репликация, или всё — синхронно); далее представлен теорией

Опарина — Холдейна (см. 2.5.2), которая появилась в начале XX века и давно вошла в разнообразные учебники;

**генобиоз** — предполагает первичность системы со свойствами генетического кода (сначала репликация, потом трансляция); представлен более молодой и активно развивающейся концепцией РНК-мира (см. 2.5.3) и сравнительно менее известными гипотезами, предполагающими, что всё начиналось не с одиночной молекулы РНК, а с сетей или циклов, включавших различные молекулы (см. 2.5.5, 2.5.6).

Все указанные концепции в той или иной мере продолжают развиваться. Несмотря на то что они весьма различны, не нужно воспринимать их все как жёстко альтернативные, скорее, это части пазла, который только в целом виде способен отразить все процессы возможных путей возникновения жизни.

### **2.5.1. Пребиотическая эволюция**

Пребиотическая эволюция (химическая эволюция) — этап, предшествовавший появлению жизни, в ходе которого органические вещества возникли из неорганических и взаимодействовали друг с другом и с неорганическими веществами в абиотической среде. Согласно мнению А. П. Руденко (1969), химическая эволюция — это саморазвитие каталитических систем, соответственно, эволюционный процесс протекает через изменения *катализаторов*.

Это не отдельная концепция формирования жизни, а как бы подготовка к этому процессу, создающая необходимый материал. Жизнь в основном строится на четырёх ключевых семействах химических веществ: нуклеиновых кислотах ДНК и РНК, белках (аминокислотах), липидах и углеводах. В рамках изучения процесса формирования этого разнообразия идёт моделирование абиотического синтеза этих веществ и исследование органических молекул, обнаруживаемых в космосе. Однако при моделировании всегда следует учитывать условия, которые реально могли присутствовать в окружающей среде, иногда модели могут выходить за пределы этих возможных условий, когда используются завышенные концентрации реагентов, вещества, не встречающиеся в природной среде и т. п. (McCullom, 2013).

Как максимальный уровень развития пребиотической эволюции, при достижении высокого уровня химической сложности, может возникать молекулярная память, то есть молекулы переменного состава начинают реплицироваться, мутировать и развиваться дарвиновским образом (Joyce, 2012).

Не обязательно эволюция молекул нуклеиновых кислот ведёт к увеличению размера молекул. В эволюционных экспериментах с репликацией РНК с помощью ферментов из современных живых организмов результатом стало укорочение последовательности РНК, поскольку более короткие последовательности могли реплицироваться быстрее (Mills et al., 1967), хотя в методике этого давнего эксперимента есть некоторые сомнения (Четверин, 2009).

### 2.5.1.1. Состав атмосферы ранней Земли

Интервал геологического времени, который мы здесь рассматриваем, называется катархейским, или гадейским, эоном (катархей, или гадей), он предшествовал *архею*, начался с образования Земли — около 4,54 млрд лет назад, закончился 4,031 млрд лет назад. Атмосфера во многом определяла условия для пребиотического формирования органических веществ, поэтому её состав очень важен для любой из концепций абиогенеза, а наши представления о ранней эволюции планеты весьма изменчивы (Lunine, 2006; Zahnle et al., 2010), что вызывает многолетние споры, в том числе и о составе атмосферы.

Геологические данные не подтверждают масштабного присутствия кислорода в атмосфере до кислородной катастрофы (см. 5.1), однако существуют представления об абиогенных источниках кислорода, которые предположительно обеспечивали его некоторый приток, быстро расходовавшийся в процессах окисления. В основном это реакции *фотодиссоциации*, проходящие в верхних слоях атмосферы под действием жёсткого ультрафиолетового излучения (обзор уравнений — Александров и др., 1992). Возможными источниками кислорода считаются:

- *фотолиз* окислов азота (Garvin et al., 1975; Александров, Седунов, 1979);
- фотолиз воды с дальнейшей потерей водорода в космическое пространство (Даванков, 2021), однако воды в верхних слоях атмосферы Земли крайне мало из-за особенностей её распределения в атмосфере планеты;

- фотолиз углекислого газа (Lu et al., 2014);
- выделение кислорода из двуокиси серы (Wallner et al., 2022);
- выделение молекулярного кислорода в результате столкновений молекул углекислого газа и ионов гелия (Zhi et al., 2023);
- механохимическая диссоциация воды — этот источник уже не в атмосфере, а на поверхности планеты (Домрачев и др., 1993, 1995; Шантарин, Земенкова, 2016).

Таким образом, схем абиотического выделения кислорода предложено много, но содержание его в атмосфере до появления фотосинтеза предполагается не более чем в следовых количествах и, вероятно, только в верхних слоях атмосферы.

Выброс газов из мантии планеты по современным представлениям видится так: углерод — в виде  $\text{CO}_2$  (не  $\text{CO}$  или  $\text{CH}_4$ ), азот — в виде  $\text{N}_2$  (не  $\text{NH}_3$ ), сера — в виде  $\text{SO}_2$  (не  $\text{H}_2\text{S}$ ), водород — в виде  $\text{H}_2\text{O}$  (не  $\text{H}_2$ ) (Benner et al., 2019, 2020). Мнения относительно общего состава первобытной атмосферы варьировались от восстановительных вариантов ( $\text{CH}_4 + \text{H}_2 + \text{NH}_3 + \text{H}_2\text{O}$  или  $\text{CO}_2 + \text{H}_2 + \text{N}_2$ ) до нейтрального ( $\text{CO}_2 + \text{N}_2 + \text{H}_2\text{O}$ ). Большинство современных моделей предполагают нейтральный состав ранней атмосферы из смеси  $\text{CO}_2$ ,  $\text{N}_2$ ,  $\text{CO}$  и  $\text{H}_2\text{O}$  с меньшими количествами  $\text{H}_2$ ,  $\text{SO}_2$ ,  $\text{CH}_4$  и  $\text{H}_2\text{S}$  (Kasting, 1993; Cleaves et al., 2008).

В обсуждаемых далее опытах первоначально использована восстановительная газовая среда. Ещё до публикации результатов своего эксперимента (см. далее) Г. Юри объяснял формирование *восстановительной атмосферы* падением крупных небесных тел на Землю и испарением их материала (Urey, 1952). Недавно было подтверждено, что в результате столкновений крупных астероидов с ранней Землёй возможно временное формирование атмосферы, богатой водородом (Zahnle et al., 2010, 2020; Wogan et al., 2023). Существует также предположение, что в атмосфере древней Земли существовала углеводородная дымка, которая защищала метан и аммиак от воздействия ультрафиолета и предотвращала их фотохимическое разложение (Wolf, Toon, 2010).

То есть можно предположить, что в разное время на катархейской Земле существовали оба названных варианта состава атмосферы — и восстановительный, и нейтральный.

### **2.5.1.2. Моделирование синтеза органических веществ**

Считается, что самый первый синтез органического вещества из неорганических исходных материалов провёл Ф. Велер (Wöhler, 1828) — синтез мочевины из цианида серебра и хлорида аммония, однако начало пребиотической химии обычно ведут от эксперимента С. Миллера и Г. Юри по моделированию химической эволюции (Miller, 1953). Этот эксперимент принципиально отличался от большинства более ранних тем, что был разработан для проверки конкретной гипотезы происхождения жизни и условия для него подбирались исходя из представлений авторов об атмосфере ранней Земли. При пропускании электрических разрядов (а предполагается, что грозы в то время были весьма вероятны) через запаянную систему стеклянных колб и трубок, содержащую подогреваемую смесь водорода, метана, аммиака и водяных паров (рис. 2.3), образовывались различные органические вещества, и в том числе первоначально было найдено пять аминокислот.



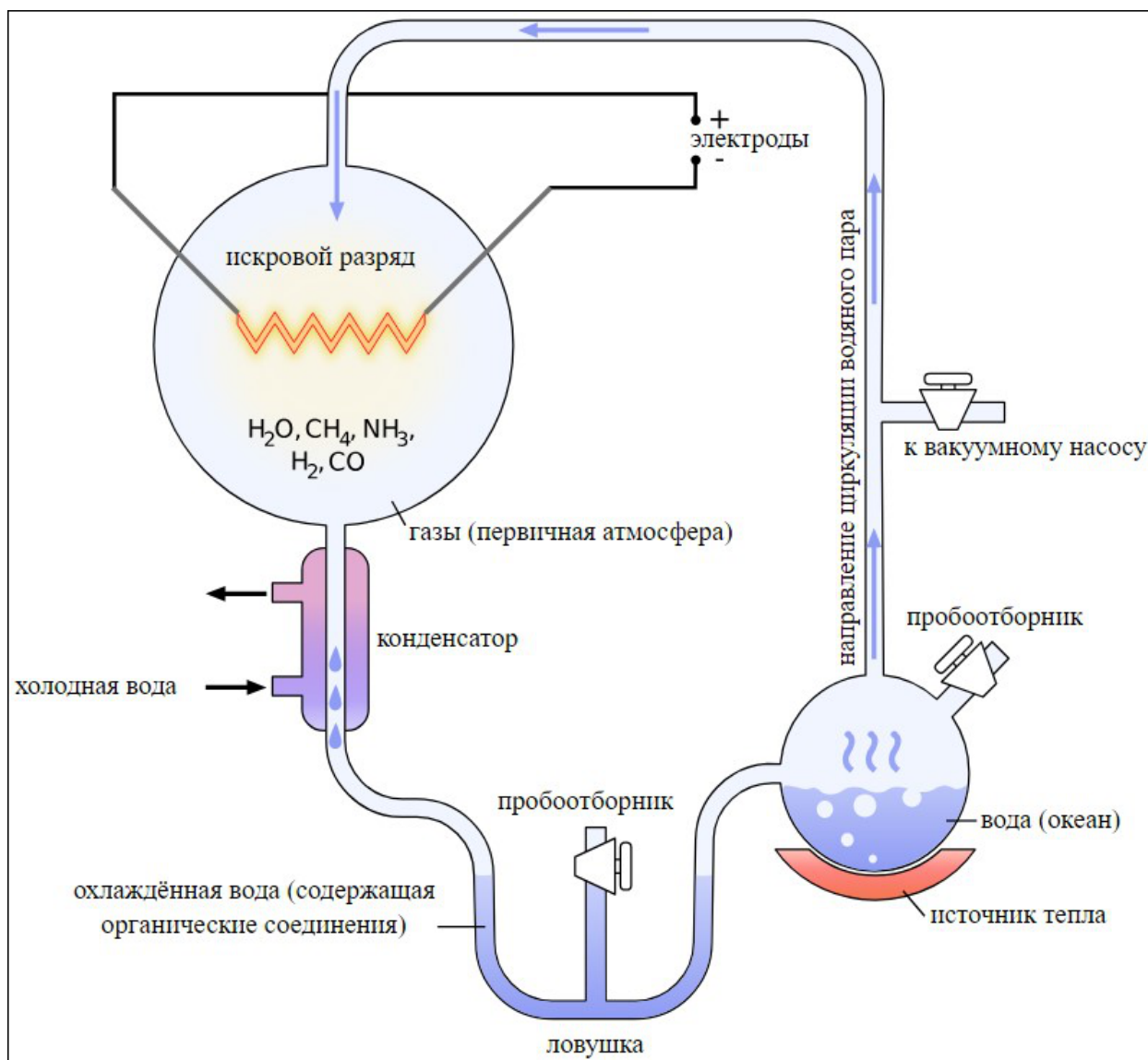


Рис. 2.3. Схематический чертёж устройства для искрового разряда, использованного в экспериментах Миллера — Юри. Нагретая вода из колбы испарялась вверх и вступала в контакт с газами, находившимися в следующей колбе. Молекулы, образовавшиеся при контакте с электрическим разрядом, через конденсатор возвращались снова в колбу с водой (авт. YassineMrabet, лицензия GNU Free Documentation License.

[https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%A4%D0%B0%D0%B9%D0%BB:Miller-Urey\\_experiment-ru.svg](https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%A4%D0%B0%D0%B9%D0%BB:Miller-Urey_experiment-ru.svg)

Потом опыты были продолжены (Miller, 1955; Miller, Urey, 1959). При повторном анализе полученных тогда растворов, но более точными методами было найдено уже 23 аминокислоты (Johnson et al., 2008). Кроме этого, был обнаружен очень широкий спектр органических молекул, многие из них содержат не только атомы углерода и водорода, но и азота. В некоторых образцах найде-

ны полимеры на основе этиленгликоля. Вопреки ожиданиям, какие-либо предпочтительные продукты реакции не выделены. Относительное соотношение аминокислот, полученных в этих экспериментах, примерно соответствует обнаруженному в Мерчисонском и других углеродистых хондритовых метеоритах (Weber, Miller, 1981; Parker et al., 2011). Способность спонтанно создавать столь высокую степень молекулярного разнообразия в очень простом эксперименте является замечательной особенностью органической химии и предпосылкой возникновения жизни (Wollrab et al., 2016).

Детальное изучение пути реакции образования аминокислот в экспериментах с искровым разрядом не проводилось, но имеющиеся данные (Miller, 1955, 1957; Miller, Urey, 1959) позволяют предположить, что процесс происходил через вариант синтеза Штреккера (Strecker, 1854; McCollom, 2013; Травень, 2015б). Не затрагивая здесь сам механизм реакции, важно отметить, что такой синтез приводит к формированию  $\alpha$ -аминокислот, а именно к этой группе относятся протеиногенные аминокислоты.

Эксперимент Миллера — Юри позднее многократно повторяли с разными вариантами состава атмосферы и разными физическими воздействиями (ионизирующее облучение, УФ-облучение, нагревание), что привело к получению различных органических молекул. Выяснилось, что состав синтезируемых веществ сильно меняется в зависимости от природы искрового разряда (Ravanbodshirazi et al., 2023).

**Синтез в нейтральной атмосфере.** Если используемую в опыте газовую смесь сделать менее восстановительной (меньше  $H_2$ ,  $CH_4$  или  $NH_3$ ), то выход органических соединений резко снижается. В экспериментах, где была использована атмосфера из углекислого газа и воды, первоначально результаты были совсем разочаровывающие: либо органических веществ не было получено вообще (Wilde et al., 1953), либо были получены муравьиная кислота и формальдегид (Garrison et al., 1951), либо из аминокислот был синтезирован только глицин (Schlesinger, Miller, 1983). Однако более поздние исследования свидетельствуют о том, что уровень продукции аминокислот, о котором ранее сообщалось в опытах с нейтральной атмосферой, возможно, был занижен из-за их окисления во время обработки образцов (Cleaves et al., 2008). Теперь считается, что

выход аминокислот в экспериментах с искровым разрядом критически зависит от pH водной фазы (Bada, 2013). Значительные количества аминокислот могут образовываться и из смесей нейтральных газов, причём выход аминокислот значительно увеличивается, если раствор включает некоторые широко распространённые в природе соединения: карбонат кальция  $\text{CaCO}_3$  и ион двухвалентного железа (как *ингибитор* окисления). Выход аминокислот в этом случае был всего примерно в 2 раза ниже, чем при использовании восстановительной газовой смеси  $\text{CH}_4 + \text{NH}_3 + \text{N}_2$  (Cleaves et al., 2008).

Предшественники рибонуклеотидов, аминокислот и липидов могут быть получены из цианистого водорода и некоторых его производных. Ключевые этапы процесса требуют УФ-облучения, в качестве восстановителя используется сероводород, участвует также процесс фотоокисления меди. Реакции происходят параллельно, связаны с ударным или геотермальным нагревом и переносом продуктов реакций водотоками (Patel et al., 2015).

**Роль минералов в синтезе пребиотической органики.** Из шести основных биогенных элементов (см. 1.4) только фосфор фактически доступен лишь в минеральной форме. В качестве возможных его реакционноспособных источников предложены некоторые минералы метеоритного происхождения, а также эндогенные, в частности апатит (Pasek et al., 2015; Walton et al., 2021). В настоящее время подтверждены каталитические свойства различных минералов при формировании пребиотической органики (Schoonen et al., 2004), в их составе особенно важны соединения различных металлов (Aithal et al., 2023).

**Синтез в глубоководных термальных источниках.** Предполагаемые проблемы с синтезом органики в нейтральной атмосфере привлекли внимание к глубоководным гидротермальным системам как возможному месту зарождения жизни (Hennet et al., 1992; Marshall, 1994; Huber, Wächtershäuser, 2006). Это вызвало вопрос, могут ли аминокислоты синтезироваться в более мягких условиях, чем опыт Миллера — Юри — при нагревании водных растворов простых источников углерода и азота (Oró et al., 1959; Lowe et al., 1963; Fox, Windsor, 1970). Выяснилось, что аминокислотные продукты, полученные в результате гидротермальных экспериментов, аналогичны тем, которые были получены в опытах Миллера — Юри, но с меньшим выходом и меньшим разнообразием

(McCollom, 2013). Предполагается, что эффективный синтез пребиотиков здесь проблематичен, в частности из-за нестабильных температурных и химических условий и относительно короткой жизни этих глубоководных термальных источников (Bada, 2013).

**Механизмы концентрирования органики.** Концентрация органических веществ в условиях древней Земли предполагается весьма низкой. Для более эффективного взаимодействия органических молекул между собой необходимо повышение их концентрации в растворах, что могло происходить либо при выпаривании мелководных водоёмов (Robertson, Miller, 1995), либо при вымораживании растворов (Levy et al., 2000; Miyakawa et al., 2002a, 2002b).

Предположительно наиболее вероятная среда формирования жизни связана с наземными гидротермальными источниками (см. 2.5.3.6). На моделях проанализировано накопление нуклеотидов в условиях мелкопористой среды минеральных осадков таких водоёмов (Baaske et al., 2007). Изучалось движение отдельных нуклеотидов и молекул РНК в минеральных поровых системах с температурным градиентом. Поры были закрыты снизу и открыты сверху в холодную воду. Нуклеотиды и молекулы РНК в таких условиях эффективно накапливаются в нижней части стенки такой ячейки. Степень их концентрирования очень сильно зависит от отношения длины ячейки к её ширине, возможно накопление в  $10^8$  раз и более в сравнении с начальной концентрацией в растворе. Показано, что в этих же условиях возможно концентрирование формамида до концентраций, при которых из него могут образовываться азотистые основания (Niether et al., 2016). Подобная среда вполне может быть инкубатором для формирования жизни (Koonin, 2007).

#### **Проблемы синтеза пребиотических аминокислот:**

1. В результате абиотического синтеза формируются аминокислоты с различной структурой, многие из которых не являются компонентами белков в современных организмах. Это предполагает, что набор аминокислот, используемых организмами в настоящее время, является результатом отбора из более широкого спектра доступных аминокислот. Как это могло произойти — вопрос дискуссионный (Cleaves, 2010; Rodin et al., 2011).

2. Аминокислоты, полученные в экспериментах, представляют собой смеси стереоизомеров с примерно равными пропорциями D- и L-изомеров. Однако современные организмы в белках содержат почти исключительно L-изомеры аминокислот. Существуют некоторые гипотезы, как это могло произойти (Hazen, Sverjensky, 2010), но вопрос пока неясен (см. 2.5.3.5).

Так что почти не остаётся сомнений в том, что все химические компоненты, необходимые для сборки клетки, могли быть получены в химических реакциях, происходивших на Земле в древнейшие времена, либо могли попасть на нашу планету в составе падавших на неё космических тел. Учитывая широкую распространённость во Вселенной газов, необходимых для эффективного синтеза пребиотиков, и устойчивый характер синтетических реакций типа Миллера — Юри, простые пребиотические соединения, вероятно, широко распространены в космосе. Вполне возможно, что и образование более сложных молекул может оказаться широко распространённым (Bada, 2013).

Более подробный обзор пребиотической эволюции приведен в работе Х. Дж. Кливза (Cleaves, 2012).

### **2.5.2. Теория Опарина — Холдейна**

Гипотеза А. И. Опарина (1894—1980) была обнародована в 1922 году (первое публичное выступление). Книга на русском вышла в 1924, перевод на английский опубликован в 1938 году (Oparin, 1938).

Гипотеза Д. Б. С. Холдейна (1892—1964) независимо была опубликована в виде восьмистраничной статьи (Haldane, 1929). В дальнейшем Холдейн согласился с приоритетом Опарина. Теперь мы объединяем эти две гипотезы, хотя они несколько различаются.

Необходимо пояснить, что первоначальные представления Опарина и Холдейна по мере развития науки были существенно дополнены, уточнены и изменены, поэтому гипотеза здесь изложена в современной терминологии.

Основная идея гипотезы Опарина — возникновение предшественников жизни — пробионтов (от греч. *pro* — «перед», «раньше» и *bios* — «жизнь») в результате самопроизвольного объединения белковоподобных органических соединений, плавающих в более разбавленном водном растворе, в так называемые коацерватные капли (или коацерваты). Процесс образования таких коацерватов

способствовал их обособлению от внешней среды и высокой концентрации полимеров внутри (рис. 2.4).



Рис. 2.4. Схематическое представление происхождения жизни согласно теории Опарина (белки считались носителями наследственной информации) (Спирин, 2001)

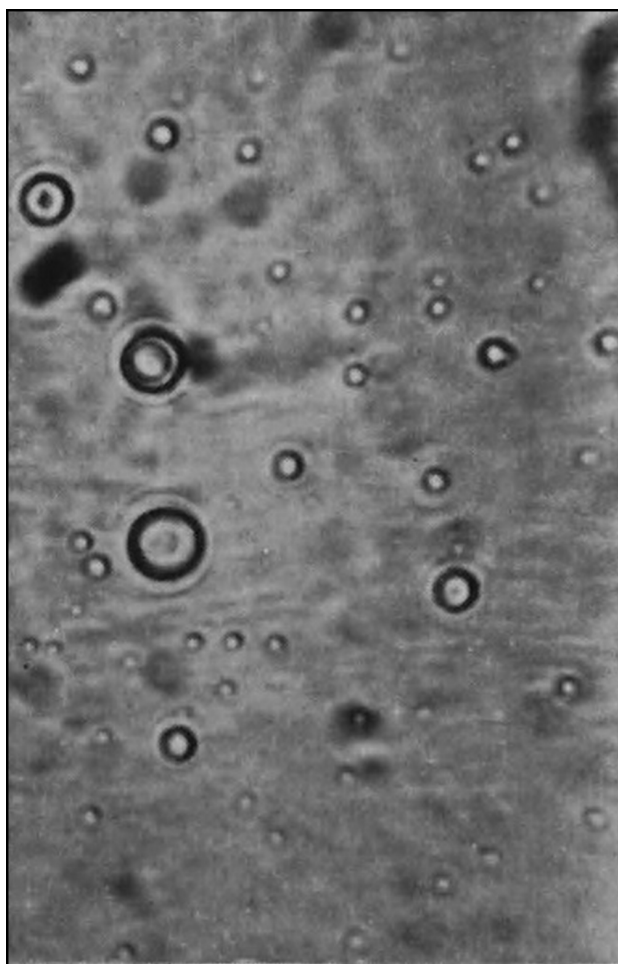
По мнению Холдейна, в основе создания пробионтов были не белки, а крупные молекулы, способные к самовоспроизведению, схожие с теми, которые есть в вирусах. В нашем сегодняшнем представлении это нуклеиновые кислоты РНК и ДНК. Процесс происходил в поверхностной плёнке раствора.

По представлениям Опарина, происхождение жизни подразделялось на три этапа:

1. Химическая эволюция — возникновение органических веществ из неорганических (см. 2.5.1). Предполагается, что на этом этапе из аммиака, метана, водорода и воды под действием ультрафиолета и грозových электрических разрядов синтезировались различные органические соединения: цианиды, углеводы и другие вещества. Завершился первый этап возникновением аминокислот, азотистых оснований и других компонентов белков и нуклеиновых кислот. Этот «первичный бульон» предположительно сформировался в мелких водоёмах Земли около 4 млрд лет назад.

В настоящее время повторение процесса формирования жизни в естественных условиях нашей планеты невозможно, поскольку органические вещества «все сплошь были бы съедены, разложены вездесущими бактериями и другими микроорганизмами, населяющими землю, воду и воздух» (Опарин, 1924).

2. *Полимеризация* аминокислот и нуклеотидов с образованием *полипептидных* и *полинуклеотидных* цепей, то есть предков белков и нуклеиновых кислот, становится возможной в условиях локально высокой концентрации мономеров. Термополимеризация аминокислот в пребиотических условиях была продемонстрирована в 1958 году (Fox, Harada, 1958). На этом этапе происходит образование полипептидных коллоидальных структур — коацерватов — ограниченных капелек, содержащих основные химические компоненты клетки (рис. 2.5).



*Рис. 2.5.* Коацерватные капли, содержащие полипептиды и полинуклеотиды (Oparin, 1965)

Формируются они самопроизвольно в результате разделения фаз «жидкость — жидкость», что приводит к выделению плотной фазы в виде мельчайших капелек с резкой границей раздела с разбавленной фазой. Могут быть образованы разнообразными белками, нуклеиновыми кислотами, полигликозидами, фосфатидами, хлорофиллом и т. д. (Евреинова, 1966 — приведено более 200 вариантов коацерватов). Они различаются механизмом фазового разделения, в котором могут доминировать электростатические взаимодействия притяжения и взаимодействие с растворителем. Коацерватные капли способны избирательно поглощать, в зависимости от состава коацервата, разнообразные вещества из окружающего раствора и концентрировать их внутри.

Сходная с коацерватами структура — микросферы, но схема формирования у них отличается. Смеси аминокислот в нагретом водном растворе образуют белковоподобные молекулы со случайной последовательностью аминокислот.



При охлаждении нагретых концентрированных растворов эти полипептиды самостоятельно собираются в микросферы диаметром 1—2 мкм, одетые двухслойной толстой оболочкой, частично состоящей из гидрофобных полипептидов (Fox, Harada, 1958; Fox, 1965; Fox, Dose, 1977) (рис. 2.6).

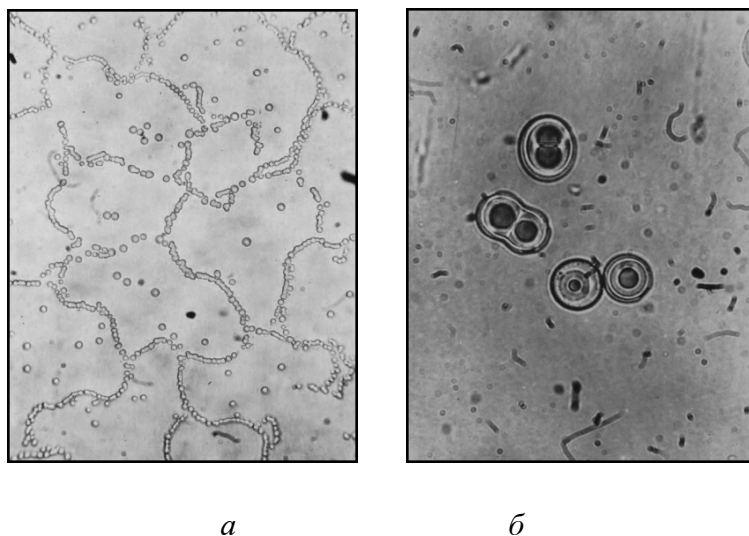


Рис. 2.6. Микросферы, полученные в опытах С. Фокса.

Средний диаметр микросфер около 2 мкм:

*a* — ассоциированные полипептидные микросферы;

*б* — двоянные микросферы из-за повышения рН раствора (Фох, 1965)

Полимеризация аминокислот возможна в различных условиях. Показано, что при температуре  $-20^{\circ}\text{C}$  полимеризация  $\alpha$ -аминокислот (на примере глутаминовой и аспарагиновой кислот) идёт даже эффективнее, чем при более высоких температурах, причём не зависит от их концентрации в растворе (Liu, Orgel, 1997). Эти данные потенциально расширяют температурную зону возможного происхождения жизни.

3. Возникновение самовоспроизводящихся организмов — появление у первичной нуклеиновой кислоты способности к авторепродукции с помощью фермента, то есть белка, структуру которого она же сама и кодировала. Опарин предполагал, что комплексы белков и нуклеиновых кислот должны мутировать и конкурировать между собой по способности такого комплекса к авторепродукции. Преимущество должны получать наиболее стабильные

в окружающей среде. Предполагается, что коацерватная капля должна рассматриваться как модель протоклетки (Опарин, 1975). Однако сложность даже самых простых существующих клеток намного превосходит сложность коацерватных капель. Протоклетка, способная к дарвиновской эволюции, должна не только расти и делиться, но ещё и хранить наследственную информацию и передавать её потомкам.

По Холдейну, промежуточными объектами между «первичным бульоном» и первыми клетками были вирусы — эту идею позднее отвергли, но к ней периодически снова возвращаются. Сейчас считается, что возникновение самовоспроизведения молекул предшествовало формированию мембран и обмена веществ или происходило параллельно с ним.

Взгляды на условия формирования органических молекул и химизм происшедших процессов постепенно менялись. Гипотеза «первичного бульона» как субстрата формирования жизни сейчас некоторыми авторами считается устаревшей. Как конкурирующие гипотезы позднее рассматривались «первичный майонез» (формирование в грязевых котлах вулканов мелких жировых пузырьков, в которых и шли эволюционные преобразования ещё до появления самокопирующихся РНК) (Morowitz, 1985) и «первичная пицца» (тонкий слой органических молекул на поверхности глины в условиях периодического высыхания, при этом глина является и адсорбентом, и может работать катализатором) (Maynard Smith, Szathmáry, 1995).

**Коацерваты в современной науке.** Нужно ли, исходя из вышеизложенного, считать, что концепция Опарина — Холдейна оказалась тупиковой и перестала развиваться? Нет, исследования продолжаются. Начиная примерно с 2000-х годов активно изучают разнообразные химические процессы в коацерватных структурах разного уровня сложности. Коацерваты рассматривают как вариант компартментализации в пребиотических условиях. Эти отсеки представляют собой универсальную платформу для создания микробиореакторов, которые могут быть предназначены для выполнения различных химических задач, таких как *экспрессия белков*, репликация ДНК и биокатализ (Jobdeedamrong et al., 2023), они используются в фармации с целью защиты лекарственного вещества от соприкосновения с окружающей средой (Жолнин, 2014). Коацерваты способ-

ны спонтанно формировать капли с тремя сосуществующими фазами, в каждой из которых может быть локализован определённый набор молекул, причём другие молекулы распределяются между всеми фазами (Mountain, Keating, 2020; Lu, Spruijt, 2020). Компарментализация в коацерватах может помочь примитивным жизнеподобным системам увеличить локальные концентрации, чтобы сохраниться в разбавленном окружающем растворе, обеспечить реакции, несовместимые друг с другом или с окружающей фазой (Slootbeek et al., 2022).

В биологии клетки существует понятие, связанное с коацерватами, — **безмембранные органеллы**, или **биомолекулярные конденсаты**, которые могут формироваться в ядре или цитоплазме через разделение фаз на границе «жидкость — жидкость» (Su et al., 2016; Voeynams et al., 2018; Alberti et al., 2019). Хорошо известный пример безмембранной органеллы — клеточное ядрышко.

Капли коацервата особенно привлекательны для исследователей из-за простоты их компонентов, например мононуклеотидов и небольших полипептидов, которые могли быть получены в пребиотической среде (Leman et al., 2004). Способность коацерватов концентрировать малые органические молекулы (олигонуклеотиды, нуклеотиды, пептиды и многие другие) (Koga et al., 2011; Abbas et al., 2021) и катализаторы может увеличивать скорость реакций, не требуя границы на основе липидов (Strulson et al., 2012).

### **Проблемы концепции**

- Сложность начальной самовоспроизводящейся системы, включающей ДНК, РНК, белок и требующей определённой концентрации АТФ как источника энергии — основная проблема теории Опарина — Холдейна. При этом никаких более простых, промежуточных вариантов теория не предусматривала.
- Непонятно, как абиогенный синтез полипептидов мог быть сопряжён с РНК и ДНК и как бы он потом подпал под генетический контроль.
- Никак не рассматривается обеспечение наследуемости состава полимерных молекул.
- Не было предложено решение проблемы первичного формирования хиральной чистоты аминокислот и сахаров.
- Непонятно, как у капель коацерватов должно сформироваться закономерное и многократное деление.

• Процесс полимеризации в водном растворе конкурирует с гидролизом этих полимерных молекул, соответственно, формируются только короткие цепочки, обычно самые длинные не превышают десять звеньев (Ferris et al., 1996). Пути удлинения полимерных молекул не предложены.

**Значение концепции** — она носит открытый характер, что позволило использовать новые открытия и разрабатывать всё более точные описания возможных сценариев формирования жизни без разрушения общей структуры концепции. Главное в этой теории — формирование представления о происхождении жизни как о постепенном, но не обязательно медленном процессе накопления изменений, вызванных появлением всё более сложных структур и процессов в ходе пребиотической эволюции (Lazcano, 2016). Она внесла огромный вклад в развитие биохимии, задав важнейшую цель исследований и указав к ней потенциальный путь.

**Альтернативные гипотезы** происхождения жизни первой половины XX века сравнительно малоизвестны.

А. Довилье и Э. Десгин сформулировали фотохимическую гипотезу происхождения жизни (Dauvillier, Desguins, 1942; Dauvillier, 1965).

Д. Бернал в предложенной концепции (Bernal, 1951; 1961; Бернал, 1969) основывался в основном на положениях теории Опарина — Холдейна. Принципиальное отличие — иной механизм локального концентрирования раствора — адсорбция органических молекул на минеральных частицах, главным образом глины или гидроокиси железа, которые могли находиться в высокодисперсном состоянии на пляжах и в устьях рек. В экспериментах было показано, что мономеры (азотистые основания и аминокислоты) связываются на поверхности таких глинистых минералов — *каолина* или *монтмориллонита* (MacEwan, 1962). Гипотеза адсорбции в то время популярности не получила, но к ней вернулись примерно через полвека — см. далее.

### 2.5.3. Гипотеза РНК-мира

Гипотеза РНК-мира является более современной, уже стала почти общепринятой, но продолжает развиваться и изменяться. Это гипотетический этап возникновения жизни на Земле, когда и хранение генетической информации, и ка-

тализ химических реакций выполняли ансамбли молекул РНК (без участия ДНК и белков).

Поскольку школьные знания могут и забыться, то полезно вспомнить молекулы, которые участвуют в построении РНК и ДНК (рис. 2.7), далее они будут многократно упомянуты.

В состав и РНК, и ДНК входят пятиуглеродные моносахариды (пентозы), но разные — в РНК — рибоза, в ДНК — дезоксирибоза. Это одно из главных различий между ДНК и РНК, которое зафиксировано в названиях этих нуклеиновых кислот. Мономер нуклеиновой кислоты (моносахарид, включающий азотистое основание и фосфат) называется *моноклеотид*; соединение, включающее только моносахарид и азотистое основание, называется *нуклеозид*.

Схемы строения нуклеотидов РНК и ДНК различаются упомянутыми сахарами и возможным набором азотистых оснований, которые присоединены к сахару в положении 1'. Для РНК это аденин, гуанин, цитозин и урацил, для ДНК — те же аденин, гуанин, цитозин и тимин вместо урацила. В молекулах ДНК и РНК фосфатная группа соединяет молекулы рибозы (в РНК) или дезоксирибозы (в ДНК) в цепочку. Помимо упомянутых четырёх канонических азотистых оснований, РНК содержит множество дополнительных модифицированных нуклеозидов (Carell T. et al., 2012).

Молекулы нуклеиновых кислот могут быть одноцепочечными или двухцепочечными (дуплекс). Между азотистыми основаниями нуклеотидов противоположных цепей возникают водородные связи (согласно правилам спаривания оснований): между аденином и тимином (или аденином и урацилом) — две, между гуанином и цитозином — три, такое специфическое связывание называется комплементарным.

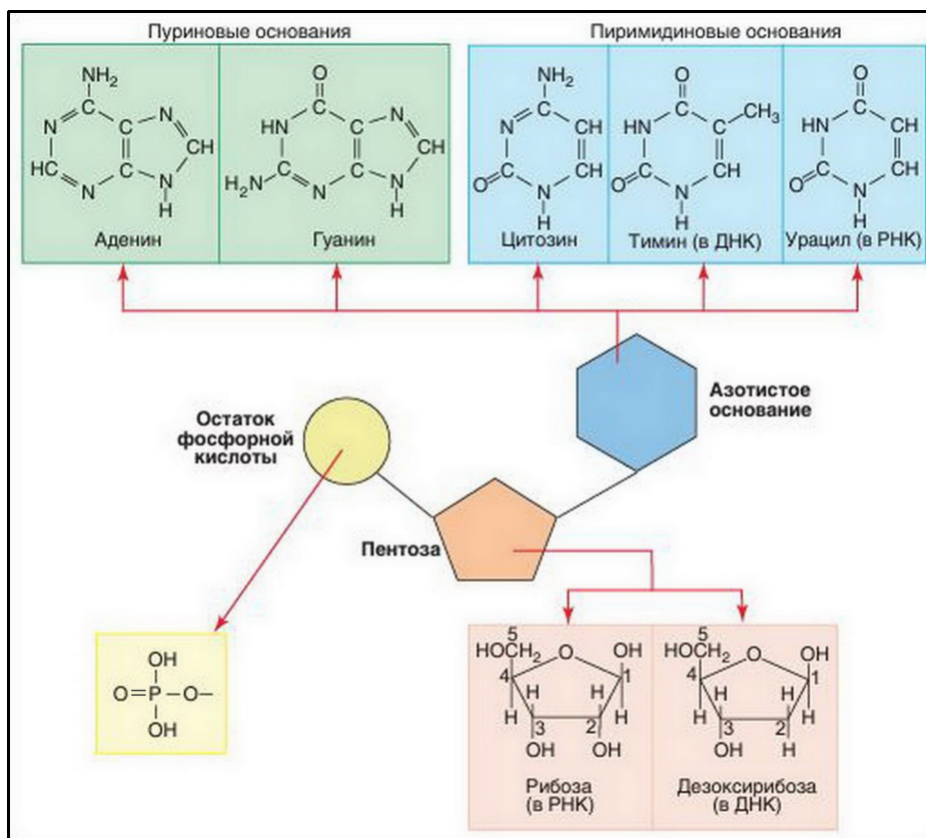


Рис. 2.7. Схема строения нуклеотида РНК и ДНК. Атомы углерода в молекулах рибозы и дезоксирибозы пронумерованы от 1' до 5' (Лисов и др., 2014)

Представление о том, что биологический катализ осуществляется только белками, называемыми ферментами или энзимами, изменилось лишь в конце XX века, когда были обнаружены виды РНК, обладающие высокоспецифичной каталитической активностью. Это открытие обеспечивает логический выход из головоломки, скрытой в центральной догме молекулярной биологии (см. 3.2). Суть головоломки: если белки необходимы для репликации нуклеиновых кислот, а нуклеиновые кислоты необходимы для кодирования белков, то что появилось первым? Такого рода парадоксы обычно приводят в качестве примера «неуменьшаемой сложности» сторонники концепции часовщика (см. 2.1). Однако если один и тот же тип молекулы способен и к катализу, и к хранению информации, то это определяет потенциальную способность такой молекулы к самовоспроизводству. Это позволяет избежать парадокса, если предположить, что эти ранние самореплицирующиеся молекулы — это РНК (Scott, 2015).

От гипотетического мира РНК сохранились следующие подтверждения его существования:

1. Основной носитель энергии в клетках — АТФ — это рибонуклеотид, а не дезоксирибонуклеотид.

2. В репликации ДНК участвует РНК:

- РНК-праймеры используются для инициации синтеза цепи ДНК;
- РНК связана с теломеразой и участвует в восстановлении *теломер*.

3. В процессе обратной транскрипции информация из РНК переписывается в ДНК: путь хотя и нераспространённый, но его используют *ретровирусы* и *ретротранспозоны* (см. 3.1.1, 3.1.4).

4. Биосинтез белка основывается на различных РНК:

- матричных РНК (мРНК) — являются матрицей для синтеза белка в рибосомах;

- транспортных РНК (тРНК) — доставляют аминокислоты к рибосомам, и через них информация генетического кода воплощается в составе белка через порядок аминокислот;

- рибосомной РНК (рРНК) — составляет активный центр рибосомы, катализирующий образование пептидной связи между аминокислотами.

Рибосома состоит из двух лабильно связанных неравнозначных рибосомных субъединиц. Каждая из них включает рРНК и белки. Можно предполагать, что древняя примитивная рибосома могла состоять только из РНК (Спирин, 2019). Вероятно, она была построена из отдельных компонентов, которые добавлялись последовательно с течением времени, а генетический код возник на одной из поздних фаз эволюции рРНК (Rogers, 2019). Анализ иерархической структуры *23S рРНК* показал вероятную историю формирования этой молекулы (Vokov, Shternberg, 2009). Был выделен первичный её фрагмент *рибозимной* природы длиной около 200 нуклеотидов, катализирующий сшивание аминокислот в белковую цепь. Уже потом к нему присоединялись другие фрагменты РНК, затем рибосомные белки. То есть авторы показали возможное начало биосинтеза белка и модульное создание рибосомы. Большая и малая субъединицы рибосом, по-видимому, образовались независимо и лишь позднее слились воедино (Petrov et al., 2015; Bowman et al., 2020). Их объединение обозначило начало перехода от систем, которые воспроизводились без возможности кодирования, к системам, способным кодировать.

Рибосома может рассматриваться как реликвия тех древних времён истории живого, когда функционирование рибозимов было основой жизни. Существует даже гипотеза о том, что рибосомная РНК — это не просто структурный каркас для белков рибосомы, но рудиментарный остаток первичного генома, который, возможно, кодировал промежуточное звено между макромолекулами и клеточной жизнью (Root-Bernstein, Root-Bernstein, 2015). Это согласуется с идеей о том, что взаимодействия рибосомальной, матричной и транспортных РНК являются древними, сформировавшимися ещё до появления белков (Penny, 2005).

5. РНК-переключатели (рибопереключатели) участвуют в регуляции генной трансляции. Наиболее разнообразны они у бактерий, найдены также у архей, эукариотов и вирусов (Garst et al., 2011; Vieweger et al., 2015).

Это регуляторные участки информационной РНК, которые были обнаружены в XXI веке Р. Брейкером и его коллегами (Nahvi et al., 2002). Их структура записана в ДНК перед началом области, кодирующей белок, и транскрибируется до неё. После транскрипции РНК-переключатель принимает рабочую конфигурацию ещё до завершения транскрипции гена, что позволяет прервать процесс транскрипции. Активируется РНК-переключатель связыванием с какой-либо строго определённой молекулой (*лигандом*) различной химической природы (Спирин, 2019). У большинства бактериальных рибопереключателей регуляторная активность меняет транскрипцию или трансляцию генов, отвечающих за транспорт и синтез этого лиганда. Регуляторные функции РНК-переключателей весьма разнообразны. Найдены сложные конструкции, когда работают одновременно два переключателя, контролирующие трансляцию одного гена (Sudarsan et al., 2006). Некоторые РНК-переключатели способны активировать трансляцию (показано на регуляции пуринового метаболизма) (Спирин, 2019). Наиболее примитивные способы рибопереключений происходят без участия лигандов и активируются, в частности, температурой (Johansson et al., 2002).

Предполагается, что наиболее древними переключателями являются основанные на взаимодействиях РНК и РНК, РНК и лиганда, без участия белков (Спирин, 2019).

Ещё один претендент на то, чтобы считаться остатками РНК-мира, — это *ви-роиды* (Flores et al., 2014) (см. 3.1.2).



### 2.5.3.1. Материал для построения РНК

Важнейшие компоненты молекул нуклеиновых кислот, которые определяют возможность матричного копирования, — это азотистые основания, соответственно, на начальном этапе формирования жизни требуется одновременный синтез этих пиримидиновых и пуриновых нуклеозидов в пребиотической среде (либо синтез в разных условиях и затем перемещение в единую среду). Кроме этого, для построения молекулы РНК необходимы рибоза и фосфаты.

**Абиотический синтез рибозы.** Ещё в XIX веке А. М. Бутлеров описал *автокаталитическую* формозную реакцию (реакция Бутлерова) (Boutlerow, 1861), в ходе которой из формальдегида в слабощелочных водных растворах в присутствии ионов кальция формируется смесь множества различных моносахаридов (пентоз в том числе). Однако выход рибозы в этой сложной реакции составляет всего около 1 % (Banfalvi, 2021), а необходимая для реакции концентрация формальдегида в первичном бульоне, скорее, недостижима. Сама рибоза весьма реакционноспособна, что приводит к крайней проблематичности её накопления в первичном бульоне, причём она является наименее стабильной из изомеров, образующихся вместе с ней. В настоящее время показано, что стабильность и сохранность рибозы, образованной в формозной реакции, можно повысить, но направленного синтеза не происходит, она всё равно формируется в смеси с другими сахарами (Furukawa et al., 2013; Camprubi et al., 2022).

**Фосфаты** долгое время считались труднодоступными для пребиотических химических реакций из-за плохой растворимости минералов, содержащих соли ортофосфорной кислоты  $H_3PO_4$  (Pasek, 2008). Однако теперь показано, что в щелочных гидротермальных условиях может образовываться ацетилфосфат  $C_2H_5O_5P$ , который здесь способен фосфорилировать рибозу (Whicher et al., 2018).

**Абиогенное формирование нуклеотидов.** Кажущийся логичным путь образования рибонуклеотидов из молекул азотистых оснований, рибозы и фосфатов оказался крайне проблематичен. Рибозу трудно синтезировать избирательно, а присоединение азотистых оснований к рибозе в случае пуринов происходит сложно, в случае пиримидинов — вообще не происходит. В преобразованном варианте эксперимента Миллера — Юри с имитацией ударной волны от па-

дения астероида в восстановительной атмосфере были получены все азотистые основания, необходимые для формирования молекулы РНК, однако выход пиримидиновых оснований был крайне низким (Ferus et al., 2017). Эксперименты, направленные на получение рибонуклеотидов, первоначально привели к раздельным схемам синтеза: отдельно пуриновые нуклеотиды (Brown et al., 2011; Becker et al., 2016) и отдельно, без использования свободной рибозы, — пиримидиновые (Powner et al., 2009; Xu et al., 2017), причём условия синтезов оказались несовместимы друг с другом.

Теперь возможные решения проблемы предложены в разных моделях, общая их характеристика — циклическое чередование сухих и влажных условий. В первой модели (Becker et al., 2019) химические реакции инициируются через испарение раствора при повышенной температуре, раствор периодически высыхает. Такие циклы могли возникать при смене дня и ночи или в гидротермальных источниках, при этом образовывались высококонцентрированные растворы, где и шли эти реакции. Другая модель (Benner, 2023) связана с ударным воздействием упавшего небесного тела, химические процессы предположительно происходили в базальтовом стекле в ограниченном водоносном горизонте, который периодически намокал и высыхал, — эта модель подробно рассмотрена далее (см. 2.5.3.4).

Возможно, что входящие в генетический код азотистые основания являются результатом отбора по устойчивости к ультрафиолетовому облучению (Mulkiđjanian, Galperin, 2007). Лабораторное моделирование показало, что такая устойчивость растёт с переходом от отдельных нуклеотидов к комплементарной паре и далее с переходом к цепи, устойчивость которой выше, чем у отдельной пары нуклеотидов (Mulkiđjanian et al., 2003). Исходя из этих данных солнечное ультрафиолетовое облучение может служить фактором таких направлений отбора нуклеотидов и связанных с ними соединений (Mulkiđjanian et al., 2003; Никитин, 2016), как:

- отбор самых УФ-стойких азотистых оснований;
- отбор азотистых оснований, склонных образовывать комплементарные пары;

- отбор нуклеотидов одной хиральности из смеси правых и левых нуклеотидов, поскольку смесь нуклеотидов разной хиральности снижает устойчивость цепи к облучению в сравнении с хирально чистой;
- отбор длинных молекул РНК по сравнению с более короткими, потому что в длинных цепочках выше устойчивость к ультрафиолету;
- отбор молекул РНК, содержащих двуспиральные участки (шпильки), среди молекул со случайными последовательностями, потому что в них больше нуклеотидов входят в состав комплементарных пар.

### 2.5.3.2. Рибозимы

Рибозимы — такое название получили РНК-катализаторы (сокращение от «рибонуклеиновая кислота» и «энзим»), и их открытие стало толчком для создания гипотезы РНК-мира.

Предположение о том, что в зарождении жизни РНК могла выступать в роли как носителя наследственности, так и катализатора, впервые сформулировал А. Рич (Rich, 1962). Идея мира РНК была высказана Карлом Вёзе в 1968 году, позже она была развита Л. Оргелом и окончательно сформулирована У. Гильбертом (Gilbert, 1986).

Мир РНК представлял собой стадию эволюции, предшествовавшую, возможно, непосредственно современному миру живых организмов. На этой стадии появились агрегаты молекул РНК, которые сами себя воспроизводили. Процесс называется «неферментативная репликация» — то есть репликация РНК, происходящая без участия ферментов (белков). Предполагается, что начало мира РНК — сравнительно простой рибозим, к которому затем добавлялись новые блоки. Полимеризация и рекомбинационные события привели к образованию более длинных олигомеров, которые формировали структуры различной сложности и образовывали ферментативно активные рибозимы. С ростом сложности полинуклеотидов образовались первые РНК-репликазы, сформировались мембраны, что привело к появлению протоклеток, способных к дарвиновской эволюции.

*Рибозимы РНК-лигазы* — первые искусственные рибозимы, созданные в лаборатории (Bartel, Szostak, 1993). Название связано с процессом сшивания ко-

ротких молекул РНК в более длинные, который называется *лигирование*, осуществляют его *лигазы*. Они склонны формировать ассоциации — каталитические циклы, в которых одни молекулы собирают из кусочков другие. Существует предположение, что размножение первых репликаторов было основано не столько на матричном синтезе РНК, сколько на рекомбинации — сборке молекул из подходящих фрагментов — олигонуклеотидов. Рибозимы гораздо легче сшивают короткие молекулы РНК, чем реплицируют молекулу через последовательное присоединение отдельных нуклеотидов. Причём в конкурентном взаимодействии сообщества таких молекул выигрывают у рибозимов-одиночек, собирающих копии самих себя (Vaidya et al., 2012). Соответственно, формирование РНК-полимеразы\* предполагается не игрой случая в чистом виде, а результатом эволюции ассоциаций рибозимов.

**\*Терминологические пояснения.** Полимераза — фермент, главной биологической функцией которого является синтез полимеров нуклеиновых кислот. Чтобы далее не возникало путаницы, необходимо пояснить функции разных полимераз, существующих в живых организмах. Здесь существуют четыре типа полимераз:

- РНК-зависимые РНК-полимеразы — синтезируют РНК на матрице РНК (репликация РНК). Предполагается, что именно такие полимеразы появились первыми;
- РНК-зависимые ДНК-полимеразы (обратные транскриптазы, ревертазы) — синтезируют ДНК на матрице РНК (обратная транскрипция);
- ДНК-зависимые ДНК-полимеразы — синтезируют ДНК на матрице ДНК (репликация ДНК);
- ДНК-зависимые РНК-полимеразы — синтезируют РНК на матрице РНК (транскрипция).

Интересный самоподдерживающийся и автокаталитический набор молекул РНК был отобран в результате лабораторного эксперимента (Lincoln, Joyce, 2009). В эту химическую систему входила пара молекул РНК, которые катализировали синтез друг друга, соединяя вместе два строительных блока олигонуклеотидов. Варианты, которые воспроизводились наиболее успешно, росли в численности и доминировали до появления новых, более эффективных, которые вытесняли своих предшественников (Lincoln, Joyce, 2009; Joyce, 2012). Од-

нако эта пара рибозимов не может использовать отдельные рибонуклеотиды для построения молекулы РНК — в качестве исходного материала для них нужны готовые олигонуклеотиды.

Для ферментативной репликации РНК необходима РНК-зависимая РНК-полимераза. В результате поиска среди множества вариантов молекул РНК уже найдены рибозимы, способные катализировать матричный синтез РНК, но пока с низкой эффективностью, ранние лабораторные образцы за 24 часа могли успеть собрать в цепочку не более 14 нуклеотидов, после чего разлагались. Позднее был разработан рибозим РНК-полимеразы, который способен синтезировать РНК длиной уже до 95 нуклеотидов (Wochner et al., 2011). Использование льда позволило сделать РНК более стабильной, эволюция рибозимов РНК-полимеразы во льду разрешила получить первый рибозим, способный катализировать точный синтез последовательности РНК, более длинной, чем он сам (до 206 нуклеотидов) (Attwater et al., 2013). Путём эволюции *in vitro* был получен рибозим РНК-полимеразы, который способен синтезировать своего собственного эволюционного предка, рибозим РНК-лигазы, в форме трёх фрагментов, которые собираются в функциональный комплекс (Tjhung et al., 2020a). Процесс пока малоэффективен — очень небольшая часть собранных лигаз сохраняет каталитическую активность из-за мутаций, но является важным шагом вперёд, в сторону разработки саморепликации РНК.

Предположительная схема формирования рибозима-полимеразы включает два этапа (Briones et al., 2009):

- 1) случайная полимеризация коротких РНК на минеральных матрицах могла сформировать простейший *рибозим-лигазу*;

- 2) формирование длинных РНК произошло на минеральной поверхности путём лигирования коротких олигонуклеотидов РНК, осуществляемого такими простейшими рибозим-лигазами. Синтез длинных РНК и рекомбинация их фрагментов в какой-то момент далее приводит к появлению рибозима-полимеразы.

Не исключено, что репликация РНК первоначально могла катализироваться не напрямую рибозимами, а какими-то другими молекулами, как вариант —

простейшими короткими пептидами, или РНК-пептидными комплексами (Gulik et al., 2009).

### 2.5.3.3. Изменчивость в РНК-мире

К. Вёзе (Woese, 1998) предположил, что предшественники современных организмов — гипотетические «прогеноты» — представляли собой упрощённые биологические сущности, лишённые полноценной внешней мембраны или любой другой оболочки, которая препятствовала бы свободному обмену генетическим материалом между ними. Для прогенотов был характерен высокий уровень мутаций из-за несовершенства механизмов репликации генетического материала и интенсивного горизонтального обмена генами (ГПГ) (см. 3.4), что приводило к тому, что все инновации становились общим достижением. Они существовали как коммуна, и это сообщество отличалось очень высокой скоростью эволюции. Строго очерченных индивидуальностей при этом фактически не существовало, и предполагается, что мир прогенотов — универсальный предшественник всех живых организмов Земли. В рамках наших нынешних представлений прогеноты — это нечто близкое к смешанным молекулярным колониям РНК (см. далее).

Изменчивость РНК является нормой и может поставлять материал для отбора. При температурах от 5 до 37 °С цепи РНК в растворе время от времени обмениваются частями своих последовательностей. Обмен осуществляется как между разными молекулами, так и внутри одной и той же, эти перестройки могут происходить в любом месте цепей. Реакция зависима от присутствия ионов магния  $Mg^{2+}$ , какие-либо другие компоненты для неё не требуются (Chetverina et al., 1999). Показаны различные механизмы рекомбинации молекул РНК, обеспечивающие формирование генетического разнообразия в популяциях (Smail et al., 2019).

**Порог ошибки.** Примитивные реплицирующиеся системы могут мутировать с очень высокой скоростью, что позволяет быстро эволюционировать при наличии изменяющегося давления отбора. Однако если при репликации частота ошибок (мутаций) превышает определённую величину, которая получила название *порог ошибки* (порог Эйгена), то это ведёт к их накоплению и далее к пол-

ной потере наследственной информации (катастрофа ошибок или мутационный кризис) (рис. 2.8).

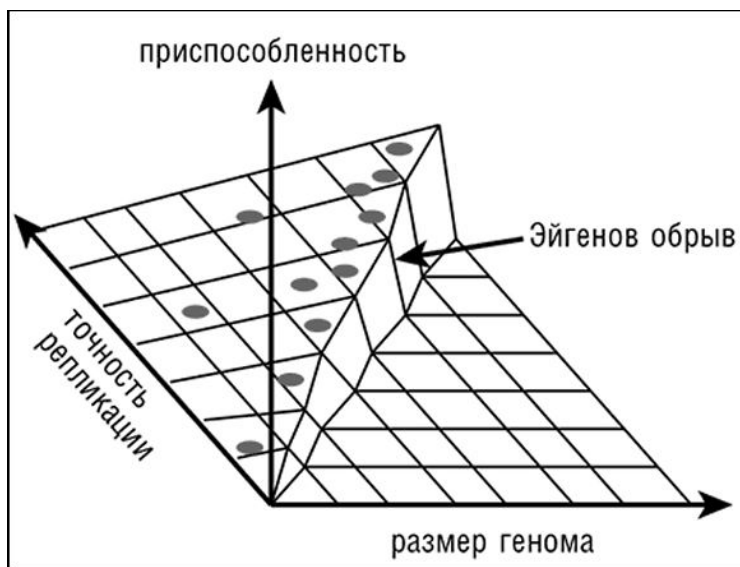


Рис. 2.8. Эволюция и порог Эйгена, его превышение ведёт к катастрофе ошибок (Кунин, 2014)

Таким образом, порог ошибок жёстко ограничивает размер самовоспроизводящихся молекул (Eigen, 1971): увеличение размера молекулы ведёт к росту частоты ошибок сверх порогового значения и уничтожает информацию в последующих поколениях, что предполагает вымирание. В противоположном случае — если мутации существуют, но их частота не превышает порога ошибок, то происходит стабильное наследование и идёт отбор, который тестирует мутации на предмет повышения приспособленности, — идёт эволюция. Порог Эйгена лежит где-то в интервале от 1 до 10 мутаций на цикл репликации (Tejero et al., 2011).

**Парадокс Эйгена** является следствием порога ошибки (Eigen, 1971):

для точной репликации нуклеиновой кислоты требуются ферменты, исправляющие ошибки репликации, но без их участия максимальный размер реплицирующейся молекулы слишком мал, чтобы кодировать эти ферменты.

Возможные пути преодоления парадокса:

• основной вариант — комбинация естественного отбора и *дрейфа генов*. В малых популяциях незначительное увеличение генома может фиксироваться благодаря дрейфу генов. Этот случайно закреплённый и изначально бесполезный генетический материал создаёт возможность для формирования новых признаков, среди которых могут быть и механизмы, повышающие точность репликации. Как следствие, это отодвигает генетическую систему от возможного мутационного кризиса (не даёт упасть с «обрыва Эйгена») (рис. 2.8) и повышает показатель порога ошибок. Далее цикл превращается в бесконечную спираль возрастания размера и сложности генома (Penny, 2005). Данная система с положительной обратной связью получила название цикла Дарвина — Эйгена (Poole et al., 1999) (рис. 2.9). Представления о данном механизме эволюции основаны на теории Ч. Дарвина, работе М. Эйгена (Eigen, 1971) и на понятии дрейфа генов (Wright, 1931; Дубинин, 1931; Дубинин, Ромашов, 1932). Цикл Дарвина — Эйгена, раскрывающий механизм роста сложности живых организмов, по своей важности для формирования земной биоты может считаться ещё одной аксиомой биологии (см. 1.5).



Рис. 2.9. Цикл Дарвина — Эйгена представляет собой механизм положительной обратной связи. Дрейф генов может случайно незначительно увеличить геном. Это создаёт возможность для появления и эволюции новой функции, определяемой геномом. Если при этом возрастает точность репликации, то это увеличивает возможный верхний предел длины генома и позволяет ему далее эволюционировать в сторону увеличения, что создаёт возможность для эволюции новой функции, которая могла бы ещё больше повысить точность репликации



и так далее. Таким образом, последовательное циклирование этой системы в ранних рибозимах могло, благодаря естественному отбору более высокой точности репликации, увеличить верхний предел длины генома. Цикл Дарвина — Эйгена занимал центральное место в событиях из мира РНК, в эволюции рибосом до белков и в последовательных этапах происхождения ДНК (Poole et al., 1999, с изменениями по: Кондратьева и др., 2022)

Для формирования цикла Дарвина — Эйгена первоначально требуется репликатор, который способен воспроизводиться с точностью, позволяющей ему поддерживать стабильное наследование и эволюционировать. Наименее точные современные системы репликации известны у виридов и РНК-вирусов (одна ошибка на 100—1000 нуклеотидов) (Gago et al., 2009), то есть при таком уровне ошибок они генетическую информацию не теряют и стабильно воспроизводятся. Но их репликация в клетках катализируется сложными белковыми полимерами, которые у первых репликаторов отсутствовали. Поэтому представление о том, как был первоначально достигнут минимально необходимый размер молекулы репликатора, который будет обеспечивать необходимую точность воспроизведения, пока смутное. Существует предположение о том, что наличие нейтральных и компенсаторных мутаций могло менять показатель порога ошибок и защищало ранние репликаторы от мутационного распада (Holmes, 2005). Основа этого вывода — анализ двух хорошо изученных коротких рибозимов естественного происхождения, для которых известны многочисленные мутации, реальную приспособительность которых можно оценивать (Kun et al., 2005).

- В эксперименте показано, что популяция рибозимов с повышенной частотой ошибок репликации из-за присутствия мутагена в среде оказалась более устойчивой, чем популяция с меньшей частотой таких ошибок. Такая ситуация возникает, если одновременно в среде сосуществуют и размножаются несколько незначительно различающихся линий репликатора (квазивид\*) (Diaz Arenas et al., 2021). Мутантные вирусные варианты с РНК-полимеразами более высокой точности оказываются менее приспособленными к таким условиям и адаптируются к ним хуже в сравнении с полимеразой дикого типа, которая воспроизводится с меньшей точностью (Pfeiffer, Kirkegaard 2005; Coffey et al., 2011). Ре-

зультаты внешне кажется противоречивыми, но повышение разнообразия населения может компенсировать высокую частоту ошибок при репликации.

**\*Терминологические пояснения.** Квазивид — политипическая группа родственных генотипов, которые существуют в среде с высокой частотой мутаций, большая часть их потомства будет содержать одну или несколько мутаций по сравнению с родителем (Eigen, Schuster, 1979). Таким образом, в группу входит и «наилучший генотип», размножающийся с максимальной скоростью, и близкие к нему, отличающиеся различными мутационными заменами. Модель приложима к самореплицирующимся молекулам РНК и ДНК, вирусам, бактериям.

• Ещё один гипотетический путь преодоления парадокса Эйгена — через модель гиперциклов (Eigen, 1971; Eigen, Schuster, 1979; 1982) (см. 2.5.5) или другие пребиотические автокаталитические комплексы — это сообщества молекул, каждая из которых хранит ограниченную информацию, но они способны сотрудничать таким образом, что в совокупности содержат и могут воспроизводить большой объем информации с достаточной точностью (см. 2.5.7).

#### **2.5.3.4. Пути компартиментализации и полимеризации РНК**

Для эффективного развития и эволюции рибозимов была необходима их изоляция, с одной стороны, от внешней среды, с другой — друг от друга, что достигается через компартиментализацию. В этом случае продукты, созданные репликацией и метаболизмом данного генома, накапливаются локально на благо этого репликатора (Szathmáry, Maynard Smith, 1997; Joyce, Szostak, 2018). В однородных, хорошо смешанных системах паразитические элементы, которые реплицируются при содействии других молекул, но сами не способствуют их репликации, размножаются быстрее, чем мутуалистические автономные элементы, что приводит к краху всего комплекса репликаторов. Компартиментализация может существенно изменить такую динамику, предотвращая массовое развитие паразитов и стабилизируя систему (Takeuchi, Hogeweg, 2012). Население отдельных компартиментов при этом погибнет, но в других ячейках, свободных от паразитов, будет успешно существовать.

Чтобы рассуждения про паразитические элементы были понятнее, обратимся к примеру (Bansho et al., 2012). Была использована искусственная информационная (+)РНК, содержащая более 2000 оснований, которая кодирует фермент

репликазу (а этот фермент реплицирует кодирующую его РНК). В эксперименте спонтанно появились другие молекулы РНК — небольшие (200—300 оснований). Сформировались они через негомологичную рекомбинацию из исходной информационной (+)РНК. Сами они фермент не кодировали, однако действовали как матрицы для репликаз, уже присутствующих в системе, и реплицировались очень быстро из-за своего небольшого размера. Это привело к конкурентному замедлению и далее прекращению репликации исходной геномной РНК и является примером действий паразитических генетических элементов.

Кроме «интересов» репликатора, есть и другая причина эволюционной необходимости компартиментализации: поскольку отбор идёт по продуктам экспрессии генов, то ген и продукт его экспрессии должны быть вместе, иначе отбор и эволюция невозможны (Gilbert, de Souza, 1999). Поскольку РНК нестабильна в условиях УФ-облучения, то компартиментализация является защитой и от этого воздействия.

Компартменты\* можно рассматривать как протоциты. Они должны быть одновременно достаточно простыми для самоорганизации, но и достаточно сложными, чтобы у них была потенциальная возможность дальнейшего развития в процессе эволюции, что в конечном итоге могло бы привести к современным организмам (Szostak et al., 2001; Joyce, Szostak, 2018).

**\*Терминологические пояснения.** В биохимических исследованиях, в частности связанных с происхождением жизни, в качестве компартментов часто используют разного рода микропузырьки в жидких средах, поэтому необходимо определить различия между ними:

- коацерватные пузырьки или коацерваты — рассмотрены выше, мембраны у них нет;
- везикулы (в клеточной биологии) — относительно маленькие мембранозащищённые внутриклеточные органеллы естественного происхождения, в которых запасаются или транспортируются различные вещества. Везикула отделена от *цитозоля* клетки одно- или двухслойной мембраной, образуются из клеточной плазматической мембраны, эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи. Высвободившаяся из клетки везикула называется «внеклеточная везикула» (Везикулы, 2022; Henderson's Dictionary, 2008; van der Pol et al., 2012). В работах, связанных с моделированием происхождения жизни, для обозначения искусственно созданной мембранной структуры чаще используют термин «везикула», что расходится с при-

ведённым выше определением. В этом случае она рассматривается не как органелла естественного происхождения, а как подобие клетки или протоклетка (Meierhenrich et al., 2010). Исходя из этого пояснения в дальнейшем тексте, если пузырёк рассматривается как подобие клетки, то используется термин «везикула»;

- липосома — сферическая липидная бислойная структура искусственного происхождения, окружающая компартмент с водным содержимым, она может быть сформирована одной или несколькими концентрическими мембранами. Размер липосом находится в пределах от 20 нм до нескольких микрометров. При образовании липосомы вода и растворённые в ней вещества попадают в её внутреннее пространство — так можно «начинить» её различными веществами. Наличие липидного бислоя позволяет липосоме проникать через биологические мембраны внутрь клеток различных организмов. Применяются они в экспериментальной биологии для изучения свойств биологических мембран и клинически — как возможное средство более эффективной доставки лекарств к клеткам (Онищенко, 2010; Henderson's Dictionary, 2008). В случаях, когда рассматривается моделирование химического состава мембраны пузырька, он именуется в тексте «липосома».

В научной литературе термины везикула и липосома иногда используются как синонимы.

Полимеризация РНК при наличии соответствующим образом активированных рибонуклеотидов может происходить спонтанно на минеральных поверхностях (Ferris et al., 1996) или при замерзании раствора из-за концентрирования рибонуклеотидов в жидкой среде между кристаллами льда (Kanavarioti et al., 2001). То есть процесс требует особых условий, и создание специфической химической среды в протоклетке могло бы ему способствовать. Вероятно, в этой среде присутствовали короткие некодированные пептиды и широкий спектр других продуктов пребиотической химии, которые могли играть важную роль в функционировании протоклеток (Joyce, Szostak, 2018).

Предложено несколько путей ранней компартментализации, далее в роли компартментов перечислены любые варианты отсеков биологического и абиогенного происхождения, в которых могут находиться молекулы РНК (Joyce, Szostak, 2018).

- Мембранная компартментализация. Мембрана современных клеток представляет собой сложную конструкцию из двойного слоя молекул различных ли-

пидов, в состав также входят белки, выполняющие разнообразные функции. Проницаемость таких мембран избирательна, причём сами мембраны активно регулируют этот процесс. Вполне разумно предположить, что протоки клетки также были отграничены от окружающей среды мембранами, но более простыми, отличавшимися от современных (Deamer, 1997). Концептуальное преимущество мембранных систем перед прочими вариантами компартментализации состоит в том, что они принципиально сходны с современными, соответственно, переход к ним должен быть проще, а функционирование РНК в этом случае оказывается заранее адаптировано к таким системам.

Классическая двухслойная структура мембраны возникает в результате спонтанной самосборки отдельных *амфифильных* молекул. Из эмульсии липидов легко образуются пузырьки, окружённые двухслойной липидной мембраной (липосомы). Они способны к росту и делению после достижения определённого размера (Szostak et al., 2001). Если в такую липосому внедрить РНК и белок, реплицирующий РНК, то дробление липосом будет сопряжено с размножением РНК (Oberholzer et al., 1995). Внешне это напоминает размножение клеток. Но такая мембрана является плохо преодолимым препятствием для нуклеотидов, их пассивная диффузия происходит медленно и только по градиенту концентрации, в результате чего их концентрация внутри липосомы оказывается существенно ниже, чем в окружающей среде (Четверин, 2009).

Различные амфифильные молекулы образуются в пребиотической среде. Основными кандидатами для формирования примитивной мембраны считаются жирные кислоты и многоатомные спирты, которые обычно обнаруживаются в экспериментах, имитирующих пребиотический бульон. Из этих веществ предложен гипотетический состав мембраны (Mansy et al., 2008), проницаемой для нуклеотид-дифосфатов и нуклеотид-монофосфатов, используемых для сборки молекул РНК и ДНК, но предполагается, что функционирование протоки клетки он не обеспечит (Четверин, 2009). Состав для формирования древней мембраны, которая сможет создать необходимый для протоки клетки уровень проницаемости, пока не найден, хотя активные поиски продолжаются (Meierhenrich et al., 2010; Adamala, Szostak, 2013; Kundu et al., 2020; Toparlak et al., 2023).

• Минеральные поверхности. В поисках решения проблемы, как достичь компартментализации без мембран, родилось представление о молекулярных колониях (Chetverin et al., 1991) или наноклониях (Четверина, Четверин, 2008). Это ассоциации молекул нуклеиновых кислот, которые образуются, если их при помощи полимераз размножают в геле, полимерный матрикс которого имеет поры, соизмеримые с размером этих молекул. Копии молекул в этом случае остаются примерно там же, где была родительская молекула, и так образуется колония молекулярных клонов. На диффузию более мелких молекул матриксная сеть не влияет. Предложена и гипотеза естественной гелевой пребиотической микросреды в виде масляно-водной смеси, прикрепленной к минеральной поверхности (Trevors, 2011). То есть это как бы модель клетки с полупроницаемой мембраной, но собственно без мембраны как таковой.

Молекулярные колонии могли быть доклеточной формой существования жизни. Предположительное место их формирования — во влажной слоистой глине или иных пористых минералах (Szostak, 1999). На поверхности такой глины, как монтмориллонит, адсорбируются субстраты для синтеза РНК, она же индуцирует формирование молекул РНК длиной до 55 мономеров — через последовательное присоединение нуклеотидов (Ferris et al., 1996). Указанные свойства делают монтмориллонит идеальной средой для образования и роста молекулярных колоний в мире РНК. Этот минерал повсеместно распространён на Земле, обнаружен в составе метеоритов, а также на Марсе. Подтверждена также его способность сохранять и концентрировать аминокислоты, стимулировать их взаимодействие с другими молекулами (Cueto-Díaz et al., 2023). Представлена модель эволюции РНК в везикулах, формируемых в монтмориллоните (Briones et al., 2009).

Как альтернативный вариант среды происхождения жизни рассматривают глины, содержащие слюду (Hansma, 2022). Они более стабильны, в них больше ионов калия, чем в монтмориллоните, между слоями такой глины способна течь вода.

Образование смешанных молекулярных колоний РНК на влажных глинах могло обеспечить формирование функционально активных ансамблей РНК, где разные молекулы выполняли различные функции (Спирин, 2009). Эволюция таких комплексов могла быть связана с попеременным увлажнением и растворе-

нием колоний при затоплении субстрата, и образованием новых колоний при его подсушивании. Непрерывные спонтанные рекомбинации и перестройка молекул РНК, а также низкая точность репликации обеспечивали широчайшее поле вариантов для отбора. Между колониями предположительно шёл непрерывный обмен молекулами РНК через воду при затоплении, а также через атмосферу, как это продемонстрировано в экспериментах (Chetverin et al., 1991).

Таким образом, минеральные поверхности могут через адсорбцию концентрировать органические молекулы, могут активировать их для химических реакций и способствовать их полимеризации, стимулируя абиотическую эволюцию химических систем на ранней Земле в сторону увеличения молекулярной сложности (Zaia et al., 2012; Rimola et al., 2019). Исследования взаимодействий органических молекул с минералами способствуют поиску прошлых или настоящих признаков жизни в виде молекулярных биомаркеров, которые могут быть включены в образцы горных пород (Brucato, Fornaro, 2019).

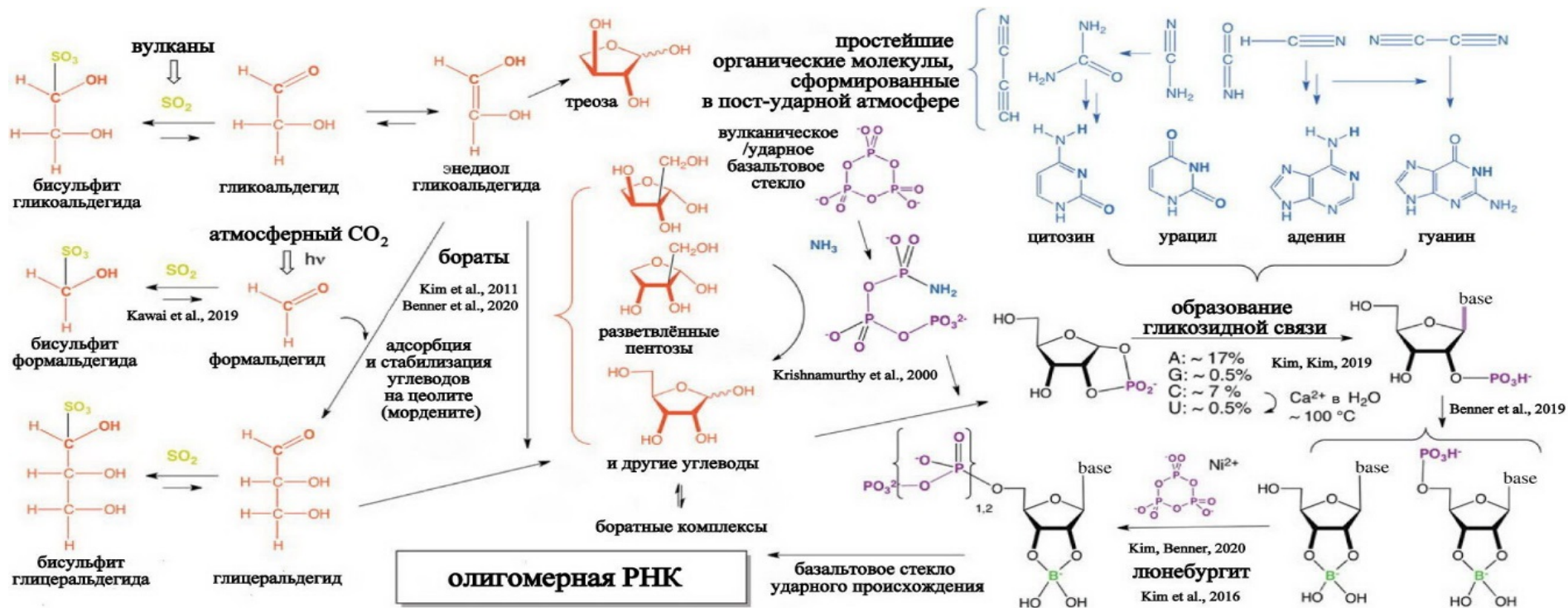
- Пористые породы. В качестве важного субстрата рассматривается горная порода *базальтовое стекло*. Не нужно его воспринимать как некий аналог оконного стекла — оно неоднородно и состоит из плотной или пузыристой стекловатой основной массы с различными включениями. Шлакообразные его разновидности богаты газовыми пустотами, часто содержат микрокристаллики, могут поглощать необычно много воды, молекулы которой легко вступают в реакцию с открытой, неупорядоченной структурой породы, растворяя минеральные вещества. Такой материал был широко распространён на поверхности Земли — активная бомбардировка падающими космическими телами приводила к частичному расплавлению поверхностных базальтов (Pierazzo, Melosh, 2000; Arndt, Nisbet, 2012), а быстрое охлаждение такого расплава на воздухе или в воде и формирует базальтовое стекло. В настоящее время источник происхождения такой породы — извержения вулканов, поэтому распространённое название — *базальтовое вулканическое стекло*.

В базальтовом стекле, в осадочных породах наземных гидротермальных источников или иных пористых породах, при насыщении водой формируются пузырьки газа. В экспериментах показано, что в этих пузырьках, подверженных перепадам температур, должны идти сложные преобразования пребиотических

молекул. Температурный градиент на границе раздела «газ — вода» создаёт непрерывный процесс испарения и конденсации воды с подвижной линией контакта между газом и водой, что формирует быстро повторяющиеся циклы «сухой — влажный». Органические молекулы в растворе (моно- и олигонуклеотиды, рибозимы, липиды) перемещаются к границе раздела и накапливаются на более тёплой стороне границы, увеличивая здесь свою концентрацию на несколько порядков. Как показано экспериментально, такая среда может усилить каталитическую активность рибозимов, запускает образование гидрогеля из РНК, инкапсулирует олигонуклеотиды в везикулы, запускает их последующее деление, стимулирует кристаллизацию предшественника РНК и инициирует фосфорилирование нуклеотидов РНК (Morasch et al., 2019).

Предложена подробно проработанная модель формирования РНК в условиях древней Земли после удара крупного небесного тела (одного или многих), включающая описания исходных веществ, механизмы формирования рибозы, фосфатов, нуклеотидов, образования цепочек РНК и их стабилизации (Benner, 2023). В данном случае схема преобразований молекул желательна (рис. 2.10), но общий смысл процесса вполне понятен из текста. Ссылки на литературные источники приведены на рисунке. Предположительно, это событие произошло в ограниченном водоносном горизонте, который подвергся сильным ударным воздействиям примерно 4,36 млрд лет назад. Субстрат периодически намокал под дождём, а затем высыхал. Сюда с дождём могли попасть различные органические молекулы, образующиеся в результате фотохимических реакций в верхних слоях атмосферы (предполагается, что после космического удара атмосфера была запылена, ультрафиолет не пропускала, и фотохимические реакции в нижних слоях атмосферы не шли). Эти молекулы вступали во взаимодействие между собой и с минеральными веществами базальтового стекла — процесс описан выше. Опал и *цеолиты* (производные базальтового стекла) в опытах адсорбируют и стабилизируют РНК на своей поверхности (Biondi et al., 2017; Jerome et al., 2022). При инкубации смеси нуклеотидов с базальтовым стеклом спонтанно образуются цепочки РНК длиной в среднем 90—150 нуклеотидов (Jerome et al., 2022). Некоторые элементы модели вызывают сомнения, в частности, здесь участвуют нестабильные разветвлённые рибозы (Kawai J. et al., 2019).





**Рис. 2.10.** Модель, подтверждённая экспериментами, предполагает, что формирование РНК является результатом внутренних химических процессов, действовавших в единой геологической среде в периодически гидратированном ограниченном водоносном горизонте в катархее примерно 4,36 млрд лет назад. Все показанные виды горных пород (фосфат, *борат*, *лонебургит*, цеолит, *морденит*, базальтовое стекло) присутствовали в условиях атмосферы, временно ставшей восстановительной после ударных столкновений с крупными космическими телами. Органические вещества образовались из формальдегида  $\text{HCHO}$ , сформировавшегося в верхних слоях атмосферы в результате фотохимических реакций. Двоокись серы  $\text{SO}_2$  имеет вулканическое происхождение; «base» на рис. — обозначение азотистого основания в формуле нуклеотида или нуклеозида. Более подробную информацию см. в цитируемой литературе (Benner, 2023; лицензия CC-BY Creative Commons; изменения — перевод текста на русский язык; <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0027>)

- Коацерватные капли. Содержимое этих капель отличается от основного раствора более высокой концентрацией, ограничение для поглощения питательных веществ из окружающей среды небольшое. Показано, что внутренние взаимодействия молекул в составе сложных коацерватов могут увеличивать выход продукта в реакции с рибозимом до 12 раз (Poudyal et al., 2019). Сейчас исследуется каталитическая сборка активных рибозимов внутри разделённых по фазе коацерватов — как в каплях микронного размера, так и в их сросшихся объединениях (Ameta et al., 2023).

В некоторых коацерватах зафиксирован быстрый обмен компонентами РНК между каплями, что ограничивает возможность эффективного отбора (Jia et al., 2014), поэтому неясно, можно ли их рассматривать как модель эволюционного процесса. Если же мы рассматриваем преобразования в коацервате с точки зрения происхождения жизни, то необходимо учитывать, какие вещества участвовали в его формировании и возможно ли присутствие этих веществ в необходимых концентрациях в естественной среде.

- Капли эмульсии. Большинство научных данных свидетельствуют о биогенном происхождении нефти из остатков древних живых организмов (Höök M. et al., 2010), присутствие нефти такого происхождения на ранней Земле исключено. Однако если основываться на гипотезе абиогенного происхождения части залежей нефти (обзор истории гипотезы — Glasby, 2006), то её локальное скопление на ранней Земле не кажется невероятным. При активном перемешивании такой жидкости с водой возможно образование капель эмульсии. Модель крайне проста, но ограничивает доступ питательных веществ в эти капли (Joyce, Szostak, 2018). Тем не менее такой гипотетически возможный вариант компартментализации используется в моделировании искусственной эволюции РНК (Ichihashi et al., 2013).

- Компартменты, собранные из нуклеиновых кислот. Известно множество таких примеров с ДНК, которая может формировать структуры вплоть до плиток и кристаллов (обзоры см. Pinheiro et al., 2011; Hong et al., 2017). Складывание таких структур получило название ДНК-оригами. Аналогичные процессы трёхмерного сворачивания РНК (РНК-оригами) находятся ещё только на начальной стадии изучения (Afonin et al., 2010; Geary et al., 2014). Гипотетически

нити генома, которые реплицируются внутри такого компартмента, могут кодировать сам этот компартмент, однако пока такая возможность не подтверждена (Joyce, Szostak, 2018).

### **2.5.3.5. Гомохиральность в живой природе**

Проблема хиральной чистоты сахаров и аминокислот, входящих в биогенные молекулы, по-прежнему не решена и остаётся загадкой. Глобального сценария происхождения закономерности так и не найдено, хотя и обсуждаются очень различные теоретические и обнаруженные в экспериментах механизмы возможного появления гомохиральности живого (Sallembien et al., 2022). Задачи рассмотреть подробности всего найденного разнообразия частных реакций здесь нет, продуктивнее остановиться на путях, которые могли привести к формированию гомохиральности живого.

В общем виде гипотетически возможны два основных варианта возникновения хиральной чистоты — абиогенный и биогенный.

**Абиогенное происхождение гомохиральности.** Нарушения зеркальной симметрии в содержании энантиомеров аминокислот и сахаров обнаружены в углеродистых метеоритах: аминокислоты и сахара соответственно L- и D- конфигураций преобладают здесь на 7—9 % (Cronin, Pizzarello, 1997), что подтверждает возможность абиотического происхождения количественного преобладания одних энантиомеров над другими.

Возможные события, приводящие к асимметрии синтеза различных энантиомеров, подразделяют на три варианта (Sallembien et al., 2022):

- 1) присущие самой материи (в этом случае преобладание одного энантиомера предполагается минимальным);
- 2) возникающие в результате воздействия на молекулы различных физических факторов (полей, частиц и др.);
- 3) возникающие из-за взаимодействия между молекулами.

Последний из названных вариантов предполагается наиболее перспективным для получения гомохиральной среды.

Возможно иное её формирование — не через преобладание синтеза одного оптического изомера над другим и не через селективное разрушение, а через их

разделение в среде. Возможный механизм такого разделения — *упаривание* растворов. При этом могут формироваться гомохиральные кристаллы — тогда смесь остаётся в растворе. Такую отдельную кристаллизацию стереоизомеров соли винной кислоты показал ещё Л. Пастер. Упаривание растворов большинства аминокислот показывает противоположный результат — сначала формируются рацемические кристаллы (с равными долями разных стереоизомеров). В результате в растворе нарастает доля того изомера, которого было больше в исходной смеси. Из раствора фенилаланина с исходным соотношением изомеров 52 : 48 в два цикла упаривания был получен раствор с долей L-изомера 90 % (Breslow, Levine, 2006). Нуклеозиды ведут себя аналогично аминокислотам и формируют осадок с соотношением изомеров 1:1, тогда в растворе накапливается тот изомер, который исходно преобладал (Breslow, Cheng, 2010). Из раствора глицеральдегида с небольшим преобладанием одного изомера можно через упаривание получить раствор с концентрацией этого изомера до 99,5 % (Breslow, 2011).

Показан также процесс, в котором раствор разных изомеров аспарагиновой кислоты при нагревании и добавлении салицилового альдегида и уксусной кислоты приводит к полному превращению смеси в один изомер, который образует хирально чистые кристаллы (Viedma et al., 2008).

**Биогенное происхождение гомохиральности** предполагает, что хирально чистые ранние организмы, построенные из тех же изомеров, что и современные, выиграли эволюционное соревнование у организмов, построенных из смеси разных изомеров. Такой сценарий неявно подразумевает, что функционирование белков и нуклеиновых кислот не зависит от того, построены ли они из мономеров одной хиральности или разных (Гольданский, Кузьмин, 1989). Однако для известных нам земных живых организмов гомохиральность является обязательным правилом при построении белков и нуклеиновых кислот (см. 1.4). Если пытаться абиотически строить белки и нуклеиновые кислоты из смеси мономеров разной хиральности, то обычно получается случайное чередование разных стереоизомеров. Такие цепи ДНК не могут сформировать двойную спираль, поскольку хиральная чистота полинуклеотидов является необходимым условием комплементарности. Функциональность таких белков также нарушается.

То есть сомнений в том, что гомохиральность эволюционно выигрышнее для организмов, чем её отсутствие, у нас нет. Однако неорганический синтез порождает смесь стереоизомеров, а скорость репликации гомохиральной РНК в такой смеси резко замедляется, и ограничена предельная длина полимера (Joyce et al., 1984; Гольданский, Кузьмин, 1989). Только сравнительно недавно найден путь высокоселективного синтеза стереоизомеров молекул-предшественников РНК из смеси изомеров исходных веществ. Определяет асимметрию этого синтеза небольшая разница в соотношении стереоизомеров аминокислот, присутствующих в реакционной смеси (Hein et al., 2011). Формирование в эксперименте молекул одной хиральности из многокомпонентной смеси является подтверждением возможности аналогичного процесса в пребиотических условиях.

***РНК-катализируемая кросс-хиральная полимеризация РНК.*** Нам известны преимущества построения полимерных молекул из гомохиральных мономеров, но непонятно, возможно ли формирование зеркального варианта гомохиральности в других условиях. Принято считать, что самая ранняя РНК-полимераза и молекулы, с которыми она взаимодействовала, были одной хиральности, но это не обязательно именно так. Реплицирующиеся молекулы D- и L-РНК могли возникнуть вместе, в связи с этим был и ещё один непонятный вопрос: сможет ли биополимер синтезировать такой же, но противоположной хиральности? Например, получится ли у полимеразы, состоящей из D-нуклеотидов, катализировать синтез L-полинуклеотидов? Ответ был продемонстрирован экспериментально, когда в результате эволюции *in vitro* появился рибозим РНК-полимеразы из 83 нуклеотидов, катализирующий синтез молекул РНК противоположной направленности. Он способен собрать из фрагментов РНК по 7—11 нуклеотидов свою зеркальную копию, а эта копия способна аналогично воспроизвести своего создателя, причём работа рибозима не тормозится в присутствии нуклеотидов противоположной хиральности (Sczepanski, Joyce, 2014). Эксперимент развивается, и авторы поставили задачу достичь воспроизведения этого рибозима уже не из блоков, а из отдельных мономеров (Tjhung et al., 2020b).

### 2.5.3.6. Среда формирования РНК-мира

Единые представления о том, в каких условиях сформировались первые самовоспроизводящиеся молекулы РНК, пока не выработаны. Поскольку образование компонентов РНК требовало разных условий, то предполагается, что синтез этих малых молекул происходил раздельно в пространстве, возможно, что частично раздельно и во времени. Основные участвовавшие процессы: фотохимические реакции в атмосфере, ударные воздействия падающих космических тел, вулканическая деятельность, дожди и водотоки, суточные и долговременные колебания температуры.

Часть реакций происходила в атмосфере, под действием ультрафиолетового облучения. На поверхность Земли эти молекулы попадали с дождями.

Химические реакции на поверхности планеты предполагают разные условия, предположительные варианты, которые могли быть связаны с формированием компонентов РНК:

- Сухие минеральные поверхности пустынного типа, которые лишь изредка увлажнялись дождями. Здесь возможна большая разница дневных и ночных температур.

- Поверхности горячих горных пород с температурой выше 200 °С, иногда охлаждаемые дождями — вероятно такие существовали рядом с действующими вулканами.

- Мелкие водоёмы — вода растворяла минералы, состав растворов и их кислотность могли сильно различаться, что определялось и минеральным окружением, и возможными кислотными дождями, которые были связаны с накоплением в атмосфере окислов азота и серы после вулканических извержений и падений небесных тел. Минеральные вещества из растворов могли повторно осаждаться.

- Гидротермальные источники: поверхностные и глубоководные — «белые» и «чёрные курильщики», различающиеся температурой и составом изливающихся растворов.

Весьма вероятно, что образовавшиеся в разных условиях малые органические молекулы могли быть случайно смыты водотоками и попадали в условия, где их синтез исключён.

Во время написания этой книги наиболее подробно проработанными были версии происхождения мира РНК, связанные с фотохимическим атмосферным формированием простой органики и взаимодействием с минеральными поверхностями разного типа (Becker et al., 2019; Benner, 2023), но это не отвергает прочие версии.

Фотохимия успешно создавала многие необходимые для формирования жизни соединения, но сама по себе она не могла обеспечить раннюю жизнь подходящими условиями обитания. Глубоководные термальные источники такую среду вроде бы создавали, но проблематично само возникновение жизни в этих условиях. Наши представления о физиологии и среде обитания последнего общего клеточного предка предположительно ближе к температурно-химическим характеристикам термальных источников (Weiss et al., 2016) (см. 3.3), но температура около 100 °С является проблемой для стабильности рибонуклеотидов (Levy, Miller, 1998) и РНК в целом (Forterre, 1995). То есть этот наш клеточный предок был приспособлен примерно к химическим условиям термальных источников, но сформироваться в среде черных или белых курильщиков скорее всего не мог.

Непротиворечивым синтезом этих контрастных вариантов могут оказаться поверхностные гидротермальные источники (Martin, Russell, 2006; Rimmer, Shorttle, 2019). Вероятно, они были широко распространены на поверхности ранней Земли, современные гидротермальные источники Исландии являются их аналогами. Температура среды таких источников, связанных с вулканом Кверкфьёлль, находится в диапазоне от 0 до 95 °С, рН 2—7,5. Вода кислорода не содержит, и через неё выделяются пузыри сероводорода (Cousins et al., 2013). Эти поверхностные источники связаны с глубокими геотермальными системами и могут выносить на поверхность пар и нагретые растворы различных солей. Ионный состав, способствовавший возникновению протоклеток, не мог существовать в морских условиях, но предполагается возможным в выбросах гидротермов. Предположительно, в бескислородной первичной атмосфере с преобладанием углекислого газа химический состав жидкости геотермальных полей напоминал внутреннюю среду современных клеток. Соответственно, доклеточные этапы эволюции могли протекать в неглубоких водоёмах, сфор-

мированных из конденсированного и охлаждённого геотермального пара. Дно этих прудов выстилали пористые силикатные минералы, содержавшие сульфиды металлов и обогащённые соединениями калия, цинка, магния и фосфора (Mulkiđjanian et al., 2012). Осадочная среда в таких водоёмах частично защищена от УФ-излучения, изменения физических и химических условий здесь могли быть очень существенными, а пористые минералы служили миниатюрными химическими реакторами, в которых преобразования пребиотических молекул могли привести к зарождению жизни (Westall et al., 2018).

### **2.5.3.7. Предположительная схема перехода к современным живым организмам**

РНК постепенно усложнялась, выполняла разнообразные функции и сформировала сложный геном. Вопрос о том, как и когда РНК стала управлять синтезом пептидов, является одной из важнейших проблем в эволюционных исследованиях пребиотиков (Crick et al., 1976; Bowman et al., 2015). Существует большое количество гипотез, которые рассматривают возникновение и развитие генетических систем, однако пока ни одна из них не описывает этот процесс без пробелов и допущений (подробный анализ основных гипотез — Кондратьева и др., 2022). Существует предположение о том, что саморепликация РНК и рибозимный катализ в мире РНК, вероятно, уже имели дело с некодированными пептидами случайной последовательности и смешанной хиральности, присутствовавшими в среде их формирования, и в некоторых случаях получали от этого пользу (Smith et al., 2008; Petrov et al., 2015). Возможно, что пептиды и другие небольшие молекулы, связывающиеся с РНК, расширяли её возможные функции (Noller, 2004). Показано, что неканонические рудиментарные нуклеозиды (Carell et al., 2012) способны осуществлять синтез пептидов непосредственно на РНК, при этом формируются сложные *химерные молекулы* РНК с прикрепленными пептидами (Müller et al., 2022). Такие эксперименты проведены в условиях, совместимых с циклами влажно-сухого состояния (Becker et al., 2018a), предполагаемых для начального формирования РНК-мира.

После появления у РНК-организмов способности синтезировать белки, эволюционный процесс привёл к формированию в РНК системы кодирования со-



става белков (генетический код). Белки оказались очень разносторонне функциональными биополимерами, и к ним перешла основная часть каталитических функций в клетке.

Постепенно произошла частичная замена РНК на ДНК как носитель генетического материала (у клеточных организмов, у вирусов сохранились оба варианта), однако неясно, произошло ли это до или после появления системы синтеза белка в клетке (трансляция) (Benner et al., 1989; Joyce, 2002; Dworkin et al., 2003). Было обнаружено, что высокоразвитый рибозим РНК-полимеразы способен также функционировать как обратная транскриптаза — ранее такая способность была неизвестна. Предполагается, что такая функция могла иметь решающее значение для перехода от РНК к ДНК-геномам в ранней истории жизни на Земле. Она могла возникнуть как вторичная функция РНК-зависимой РНК-полимеразы (Samanta, Joyce, 2017). Переход от РНК-геномов к ДНК-геномам, вероятно, был постепенным процессом с участием гибридных молекул РНК-ДНК (Gavette et al., 2016).

Существует также предположение, что жизнь могла начаться с гетерогенной генетической системы нуклеиновых кислот, которая включали как РНК, так и ДНК (Bhowmik, Krishnamurthy, 2019). Это упрощает переход к ДНК как основному хранителю наследственной информации, но требует селективного абиотического синтеза компонентов как РНК, так и ДНК в рамках единого первичного геохимического сценария.

Древний мир РНК мог возникнуть и вне Земли, и жизнь здесь могла изначально появиться уже в клеточной или предклеточной форме, но это принципиально не меняет рассуждений о преобразованиях молекул, которые привели к возникновению жизни. Однако во внеземном варианте увеличивается число потенциальных мест формирования жизни и разнообразие возможных условий.

Мир РНК — это начало земной биологии, но он никуда не исчез и окружает нас в преобразованном варианте. Т. Чек очень своеобразно это отразил: существует три мира РНК: первый — первичный, гипотетическая эпоха, когда РНК служила одновременно как генотипом, так и фенотипом; второй — мир современных биосистем, где РНК играет огромную роль в разных важнейших процессах; третий — мир технологии РНК, медицинских применений, исследова-

ний и разработок. Этот третий мир РНК должен представлять особый интерес для студентов, поскольку он предлагает возможности для оплачиваемой работы! (Сеч, 2012).

**Проблемные характеристики мира РНК.** Несмотря на внешне сравнительно непротиворечивое изложение гипотезы выше, в ней много непонятных процессов, много и реакций, которые пока доказаны только в нереалистичных для истории Земли условиях. До настоящего времени ни в одной лаборатории не воспроизведён процесс репликации РНК, катализируемый РНК, — так, чтобы была одна длинная молекула, к ней бы подходила другая, её связывала, соединяла нуклеотиды и синтезировала её копию. Есть намётки, попытки, но результата как такового нет (Кунин, 2023).

Предполагаются как минимум три возможные причины, почему пока не удалось достичь самоподдерживающейся репликации и транскрипции РНК (Le Vay, Mutschler, 2019):

1) РНК способна на этот процесс, но требуется больше времени, чтобы подобрать либо условия, либо вариант молекулы достаточной сложности, способный решить различные проблемы, связанные с безбелковой репликацией РНК;

2) РНК (включая рибозимы) просто недостаточно для катализа собственной репликации, поэтому в процессе необходимо участие других молекул;

3) репликация РНК могла не быть начальной стадией во время ранней молекулярной эволюции, а являлась поздним результатом развития автокаталитических сетей (Vasas et al., 2012) или раннего мира, начинавшегося с полипептидов (Kurland, 2010; Guseva et al., 2017; Wills, Carter, 2018).

К наиболее проблемным характеристикам гипотезы относят следующие (Брежестовский, 2015; Кондратьева и др., 2022; Briones et al., 2009; Bernhardt, 2012; Bowman et al., 2015):

- трудно представить сценарий развития событий, в котором встречаются в одном месте и в одно время необходимые вещества и условия, необходимые для того, чтобы обеспечить репликацию и эволюцию;

- для пребиотического синтеза молекула РНК является весьма сложной;

- РНК по своей природе нестабильна;

- каталитические свойства характерны только для сравнительно длинных последовательностей РНК, а каталитический репертуар слишком ограничен;
- непонятен механизм формирования системы трансляции и рибосомы, экспериментально пока не получена рибозимная полимеразы;
- непонятен состав мембран везикул и как сформировалась способность к их закономерному делению;
- непонятны движущие силы для перехода от мира РНК к многократно более сложному миру ДНК.

Некоторые из этих проблем имеют пока сугубо теоретические решения, другие — только обсуждаются. Исследования продолжаются и расширяются, список нерешённых вопросов сокращается, но появляются и новые.

#### **2.5.4. Гипотеза мира пре-РНК**

Это не самостоятельная гипотеза, а как бы предварительный этап для мира РНК. Было высказано предположение, что какие-либо иные полимерные генетические молекулы, аналогичные ДНК и РНК, могли им предшествовать (Joyce et al., 1987; Hud et al., 2013). Основные характеристики такой гипотетической молекулы — относительная устойчивость в среде, возможность и простота абиотического синтеза, возможность матричного копирования последовательности нуклеотидов на молекулу РНК или ДНК.

Предложены различные варианты альтернативных генетических полимеров, не встречающихся в природе, но потенциально пригодных для хранения и передачи наследственной информации (Pinheiro et al., 2012; Cleaves et al., 2019). Предположительно какие-то из этих молекул могли быть предшественниками или конкурентами РНК (Yu et al., 2012). Основными кандидатами на эту роль обычно предполагаются три варианта искусственно синтезированных нуклеиновых кислот (все они в природе встречаются только в виде отдельных компонентов):

- Пептидонуклеиновые кислоты (ПНК). Их молекулы состоят из пептидной цепочки, сходной с таковой у белков, к которой присоединены пуриновые и пиримидиновые азотистые основания (Nielsen et al., 1991). Возможно, что самая ранняя жизнь на Земле могла использовать ПНК в качестве носителя генетической информации из-за её чрезвычайной устойчивости, более простого абиотического образования (в сравнении с РНК) и возможной самопроизвольной поли-

меризации при 100 °C (Wittung et al., 1984; Nelson, 2000). Цепь ПНК может связываться со второй цепью через спаренные водородными связями комплементарные нуклеотиды (Egholm et al., 1993), возможно образование с РНК и одноцепочечными ДНК комплексов ПНК/РНК и ПНК/ДНК различной структуры (Wang, Xu, 2004).

Пептидная основа ПНК (N-(2-аминоэтил)глицин) вырабатывается различными цианобактериями всех пяти морфологических секций этой систематической группы (Rippka et al., 1979), что позволяет считать данную способность цианобактерий высоко консервативной и очень древней (Vanack et al., 2012). Как написали авторы указанной статьи, заманчиво предположить, что присутствие этой молекулы у цианобактерий может быть отголоском мира пре-РНК. Древность этой группы (см. 4.3), подтверждённая ископаемыми остатками, такому мнению не противоречит, однако это не более чем предположение.

• Треозонуклеиновая кислота (ТНК) — остов её молекулы состоит из чередующихся мономеров сахара треозы\* (формула  $C_3H_6O_3$ ) и фосфатов (Eschenmoser, 1999; Schöning et al., 2000). Эта молекула рассматривается как потенциальный предшественник РНК из-за её химической простоты, способности сворачиваться в функциональную третичную структуру, эффективного образования пар азотистых оснований с комплементарными последовательностями ДНК и РНК (Schöning et al., 2000; Yu et al., 2012). В эксперименте синтезированы полимеразы, которые могут копировать генетическую информацию между ДНК и ТНК в обоих направлениях (Larsen et al., 2016). При неизменной последовательности нуклеотидов подтверждена возможность сохранения каталитической активности молекулы нуклеиновой кислоты при переходе от ТНК к РНК (Wei et al., 2022).

**\*Терминологические пояснения.** Треозы содержат 4 атома углерода, синоним — тетрозы; триозы (название отличается на одну букву!) содержат 3 атома углерода.

Треозы и их производные являются важными промежуточными продуктами обмена веществ у всех живых организмов, участвуют в клеточном дыхании (Овчинников, 1996). Молекула треозы легче полимеризуется, чем рибоза, что

делает ТНК возможным предшественником РНК (Schöning et al., 2000; Orgel, 2000).

- Гликолевая нуклеиновая кислота (ГНК) — иногда её называют глицериновой нуклеиновой кислотой. В состав входит пропиленгликоль вместо сахаров рибозы или дезоксирибозы (Zhang et al., 2005). Вероятно, это простейшая возможная конструкция для химически и термически стабильной нуклеиновой кислоты, подходящей на роль предшественника РНК. Сочетание структурной простоты, сравнительно несложного синтеза и высокой стабильности двойных цепей может быть ценным также для использования в биотехнологиях (Meggers, Zhang, 2010).

Не исключено, что все современные компоненты РНК (азотистые основания, рибоза и фосфат) не являются исходными частями предковой информационной молекулы (Hud et al., 2013). В частности, предполагается возможное участие в ней гексозы вместо рибозы (Krishnamurthy et al., 1996).

Таким образом, развитие репликаторов можно предположить в виде цепочки последовательных стадий:

пребиотический мир → «пре-РНК-мир» (?) → РНК-мир → протоклеточный (ДНК-РНК-белок) мир → одноклеточный организм → современный клеточный мир.

### **2.5.5. Гипотеза гиперциклов**

Гипотеза гиперциклов была первоначально представлена в форме дифференциального уравнения лауреатом Нобелевской премии по химии М. Эйгеном (Eigen, 1971). Позднее она была расширена в сотрудничестве с П. Шустером (Eigen, Schuster, 1977; 1979; 1982).

Гиперцикл — это способ объединения самовоспроизводящихся макромолекул в замкнутые автокаталитические химические циклы. Все молекулы связаны таким образом, что каждая из них катализирует создание своего преемника, а последняя молекула катализирует первую. Кроме того, каждая молекула дополнительно является объектом самовоспроизведения (рис. 2.11).

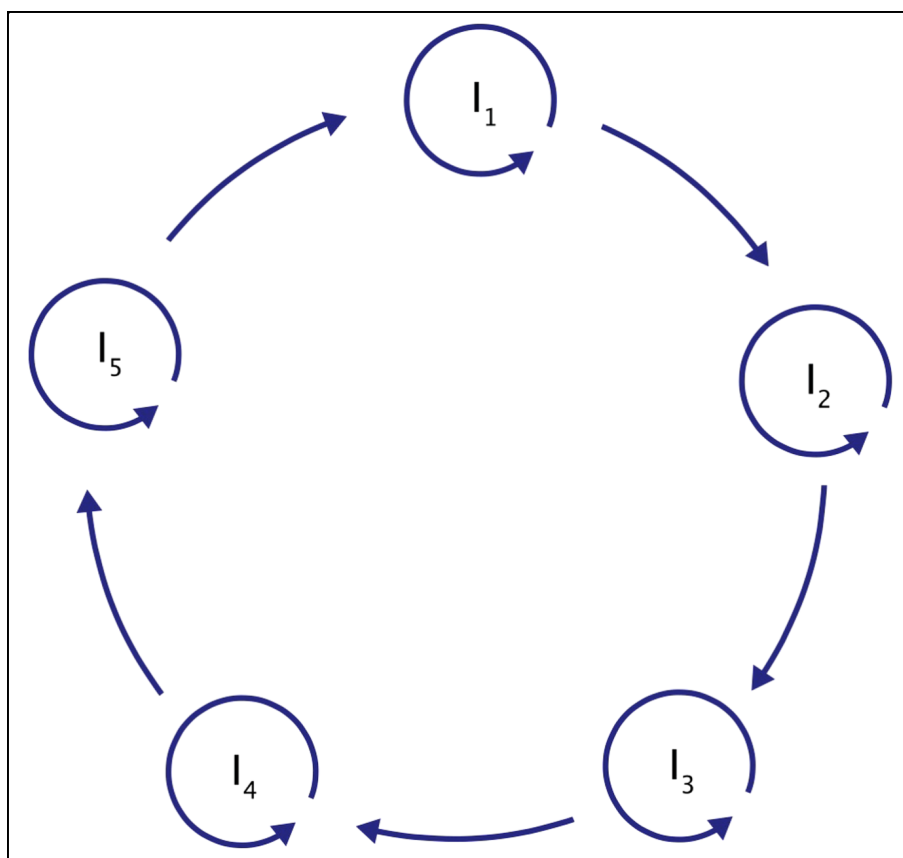


Рис. 2.11. Гиперцикл на основе рибозимов. Каждая молекула катализирует синтез следующей молекулы, последняя молекула гиперцикла катализирует первую. Каждая молекула самовоспроизводится (Szostak et al., 2016)

Теоретический анализ предполагает, что для одиночных самореплицирующихся информационных молекул высокая скорость мутаций была очень большой проблемой, и поддерживать процесс формирования жизни с большей вероятностью могли бы не одиночные молекулы, а сети взаимодействующих молекул (Eigen, 1971). Идея гиперцикла была предложена как решение проблемы *порога ошибки*, возникающей при репликации нуклеиновых кислот (см. 2.5.3.3). Включение в систему множества неидентичных молекул позволяет поддерживать высокое генетическое разнообразие в пределах гиперцикла. Каждая отдельно взятая молекула слишком коротка для хранения всей необходимой информации, но в совокупности они обеспечивали бы лучшую её сохранность.

На момент формулирования гипотезы ферментативные свойства были известны лишь у белков, а нуклеиновые кислоты считались только носителями ин-

формации, поэтому первоначально была предложена более сложная модель гиперцикла — с трансляцией (рис. 2.12). В этой модели требовалось наличие обоих типов полимерных цепей: нуклеиновых кислот, образующих квазивидовую группировку, и белков с ферментативными функциями (Eigen, Schuster, 1979). В таком сочетании РНК-матрица кодировала фермент, а фермент циклически катализировал репликацию РНК и позволял повысить её точность — образовывалась целостная система кооперативно взаимодействующих РНК и белков.

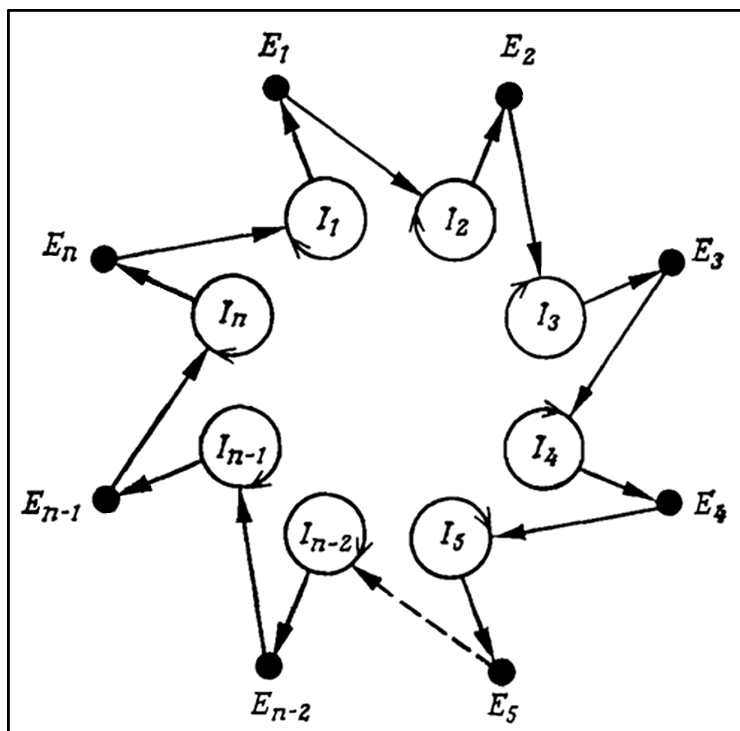


Рис. 2.12. Схематическое изображение гиперцикла с трансляцией.

Размерность  $2*n$ , то есть  $n$  нуклеотидов и  $n$  полипептидов (Эйген, Шустер, 1982)

Такая модель предполагала формирование трансляционного кода как необходимого условия возникновения гиперцикла. В настоящее время считается, что гиперцикл может быть реализован путём использования рибозимов без необходимости трансляции и участия белков, и вероятно, именно так возникла первая примитивная полимеразы (Szostak et al., 2016) (рис. 2.11). Таким образом, если данная гипотеза первоначально воспринималась как механизм *коэволюции* нуклеиновых кислот и белков, то теперь, вероятнее, это схема эволюции молекул РНК (хотя вариант с трансляцией также гипотетически возможен).

Гиперцикл является иным, более высоким уровнем самоорганизации, чем одиночные самовоспроизводящиеся молекулы. Систему, состоящую из всех цепочек преобразований, можно представить как единое целое, причём она подразумевает внутри себя и сотрудничество, и «эгоистические» действия (если возможны такие формулировки по отношению к молекулам). Гиперциклы подвержены дарвиновскому отбору, эволюция гиперцикла происходит путём создания новых компонентов через мутации его внутренних составляющих. Однако мутации могут и разрушать структуру гиперцикла, устойчивость к ним предполагается низкой (Szathmáry, 1986; Szathmáry, Demeter, 1987; Zintzaras et al., 2002).

Дальнейшее развитие гиперцикла подразумевает формирование некоего компартмента, и уже в нём — объединение элементов гиперцикла в единую цепь, являющуюся предшественником генома (Eigen, Schuster, 1979, 1982). То есть формируется новый индивидуум, который является итоговым результатом развития гиперцикла. Возвращаясь к идее эволюционных переходов (Maynard Smith, Szathmáry, 1995) (см. 1.6.1), формирование гиперцикла (если такое событие реально существовало), соответствует критериям основного эволюционного перехода (МТЕ) в развитии живого.

Гипотеза гиперциклов вызвала большой интерес и стимулировала появление значительного количества теоретических исследований и новых гипотез, однако экспериментально существование гиперциклов пока не доказано. Как прообраз рассматривали созданную *in vitro* смесь фрагментов РНК (из исходного рибозима Azoarcus), которые способны собираться в самовоспроизводящиеся рибозимы и спонтанно образуют кооперативную каталитическую сеть генетически родственных репликаторов с высокой динамикой кооперативного роста (Vaidya et al., 2012). Позднее было показано самовоспроизведение этой же рибозимной системы в коацерватах — с автокаталитической сборкой рибозима из более мелких фрагментов РНК. Разделённые по фазе отсеки коацервата придают такой автокаталитической сети устойчивость к внешним возмущениям (Ameta et al., 2023). Однако данные примеры не соответствуют приведённому выше определению гиперцикла — это не более, чем коллективный автокаталитический комплекс (Szathmáry, 2013).



### 2.5.6. Гипотеза прогена

Гипотеза прогена является альтернативой РНК-миру.

Пребиотически правдоподобных и экспериментально доказанных процессов самосборки РНК и белков пока не найдено. Это позволяет предположить, что синтез РНК и белков был совместным с пребиотических времён и далее эволюционировал в современные механизмы трансляции. Путь, который связал бы синтез нуклеиновых кислот и белков, предложил А. Д. Альтштейн в гипотезе прогенов (1987). Гипотеза постулирует возникновение первой генетической системы, состоящей из двух молекул: полинуклеотидного гена и полипептидной полимеразы, репликация и трансляция в этой системе происходит одновременно.

Ключевые особенности гипотезы (Altstein, 2015) заключаются в следующем.

Бимолекулярная генетическая система возникла не из мононуклеотидов и моноаминокислот, а из «прогенов» (аминоацилированных тринуклеотидов) — тринуклеотидов, к которым присоединена аминокислота, специфичная для первого динуклеотида прогена. Этот проген, собственно, и решает проблему генетического кода — соответствия тройки нуклеотидов определённой аминокислоте. Общая формула прогенов:  $NpNpNp \sim pX \sim Aa$ , где N — дезоксирибо- или рибонуклеозид, p — фосфат, X — бифункциональный агент, например, рибоза или другой углевод, Aa — аминокислота, ~ — макроэргическая связь. Такие прогены являются мономерами для одновременного синтеза полинуклеотида и полипептида. Рост системы контролировался растущим полипептидом. Предполагается, что прогены имеют преимущественно дезоксирибонуклеотидную (или смешанную) природу, а возникающая из них генетическая система основана на ДНК (или смешанной нуклеиновой кислоте).

Механизм образования прогена ( $NpNp + Np \sim pX \sim Aa$ ) позволяет объяснить возникновение генетического кода, а также отбор органических соединений для будущей генетической системы из разных энантиомеров (то есть появление гомохиральности).

Первый вирусоподобный организм, который Альтштейн назвал «протовироидом», предположительно сформировался и воспроизводился в пребиотических липосомоподобных структурах. Для его возникновения и размножения при

этом не требовалось ничего, кроме прогенов и условий для их образования. Популяция таких протовироидов была подвержена дарвиновской эволюции.

Исходя из данной гипотезы общая схема ранней эволюции такова: пребиотический мир → протовироидный (нуклеопротеиновый) мир на основе прогенов → протоклеточный (ДНК-РНК-белок) мир → одноклеточный организм → современный клеточный мир. Эта схема исключает существование независимого мира РНК как предшественника клеточного мира (Altstein, 2015).

Как признает автор, правила отбора, которые связывали бы соответствующие аминокислоты и соответствующие тринуклеотиды, все ещё во многом неясны и расплывчаты с физико-химической точки зрения. Однако предполагается, что селективное взаимодействие внутри аминокислотированных тринуклеотидов могло служить основой для развития генетического кодирования (Borsenberger et al., 2004). Была высказана идея, что аминокислота помогает нуклеотидам соединяться, удерживая их вместе (Альтштейн, Каверин, 1980; Nelsestuen, 1978), однако она считается недоказанной (Altstein, 2015).

### **2.5.7. Пребиотические автокаталитические комплексы**

Идея о том, что формирование жизни не обязательно должно сводиться к преобразованиям единственной молекулярной линии, а возможно коллективное самовоспроизведение комплекса различающихся молекул в едином компартменте, развивалась после М. Эйгена разными авторами с использованием различных методических подходов (Kauffman, 1986, 1993; de Duve, 1991; Fontana, Buss, 1994). Концепцию необходимо рассматривать как вариант голобиоза (см. 2.5), то есть она основывается на принципе «прежде всего метаболизм». Существует мнение, что первоначально основной функцией автокаталитического комплекса было не самовоспроизведение, а самоподдержание (Fontana, Buss, 1994). В рамках концепции предполагается, что жизнь началась с формирования системы из большого числа сравнительно мелких молекул, которые не самовоспроизводятся индивидуально, но могут коллективно образовывать автокаталитический комплекс, способный к самовоспроизведению (Jain, Krishna, 1998; Kaneko, 2002). Вероятно, наследование в такой системе было пошаговым, более простым и менее точным, чем в случае с РНК (Schiller, 2016). Предполагается, что самоподдерживающаяся автокаталитическая химическая

сеть является необходимым, но недостаточным условием для возникновения жизни (Hordijk et al., 2011). Разработки, связанные с данной концепцией, носят в основном теоретический характер (Virgo et al., 2016; Lancet et al., 2018), в качестве экспериментальных примеров используются исследования с упомянутым выше рибозимом Azoarcus (Vaidya et al., 2012; Mathis et al., 2017; Ameta et al., 2023). Однако как пример можно рассматривать и современную жизнь — она имеет черты автокаталитического комплекса, поскольку ни одна конкретная молекула не способна воспроизводить себя самостоятельно.

Существует мнение о том, что композиционные ансамбли, состоящие из мономерных взаимокаталитических молекул, представляют собой альтернативу информационным биополимерам как пути первичного наследования (Segré et al., 2001). Такие автокаталитические группы внутри везикулы предположительно могли образовывать композиционные геномы.

Приведённые гипотезы, вероятно, являются наиболее популярными, но совершенно не исчерпывают возможный спектр предположений о начале земной жизни.

## **Контрольные вопросы и задания**

(для обдумывания и самопроверки)

1. Каковы особенности взглядов разных религий на происхождение жизни? Меняются ли эти религиозные представления?
2. Чем различались концепции А. И. Опарина и Д. Холдейна?
3. Что именно было получено в знаменитом опыте С. Миллера и Г. Юри? Чем условия опыта отличались от современного состояния атмосферы Земли?
4. Противоречат ли друг другу концепции панспермии и биохимической эволюции?
5. Какие земные организмы способны сохранить жизнеспособность в условиях космического пространства?
6. Возможен ли абиогенез в современной биосфере Земли? Почему?
7. Является ли пребиотическая эволюция дарвиновской?

8. Где, по вашему мнению, начиналась жизнь?

9. ДНК и РНК — какая из этих молекул предположительно была первой в процессе формирования жизни и почему?

10. Какие положения концепции РНК-мира вам кажутся наиболее проблематичными?

11. Какой вариант условий среды, по вашему мнению, является наиболее вероятным источником жизни на Земле?

12. В каких условиях возможно совместное формирование пуриновых и пиримидиновых нуклеотидов?

13. В чём суть различий гипотез гиперциклов, прогенов и концепции пребиотических каталитических комплексов?

## Рекомендуемая литература к разделу 2

Молекулярная биология клетки : в 3 т. / Б. Альбертс [и др.] ; пер. с англ. А. А. Светлова и О. В. Карловой ; под ред. А. А. Миронова и Л. В. Мочаловой. — Москва : НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика» ; Ижевск : Ин-т компьютерных исслед., 2013. — 2764 с.

*Никитин М.* Происхождение жизни : от туманности до клетки / М. Никитин. — Москва : Альпина нон-фикшн, 2016. — 540 с.

Проблемы происхождения жизни : сборник научных статей / Российская акад. наук ; редкол. : А. И. Григорьев и др. — Москва : ПИН РАН, 2009. — 257 с.

*Спирин А. С.* Молекулярная биология. Рибосомы и биосинтез белка : учебное пособие / А. С. Спирин. — Москва : Лаб. знаний, 2019. — 575 с.

Биомолекула : [сайт]. — [Б. м.], cop. 2007—2024. — URL: <https://biomolecula.ru/> (дата обращения: 06.08.2024).

## 3. Между живым и неживым

### 3.1. Неклеточные формы

Традиционно мы считаем живыми организмы, имеющие клеточную структуру и соответствующие признакам, перечисленным в разделе 1.3. Неклеточные формы, проявляющие только некоторые признаки живого, определяют как «организмы на краю жизни» или «репликаторы», тем не менее они тоже являются частью биоты. Их жизнедеятельность зависит от клеточных организмов, к автономному размножению эти формы не способны и могут воспроизводиться только с использованием белоксинтезирующих и энергетических систем клетки-хозяина. Наследственная информация у подавляющего большинства из них хранится либо в ДНК, либо в РНК (см. 3.1.1), тогда как во всех клеточных организмах присутствуют нуклеиновые кислоты обоих типов. Отдельная, крайне своеобразная группа — *прионы* (см. 3.1.6), они не содержат нуклеиновых кислот.

Неклеточные формы различаются по происхождению, уровню сложности, особенностям воспроизведения, влиянию на клетку-хозяина, относительной самостоятельности, способности пассивного существования вне клетки. Они невероятно многочисленны (Breitbart, Rohwer, 2005), не уступают по общей численности клеточным организмам и, скорее, даже превосходят их. Теоретические модели показывают, что появление таких эгоистичных элементов является внутренней особенностью репликаторных систем (Eigen, 1973; 1993; Szathmáry, Demeter, 1987; Takeuchi, Hogeweg, 2012; Koonin et al., 2017).

Происхождение предполагается *полифилетическим*, причём разные формы появились в разное время. Некоторые из них являются производными от генома клеточных организмов. В то же время и сам геном всех клеточных организмов содержит более или менее преобразованные структурные блоки, ранее полученные от неклеточных форм. Между неклеточными сущностями и клеточными организмами в эволюции нет непроходимой границы: некоторые неклеточные формы могут попеременно находиться то вне клетки в неактивной форме, то в составе клеточного генома, то в виде самостоятельной структуры в цитозоле клетки.

Существуют разные мнения о том, что сформировалось раньше — клетки или неклеточные формы, но их взаимодействие продолжается, и они влияли и продолжают влиять на эволюцию друг друга.

Обычно выделяют следующие неклеточные формы: вирусы, вириды, *сателлиты*, *транспозоны*, *ретротранспозоны*, *плазмиды*, прионы. Приведённый список всего разнообразия не исчерпывает.

### 3.1.1. Вирусы

Наиболее многочисленная группа неклеточных форм. Это инфекционные агенты, состоящие из генетического материала (РНК или ДНК) и белковой оболочки (*капсид*). Капсид состоит из повторяющихся морфологических субъединиц — *капсомеров*, состав его белка кодируется вирусным геномом. Геном вместе с капсидом составляют нуклеокапсид.

У некоторых вирусов есть ещё липидная оболочка (*суперкапсид*), состоящая из модифицированной клеточной мембраны клетки-хозяина (фосфолипидов и белков). В состав суперкапсида входят также вирусные гликопротеины, выполняющие рецепторные функции. Вирусы с суперкапсидом называют оболочечными, соответственно, вирусы, у которых нет суперкапсида, — безоболочечные.

Вирусы бактерий обычно именуют *бактериофагами* или фагами.

Открыты вирусы в 1892 г. русским биологом Д. И. Ивановским. Концепцию вирусов, описывающую их молекулярные и биохимические различия с бактериями и внятно отделяющую их от любых микроорганизмов, сформулировал А. Львофф (Lwoff, 1957).

**Организация генома вирусов** очень многообразна: в этом смысле они более разнообразны, чем растения, животные, археи и бактерии. Размеры генома одного из самых крупных известных вирусов — мимивируса, и самых маленьких вирусов отличаются друг от друга на три порядка (Koonin et al., 2006). Вирусный геном может быть представлен однонитевыми или двунитевыми молекулами РНК или ДНК, причём эти молекулы могут быть линейными или кольцевыми (рис. 3.1).

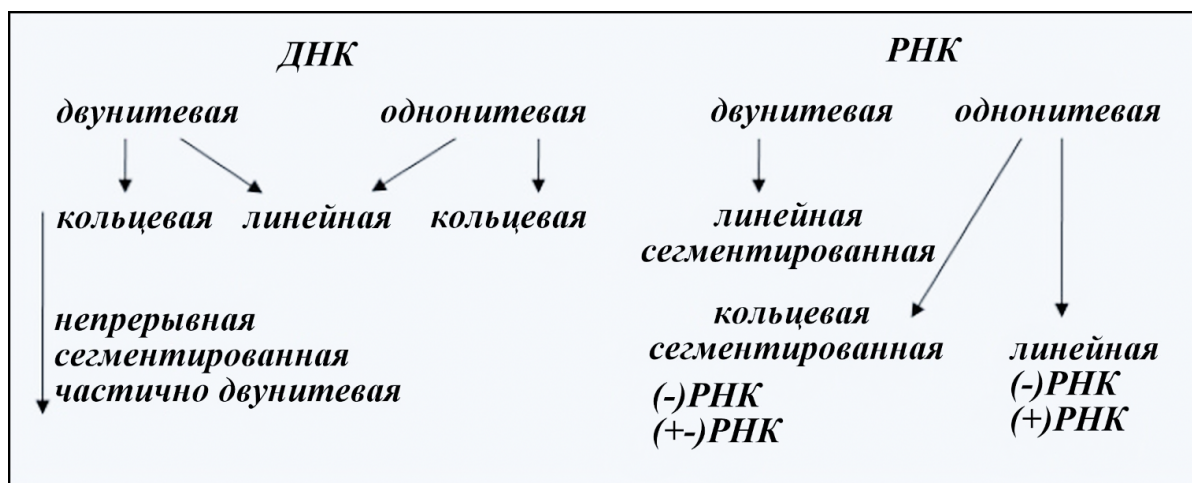


Рис. 3.1. Разнообразие вирусных геномов (Сизенцов и др., 2012)

Одноцепочечная РНК может быть положительной полярности (+)РНК — тогда вирусная РНК является также и полноценной матричной РНК для всех или части генов вируса; отрицательной полярности (–)РНК — такая РНК не имеет свойств матрицы для синтеза белков. В этом случае для образования матричной РНК необходимо наличие вирусного фермента, который в клетке на основе (–)РНК синтезирует комплементарную ей (+)РНК, которая и будет служить матрицей для синтеза вирусного белка. У некоторых вирусов существует (±)РНК (амбисенсная РНК), содержащая в пределах одной молекулы участки, соответствующие (+)РНК, а также участки отрицательной полярности (–)РНК (Auperin et al., 1984; Ihara et al., 1984).

Цепь ДНК может состоять из двухцепочечной и одноцепочечной части, в частности, у возбудителя гепатита В геном находится в кольцевой двухцепочечной молекуле ДНК, где (+) цепь ДНК является недостроенной и составляет две трети от длины (–) цепи ДНК (Соболева, 2022).

У нескольких вирусов с двойной цепью ДНК в вирусной частице обнаружены также молекулы РНК — *транскрипты* вирусных генов: у мимивируса (Raoult et al., 2004; Suzan-Monti et al., 2006), у цитомегаловируса человека (Bresnahan, Shenk, 2000; Greijer et al., 2000), вируса простого герпеса I типа (Sciortino et al., 2001) и некоторых других (Zhou Y. et al. 2020). Предполагается, что такой механизм экспрессии вирусных генов позволяет осуществлять синтез белка внутри инфицированной клетки сразу после проникновения вируса — ещё до транскрипции с вирусного генома (Bresnahan, Shenk, 2000).

Геномы большинства вирусов мутируют гораздо быстрее, чем геномы клеточных организмов, происходит это из-за типично низкой точности репликации вируса, что связано с отсутствием механизмов исправления ошибок и с сильным давлением отбора на вирусы (Koonin et al., 2020). В целом для РНК-вирусов характерна более высокая частота мутаций в сравнении с ДНК-вирусами, однако это не жёсткая закономерность — известны и ДНК-вирусы с высокой изменчивостью (Sanjuan et al., 2010).

Существующая схема классификации вирусов основана на типах нуклеиновых кислот генома вируса (ДНК : РНК : две цепочки : одна цепочка) и способах их репликации (Baltimore, 1971; Агол, 1974), то есть это классическая искусственная классификация («по Балтимору»), основанная на доступных для исследователя признаках. Хотя она и логична, и удобна, но не отражает эволюционных взаимоотношений вирусов, соответственно, «классы» в ней не являются монофилетическими группами и не должны восприниматься как таксоны (Пиневиц и др., 2020). После развития технологии *секвенирования* нуклеиновых кислот для классификации начали активно использовать подробную информацию о геноме, так, создан обновлённый вариант классификации вирусов (Koonin et al., 2020, 2021). Первый вариант методики секвенирования был предложен ещё в 1975 году (Sanger, Coulson, 1975), с тех пор технологии непрерывно развиваются, процесс секвенирования убыстряется и становится всё дешевле и всё доступнее для исследователей.

### **3.1.1.1. Жизненный цикл вирусов**

Вирусные частицы, находящиеся вне клеток и используемые для переживания неблагоприятных условий, называют *вирионами*. Они не проявляют признаков биологической активности, пока не столкнутся с клеткой-хозяином. Циклы вирусов растений и грибов могут несколько отличаться от приведённой ниже схемы, в частности, у сосудистых растений перенос вируса от одного растения к другому осуществляется обычно через переносчиков, важнейшими из которых являются протисты, аскомицеты, нематоды, клещи и насекомые (Пиневиц и др., 2020), передача между клетками одного растения происходит через *плазмодесмы* и по сосудистой системе.



В клетке, которая поддерживает полный цикл репликации вируса, этот цикл подразделяется на пять этапов (Madigan et al., 2017).

**1. Прикрепление (адсорбция) вириона к клетке** — это основная характеристика, определяющая специфичность вируса к хозяину. У вириона на внешней поверхности капсида или суперкапсида находится один или несколько вариантов белков, которые взаимодействуют со специфическими мембранными рецепторами клетки. Клеточные рецепторы — белковые структуры (обычно белок или гликопротеин), способные специфично реагировать изменением своей пространственной конфигурации на присоединение молекулы определённого химического вещества. Они обеспечивают связь между клеткой и внеклеточным пространством, участвуют в перемещении через мембрану веществ, необходимых для обеспечения жизнедеятельности клетки. Многие вирусы для прикрепления задействуют одновременно более одного рецептора клеточной поверхности. Кроме собственно участия в процессе прикрепления, рецепторы активно задействованы в проникновении вируса и инициируют конформационные изменения в нём, приводящие далее к снятию капсида (Evans, 2008). В отсутствие своего специфического рецептора вирус не может прикрепиться к клетке и, следовательно, не может её инфицировать. Если рецептор изменён, например в результате мутации, то клетка-хозяин может стать устойчивой к вирусной инфекции.

## **2. Проникновение вируса в клетку-хозяина**

**Безоболочечный вирус** после прикрепления к вирусному рецептору проникает в клетку двумя способами:

- локальное растворение оболочки клетки — путь проникновения, который используют бактериофаги. Фаг сокращается и инъецирует свой геном в клетку, его белковый капсид остаётся снаружи;
- эндоцитоз — проникновение через окаймлённую ямку, сформированную выпячиванием клеточной мембраны внутрь клетки. У клетки такой способ проникновения (рецептор-опосредованный эндоцитоз) предназначен для избирательного поглощения макромолекул. Мембрана ямки потом замыкается в отщепляющуюся внутрь клетки везикулу (вакуоль) (Stahl, Schwartz, 1986). В клетке она может передвигаться в любом направлении и далее сливается с клеточ-

ной мембраной, высвобождая содержимое — в данном случае вирусную частицу. Вероятно, это наиболее распространённый способ проникновения вирусов в эукариотическую клетку.

**Вирус, покрытый липидной оболочкой**, после прикрепления к вирусному рецептору проникает в клетку тремя разными способами: через слияние мембран (рис. 3.2, А), через эндоцитоз (рис. 3.2, В) или через макропиноцитоз (рис. 3.2, С) (Chang, Dutch, 2012). Макропиноцитоз — это вариант эндоцитоза, обычно участвующий у клеток в поглощении воды. Вирусные частицы в этом варианте проникновения активируют сигнальные пути, запускающие «взъерошивание» мембраны — это позволяет сформировать большую вакуоль, в которой вирус попадёт в клетку (Mercer, Helenius, 2009).

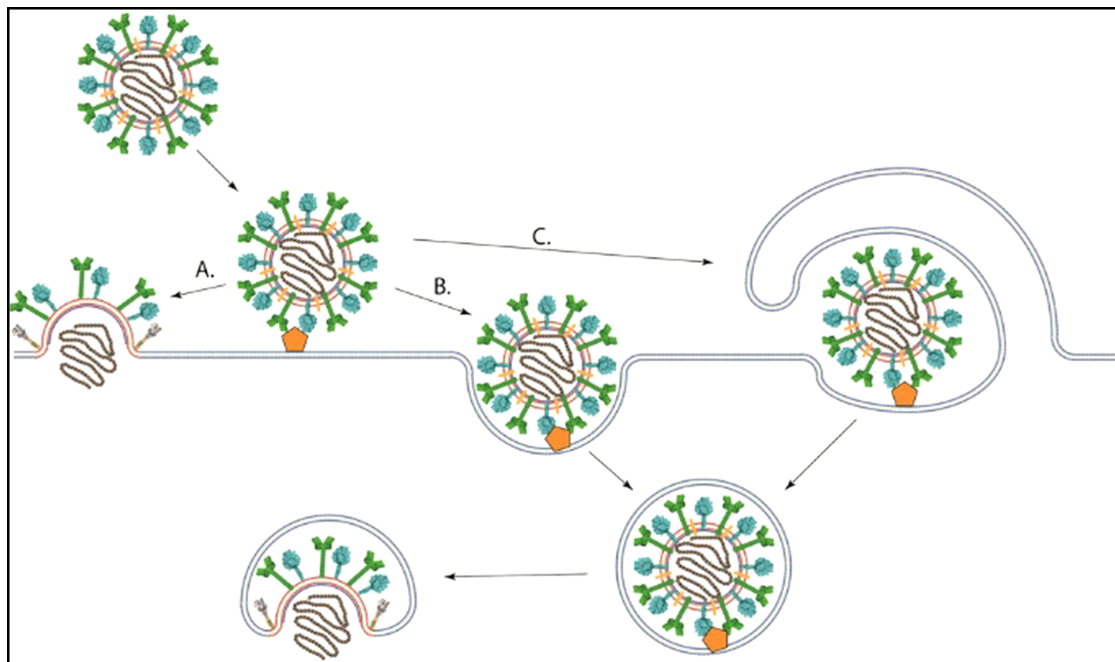


Рис. 3.2. Схема различных способов проникновения парамиксовирусов (оболочечные вирусы) в клетку, каждый из путей начинается со связывания с рецептором на клеточной мембране:

- А — слияние мембран вируса и клетки на плазматической мембране;
- В — рецептор-опосредованный эндоцитоз; С — макропиноцитоз (Chang, Dutch, 2012)

У бактериофагов высвобождение генома из капсида происходит во время проникновения в клетку, у прочих вирусов процесс снятия капсида протекает при помощи ферментов клетки (раздевание вируса) и его рассматривают как до-

полнительный этап жизненного цикла. Итоговым продуктом раздевания являются нуклеиновые кислоты, у некоторых вирусов — нуклеиновые кислоты, связанные с внутренним вирусным белком (Сизенцов и др., 2012).

**3. Синтез вирусной нуклеиновой кислоты и белков капсида** механизмами клетки-хозяина, перенаправляемыми вирусом. Данный этап иногда подразделяют на два — транскрипцию и трансляцию (Сизенцов и др., 2012). Вирусная нуклеиновая кислота кодирует синтез структурных белков, входящих в состав вириона, и неструктурных белков, которые являются ферментами, обеспечивающими репродукцию вируса. Не все ферменты, необходимые для репликации, могут присутствовать в клетке — здесь нет ферментов, необходимых для синтеза матричной РНК на вирусных РНК. Ферменты, способные транскрибировать вирусную ДНК, есть только в ядре эукариотической клетки, куда могут попасть не все вирусы. Соответственно, вирусы должны создавать самостоятельно недостающие ферменты: они либо доставляются в клетку вместе с нуклеиновой кислотой, либо синтезируются уже в клетке на её рибосомах.

После того как нуклеиновая кислота вируса отделена от сопровождающих белков, эти молекулы воспроизводятся в разное время и в разных структурах клетки, а затем собираются в новые вирионы. Такой способ репродукции называется дизъюнктивным (разобщённым). В зависимости от типа вирусного генома (ДНК или РНК) синтез компонентов дочерних вирионов протекает либо в цитоплазме, либо в цитоплазме и ядре клетки. Репликация и транскрипция генома у ДНК- и РНК-вирусов различны и детально описаны в учебной литературе по вирусологии (Зинченко, Паруль, 2005; Сизенцов и др., 2012; Пиневиц и др., 2020).

#### **4. Сборка капсидов и упаковка вирусных геномов** в новые вирионы.

Капсид формируется в результате самосборки составляющих его белковых капсомеров при взаимодействии их с нуклеиновыми кислотами вируса. Сложность процесса различается — в простейшем варианте в нём участвуют только капсомеры и нуклеиновые кислоты, но у некоторых вирусов это многостадийный процесс с участием особых белков.

Чаще всего первоначально формируется пустой капсид, и далее он заполняется нуклеиновой кислотой, процесс пока изучен недостаточно (Пиневич и др., 2020). Места сборки у разных вирусов различаются: у некоторых это происходит в цитоплазме, у других — в ядре, а сборка нуклеокапсида ретровирусов — на внутренней поверхности клеточной мембраны.

Количество формируемых вирионов может быть очень велико: в эксперименте показано, что одна заражённая клетка Т-лимфоцита человека может произвести около  $10^4$  копий РНК-вируса (Iwami et al., 2012).

**5. Высвобождение новых вирионов из клетки.** Основные пути воспроизведения бактериофагов в клетке — литический и лизогенный циклы. В *литическом цикле* вирус выходит из клетки через её разрушение, в *лизогенном цикле* вирус не продуцирует новые вирионы в окружающую среду и воспроизводится вместе с клеткой-хозяином.

**Литический цикл (литическая инфекция).** Выход через гибель клетки и её разрушение (лизис). При этой схеме вирус блокирует важнейшие механизмы жизнедеятельности клетки, что в конечном итоге приводит к разрушению её мембранных барьеров и заканчивается гибелью клетки-хозяина и выходом новой генерации вирионов — это продуктивная инфекция, типичная для большинства вирусов. Для *вирулентных* бактериофагов это единственная стратегия. Цикл может прерваться на стадии транскрипции и трансляции — это абортивная инфекция, в этом случае новая генерация вирусов не образуется. Причина — попадание вируса в нечувствительную или не способную обеспечить полный репродуктивный цикл клетку и пр. Клетка при этом может выживать, но иногда погибают и вирус, и клетка-хозяин.

Возможны варианты выхода вирионов из клетки, не приводящие к её немедленному разрушению. Выход путём «почкования» через клеточную оболочку — наиболее частый способ для оболочечных вирусов, которым нужна клеточная мембрана для создания собственного суперкапсида. При отпочковывании нуклеокапсид вириона не просто упаковывается в существующую клеточную мембрану — её белковая составляющая модифицируется путём замены

белков клетки-хозяина на специфические гликопротеины оболочки вируса. Вирус может созревать путём отпочковывания либо на цитоплазматической мембране, либо на мембранах цитоплазматических органелл. При отделении вириона сначала образуется перетяжка с порой внутри, потом происходит разделение мембран (Пиневиц и др., 2020). Почкование не приводит к немедленному разрушению клетки-хозяина, целостность её цитоплазматической мембраны сохраняется, но жизнеспособность клетки снижается, что в итоге постепенно ведёт к её гибели. Процесс широко распространён у вирусов, паразитирующих у эукариотов (примеры — вирус иммунодефицита человека, вирус гриппа и др.). Показано, что архейные оболочечные вирусы могут выходить из инфицированной клетки археи через аналогичный процесс (Quemin et al., 2016).

Вирионы могут также покинуть клетку через экзоцитоз. Транспортная система клетки используется для включения вирионов в везикулы, которые далее переносятся на клеточную мембрану и высвобождаются в межклеточное пространство. Так, в частности, происходит выделение из клетки вирионов ветряной оспы (Olson, Grose, 1997).

**Лизогенный цикл.** Вирус может продолжать существовать и не продуцируя новые вирионы в окружающую среду. Умеренные бактериофаги используют две стратегии, переходя от одной к другой (рис. 3.3). Их геном обратимо взаимодействует с генетической системой бактериальной клетки-хозяина, встраиваясь в хромосому или сохраняясь в виде плазмиды. Далее вирусный геном реплицируется синхронно с ДНК хозяина при делении клетки и называется профагом. Клетка при этом нормально функционирует, благодаря наличию профага она обладает иммунитетом к заражению фаговыми частицами того же типа. При наступлении каких-то условий или спонтанно профаг переходит к литическому циклу, описанному выше, и клетка погибает (Кребс и др., 2017). Жизненный цикл вирусов без формирования вириона — с репликацией только вирусной ДНК, встроенной в хромосому хозяина или существующей в цитоплазме в виде внехромосомного генетического элемента, называется лизогенным циклом (Кребс и др., 2017).

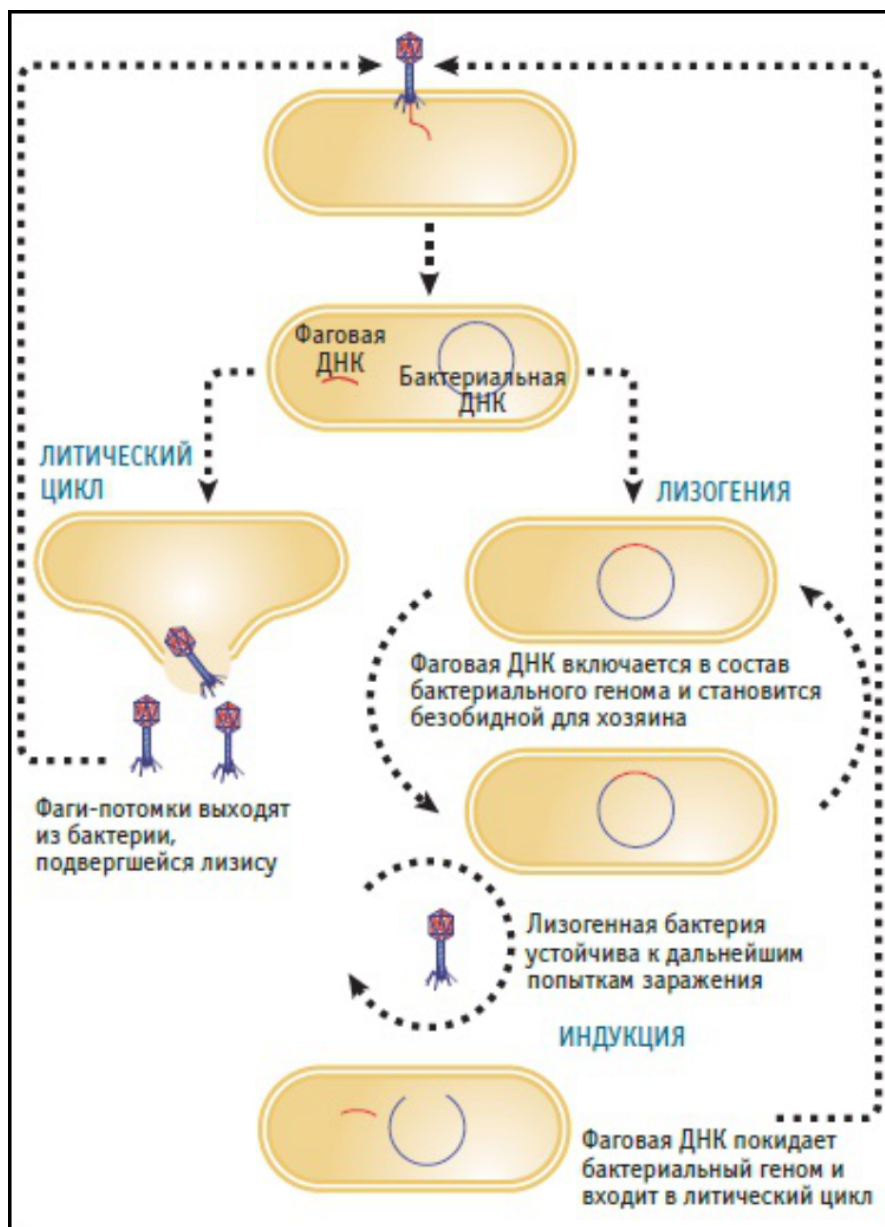


Рис. 3.3. Жизненный цикл умеренных бактериофагов. Литический цикл направлен на быстрое воспроизведение вирионов и приводит к гибели бактерии-хозяина. Лизогенный цикл позволяет сохранять фаговый геном как часть генетической информации бактерии. Процесс выведения профага из лизогенного цикла называется *индукция* (Кребс и др., 2017)

Бактерия с профагом может получить новые или ранее утраченные гены, а с ними какие-либо селективные преимущества. Геном фага сохраняется в бактериальных клетках долгое время, не переходя в активную фазу, что уменьшает риск гибели в окружающей среде (в сравнении с вирионом) и создаёт условия

для преобразования через накопление мутаций, рекомбинацию с другими генетическими элементами и генами бактерии-хозяина (Крылов, 2017).

**Ретровирусы** — семейство РНК-содержащих вирусов, заражающих преимущественно позвоночных, они отличаются от прочих вирусов системой воспроизведения.

Вне клетки ретровирус существует в виде одноцепочечного (+)РНК-генома, упакованного в белковый капсид вместе с ферментом обратной транскриптазой, структура которого закодирована в вирусе. Во время процесса инфицирования вирусная РНК вводится в клетку и конвертируется в молекулу двухцепочечной ДНК благодаря действию этого важнейшего фермента, который способен строить ДНК как на матрице РНК, так и на матрице ДНК (Альбертс и др., 2013).

Если более подробно, то первоначально на матрице (+)РНК строится комплементарная ей цепь ДНК (при этом образуется гибридная двойная цепь РНК—ДНК). Затем цепь РНК расщепляется, а вместо неё достраивается цепь ДНК. То есть синтез происходит обратно обычной схеме — не РНК на матрице ДНК, как у подавляющего большинства организмов, а ровно наоборот. Соответственно, начало названия этой группы «ретро-» и является указанием на обратное направление копирования генетической информации.

Затем новая ДНК включается в хромосому клетки-хозяина с помощью фермента интегразы. Такая ретровирусная ДНК называется *провирусом*. Клетка-хозяин обрабатывает вирусную ДНК как часть своего собственного генома, транскрибируя и транслируя вирусные гены вместе с собственными генами клетки, производя белки, необходимые для сборки новых копий вируса. При митозе и мейозе провирус передаётся дочерним клеткам и потомкам.

Геномы эукариотов, в особенности многоклеточных, таких как растения и животные, содержат большое количество генов, принадлежавших в прошлом ретровирусам, инфицировавшим зародышевые линии предковых видов и передаваемым от родителей к потомкам.

К ретровирусам относится вирус иммунодефицита человека.

Повсеместное распространение вирусов в сочетании с теоретическим аргументом о том, что генетические паразиты неизбежно появятся в репликаторных системах (Koonin et al., 2017), подразумевает, что весь ход эволюции жизни на самом деле является историей коэволюции вируса и хозяина (Koonin, 2016; Frank, Feschotte, 2017). Эта эволюционная характеристика вирусов ярко отражена в книге М. Кордингли «Вирусы. Драйверы эволюции. Друзья или враги» (2019).

### **3.1.1.2. Происхождение вирусов**

Этот вопрос очень важен для понимания процесса формирования мира живых организмов. Вероятно, первые вирусы возникли ещё до появления LUCA (Last Universal Cellular Ancestor — последний универсальный клеточный предок). Возникали они, видимо, на разных стадиях эволюции, многие — когда клетки современного типа с большими ДНК-геномами уже были полностью сформированы (Krupovic et al., 2020).

У вирусов нет ни одного универсально консервативного гена, поэтому вирусы в целом явно полифилетичны. Как монофилетические группы можно выделить все вирусы с геномами РНК (за единственным исключением вируса гепатита дельта и его родственников), а также вирусы с обратной транскрипцией с геномами двухцепочечной ДНК (Koonin et al., 2021). Существуют три основные гипотезы происхождения вирусов. Они кажутся взаимоисключающими в отношении происхождения какой-либо конкретной группы, но разные группы вирусов потенциально могли эволюционировать различными путями (Krupovic et al., 2019), то есть все три гипотезы могут соответствовать разным вирусам.

**Регрессивная гипотеза** (вырождения или редукционная). Согласно этой гипотезе, вирусы когда-то были мелкими клетками, паразитирующими в более крупных. С течением времени эти клетки предположительно утратили гены, которые были «лишними» при паразитическом образе жизни.

Это наименее популярная гипотеза, однако и такой путь формирования отдельных вирусов не исключён. Противоречат этой гипотезе, как общей, разнообразие вирусов, отсутствие кандидата на роль предкового протовируса.



Не согласуется с ней и преобладание в консервативной части вирусных геномов генов, не имеющих клеточных аналогов (Koonin et al., 2006).

Открытие гигантских вирусов (см. ниже) с большим геномом, в котором закодированы многие компоненты системы трансляции, вызвало возрождение данной гипотезы как минимум применительно к этой группе (Abergel et al., 2015; Abrahao et al., 2017).

**Гипотеза клеточного происхождения** (вирусы как потомки субклеточных структур — гипотеза бродяжничества или беглой ДНК). Некоторые вирусы могли появиться из фрагментов ДНК, которые «высвободились» из генома более крупного организма. Гипотетические предки — хромосомы, рибосомы, плазмиды или транспозоны.

Гипотеза отчасти правдоподобна в отношении ДНК-вирусов, но не может объяснить происхождение РНК-содержащих вирусов из-за отсутствия сходства между их геномами и рибосомной РНК. Как и предыдущая гипотеза, она не объясняет наличие у вирусов важных генов, не имеющих клеточных аналогов (Koonin et al., 2006).

Обновлённая версия этой гипотезы предполагает, что какие-то ранние вирусы «сбежали» не из современных клеток, а из древних, которые были предшественниками LUCA (Forterre, Krupovic, 2012).

**Гипотеза коэволюции** (гипотеза первичности вирусов) — это идея о том, что вирусы нужно воспринимать как отражение первых, ранних стадий эволюции жизни или даже пред-жизни, была высказана ещё в 1920-е годы Д. Холдейном (см. 2.5.2). Гипотеза предполагает, что вирусы возникли из сложных комплексов белков и нуклеиновых кислот — либо до первых клеток, либо одновременно с ними. То есть вирусы — это потомки ранних самовоспроизводящихся систем, которые утратили способность самостоятельной репликации, и для воспроизведения им необходимы другие репликаторы. Эта гипотеза сейчас считается наиболее вероятной. Основанием для таких предположений, в частности, служат результаты анализа геномов гигантских вирусов NCLDV (nucleocytoplasmic large DNA viruses — крупные ядерно-цитоплазматические ДНК-содержащие вирусы). У них найдены наиболее крупные вирусные геномы, некоторые их гены участвуют в трансляции. Установлено, что геном обще-

го предка вирусов группы NCLDV содержал 47 генов, отвечающих за важнейшие функции: репликацию ДНК, транскрипцию и сборку вирионов (Пиневиц и др. 2020).

Рассмотрим две версии последней гипотезы, частично схожих, частично различающихся. Первый вариант из приведённых представляется более проработанным, обоснованным и более вероятным, однако совместное их рассмотрение весьма полезно, поскольку они основаны на разном порядке предполагаемых событий.

**1. Гипотеза Е. Кунина с коллегами** (Koonin, Martin, 2005; Koonin et al., 2006, 2022; Kuperovic et al., 2019). В рамках этой гипотезы генетические элементы, родственные вирусам (то есть предки вирусов), появились раньше клеточных организмов, а клеточная форма возникла уже на их основе.

Жизнь предположительно зародилась в микроскопических неорганических ячеистых структурах. Рибозимы там накапливались в ячейках и могли передвигаться между ними. Ретроидные элементы (ретроны, интроны групп I и II)\* предположительно сформировались также во времена РНК-мира и РНК-белкового мира. Небольшое «ядро» вирусных генов, ответственных за репликацию генома, по-видимому, произошло от первичных репликаторов — из предбиологического пула генетических элементов (Koonin et al., 2006).

**\*Терминологические пояснения:**

Ретрон — это элемент генома бактерий, кодирующий химерную молекулу, состоящую из РНК и одноцепочечной ДНК. В РНК закодирован фермент обратная транскриптаза, необходимый для функционирования этой химерной молекулы (Lampson et al., 1989). Ретроны в бактерии обеспечивают систему антифаговой защиты (Millman et al., 2020).

Интрон — участок ДНК, который не несёт информации о синтезе специфического для этого гена продукта (белка), расположен между кодирующими участками (экзонами). Транскрибируется, но потом исключается из транскрипта во время *сплайсинга*, в зрелой РНК отсутствует.

Интроны группы I — способны самостоятельно выделяться из транскриптов хозяина, действуя как рибозимы. Некоторые интроны группы I являются мобильными генетическими элементами. Существует предположение, что ин-

троны группы I эволюционировали как паразитические РНК (рибозимы) в абиотических компартментах, в которых находились ранние формы мира РНК (Koonin et al., 2006).

Интроны группы II — являются разновидностью ретротранспозонов, кодируют обратную транскриптазу (Lambowitz, Zimmerly, 2011).

Прочие гены, а таковых большинство, в том числе гены, кодирующие капсидные белки, впоследствии были приобретены от доклеточных и клеточных хозяев. Начало захвата этих генов по времени предшествовало последнему универсальному клеточному предку LUCA и до сих пор продолжается (Krupovic et al., 2019). Вероятно, сначала возникли предковые РНК-вирусы с однонитевым и двунитевым геномом. РНК-зависимая РНК-полимераза (RdRP), необходимая для их репликации, закодирована в геномах РНК-вирусов. Формирование РНК-зависимой ДНК-полимеразы, которая структурно сходна с уже упомянутой RdRP, приводит к первому появлению ДНК у вирусов через синтез на матрице РНК путём обратной транскрипции. Предположительно возможность обратной транскрипции с РНК на ДНК связана с ретроидными элементами. Известно, что *интроны группы II*, входящие в геном бактерий, кодируют обратную транскриптазу (Lambowitz, Zimmerly, 2011), которая могла обеспечить для геномов РНК путь к созданию комплементарной ДНК. А далее это могло привести к замене геномов РНК геномами ДНК (Fine, Pearlman, 2023). Исходной обратной транскриптазой для перехода генома РНК в ДНК мог быть и рибозим. Внятных доказательств любого из этих двух сценариев нет, но идея с рибозимом, вероятно, эволюционно проще и согласуется с обнаружением искусственного рибозима, способного к обратной транскрипции (Samanta, Joyce, 2017). Значительное генетическое разнообразие и первый ДНК-геном сформировались ещё до появления полноценных клеток, на этой ранней стадии эволюции происходило обширное смешивание генов разных репликаторов (рис. 3.4).

	Вирусы архей	Бактериофаги
	Археи с плазмидами, интронами I группы	Бактерии с плазмидами, интронами I и II групп
формирование клеток с мембранами	↑ ↑ LUCA	
замена геномов РНК на геномы ДНК	<b>ДНК-мир</b>	
появление ДНК	<b>РНК/ДНК ретромир</b>	
появление белков	<b>РНК/белковый мир</b>	
появление РНК	<b>РНК-мир</b>	
		Клетки
		ДНК-вирусы, плазмиды
		ретроны, интроны II группы
		РНК-вирусы с однопитевым и двунитевым геномом
		рибозимы (интроны I группы)

Рис. 3.4. Схема модели перехода от доклеточного мира РНК к археям и бактериям по гипотезе Е. Кунина с коллегами (Koonin, Martin, 2005; Koonin et al., 2006, 2022; Krupovic et al., 2019)

Компьютерное моделирование эволюционных событий позволило предположить, что появление капсидоподобных структур у ранних репликаторов могло стабилизировать их *метапопуляции*, поскольку позволяло перемещаться между неорганическими компартментами. Это ограничивало воздействие репликационных паразитов, которые могли приводить к гибели группировки репликаторов в отдельных компартментах (Jalasvuori et al., 2015). Далее появились клетки с мембранами: археи и эубактерии. Предполагается, что отбор шёл против чрезмерно агрессивных паразитов, уничтожавших ансамбли генетических элементов хозяина, и сформировал умеренных вирусоподобных агентов и примитивные защитные клеточные механизмы (Koonin et al., 2006).

Исследования капсидов вирусов показали, что многие, если не все, капсидные белки неоднократно и независимо эволюционировали из предковых белков клеточных организмов (Krupovic, Koonin, 2017). Поскольку разнообразие ви-

русных геномов явно не связано в своём происхождении с клетками, то это свидетельствует о более раннем формировании геномов вирусов в сравнении с их капсидами. Использование вирусами новых заимствованных генов можно подразделить на два направления: либо это гены с функциями, способствующими репродукции вируса, либо продукт данного гена (белок) перепрофилировался для выполнения каких-либо уникальных функций вируса (Koonin et al., 2022).

Появление эукариотической клетки — это второй плавильный котёл эволюции вирусов, из которого произошли основные группы эукариотических вирусов в результате обширной рекомбинации генов различных бактериофагов, архейных вирусов, плазмид и эволюционирующих эукариотических геномов (Koonin et al., 2006). Эукариоты в итоге унаследовали генетические структуры предковых клеток бактерий, архей и их вирусов. Подавляющее большинство вирусов эукариотов оказалось родственно вирусам бактерий, а не архей (Krupovic et al., 2023). Новые группы вирусов неоднократно возникали и возникают на всех этапах эволюции жизни (Krupovic et al., 2019).

Ныне существующие вирусоподобные сущности, такие как прокариотические ретроэлементы (ретроны и интроны групп I и II) и различные небольшие плазмиды, сохранили безкапсидный образ жизни с момента их предполагаемого появления и по сей день (Koonin et al., 2006).

Такой вариант гипотезы происхождения вирусов представляется наиболее проработанным и универсальным.

**2. Гипотеза П. Фортегера** (Forterre, 2005, 2006a, b) предполагает одновременное появление клеток и вирусов.

LUCA в этой гипотезе рассматривается как клетка с РНК-геномом, в которой уже обитали РНК-содержащие вирусы. Для того чтобы вирус мог выделиться из клетки в виде вириона, потребовалось только создание капсида.

Возможно, что ДНК первоначально появилась у вирусов как модифицированная форма РНК, устойчивая к защитным механизмам клеток хозяина, направ-

ленным против геномов вирусных РНК (Forterre, 2002; Forterre et al., 2004). Порядок преобразований предполагается следующий.

Первоначально РНК вируса была модифицирована в ДНК белковыми ферментами, аналогично тем механизмам, которые наблюдаются у современных ретровирусов (Forterre, 2005). Путь от РНК-генома вируса к ДНК-геному предполагался аналогичный описанному в предыдущей гипотезе. Структура капсида вирусов при этом не менялась.

Далее, по мнению Фортерра, клетка с РНК-геномом превратилась в привычную нам клетку с ДНК-геномом в результате заражения ДНК-вирусом. Археи, бактерии и эукариоты возникли независимо в результате инфекции разными ДНК-вирусами.

Такой сценарий представляется крайне маловероятным по следующим причинам (Koonin et al., 2006):

- РНК-геном недостаточно стабилен для поддержания жизнедеятельности и наследования в полноценной клетке, соответственно, только замены РНК на ДНК недостаточно для её формирования, необходимы ещё многие изменения, в том числе образование полноценной клеточной мембраны;
- не обосновано и непонятно формирование трёх клеточных линий, соответствующих трём *доменам*, через заражение тремя разными вирусами;
- вирусное происхождение генома эукариотов, соответствующее гипотезе Фортерра, противоречит общепризнанной схеме симбиотического формирования эукариотов.

Общим для этих двух гипотез является представление о том, что современные вирусы унаследовали от древнейшего мира многие молекулярные механизмы, которые не сохранились у клеточных организмов. Поэтому способы транскрипции и репликации у вирусов более разнообразны, чем у клеточных организмов (Агол, 2009). Говоря метафорически, вирусы кажутся мастерской эволюции для изучения, уточнения и выбора цепей репликации и экспрессии генома (Koonin et al., 2021).

Предполагается, что происхождение ретровирусов более позднее (позднее РНК-вирусов): сходные с ними структуры рассматриваются в моделях Фортера и Кунина. Сформулирована гипотетическая схема эволюции от ретро-транспозонов (см. 3.1.4) к ретровирусам у *Drosophila* (Нефедова, Ким, 2007).

Как иллюстрацию сложности вопроса о происхождении вирусов можно рассмотреть гигантский мимивирус *Mimivirus*, обитающий в амёбах рода *Acanthamoeba* (рис. 3.5). Его вирионы настолько велики (они видны в световой микроскоп), что сначала были приняты за бактерии. Другие его нетипичные для вирусов характеристики: присутствуют одновременно два типа нуклеиновых кислот (Raoult et al., 2004; Suzan-Monti et al., 2006), геном велик и сложен, в нём найдены нехарактерные для вирусов гены белков, участвующих в трансляции, репарации ДНК и формировании третичной структуры белков. Он может выступать в качестве хозяина для другого вируса (Colson et al., 2012). Примерно для половины генов мимивируса не обнаружены гомологи (Desnues et al., 2012], его геном кодирует значительное количество белков, напоминающих эукариотические и бактериальные, их гены, вероятно, получены вирусом через горизонтальный перенос генов (ГПГ). Амёбы (хозяева мимивирусов) являются для этого отличной природной средой, где вирус контактирует с клеткой-хозяином, его паразитами и симбионтами (Пиневич и др., 2020).

Характеристики мимивируса позволяют считать, что он относительно ближе к клеточным формам, нежели прочие вирусы.

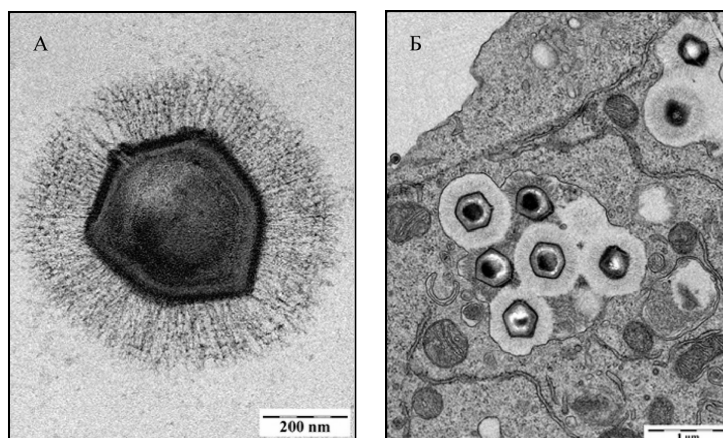


Рис. 3.5. Мимивирус *Mimivirus* под электронным микроскопом.

А — общий вид, Б — несколько вирусов в клетке-хозяине (Ghigo et al., 2008)

Существуют альтернативные гипотезы эволюции мимивируса, причём обе имеют обоснования: потеря генов из состава исходно большого предкового вирусного (или даже клеточного) генома (Raoult et al., 2004; Patil, Kondabagil, 2021) или приобретение исходно небольшим предковым геномом множества генов от разных доноров путём ГПГ (Moreira, López-García, 2005; Yutin et al., 2014). Мимивирус был первым открытым гигантским вирусом, в настоящее время открыто уже более ста гигантских вирусов, из них 24 имеют не менее 500 генов, кодирующих белки (Brandes, Linial, 2019).

### 3.1.2. Вироиды

Вироиды — инфекционные агенты, состоящие только из короткой кольцевой однонитевой РНК (246—467 нуклеотидов) без белковой оболочки (капсида) (Katsarou et al., 2015). Вызывают различные болезни покрытосеменных растений. РНК вироидов не кодирует ни белки, ни собственные РНК-полимеразы. В отличие от вирусов, которые используют систему трансляции хозяина для производства белков, закодированных в генах вируса, вироиды используют транскрипционный аппарат хозяина. В частности, они захватывают ДНК-зависимую РНК-полимеразу клетки, чтобы транскрибировать свою РНК (Lee et al., 2023). РНК вироидов воспроизводится в клеточном ядре и накапливается в ядрышке или хлоропластах (Пиневич и др., 2020).

Открыты вироиды в 1967 году (Diener, Raymer, 1967). Авторы хотя и назвали первоначально возбудителя веретеновидности клубней картофеля вирусом, но указали, что его свойства совместимы с концепцией, согласно которой этот инфекционный агент представляет собой свободную нуклеиновую кислоту.

Большинство вироидов передаются от клетки к клетке при вегетативном размножении растений-хозяев, некоторые могут распространяться при помощи насекомых-переносчиков или механическим путём.

От РНК-содержащих вирусов они отличаются тем, что никогда не инкапсидируются, а также тем, что не могут функционировать в качестве мРНК. По размеру они сходны с вирусоидами — РНК-сателлитами некоторых РНК-содержащих фитовирусов, но, в отличие от них, не нуждаются в *вирусах-помощниках*.



Существует предположение, что вириоды являются реликтами древнего мира РНК. Свойства, которые обосновывают такое мнение (Flores et al., 2014):

- небольшой размер, обусловленный склонностью к репликации с ошибками;
- высокое содержание нуклеотидов гуанина и цитозина, что характерно для РНК в отличие от ДНК, свидетельствует о том, что геном вириодов не является производным от молекулы ДНК;
- кольцевая структура РНК для обеспечения полной репликации без геномных меток;
- структурная периодичность для модульной сборки в увеличенные геномы;
- отсутствие способности к кодированию белка, что соответствовало среде обитания без рибосом;
- репликация, происходящая в некоторых случаях с помощью рибозимов.

Возможно, что с появлением ДНК-содержащих организмов они стали паразитировать в них (в этом отношении особая роль могла принадлежать древним цианобактериям как предшественникам хлоропластов) (Diener, 1989; Flores et al., 2014). Если они являются эволюционными реликтами первичных РНК-содержащих паразитов, то трудно объяснить их исключительная привязанность к покрытосеменным и полное отсутствие в других царствах живых существ (Koonin, Dolja, 2014). Однако недавнее исследование предполагает, что разнообразие хозяев вириодов и других вириодоподобных элементов оказывается шире, чем считалось ранее, что оно не ограничивается растениями и включает даже прокариотов (Lee et al., 2023).

Ранее существовала другая гипотеза происхождения вириодов — из генома клеточных организмов — предполагалось, что это могут быть «сбежавшие интроны» (вырезанные при *сплайсинге* участки мРНК, приобретшие способность к репликации) (Diener, 1981). Потом тот же автор сформулировал обратное предположение — не интроны были предшественниками вириодов, а наоборот, вириоды — предшественниками интронов (Diener, 1989), что не противоречит реликтовой версии происхождения из мира РНК, производящей более обоснованное впечатление.

Вириоды, сателлиты и прионы относят по классификации Балтимора (Baltimore, 1971) в группу 8: субвирусные инфекционные агенты.

### 3.1.3. Сателлиты

Сателлиты — сателлитные вирусы и сателлитные нуклеиновые кислоты — это вирусы или небольшие молекулы нуклеиновых кислот, репликация которых зависит от вируса-помощника, но их нуклеотидные последовательности не гомологичны, а наличие сателлита не является необходимым для воспроизведения вируса-помощника (Mayo et al., 2005).

Сопутствуют основной вирусной инфекции, поэтому называются сателлитами. Вызывают специфические проявления заболеваний растений, которые не обнаруживаются при инфекции только вирусами-помощниками. Не способны заражать хозяйские клетки без вируса-помощника, реплицируются на матрице собственной нуклеиновой кислоты с использованием фермента этого вируса-помощника. Геном — одноцепочечная РНК. Большинство сателлитов ассоциировано с вирусами растений, но некоторые — с бактериофагами или вирусами животных.

Сателлитные вирусы кодируют структурный белок, который инкапсидирует свою собственную нуклеиновую кислоту, в то время как сателлитные нуклеиновые кислоты полагаются на структурный белок вируса-помощника для инкапсидации и не обязательно кодируют дополнительные неструктурные белки (Palukaitis et al., 2008).

При изучении мимивирусов в инфицированных ими амёбах был найден вирус-сателлит, названный Спутником (Sputnik). Он использует вирусные фабрики мимивируса (сложный белковый агрегат, где происходит репликация и сборка вируса) для собственного воспроизводства, причём размножается он намного быстрее, чем сам мимивирус. Производство жизнеспособных вирионов мимивируса при этом снижается в среднем на 70 %. То есть спутник ведёт себя, как паразит другого вируса. Такие вирусы предложено называть «вирофагами» (La Scola et al., 2008).

### 3.1.4. Транспозоны

Это специализированные сегменты ДНК, способные к перемещению и репликации в разных частях генома и собирательно именуемые подвижными или мобильными генетическими элементами, «прыгающими генами» или *эгоистичной ДНК*. Категорию «мобильные генетические элементы» рассматривают в разном объёме, иногда сюда включают только транспозоны и ретротранспозоны, иногда — более разнообразные неклеточные формы. В целом мир мобильных элементов объединяют под названием *мобилом*.

Транспозоны были открыты в 1940-х годах Б. Мак-Клинток, в 1983 году ей была присуждена Нобелевская премия с формулировкой «За открытие мобильных генетических элементов».

Транспозоны присутствуют во всех живых организмах и гигантских вирусах (Makałowski et al., 2019). Они составляют значительную долю большинства геномов многоклеточных эукариотов: 15—47 % — у насекомых, 35—69 % — у млекопитающих и до 90 % — у растений (Han et al., 2014). С течением времени случайные мутации видоизменили их нуклеотидные последовательности, и в результате лишь немногие из копий этих элементов в нашей ДНК всё ещё активны и способны передвигаться по геному (Альбертс и др., 2013). Со временем транспозонные участки могут меняться настолько сильно, что уверенно уже не идентифицируются (Lander et al., 2001).

Мобильные генетические элементы часто рассматривают как молекулярных паразитов, которые продолжают существовать, потому что клетки не могут избавиться от них. Однако они создают в клетке новые генетические варианты, от которых зависит эволюция: могут участвовать в дублировании генов, перестраивании генов, могут участвовать в ГПГ между организмами. Транспозоны внедряются в различные участки хромосом, вызывая не только высокую мутабельность локусов, но и многочисленные разрывы хромосом и их перестройку. Перемещения осуществляются либо путём вырезания элемента из одного места и встраивания его в другое, либо через образование копии подвижного элемента и её внедрение в новое место. В большинстве случаев такие перемещения носят случайный характер и происходят с очень низкой частотой.

Транспозоны разбиты на два основных класса: ДНК-транспозоны и ретротранспозоны (Wicker et al., 2007; Kapitonov, Jurka, 2008).

**ДНК-транспозоны** используют для перемещения механизм, названный «вырезание-вставка» или «ДНК-ДНК», при этом ДНК мобильного элемента вырезается из одного участка генома хозяина и встраивается в другой район генома хозяина. Для перемещения в геноме используется фермент транспозаза.

Некоторые ДНК-транспозоны перемещаются иначе: ДНК-транспозона реплицируется, и одна копия остаётся на первоначальном участке, а другая встраивается в новую позицию в хромосоме. Существуют ДНК-транспозоны, которые могут передвигаться обоими способами (Альбертс и др., 2013).

Возможные предки современных транспозонов — ретротранспозоны (Боеке, 2003).

**Ретротранспозоны** сначала создают в качестве посредника для перемещения и копирования молекулу РНК, потом последовательность нуклеотидов РНК переводится во внехромосомную ДНК с помощью обратной транскриптазы, кодируемой самим ретротранспозоном, с последующим её встраиванием в геном. Этот механизм называют «копирование-вставка» либо «ДНК-РНК-ДНК».

Такие мутации и перестройки более стабильны в сравнении с мутациями, вызываемыми ДНК-транспозонами, у которых мобильный элемент в результате транспозиции покидает исходный *сайт* с последующим встраиванием в другой локус (Georgiev, 1984; Geyer et al., 1986; Peifer, Bender, 1988; Сормачева, Блинов, 2011).

Идентичность образуемых копий способствует дальнейшей гомологичной рекомбинации между этими мобильными элементами, которая порождает внутригеномные хромосомные перестройки и внутригенные мутации (при внедрении в ген), что рассматривается в качестве двигателя эволюции (Ayarpadikannan et al., 2015).

Существует два основных подкласса ретротранспозонов: LTR-ретротранспозоны (с прямыми длинными повторами на каждом конце молекулы) и неретровирусные ретротранспозоны (с короткими повторами).

**LTR-ретротранспозоны** (ретровирусные ретротранспозоны, или вирусные ретротранспозоны) для перемещения в геноме используют ферменты обратную транскриптазу и интегразу (рис. 3.6).

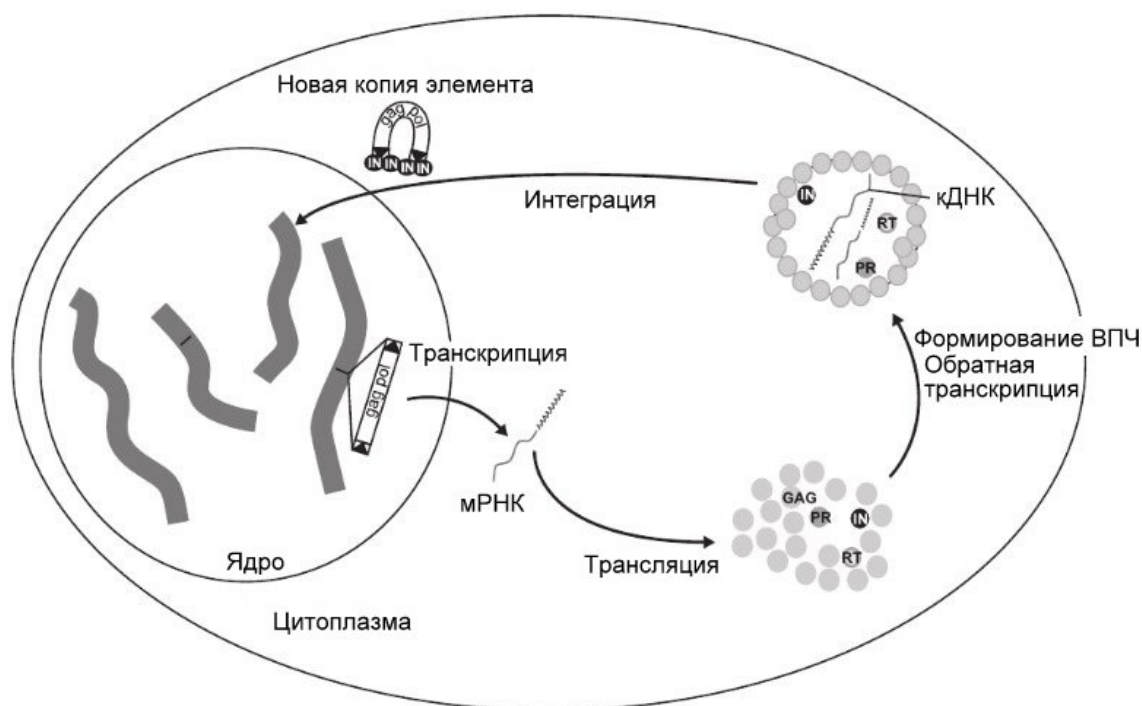


Рис. 3.6. Жизненный цикл LTR-ретротранспозонов. ВПЧ — вирусоподобная частица; GAG — белок, формирующий ВПЧ; RT — обратная транскриптаза; PR — протеаза; IN — интеграна (Grandbastien, 2008, с изменениями по: Сормачева, Блинов, 2011)

Основное различие между ретровирусами и LTR-ретротранспозонами заключается в наличии у ретровирусов функционального оболочечного гена (*env*), который отсутствует или нефункционален у LTR-ретротранспозонов (Xiong, Eickbush, 1990). Самые простые из LTR-ретротранспозонов вполне могли появиться в геномах примитивных организмов в результате случайных мутаций. Предположительно, это произошло в бактериальных клетках. Долгое время считалось, что ретроэлементы характерны только для эукариотов, однако потом у бактерий были обнаружены их примитивные варианты (ретроны, ретроинтроны, ретроплазмиды) (Воеке, 2003).

**Неретровирусные ретротранспозоны** встречаются во многих организмах, в том числе многочисленны в геноме человека. От LTR-ретротранспозонов от-

личаются механизмами перемещения по геному, используют для этого комплекс из обратной транскриптазы и эндонуклеазы (Альбертс и др., 2013).

Геном человека содержит транспозоны всех трёх упомянутых групп.

### 3.1.5. Плазмиды

Плазмиды — генетические элементы, которые существуют исключительно или преимущественно вне хромосомы и могут реплицироваться автономно в подходящей клетке-хозяине. Обнаружены в начале 50-х годов XX века, тогда же предложен термин «плазида» (Lederberg, 1952). Это небольшие молекулы: обычно двухцепочечная ДНК, редко — одноцепочечная ДНК или двухцепочечная РНК (Brown, Finnegan, 1989). Белковой защитной оболочки нет, они не кодируют гены, необходимые для упаковки в капсид (так, как это происходит у вирусов). В их геноме отсутствует ген репликазы, необходимой для репликации нуклеиновой кислоты.

Чаще всего встречаются у бактерий, иногда присутствуют у некоторых архей и эукариотов (грибов и высших растений). Некоторые плазмиды могут существовать только в клетках одного-двух видов бактерий (плазмиды узкого круга хозяев), другие — не только в бактериальных клетках, но и в организмах других таксономических групп (плазмиды широкого круга хозяев) (Loftie-Eaton et al., 2016).

Бактерия может содержать различные типы плазмид при условии их совместности, количество — от единиц до сотен. Некоторые плазмиды способны существовать как в виде автономной молекулы, так и в интегрированном с бактериальными хромосомами состоянии. При определённых условиях они способны снова обособляться в цитоплазме клетки-хозяина (Гигани, Гигани, 2017). Такая модель существования в клетке напоминает умеренных фагов.

Плазмиды несут гены, необязательные для клетки-хозяина, они придают бактериям дополнительные свойства, которые в определённых условиях окружающей среды обеспечивают им временные преимущества по сравнению с бесплазмидными бактериями. Плазмиды могут содержать гены, обеспечивающие *резистентность* к антибиотикам или ядам, кодирующие вещества, убивающие дру-

гих бактерий, позволяющие переваривать необычные вещества, определяющие факторы патогенности (Гигани, Гигани, 2017).

Конъюгативные плазмиды содержат набор генов, которые обеспечивают процесс *конъюгации* и формируют половые ворсинки или пили, необходимые для передачи плазмид и копии хромосомы (Инге-Вечтомов, 2010).

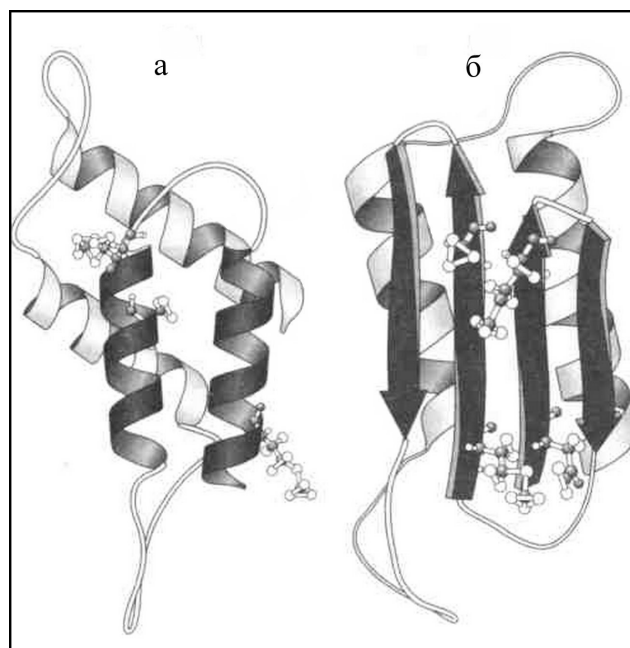
Плазмиды активно используются в исследовательской деятельности и биотехнологии. Искусственные плазмиды применяются в генетической инженерии в качестве *векторов*, в которые вставляют целевые кодирующие области (Streips, Yasbin, 2002). Размножая соответствующие плазмиды в бактериальных клетках, можно вырабатывать огромные количества нужного белка. Например, именно таким образом в настоящее время получают инсулин (Шмид, 2014).

### **3.1.6. Прионы**

Прионы — особый класс инфекционных агентов, не содержащих РНК или ДНК и представленных белками с аномальной третичной структурой. Известны они у млекопитающих, дрожжей и грибов.

Первоначально причиной прионных заболеваний считали вирусы. Позднее выяснилось, что сходство прионов с вирусами и вирусоподобными агентами не связано ни с их структурой, ни с историей развития, и ограничивается только такими характеристиками, как фильтруемость через фарфоровые фильтры и инфекционность. Белковая природа прионов была показана С. Прузенером (Prusiner, 1982), получившим в 1997 году Нобелевскую премию за их исследование.

Эволюционно-консервативный белок PrP (от англ. prion protein), обнаружен у млекопитающих, птиц и рыб (Тер-Аванесян, 2023). Этот белок в нормальной форме участвует в формировании миелиновой оболочки нервных волокон, точные функции его пока не известны. Прион способен катализировать конформационное превращение этого гомологичного ему нормального клеточного белка в себе подобный (рис. 3.7).



*Рис. 3.7.* Два варианта пространственной конфигурации прионного белка:  
 а — нормальная конфигурация (преобладают так называемые альфа-спирали);  
 б — патологическая конфигурация (преобладают «бета-листы»);  
 Стрелки — условные, они показывают направление от N-конца белковой молекулы  
 (где находится аминогруппа) к С-концу (где находится карбоксильная группа)  
 (Инге-Вечтомов, 2000)

Процесс превращения развивается по типу цепной реакции, сначала она происходит внутри клетки, потом постепенно охватывает ткань. При этом формируются белковые агрегаты — амилоиды, состоящие из скоплений белковых фибрилл, нарастающих с двух концов. Разлом фибриллы приводит к появлению уже не двух, а четырёх растущих концов, поэтому лекарства, разрушающие полимеры, могут ускорить прогрессирование заболевания (Masel et al., 1999) (рис. 3.8). Накопление амилоидов постепенно повреждает ткани и ведёт к их отмиранию (Dobson, 2001). У млекопитающих это вызывает неизлечимые нейродегенеративные заболевания, неизбежно ведущие к летальному исходу (Prusiner, 1998).



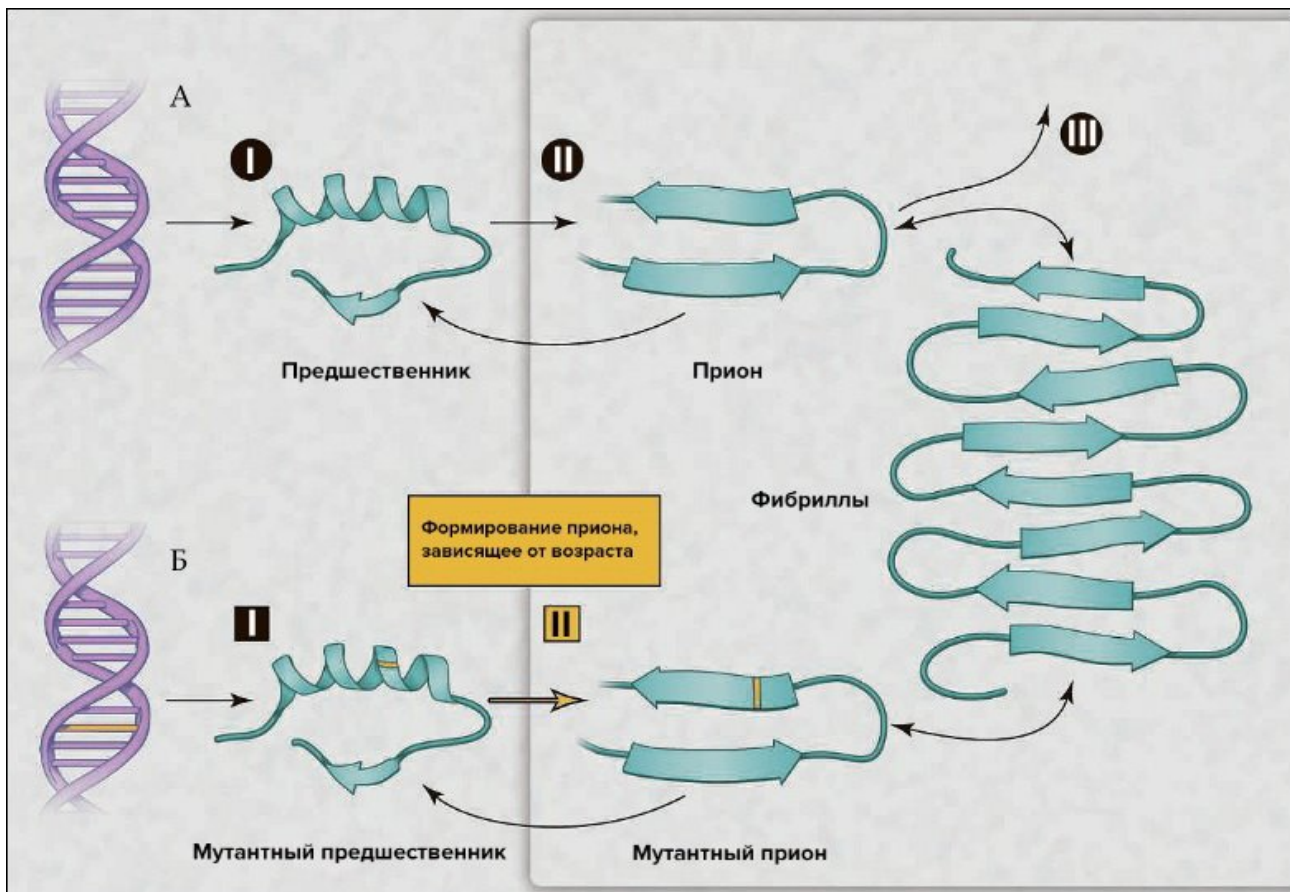


Рис. 3.8. Преобразования прионов в тканях:

А — размножение прионов через самораспространяющиеся циклы модификации идентичного белка с нормальной конфигурацией. Варианты объединения фибрилл разных прионов — бляшки, клубки или тельца включения; I—III — возможные лекарственные мишени для разработки средств лечения: I — снижение концентрации нормального белка-предшественника, II — ингибирование образования прионной формы, III — снижение содержания амилоидов; Б — наследственная нейродегенерация, зависящая от возраста, формируется совместно двумя путями: через мутации и далее через циклическую модификацию нормального белка (Prusiner, 2012, с изменениями по <https://biomolecula.ru/articles/priony-issledovaniia-tainstvennykh-molekul-prodolzhaiutsia>)

Прионная форма белка является высокоустойчивой к инактивирующим воздействиям и хорошо сохраняется в окружающей среде.

Прионное заболевание может быть приобретено тремя путями: в случае прямого заражения (через потребление заражённой пищи, при хирургических операциях), наследственно, спонтанно в результате изменения нормальных белков организма. В некоторых случаях для развития болезни требуется комбинация

этих факторов (Geissen et al., 2007). У одного вида млекопитающих возможны разные варианты одного и того же прионного белка, различающиеся по пространственной структуре (способу сворачивания). Эти варианты структуры передаются прионам-потомкам (Li et al., 2010).

Наиболее известные прионные заболевания: у крупного рогатого скота — губчатая энцефалопатия («коровье бешенство»), у человека — болезнь каннибалов куру, болезнь Крейцфельда — Якоба. Предполагается, что возбудитель заболевания коров может вызывать у человека вариант болезни Крейцфельда — Якоба.

### **3.2. Центральная догма молекулярной биологии**

Центральная догма молекулярной биологии — это жёсткая схема, по которой передаётся поток информации внутри биологической системы, правило, по которому работает молекулярная машина жизни. Впервые сформулировал Ф. Крик в 1957 году, опубликована в 1958 году (Crick, 1958). Название вызвало много споров, поскольку «догма — положение, принимаемое на веру, как непреложная истина, признаваемая бесспорной без доказательств» (Комлев, 2006). Однако именно такое название выбрал сам Фрэнсис Крик.

Первоначально был описан один вариант направленного потока информации: ДНК → РНК → белок. Крик подчёркивал, что главное содержание центральной догмы состоит в том, что обратного потока информации не происходит, белок не может изменить генетическую информацию в нуклеиновых кислотах.

При изучении неклеточных форм позднее был открыт фермент обратная транскриптаза (см. 3.1.1), который синтезирует ДНК на РНК. Такой путь используют ретровирусы и ретротранспозоны. В отдельной статье Крик (Crick, 1970) прокомментировал, что между нуклеиновыми кислотами возможны любые процессы, но никогда не может быть потока информации от белка к нуклеиновым кислотам.

Современное представление о центральной догме молекулярной биологии гласит, что генетическая информация при её реализации передаётся от нуклеи-

новых кислот к белку, но не наоборот. Основной путь — передача ДНК → ДНК (репликация), ДНК → РНК (транскрипция) и РНК → белок (трансляция). Также существуют значительно реже реализуемые пути, свойственные некоторым ретровирусам и ретротранспозонам: РНК → ДНК (обратная транскрипция) и РНК → РНК (репликация РНК).

Открытие прионов — белковых инфекционных агентов, на первый взгляд, угрожало поколебать центральную догму молекулярной биологии. Однако информация с прионов на нуклеиновые кислоты организма-хозяина не переносится, и прионы не способны к самостоятельной репликации. Первичная структура (чередование аминокислотных остатков) нормального и прионного (инфекционного) белка идентичны, и исходный нормальный белок у млекопитающих закодирован в весьма эволюционно-консервативном гене. Прионный белок, попадая в организм или спонтанно образуясь здесь, служит своеобразной матрицей для преобразования трёхмерной структуры этого полностью гомологичного ему белка, который уже существует в клетке (рис. 3.9).



Рис. 3.9. Центральная догма молекулярной биологии. Синим цветом обозначена первоначальная схема, красным — современные дополнения.

Цикл «белок — белок» — конформационный переход нормального белка в прионный, репликации при этом не происходит (<https://ppt-online.org/377888>)

Таким образом, наряду с классическими матрицами I рода — ДНК и РНК, кодирующими последовательность дочерних биополимеров, существуют матри-

цы II рода, или конформационные матрицы. Это белки, которые определяют пространственную конфигурацию гомологичных полипептидов (Инге-Вечтов, 2000). Соответственно, схема центральной догмы молекулярной биологии не меняется, а дополняется возможностью передачи информации о конфигурации (а не об аминокислотной последовательности) с одной молекулы белка на другую.

Формирование схемы центральной догмы в каком-то смысле напоминает историю про курицу и яйцо — кто был первым? В куриной истории два претендента на первенство, а в центральной догме — три. Чтобы создать белок, нужны ДНК и РНК, для редупликации ДНК необходимы белки, для формирования РНК нужна ДНК, другие РНК и белки. Из этих трех вариантов молекул ДНК — это, по сути, архив — молекула стабильная, но инертная; белки — разнообразны и реакционноспособны, но наследственную информацию на ДНК и РНК передать не могут; и только РНК может информацию хранить (хотя не очень надёжно), воспроизводить, а способна и сама участвовать в различных химических реакциях. То есть через анализ формирования центральной догмы приходим к предположению о том, что зарождение жизни должно было начинаться с молекул РНК — возвращаемся к гипотезе мира РНК (см. 2.5.3).

### **3.3. Происхождение клетки**

Воссоздание облика организма, который был предком нынешних клеточных существ, возможно двумя путями — либо исходя из наших знаний и теоретических представлений о самовоспроизводящихся молекулярных агрегатах, то есть предположительно о мире РНК как возможном источнике предковых форм (см. 2.5.3), либо исходя из общих характеристик потомков — клеточных организмов, которые нам известны.

Анализ структуры и генотипа прокариотических организмов позволяет предполагать, что все дошедшие до нас одноклеточные и многоклеточные существа произошли от последнего универсального общего предка LUCA. Предполагается, что это был либо отдельный организм, либо совокупность организмов (сообщество) (Crapitto et al., 2022). Этот предок — в определённой мере теоретиче-

ская конструкция, возможно, не совсем совпадающая с нашими нынешними представлениями о том, что можно считать организмом (Weiss, 2018).

Существуют два возможных объяснения существования единого общего предка:

1. Случайный горизонтальный перенос генов был настолько распространён на самых ранних этапах эволюции, что приводил к слиянию всех расходящихся линий, тем самым нарушая вертикальное наследование. С этой точки зрения LUCA представляет собой эволюционную стадию, на которой вертикальное наследование уже стало настолько устойчивым, что позволило в дальнейшем сформироваться дивергенции между предками бактерий и архей (Woese, 2002). Вероятно, после расхождения доменов ГПГ стал менее массовым (Snel et al., 1999).

2. LUCA жил рядом со многими другими организмами, но в течение последующих лет эволюции потомки прочих организмов вымерли (Zhaxybayeva, Gogarten, 2004). Придуман даже симулятор «Зомби», который моделирует эволюцию генома, происходившую в этих вымерших линиях, предположительно влиявших на ныне существующие через ГПГ (Szöllősi et al., 2013; Davín et al., 2020). Причём показано, что если анализировать изменения генома сравнительно небольшого числа видов, то окажется, что подавляющее большинство переносов генов обнаружится от вымерших или не включённых в анализ видов (Szöllősi et al., 2013).

Предполагается, что эти два объяснения не являются взаимоисключающими и оба правильны: и ГПГ был очень активен, и линия LUCA была единственной выжившей из множества одновременных линий (Fournier, Alm, 2015).

Подтверждением наличия общего предка является система экспрессии генов:

- Все известные нам клеточные формы жизни используют один и тот же генетический код. Кодоны состоят из комбинаций трёх нуклеотидов, что при использовании четырёх азотистых оснований даёт 64 комбинации. Три из них — это *стоп-кодона*, сигнализирующие об остановке трансляции полипептидной цепи. Остальные 61 кодон кодируют 20 универсальных аминокислот с одинаковой хиральностью.

- Все клетки используют однотипные рибосомы, которые состоят из трёх консервативных молекул РНК, и примерно 50 белков, из которых 20 универсальны.

- В системе трансляции участвуют 30 универсальных транспортных РНК.

Есть разные мнения о сложности LUCA. Традиционно мы предполагаем, что развитие идёт по пути усложнения, соответственно, каноническая и наиболее распространённая точка зрения на происхождение трёх доменов живых организмов описывает общего предка как относительно простого и подобного прокариотам (Woese et al., 1990; Woese, 1998).

Однако существует и другое мнение, в рамках которого общий предок рассматривается как относительно сложный (Poole et al., 1998; Forterre, Philippe, 1999; Penny, Poole, 1999; Kurland et al., 2006; Moody et al., 2024). В этой версии предполагается, что на стадии LUCA первобытные организмы уже были молекулярно сложными и во многом похожими друг на друга. Предположительно они могли сформироваться, когда ранний ГПГ (см. 3.3) был безудержным, значительных барьеров для обмена информацией между организмами не было и молекулярно-генетические модули распределялись между ними очень однородно (Doolittle, 1999; Kurland, 2005; Wang et al., 2007).

**Репликаторы и репродукторы.** Существует два фундаментально различных, но неразрывно связанных между собой типа биологических эволюционных единиц: репродукторы и репликаторы. Репродукторы — это клетки и органеллы, которые размножаются посредством различных форм деления и так поддерживают физическую непрерывность своей структуры (Griesemer, 2001). Репликаторы — генетические элементы, которые воспроизводят себя через репликацию — построение копии своей матрицы. Репликаторы — это геномы клеточных организмов и различные автономные генетические элементы, как постоянно взаимодействующие с репродукторами (клеточные внехромосомные элементы), так и использующие их только для репликации (неклеточные формы). Все известные клетки представляют собой репродукторы, у которых внутри находятся репликаторы (Szathmáry, Maynard Smith, 1997; Babajanyan et al., 2023). Соответственно, живым организмом мы считаем только взаимовыгодный и обязательный (*мутуалистический*) союз репродуктора-хозяина с резидентным репли-

катором — геномом, который несёт инструкции по воспроизведению хозяина (Szathmáry, 2005; Szathmáry et al., 2005).

Самостоятельных стабильных современных репродукторов без генома в природе мы не знаем, но можем их легко получить в эксперименте — это липидные везикулы. Известно, что они становятся нестабильными после достижения критического размера и делятся, не требуя сложных молекулярных механизмов, которые участвуют в делении клеток в современных организмах (Deamer, 2016). На ранних стадиях эволюции деление отчасти аналогичных протоклеток со случайным распределением содержимого имело преимущество по сравнению с симметричным делением, поскольку обеспечивало случайное появление протоклеток, содержащих только мутуалистические молекулы, без паразитических эгоистичных репликаторов (см. 2.5.3.4). Такая ситуация соответствует модели стохастического корректора (Szathmáry 1986, Zintzaras et al. 2002), которая и была первоначально предложена для описания размножения примитивных клеток, предположительно содержавших множество несвязанных генов. Математическое моделирование конкуренции таких первичных протоклеток со стохастическим делением и протоклеток с мутуалистическими репликаторами показало, что наличие внутри протоклеток генного комплекса приводит к их выигрышу в конкуренции, но при условии, что деление репликаторов скоординировано с делением протоклетки (Babajanyan et al., 2023). Таким образом, показано, что формирование генома и синхронизация его воспроизведения с процессом деления клетки приводят к эволюционной победе такой модели.

**Геном LUCA.** Основной путь познания LUCA заключается в поиске генов, общих для клеточных организмов. Этот путь кажется достаточно понятным, хотя он осложнён возможностью горизонтального переноса генов. Первоначальный итог сравнения геномов разных организмов принёс весьма скудные результаты: было обнаружено всего около 30 общих генов, связанных с трансляцией (Steitz, Moore, 2003; Wolf, Koonin, 2007), в основном кодирующих рибосомальные белки. Это подтверждает, что у LUCA уже была сформированная рибосома и его генетический код не отличался от известного нам (Hansmann, Martin, 2000; Charlebois, Doolittle, 2004; Ciccarelli et al., 2006).

Однако этот набор генов явно недостаточен для выполнения основных функций организма (Charlebois, Doolittle, 2004). Если немного ослабить критерий универсального присутствия и предположить, что возможна некоторая потеря генов в отдельных эволюционных линиях, то обнаруживается уже около 100 белков, которые являются почти универсальными (Puigbò et al., 2009). Филогенетический анализ примерно шести миллионов генов прокариотов позволил определить 355 гомологичных генов — у разных организмов в них сходные последовательности нуклеотидов, они предположительно имеют общее происхождение и контролируют один и тот же признак (Weiss et al., 2016). Дополнительный источник информации — исследования вирусов бактерий и архей, которые позволили проследить эволюционную историю некоторых ключевых генов этих вирусов. Это привело к представлению о том, что у LUCA был очень сложный *виром*, который уже включал основные группы современных вирусов бактерий и архей. А присутствие такого вирома подразумевает существенную геномную сложность общего клеточного предка (Krupovic et al., 2020).

Согласно современным представлениям о минимально возможной сложности генома, наименьшая гетеротрофная клетка, не являющаяся паразитом или воспроектирующимся внутри других клеток симбионтом, должна нести в себе по меньшей мере 400 генов, тогда как автотрофные клетки вряд ли могут существовать с геномом, в котором менее 1000 генов (Кунин, 2014). Самые простые из современных свободноживущих клеточных организмов имеют геном размером не менее 1300 генов. Минимальный известный размер — 182 гена — найден у бактерии *Carsonella*, которая является внутриклеточным симбионтом полужесткокрылых насекомых листоблошек (Psyllidae) (Nakabachi et al., 2006). Однако в этом геноме полностью потеряны гены многих процессов, включая биогенез клеточной оболочки и метаболизм нуклеотидов и липидов, и не ясно, можно ли ещё считать этот объект бактерией или уже нужно рассматривать как внутриклеточный органоид.

Результаты исследований генома и совокупности белков LUCA не всегда согласуются друг с другом (Crapitto et al., 2022). Вероятностное моделирование (Moody et al., 2024) предполагает возможный размер генома LUCA около 2,75 млрд пар оснований, кодирующих более 2,5 тыс. белков, что существенно



больше, чем минимальный геном упомянутых выше современных организмов. Возможно, это снова приводит нас к представлениям о LUCA как совокупности совместно обитавших организмов.

Анализ общих для бактерий и архей генов, кодирующих белки, позволил предположить, что у LUCA были следующие характеристики (Weiss et al., 2016):

- у него была сформированная рибосома, и его генетический код не отличался от известного нам;
- он был строго анаэробным (живущим в отсутствие кислорода);
- хемолитоавтотрофным (использовал энергию окислительно-восстановительных реакций неорганических веществ и углекислый газ как источник углерода);
- термофильным (предпочитающим сравнительно высокую температуру);
- у него не обнаружены гены для синтеза аминокислот — возможно, он получал их извне;
- поскольку для прокариотов не являются общими ферменты липидного биосинтеза, то предполагается, что типичной липидной мембраны, схожей с современными, у него не было.

Диапазон мнений по поводу мембран LUCA весьма широк: от полного их отсутствия (Koonin, Martin, 2005) и до химерных мембран, строение которых существенно отличалось от современных прокариотических мембран (Koga, 2014). Это разнообразие мнений привело к тому, что иногда разделяют LUCA как общего клеточного предка (без учёта мембраны и её состава) и LUCA в клеточной форме (с мембраной) (Yokobori et al., 2016). Понятно, что это дополнительно запутывает вопрос, но ситуация такова, какова она есть. Предложено несколько моделей, предполагающих раннюю эволюцию биосинтеза фосфолипидов архей и бактерий (Lombard et al., 2012).

Исходя из приведённых характеристик LUCA, он зависел от абиотических процессов, протекавших снаружи, и мог существовать в очень ограниченном диапазоне условий.

Выявлено около 400 химических реакций, которые используются бактериями и археями для синтеза аминокислот, нуклеотидов и кофакторов, необходимых

для роста. Поскольку эти реакции универсальны, то предположительно представляют собой основной биосинтетический метаболизм последнего универсального общего предка (Wimmer et al., 2021a). На основании этих реакций сделан вывод о том, что среда, в которой возник метаболизм LUCA, должна была постоянно содержать молекулярный водород, который он окислял (Moody et al., 2024), углекислоту и металлические катализаторы, участвовавшие в происходящих реакциях (Wimmer et al., 2021b). Предполагаемый метаболизм вполне согласуется с существованием LUCA в сообществе с иными организмами (Moody et al., 2024), потомки которых до современности не дожили. Однако какие-то их гены вполне могли сохраниться через ГПГ.

**Происхождение клеточной мембраны.** Современные представления о происхождении клетки являются продолжением гипотезы РНК-мира. Ранняя преджизнь имела вирусоподобную природу, и мы на новом уровне знаний как бы возвращаемся к идеям Холдейна (см. 2.5.2) о том, что первыми организмами могли быть вирусоподобные сущности, не имевшие мембран и существовавшие внутри неорганических ячеек, которые могли быть функциональными предшественниками клеточных стенок и мембран, обнаруженных у свободноживущих прокариотов (см. 2.5.3.4). В качестве таких микроячеек предложены небиологические структуры сульфида железа (Kelley et al., 2001; Martin, Russell, 2003; 2006).

Для нормального функционирования современных клеток необходима мембрана, которая отделяет клетку от окружающей среды и обеспечивает избирательную проницаемость. У эукариотов мембраны позволяют разделить клетку на отсеки, без чего невозможно разделение внутриклеточных процессов. Плазматическая мембрана не могла первично появиться в океанической воде, где превалируют ионы натрия, а без такой мембраны невозможна адаптация клеток ни к океанической среде, ни к жизни в пресной воде и на суше (Наточин, 2005, 2006). Первые клеточные формы, исходя из состава их внутренней среды, могли сформироваться только в условиях преобладания ионов калия над ионами натрия при одновременно достаточно высокой концентрации ионов магния. Впервые предположение о преобладании калия в среде происхождения древнейших клеточных организмов было сде-

лано ещё в начале прошлого века (Macallum, 1926). Доминирование калия наблюдается, в частности, в докембрийских поверхностных глинистых породах (Наточин, Ахмедов, 2005). При переходе к составу воды, близкому к океаническому, натрий становился доминантным катионом. Его содержание внутри протоклеток должно было вырасти, что затрудняло бы синтез белка, требовало участия новых физиологических механизмов для выживания и размножения протоклеток. Сохраниться в таких условиях могли лишь те клетки, у которых присутствует полупроницаемая цитоплазматическая мембрана. Компьютерное моделирование показало, что выжить в этом случае должны были клетки, способные селективно обеспечивать транспорт ионов  $\text{Na}^+$  из клетки в среду и ионов  $\text{K}^+$  из среды в клетку. Протоклетки, которые обеспечивают только транспорт ионов  $\text{Na}^+$  из клетки в среду, выжить в этих условиях могут, но не выдерживают конкуренции и из моделируемого сообщества относительно быстро исчезают (Меншуткин, 2010).

Подробный анализ генов всех ферментов липидного биосинтеза у бактерий и архей показал, что родственными у них оказались ферменты для синтеза терпеноспиртов и для «пришивания полярных голов» к спиртам. То есть эти ферменты, вероятно, достались бактериям и археям от общего предка (Dibrova et al., 2012; Lombard et al., 2012) и могли у него участвовать в формировании раннего варианта мембраны, предположительно состоявшей из остатка терпенового спирта, остатка фосфата и полярной группы (серина или инозитола). Первым шагом к мембране современного типа могла быть самосборка жирных кислот со строительными блоками РНК и белка, в результате чего образовался стабильный агрегат (Black, Blosser, 2016). Современные фосфолипидные мембраны, вероятно, возникли через серию гибридных мембран (Jin et al., 2018).

Сформирована предполагаемая схема эволюции мембран и мембранной энергетики, начиная с LUCA и до современных групп организмов (рис. 3.10).

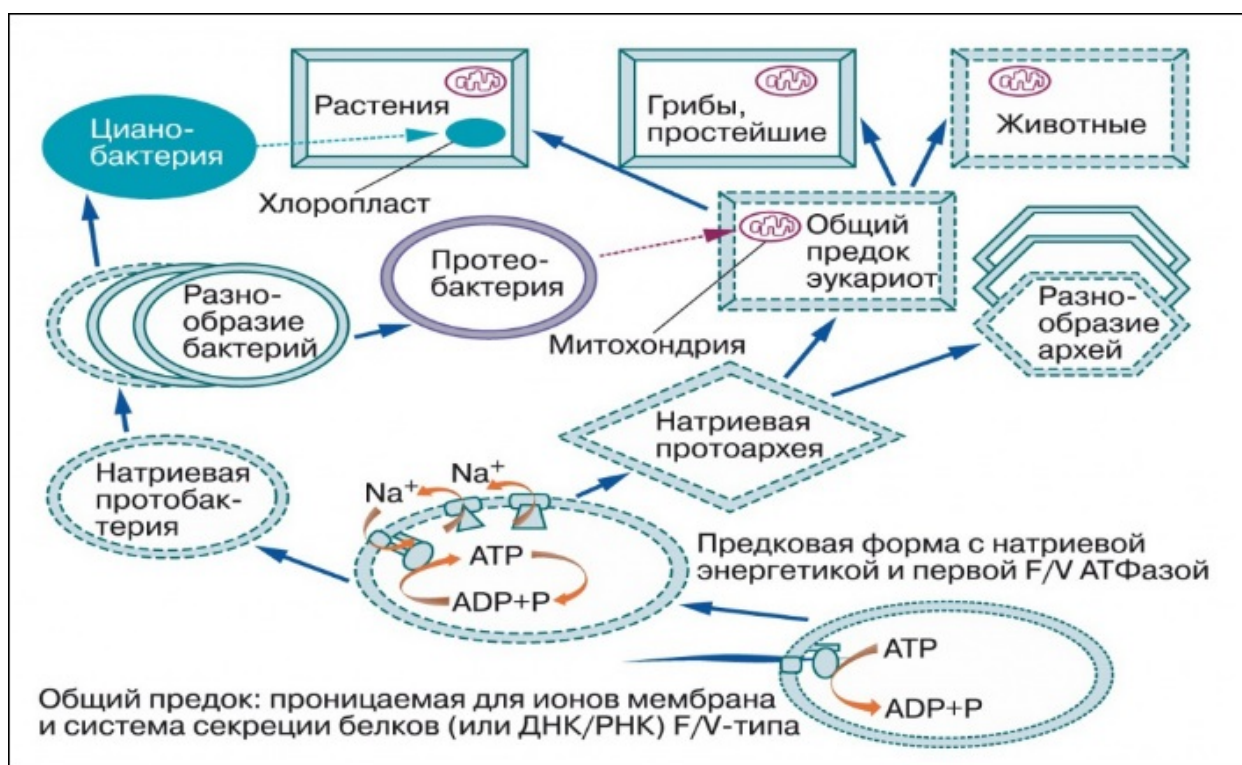


Рис. 3.10. Схема эволюции мембран и мембранной энергетики. Показывает предполагаемый переход от примитивных мембран общего предка, негерметичных как для  $\text{Na}^+$ , так и для  $\text{H}^+$  (точечная линия), через мембраны, которые были  $\text{Na}^+$ -герметичными, но  $\text{H}^+$ -проницаемыми (пунктирные линии), к мембранам, которые были непроницаемыми для  $\text{H}^+$  и  $\text{Na}^+$  (сплошные линии). F/V АТФазы катализируют гидролиз АТФ, сопряжённый с переносом ионов через мембрану. Пунктирными стрелками показаны симбиотические приобретения  $\alpha$ -протеобактерий (фиолетовая стрелка) и цианобактерий (зелёная стрелка) (Никитин, 2013)

### Формирование коллективно воспроизводимого генома

Эволюция жизни от самого начала и до прокариотического уровня включала два основных эволюционных перехода (Maynard Smith, Szathmáry, 1995) (см. 1.6.1). Первый из них — переход от одиночных молекул репликаторов к группировкам репликаторов в протоклетках (см. 2.5.3—2.5.7). Второй — агрегация отдельных генов в коллективно реплицирующийся геном.

Геномы всех клеточных организмов и неклеточных форм представлены одной или несколькими молекулами нуклеиновых кислот, каждая из которых является объединением генов. Организмы с отдельными генами, не объединёнными в хромосомы, в настоящее время неизвестны. Возможное присутствие в клетках внехромосомных элементов, содержащих ДНК, общую схему не ме-

няет: хотя в них и может присутствовать генетическая информация, важная для функционирования клетки (как, например, в конъюгативных плазмидах), но она не является обязательной для организма. Сложность современных больших клеточных геномов, вероятно, сформировалась через цикл Дарвина — Эйгена (см. 2.5.3.3). Как был достигнут начальный размер репликатора, необходимый для приемлемой точности репликации и для начала формирования этого цикла, пока не известно. Можно предположить, что начальная сложность генома была сформирована в каких-либо пребиотических автокаталитических комплексах. Там генетическая информация хранилась в отдельных молекулах, которые в совокупности содержали большой объем информации и были способны воспроизводить его с достаточной точностью (см. 2.5.5, 2.5.7).

Генетическая информация внутри древних протоклеток, вероятно, была сегментированной, и не связанные между собой репликаторы конкурировали за общие ресурсы, поскольку скорость их репликации не находилась под единым контролем протоклетки. Объединение нескольких генов в единую молекулу предполагает множество пока непонятных многовариантных событий, связанных с формированием генов, материальным носителем генов (РНК или ДНК), предполагаемым переходом от одного носителя к другому и самим процессом объединения разных генов. Указанные события анализируются в настоящее время в основном на разного рода моделях (Takeuchi et al., 2011; Szilágyi et al., 2012, 2020; Cooney et al., 2023). Единое представление об указанных процессах пока не сформировано, поэтому более рационально рассматривать вопрос не о процессе формирования хромосом в протоклетке, а о тех преимуществах, которые ей могли дать хромосомы в сравнении с отдельными генами. Вероятно, основными преимуществами являются следующие:

- уменьшение вероятности случайной потери несвязанных генов при воспроизведении протоклетки — его можно достичь либо увеличением числа копий генов (полиплоидия), либо связыванием генов в хромосомы. Более экономичным решением является сцепление генов в хромосомы (Gabriel, 1960; Smith, Szathmáry, 1993);

- защита генов от внутренней конкуренции — поскольку ген не может реплицироваться без сцепленных с ним в единой хромосоме. Отбор при этом перехо-

дит с отдельных генов на их совокупности — хромосомы (Maynard Smith, Szathmáry, 1995);

- стабилизация воспроизведения генома при размножении клеток (Szilágyi et al., 2020);

- возможность увеличения размера генома через цикл Дарвина — Эйгена (Szilágyi et al., 2020);

- формирование на хромосомах *мультигенных* семейств (Szilágyi et al., 2020);

- стимулирование эволюции специализированных ферментов, что способствует усложнению метаболизма (Szilágyi et al., 2012, 2020).

На основе данных о функционировании виридов (см. 3.1.2) предложена гипотеза первоначального формирования кольцевой хромосомы с небольшими саморасщепляющимися рибозимами между генами — на ранней стадии эволюции протоклеточных организмов. Для её исследования было проведено компьютерное моделирование, которое показало, что такая РНК-хромосома может функционировать в протоклеточной системе (увеличиваться в количестве и сохраняться), если сформированные на её основе линейные транскрипты легко разрываются в местах между генами. Хромосома при этом работает как генетический материал, а кодируемые ею рибозимы служат функциональными молекулами (Ma et al., 2013).

Кольцевая двухцепочечная РНК обладает некоторыми особенностями, которые могли быть полезными на ранних этапах эволюции живого в сравнении с линейными молекулами:

а) одно случайное расщепление молекулы кольцо не уничтожает и позволяет восстановить его структуру;

б) такая молекула может служить шаблоном для *репликации по механизму катящегося кольца*, что увеличивает вероятность полной репликации хромосомы;

в) у кольца меньше пространственных степеней свободы по сравнению с линейными РНК, что делает его более подходящим для использования в качестве матрицы (Kazakov et al., 2006). Всё это могло вести к формированию протоклеток с кольцевым РНК-геномом, и у большинства прокариотов именно кольцевые хромосомы (но содержат они не РНК, а ДНК).

Необходимо помнить, что эта гипотеза не описывает само первичное формирование такой хромосомы, а всё изложенное — не более чем предположительная версия гипотетической ранней хромосомы, у которой, скорее всего, никогда не будет исторического подтверждения.

**Время возникновения клеточной жизни.** Разброс оценок весьма значителен, и единое мнение ещё не сформировано. Обычно считается, что верхний возрастной предел формирования жизни на Земле определялся периодом гипотетической последней тяжёлой бомбардировки поверхности планеты крупными космическими телами. Время этого события расходится, по данным разных авторов, укладываясь в диапазон от 4,35 млрд лет (Nemchin et al., 2008; Perez-Jimenez et al., 2011; Marchi et al., 2014) до 3,9—3,7 млрд лет (Федонкин, 2003; Розанов, 2004; Voehnke, Harrison, 2016). Однако наши представления об изменении температурных условий в это время на Земле весьма невняты и не позволяют оценить, могла ли жизнь в какой-либо форме сохраниться в это время.

Наиболее ранние предположительные следы биологической фиксации углерода — это обеднённые  $^{13}\text{C}$  органические включения (см. 1.4) в цирконе, возраст которого составляет  $(4100 \pm 10)$  млн лет (Bell et al., 2015), ранее предполагалось — около 3700 млн лет (Rosing et al., 1999; Ohtomo et al., 2014).

Ориентировочное время появления LUCA, по максимальным оценкам, выведенным на основе молекулярных часов, — примерно 4,09—4,33 млрд лет назад (Moody et al., 2024), однако столь давнюю датировку пока нельзя считать общепризнанной. Как общий предок существующей клеточной жизни, LUCA является самым старым узлом, который можно реконструировать с помощью филогенетических методов, однако ему, безусловно, предшествовали другие ранние формы жизни, которые современных потомков не оставили.

То есть все три перечисленных события (тяжёлая бомбардировка планеты, появление биологической фиксации углерода и формирование LUCA) ориентировочно приходятся на один и тот же период истории Земли. Таким образом, жизнь на планете появилась вскоре после её формирования и весьма быстро дошла до гипотетического LUCA.

**Достижения человека на пути создания искусственной жизни.** Функционирующей клетки человек пока самостоятельно не сотворил, но уже сформировал «ис-

кусственную жизнь», которую обозначили «syn1.0», — это живая клетка с синтезированным геномом на основе бактерии *Mycoplasma mycoides* (Gibson et al, 2010). Впервые человек создал целиком хромосому из 1,08 млн пар оснований (901 ген) и трансплантировал её в живую клетку, заменив её собственную хромосому, а эта синтезированная хромосома впервые взяла под контроль клетку и практически превратила её в существо нового вида, определяя его свойства.

Следующая задача эксперимента — выявление минимального набора генов, необходимого для жизни клетки. В итоге была создана бактерия syn3.0 с геномом, который содержит всего лишь 531 тысячу пар оснований и 473 гена — меньше, чем у любых существующих в природе микроорганизмов, способных к самостоятельному размножению (Hutchison et al., 2016).

Очередное действие той же исследовательской группы — проверка способности бактерии с минимальным набором генов к адаптивной эволюции. Предполагалось, что удаление всех генов, кроме абсолютно необходимых для выживания, может сделать бактерии неспособными к эволюционным преобразованиям. Однако выяснилось, что «минимизированные» бактерии в ходе эксперимента размножались даже быстрее, чем исходные syn1.0 с 901 геном. Первоначально скорость их воспроизведения снизилась вдвое, но за 2000 поколений бактерии вернулись к исходному уровню приспособленности. Таким образом, показано, что искусственно спроектированные организмы могут быть оптимизированы эволюционными методами (Moger-Reischer et al., 2023).

### **3.4. Горизонтальная передача генов**

Горизонтальная передача генов — передача генов другому организму (реципиенту), который не является потомком донора. ГПГ — это примитивная форма генетической рекомбинации. Передаются при этом случайные гены, однако, коль скоро они были сохранены отбором у донора, то могут оказаться полезны и реципиенту, тогда как мутационная изменчивость преимущественно приводит к нейтральным или вредным изменениям. Но при ГПГ есть вероятность передачи и генов, понижающих приспособленность.

Процесс передачи генетической информации между бактериями известен ещё с 1928 г., когда было обнаружено, что бактерии могут обмениваться



«трансформирующим началом», что приводит к передаче способности образовывать защитную полисахаридную капсулу (Griffith, 1928). Позднее у бактерий открыли конъюгацию, которая обеспечивает передачу генов от донора к реципиенту при помощи плазмид (Lederberg, Tatum, 1946). В 1959 году в Японии была продемонстрирована передача резистентности к антибиотикам между разными видами бактерий (Приводится по: Gomez-Valero, Buchrieser, 2019).

Считается, что именно через ГПГ сформировались обладающие множественной лекарственной устойчивостью штаммы *Mycobacterium tuberculosis* и *Streptococcus pneumoniae*, а также высоковирулентные серотипы *Escherichia coli*, *Haemophilus influenzae* и *Vibrio cholera* (Пиневиц, 2009).

Широкое распространение ГПГ означало отсутствие жёсткой изоляции видов, видовая самостоятельность в этом случае являлась относительно условной. Передача разных генов может соответствовать разным родословным древовидным структурам, переплетённым между собой — фактически группы прокариотов имеют полифилетическое происхождение. Исходя из этого, как крайний вариант Линн Маргулис предложила считать всех прокариотов одним биологическим видом. В качестве иллюстрации: при анализе 180 прокариотических геномов было показано, что не менее 80 % генов в каждом геноме участвовали в процессе ГПГ на том или ином этапе эволюции прокариотов (Dagan et al, 2008).

Сравнительная геномика показывает, что ГПГ является доминирующей силой прокариотической эволюции, наряду с потерей генетического материала, приводящей к сокращению генома. Важнейшим компонентом прокариотического мира является мобилом, огромная коллекция вирусов, плазмид и других эгоистичных элементов, которые находятся в постоянном обмене с более стабильными хромосомами и служат переносчиками ГПГ (Koonin, Wolf, 2008). Влияние горизонтального переноса на эволюционный процесс определяется различными ролями включаемых генов. Выделяют три варианта:

1) включение нового гена, не имеющего аналога в геноме реципиента и придающего клетке радикально новые свойства;

2) приобретение гена, отдалённо родственного существующему, ответственного за проявление нового признака;

3) замещение резидентного гена другим близким геном, контролирующим сходную клеточную функцию (Koonin et al., 2001).

Внутривидовой ГПГ у прокариотов осуществляется в основном путём гомологичной рекомбинации, при этом не увеличивается число генов в геноме, а формируются новые их комбинации, которые в дальнейшем служат материалом для отбора. На примере морских планктонных бактерий *Vibrio cyclitrophicus* показано, что чем ближе родство прокариотов, тем активнее между ними идёт ГПГ. При наличии экологической дифференциации популяций одного вида внутривидовой ГПГ выражен заметно сильнее, чем межпопуляционный. В сочетании с отбором внутри популяции он распространяет отдельные фрагменты ДНК с удачными мутациями (Shapiro et al., 2012) и является главным механизмом адаптации прокариотов к изменяющимся условиям среды. Получены и другие данные, подтверждающие высокие темпы внутривидовой ГПГ и гомологичной рекомбинации у бактерий (Feil et al., 2000; Takuno et al., 2012; Yahara et al., 2012) и архей (Papke et al., 2004).

По способности передаваться горизонтальным путём гены прокариотов подразделяют на три группы (Пиневиц, 2009):

1. Почти не передаваемые (1—5 % генома) («гены жёсткого кора»). Это абсолютно незаменимые универсальные гены, представленные у всех живых организмов. Их приобретение не даёт реципиенту никаких селективных преимуществ. Они входят в состав многокомпонентных систем и поэтому трудно встраиваются в чуждую систему.

2. Передаваемые редко («гены гибкого кора»). Это важные незаменимые операционные гены, которые входят в состав разных функциональных комплексов.

3. Передаваемые часто («окружение»). Не являются незаменимыми.

Иногда используют подразделение не на три, а на две группы: гены базового и вспомогательного набора (Шестаков, 2007).

Наши представления о популяциях прокариотов как группах клонов в свете современных представлений о ГПГ оказываются устаревшими. Отбор здесь идёт на уровне отдельных фрагментов ДНК, а не полных геномов, как представлялось ранее. Эволюционные процессы у прокариотов с ГПГ и эукариотов с половым размножением по итоговому результату расходятся не кардинально, хотя эффективность рекомбинации через ГПГ значительно ниже, чем при половом размножении.

ГПГ очень широко распространён между прокариотами, причём чем глубже в прошлое, тем распространение шире (рис. 3.11).

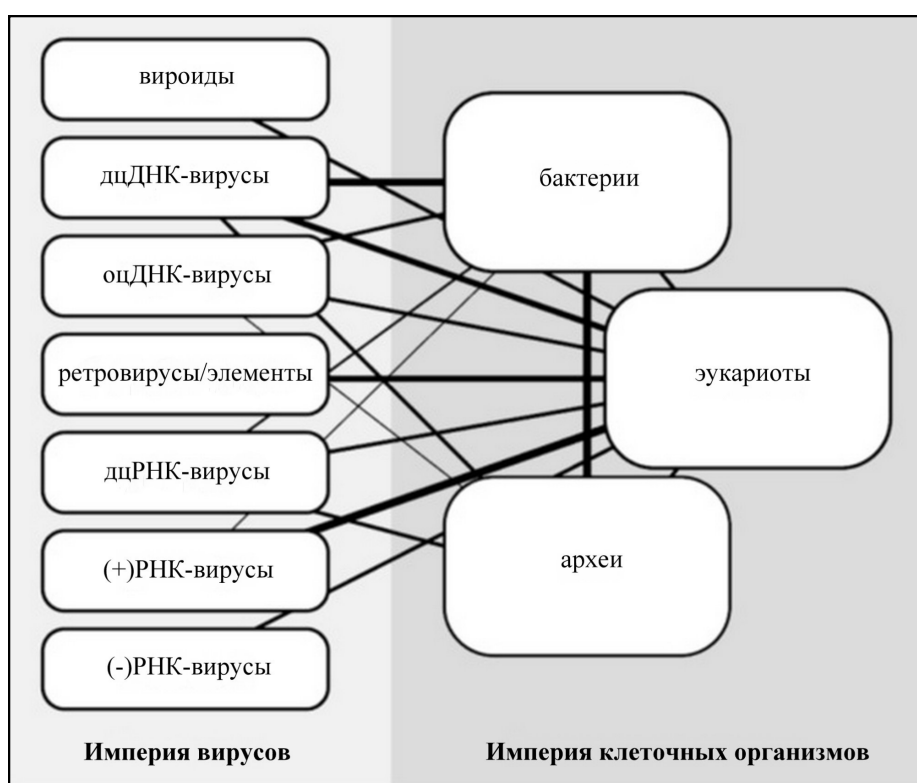


Рис. 3.11. Империи и домены жизни. Соединительные линии показывают потоки генетической информации между доменами, включая как вирусные инфекции, так и все пути горизонтального переноса генов:

дц — двойная цепь нуклеиновой кислоты, оц — одинарная (Кунин, 2014)

Обмен возможен между филогенетически удалёнными группами, вплоть до представителей разных доменов. Как пример такой передачи, существенно улучшившей адаптивные способности организма, можно вспомнить очень устойчивую экстремофильную бактерию *Desulforudis audaxviator*, упоминае-

мую в разделе 2.4. Эта бактерия заимствовала у архей многие гены, необходимые для сульфатредукции, для фиксации молекулярного азота, для осуществления биохимических функций при высоких температурах (Chivian et al., 2008). То есть именно ГПГ позволил собрать набор генов, необходимых для выживания в неблагоприятной среде. Масштаб переноса между разными доменами может быть очень существенным: в геноме термофильной бактерии *Thermotoga maritime* 1877 генов, из них 451 получен от архей (Браун, 2011). При исследовании ГПГ между доменами прокариотов показано, что 97 % нуклеотидных последовательностей, присутствующих у бактерий и архей, по-видимому, подвергались трансдоменному переносу (Weiss, 2018).

По мере усложнения организмов развивались механизмы полового размножения, и формировалась всё более строгая репродуктивная изоляция видов. Известны, хотя и очень немногочисленны, примеры ГПГ среди многоклеточных организмов: растений (Aubin et al., 2021), животных (Gilbert et al., 2010) и грибов (Leger et al., 2017). Некоторые из них связаны с ГПГ между паразитом и хозяином, но есть и иные варианты. В целом анализ генотипов эукариотов не подтверждает заметных следов ГПГ у данной группы. Предположительные причины (кроме сложности самого внедрения чуждого гена в эукариотическую клетку): перенесенные горизонтально гены, специфичные для определённых линий организмов, могут быстро элиминироваться; восприимчивые к ГПГ линии могут быть нестабильными (тупиковыми); многие предполагаемые следы ГПГ могут в действительности являться следами дифференциальной потери генов в разных группах (Ku et al., 2015).

Механизмы ГПГ, отмечаемые в естественной среде:

**1. Конъюгация** — однонаправленный перенос части генетического материала при непосредственном контакте двух бактериальных клеток. (Не путать с конъюгацией у инфузорий — это совсем другой процесс!) Переносимая ДНК может быть представлена хромосомными фрагментами или плазмидами. Клетка-донор должна иметь половую плазмиду (F-фактор), которая может быть автономной или встроенной в хромосому, эта плазида обуславливает способность донорской клетки формировать структуры для передачи генетического

материала. Аппаратом переноса являются специальные донорные ворсинки (*пили*, или *фимбрии*), с помощью которых устанавливается контакт между конъюгирующими клетками. Поскольку донорный мостик является непрочным, процесс конъюгации может в любой момент прерваться. После образования конъюгационного мостика между донором и реципиентом одна нить ДНК донора поступает по нему в клетку-реципиент. Чем дольше длится этот контакт, тем большая часть донорской ДНК может быть передана. Поэтому при конъюгации может переноситься плаزمид, часть хромосомы или реже полная хромосома. Перешедший в клетку генетический материал может встраиваться в хромосому клетки-реципиента при наличии гомологичных участков, что приводит далее к вероятному синтезу новых белков и возможному приобретению новых признаков. Является основным типом ГПГ у бактерий. По сравнению с другими механизмами ГПГ конъюгация меньше зависит от степени родства между донором и реципиентом.

Наиболее успешно ГПГ с участием плазмид происходит в условиях тесного контакта конъюгирующих партнёров, особенно в биоплёнках, где поддерживается высокая плотность бактерий и их метаболическая активность даже в самых суровых условиях (Sørensen et al., 2005).

**2. Трансформация** — изменение генома клетки под влиянием чужеродной ДНК, которую бактерия-реципиент захватывает из окружающей среды в виде фрагментов. В окружающей среде молекулы ДНК постепенно разрушаются, в водной среде расщепление ДНК обычно происходит в срок от нескольких дней до месяца (Никифоров и др., 2018). Наилучшая доступность и сохранность молекул для ГПГ, вероятно, достигается в биоплёнках, заключённых в полисахаридный матрикс (см. 5.4.1.2.). Эффективность трансформации зависит от состояния клетки-реципиента и размера фрагмента ДНК (чем больше, тем труднее происходит поглощение). Клетка-реципиент способна воспринять чужеродную ДНК, если она находится в определённом физиологическом состоянии — «компетентности». Естественным путём оно наступает, как правило, при достижении определённой плотности популяции бактерий, но может быть вызвано

и искусственно, через химические или физические воздействия. Способные к трансформации бактерии синтезируют специализированные белки, которые участвуют в поглощении и обработке ДНК. Функция этой группы белков заключается в переносе ДНК с поверхности клетки через внешнюю мембрану (Chen, Dubnau, 2004). После поступления в бактерию фрагмента ДНК одна из его нитей разрушается нуклеазами, а другая участвует в трансформации.

Вероятность интеграции ДНК в хромосому зависит от её гомологичности с ДНК реципиента, то есть чем ближе родство клеток, тем успешнее проходит трансформация. Гомологичную рекомбинацию у бактерий можно рассматривать как примитивный аналог полового процесса, поскольку она включает взаимодействие гомологичной ДНК двух особей с образованием рекомбинантной ДНК, которая далее передаётся последующим поколениям. Интеграция путём негомологичной рекомбинации происходит с очень низкой вероятностью. Трансформировать клетки может не только хромосомная, но и плазмидная и фаговая ДНК. Возможна также межвидовая трансформация.

**3. Трансдукция** — перенос генов от одной бактерии к другой с помощью вируса или перенос эукариотических генов ретровирусом (то есть непосредственный контакт донора и реципиента не нужен). С помощью трансдукции переносится ограниченное число тесно сцепленных генов. Часть бактериального генома при этом упаковывается в капсид фага, что защищает её от повреждений и гарантирует целостную доставку реципиенту (Пиневиц, 2009). Когда фаг инъецирует в бактерию не только вирусную, а ещё и бактериальную ДНК, она либо остаётся в цитоплазме (неспецифическая трансдукция), либо рекомбинирует с гомологичным участком хромосомы инфицированной клетки (специфическая). В первом случае при размножении бактерии эта ДНК попадёт только в одну клетку из двух получающихся — это abortивная трансдукция (по сути, несостоявшаяся). Во втором случае — это полная трансдукция (наблюдается в 10—20 раз реже), и эта обновлённая бактериальная ДНК далее передаётся во все дочерние клетки (Клаг, Каммингс, 2009). При неспецифической трансдукции новый фрагмент ДНК может быть

включён в хромосому, модифицировав её генетическую информацию, а может долгое время сохраняться в автономном состоянии как плаزمид.

Обнаружены примеры ГПГ между растениями, в которых возможно участие LTR-транспозонов (Сормачева, Блинов, 2011). Механизм детально неизвестен, но предполагается, что он связан со способностью некоторых LTR-ретротранспозонов формировать вирусоподобные частицы с инфекционной активностью (Lecher et al., 1997; Chalvet et al., 1999). Близкое родство ретровирусов с LTR-транспозонами (см. 3.1.4.) позволяет предполагать вирусную природу таких переносов — трансдукцию.

**4. Перенос при физическом контакте клеток в симбиотических и паразитарных системах.** Пример: большинство генов предков митохондрий — альфа-протеобактерий и предков пластид — цианобактерий — переместились в ядерный геном в ходе процесса симбиогенеза. В эксперименте прививка одного растения на другое может привести к переносу хлоропластов, митохондриальной ДНК и даже всего клеточного ядра, причём показано, что сформированные в результате ГПГ при прививке *аллополиплоиды* табака *Nicotiana* полноценно развиваются и дают плодovитое потомство (Fuentes et al., 2014).

В сильно упрощённом варианте можно сформулировать, что конъюгацию обеспечивает конъюгативная плазмид, мигрирующая по конъюгативному мосту, трансформацию — «голая» ДНК, а фаговую трансдукцию — ДНК, упакованная в оболочку вирусной частицы (Пиневиц, 2009).

Успешность ГПГ зависит от множества различных факторов, начиная от процесса проникновения донорной ДНК в клетку-реципиента и до регуляции экспрессии приобретённых генов и их селективной ценности. Если в клетке нового хозяина не идёт экспрессия чужеродного гена, то фенотипического проявления признака не будет, и на отбор он влияния не окажет. Но и в случае, когда признак проявляется, судьба гена в популяции может быть разной. Чужеродные гены могут влиять на клетку угнетающе, вызывая дисбаланс в работе генно-метаболических сетей и снижая конкурентоспособность клеток в популяции, следовательно, отбор будет направлен против фиксации такого гена в генофонде.

Функционально нейтральные гены, полученные через ГПГ, сравнительно редко фиксируются в популяциях, поскольку не дают клеткам каких-либо преимуществ (Шестаков, 2007). То есть сохраняются в основном гены, полезные для популяции.

Зафиксированных примеров переноса генов от бактерий к многоклеточным животным известно сравнительно немного, но они могут заметно влиять на эволюцию таксона. Палочники Phasmatodea, как выяснилось, получили гены пектиназ от гамма-протеобактерий, обитающих в их кишечнике и на их кормовых растениях. Новое биохимическое свойство оказалось для этих растительноядных насекомых чрезвычайно полезным, поскольку их пищеварение стало независимым от симбионтов, в итоге ускорилось видообразование, и теперь в составе отряда насчитывается около 3000 видов (Shelomi et al., 2016). Пектиназы отсутствуют только у видов рода *Timema* (21 вид), которые давно отделились от остальных палочников. Предполагается несколько независимых переносов генов пектиназ у разных групп насекомых.

В некоторых случаях в сходных условиях предполагается даже повторяющийся перенос бактериальных генов многоклеточным. Филогенетическая реконструкция предполагает, что несколько видов нематод от различных бактерий-доноров независимо приобрели гены целлюлазы, необходимые для разрушения стенок растительных клеток (Dieterich, Sommer, 2009). Заимствованные гены впоследствии неоднократно подвергались дубликациям, и копии делили между собой функции (Mayer et al., 2011).

На принципах горизонтального переноса генов базируется современная генная инженерия.

### **3.5. Клеточная теория**

Клеточная теория — биологическое обобщение, утверждающее единство строения и развития живых организмов, состоящих из клеток.

Клетки живых организмов были обнаружены ещё в XVII веке, а автором об-разного термина «клетка» был английский натуралист Роберт Гук (R. Hooke), ко-



торый впервые употребил его в своей книге ещё в 1667 году. Клеточная теория была сформулирована только в середине XIX века, начало её формирования связано с идеями М. Шлейдена (M. J. Schleiden). Он анализировал роль ядра в клетке, предложил гипотезу цитогенеза, позднее отвергнутую, согласно которой новая клетка формируется из бесструктурного вещества в теле старой клетки.

Основным творцом клеточной теории является Т. Шванн (T. Schwann), который сформулировал основы теории (1838—1839). Р. Вирхов (R. L. K. Virchow) позднее распространил положения клеточной теории на область патологии, чем способствовал признанию универсальности концепции. Он ввёл афористичный тезис «*Omnis cellula e cellula*» («Каждая клетка только из клетки») (1858).

Клеточная теория послужила фундаментом для развития эмбриологии, гистологии, физиологии.

Основные положения клеточной теории в современном представлении:

1. Клетка является наименьшей структурной и функциональной единицей всех живых клеточных организмов.

2. Клетка — единая система, она включает множество закономерно связанных между собой элементов, совместно представляющих собой целостное образование, состоящее из сопряжённых функциональных единиц — органелл или органоидов.

3. Клетки всех организмов сопоставимы (гомологичны). Однако между клетками прокариотов и эукариотов гомология неполная, поскольку эукариотическая клетка возникла в результате объединения нескольких (как минимум двух) прокариотических клеток и последующей пересборки их компонентов.

4. Все клетки возникают из ранее существовавших клеток путём деления, в клетках содержится наследственная информация в виде ДНК, которая передаётся от одного поколения к следующему.

5. Многоклеточный организм представляет собой систему из множества взаимосвязанных клеток, объединённых в системы тканей и органов, связанных друг с другом с помощью химической и нервной регуляции.

6. Большинство клеток многоклеточных организмов равнозначны по генетической информации, но отличаются друг от друга разной экспрессией (работой)

различных генов, что приводит к их дифференцировке — морфологическому и функциональному разнообразию.

Дополнение к п. 6: в многоклеточном организме геном не всех клеток идентичен. Если в качестве примера рассмотреть организм человека, то в наборе генетической информации в разных клетках есть следующие расхождения: 1) эритроциты не имеют ядер и хромосом, соответственно, у них нет копий генома; 2) диплоидный набор хромосом соматических клеток снижается до гаплоидного в половых клетках; 3) существуют генетические различия между клетками из-за мутаций; 4) клетки головного мозга некратно различаются по набору генетической информации (возможно и уменьшение, и увеличение) (McConnell et al., 2013); 5) некоторые люди могут иметь химерное происхождение, и их организм сформирован двумя зиготами — тогда разные клетки могут содержать разные геномы (возможно, что перечислены не все варианты геномных различий).

Клеточная теория считалась универсальной, пока не были известны неклеточные формы. Если вирусы и сходные с ними сущности считать живыми, то тогда клеточная теория охватывает уже не всё живое.

Если морфологически все клетки сопоставимы, то функционально они резко различаются: между одноклеточными и многоклеточными организмами больше функционального сходства, чем между их клетками.

## **Контрольные вопросы и задания**

(для обдумывания и самопроверки)

1. Какой вариант структуры генома вирусов отсутствует у других живых организмов и неклеточных форм?
2. Как различаются (+)РНК, (–)РНК, (±)РНК?
3. Каковы для вирусов эволюционные плюсы и минусы лизогенного и литического циклов развития?
4. Опишите гипотезы формирования вирусов.
5. На каких характеристиках вирионов основывается предположение, что они являются реликтами древнего мира РНК?
6. Как воспроизводятся разные транспозоны и какова их роль в эволюции?

7. Как и почему изменялась центральная догма молекулярной биологии?
8. Почему открытие прионов не является опровержением центральной догмы молекулярной биологии?
9. В чём состоит суть различий репликаторов и репродукторов? К какой категории нужно отнести прионы?
10. Какие свидетельства подтверждают существование в прошлом у всех клеточных организмов единого предка?
11. Какие характеристики предполагаются у LUCA?
12. Какие варианты горизонтального переноса генов возможны для прокариотов?
13. Какие варианты горизонтального переноса генов возможны для эукариотов?

### **Рекомендуемая литература к разделу 3**

*Инге-Вечтомов С. Г.* Генетика с основами селекции : учебник для студентов высших учебных заведений / С. Г. Инге-Вечтомов. 2-е изд. — Санкт-Петербург : Изд-во Н-Л, 2010. — 718 с.

*Клаг У.* Мир биологии и медицины. Основы генетики / У. Клаг, М. Р. Каммингс ; пер. с англ. А. А. Лушниковой, С. М. Мусаткина. — Москва : Техносфера, 2009. — 894 с.

*Кордингли М.* Вирусы. Драйверы эволюции. Друзья или враги? / М. Кордингли. — Москва : Изд-во АСТ, 2019. — 399 с.

*Кунин Е. В.* Логика случая = The logic of chance / Е. В. Кунин. — Москва : Центрполиграф, 2014. — 526 с.

*Марков А.* Рождение сложности : эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы / А. Марков. — Москва : Астрель, 2010. — 527 с.

Вирусология : учебник / А. В. Пиневиц, А. К. Сироткин, О. В. Гаврилова, А. А. Потехин ; под ред. А. В. Пиневица. — 2-е изд., доп. — Санкт-Петербург : Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2020. — 442 с.

Биомолекула : [сайт]. — [Б. м.], сор. 2007—2024. — URL: <https://biomolecula.ru/> (дата обращения: 06.08.2024).

## 4. Одноклеточные организмы

Это нетаксономическое объединение живых существ, состоящих из одной клетки. Большая часть истории жизни на нашей планете — это история одноклеточных организмов.

Очень важной стадией познания живого мира было подразделение организмов на прокариотов и эукариотов.

### 4.1. Прокариоты

Прокариоты\*, или доядерные, — живые организмы без оформленного клеточного ядра. Это наиболее древние клеточные существа, возраст их самых старых ископаемых остатков около 3,4—3,5 млрд лет (Wacey et al., 2011; Астафьева и др., 2011). Изотопный состав горных пород позволяет предполагать и более раннее появление клеточных форм (см. 3.3). Источниками информации о ранних прокариотах являются *микрофоссилии*, *строматолиты*, некоторые молекулы органических веществ, сохраняющиеся в осадочных породах (Пиневиц, 2006), некоторые микрокристаллы.

\***Терминологические пояснения.** Раньше прокариоты считались таксономической группой, однако в настоящее время объединение бактерий и архей в единую группу считается устаревшим, поскольку признано, что они имеют свою отдельную и самостоятельную эволюционную историю (Расе, 2006). То есть прокариоты — не систематическая группа, а организационная концепция (Sapp, 2006). Термин «прокариоты» тем не менее сохраняется и является общеупотребительным (но теперь не таксономическим).

#### 4.1.1. История формирования представлений о прокариотах

Название «бактерия» в русском языке появилось из немецкого, где *bakterie* восходит к латинскому *bacterium* и греческому *bactērion* — «палочка», а происходит оно от внешности наиболее распространённых палочковидных бактерий (Шанский, Боброва, 2004). Бактерий иногда объединяли с сине-зелёными водорослями, иногда рассматривали отдельно. Э. Геккель был, пожалуй, первым биологом, который объединил их вместе как организмы, лишённые ядра (Приводится по: Sapp, 2006). Он назвал их «монера» и выделил в качестве низшей степени развития в царстве *Protista*, однако рассматривал как примитивные

доклеточные образования, находящиеся на границе между живым и неживым. Далее, до последней четверти XIX века, бактерии считались низшими животными, потом было обнаружено, что некоторые из них содержат целлюлозу, и их объединили с сине-зелёными водорослями и присоединили к царству растений (Cohn, 1875). Название «прокариоты» предложил Э. Шаттон (Chatton, 1925), но таксономического значения он ему не придавал. Отдельное прокариотическое царство, названное термином Геккеля Monera, было выделено в системе живых организмов Г. Коупленда (Copeland, 1938). Своё название оно сохранило и в популярной пятицарственной системе живых организмов Р. Уиттекера (Whittaker, 1969). Русское название этого царства — дробянки (иногда используется как неофициальное название группы).

Тем не менее долгое время внятного и однозначного представления о группе не существовало, пока не вышла знаменитая статья «Концепция бактерий» (Stanier, van Niel, 1962). Авторы развили идею Шаттона о двух глобальных морфотипах: прокариотах и эукариотах, предложили рассматривать термины прокариоты и бактерии в качестве синонимов, подразделили клеточных существ на два царства — царство ядерных организмов Eucaryotae и царство прокариотов Procaryotae.

Ни один микробиолог 1960-х годов не ставил под сомнение утверждение, что прокариоты являются естественной филогенетической группой. Что касается их внутренней классификации, то было сформировано общее мнение, что построить её на основе морфологии невозможно, поскольку для этого не хватало сложных морфологических признаков, истории развития и летописи окаменелостей. Прокариоты, конечно, демонстрируют огромное физиологическое и биохимическое разнообразие, но трудно определить, какие физиологические признаки сформировались очень давно, а какие являются недавними адаптациями (Sapp, 2006). В итоге использовалась искусственная классификация, основанная на результатах окрашивания клеток, их структурных и функциональных признаках, и на этой основе в 1923 году было опубликовано первое издание «Справочника Берджи по бактериологической систематике» (Bergey et al., 1923), который в дальнейшем многократно дорабатывался и переиздавался.

Молекулярная биология предложила новые подходы к филогении. Вместо данных сравнительной анатомии и физиологии начали анализировать расхождения последовательностей генов или белков. Генетические мутации, нейтральные либо улучшающие функции белка, с течением времени накапливаются. Поскольку два вида расходятся от общего предка, то последовательности их общих генов также расходятся, и с течением времени генетическое расхождение увеличивается. Такие данные позволили начать строить локальные филогенетические деревья, отражающие эволюционный процесс. При этом выяснилось, что у прокариотов и одноклеточных эукариотов возможны ситуации, когда глубина фенотипической дивергенции не соответствует глубине дивергенции генной. В результате близкородственные организмы могут иметь резко контрастные фенотипы, а генетически далёкие формы могут оказаться сходными фенотипически — это одна из причин, по которой были невозможны филогенетические построения только на основе морфологии и метаболизма.

Далее произошла революция: К. Вёзе и Д. Фокс (Woese, Fox, 1977) на основании анализа *16S рибосомальной РНК* разделили прокариотов на два самостоятельных таксона равного ранга, которые позднее были названы доменами\*: бактерии (эубактерии) и археи (архебактерии). Это позволило перейти к созданию общей филогенетической классификации прокариотов. Соответственно, последние тома очередного переиздания справочника Берджи резко отличаются от предыдущих тем, что многие высшие таксоны определяются не по фенотипу, а исключительно на основе филогении *16S рРНК*; само издание заменено на постоянно обновляемую онлайн-книгу «Руководство Берджи по систематике архей и бактерий» (Whitman et al., 2015). Хотя филогенетическое разделение бактерий и архей прояснилось, но в литературе конца XX века они часто рассматривались совместно и не разделялись. До разработки молекулярных методов анализа филогении архей рассматривали как бактерий-экстремофилов и по фенотипическим признакам помещали в соответствующие бактериальные таксоны.

\***Терминологические пояснения.** В биологической таксономии домен является наивысшим таксономическим рангом клеточных организмов. Термин представляет собой синоним категории «доминион» (лат. *dominium*)

(Moore, 1974). В качестве синонимов иногда используются термины «супер-королевство», «надцарство» и реже «империя», однако содержание этих синонимов жёстко не определено и различается у разных авторов. В качестве примера: рис. 3.13 по (Кунин, 2014) — здесь империя — это наддоменная структура, включающая три домена клеточных организмов.

Вёзе утверждал, что прокариоты и эукариоты, возможно, произошли от более примитивной формы жизни и назвал эти гипотетические доклеточные образования «прогенотами» (Woese, Fox, 1977; Woese, 1998). То есть мы снова вспоминаем уже знакомый нам организм LUCA и его предшественников.

#### **4.1.2. Общая характеристика прокариотов**

Это мельчайшие организмы (средний размер от 0,1 до 10 мкм), обладающие клеточной структурой. При своих малых размерах это сложноорганизованные и совсем не примитивные существа, способные расти и размножаться с очень высокой скоростью.

Первоначально в клетках прокариотов усердно искали ядро или какой-либо его морфологический эквивалент, однако разрешающая способность светового микроскопа начала XX века технически не позволяла детально рассмотреть анатомическое строение бактерий. Некоторые исследователи утверждали, что бактерии обладают рассеянными ядрами, сравнимыми с хромосомами высших организмов. Окончательно отсутствие ядра было доказано только после изобретения электронного микроскопа и разработки специальных методов подготовки препаратов, позволивших обнаружить у ядра эукариотов ядерную оболочку, которой нет у прокариотов.

#### **Характерные признаки прокариотов:**

- Отсутствует оформленное ядро, ядерная мембрана, белки *гистоны* и нуклеосомы, в виде которых упакована ДНК эукариотов (как исключение, некоторые археи синтезируют гистоноподобные белки и формируют нуклеосомы).
- ДНК двухцепочечная, у большинства — кольцевая (у некоторых — линейная).
- В прокариотической клетке все три этапа процессинга генетического материала (репликация, транскрипция и трансляция) локализуются в цитоплазме

и не разделены во времени, тогда как у эукариотов репликация и транскрипция осуществляются в ядре клетки, а трансляция — в цитоплазме.

- Форма размножения — бесполоя, основной вариант — *бинарное деление*.
- Способны к горизонтальному обмену генетической информацией, есть специальные механизмы для такого обмена (см. 3.4).
- Нет внутренних мембранных органелл, аналогичных таковым у эукариотов\*.
- Тип питания — *осмотрофный* (без захвата твёрдых частиц, но с предварительным внеклеточным расщеплением высокомолекулярных веществ) и *автотрофный* (фотосинтез и хемосинтез).
- Рибосомы прокариотов характеризуются коэффициентом седиментации 70S, рибосомы эукариотов — 80S (показатель оценивает скорость оседания в центрифуге). Субъединицы прокариотических рибосом — 30S и 50S, а эукариотических — 40S и 60S. Рибосомы в митохондриях и хлоропластах эукариотов сходны с прокариотическими.
- Жгутики, которые есть у многих прокариотов (бактериальные и архейные), совершают вращательные движения, полностью расположены вне плазматической мембраны.
- Есть аэробные и анаэробные формы.

\***Терминологические пояснения.** Органеллы, или органоиды, — постоянные специализированные компоненты клетки, выполняющие определённые функции. Название связано с идеей, что эти структуры являются частями клеток, как бы аналогичными органам в многоклеточном организме. Большинство из них располагаются в цитоплазме, некоторые функциональные клеточные образования выходят за пределы клеток (жгутики бактерий, жгутики архей (археллумы). Органеллы эукариотов, отграниченные унитарной клеточной мембраной, рассматриваются далее (см. 4.5.2). У прокариотов их аналогов нет, но есть другие органеллы, как правило, без такой мембраны. Органоидов, окружённых унитарной мембраной, у них очень мало, и они встречаются только у отдельных групп прокариотов. Это, в частности, магнитосомы — у *магнитотактических* бактерий, *карбоксисомы* — у цианобактерий, полигидроксиалканоатные гранулы — у разных бактерий и некоторых архей (Пиневиц, 2006), различные фотосинтетические мембранные образования — у фотосинтезирующих бактерий (Murat et al., 2010).

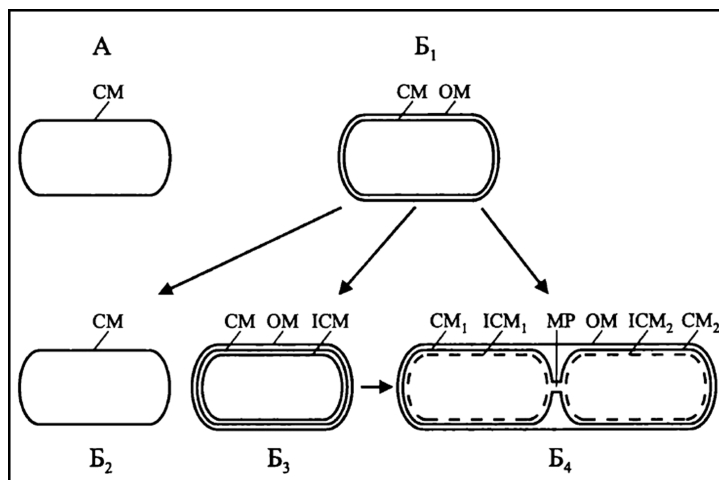


Форма клетки прокариотов зависит в основном от экзоскелета — *ригидного* слоя клеточной стенки, который состоит из одного или нескольких слоёв пептидогликана (ранее его называли муреином), придающего ей жёсткость. Традиционно считалось, что прокариоты не обладают цитоскелетом, но в начале 90-х годов были найдены белковые структуры, его формирующие (Bi, Lutkenhaus, 1991). Позднее были обнаружены аналоги всех основных белков цитоскелета эукариотов и некоторые белки, у эукариотов неизвестные (Wickstead, Gull, 2011; Gunning et al., 2015). Внутрицитоплазматические мембраны характерны для различных *фототрофных* бактерий, в том числе они есть у всех цианобактерий.

Предполагается, что метаболизм самых ранних микробных экосистем был основан на преобразованиях серы, и существовали они в начале архейского периода почти 3,4 млрд лет назад. В Западной Австралии были обнаружены микроструктуры, связанные с кристаллами пирита микрометрового размера, которые демонстрируют показатели биологического происхождения, включая полые просветы клеток, углеродистые клеточные стенки, обогащённые азотом, организацию в цепочки и группы. Авторы с использованием данных изотопного анализа интерпретируют эти кристаллы пирита как побочные продукты метаболизма клеток, использовавших путь серного метаболизма (Wacey et al., 2011).

В современных условиях прокариотная жизнь существует практически везде: на суше, в водной среде, где они могут обитать при температурах от  $-10$  до  $+120$  °C, глубоко подо льдом в Антарктиде и в высоких слоях атмосферы (The Prokaryotes, 1981). Некоторые прокариоты могут переходить в покоящееся состояние при температурах ниже  $-10$  и выше  $+120$  °C, при этом они сохраняют повышенную устойчивость к неблагоприятным температурным условиям, обезвоживанию, повышенным дозам радиации. Покоящиеся клетки в течение длительного времени могут находиться в вечной мерзлоте в жизнеспособном состоянии, и в подходящих условиях они прорастают (Абызов и др., 1988; Гиличинский и др., 1996). Весьма вероятно, что различия бактерий и архей связаны с тем, что они исходно приспосабливались к разным условиям среды, это и привело к столь широкому спектру пригодных для обитания условий.

**Морфотипы прокариот** существенно различаются между собой и представлены четырьмя бактериальными и одним археотным вариантом (Пиневиц, 2006) (рис. 4.1).



*Рис. 4.1.* Типичные прокариотные морфотипы: А — археотный; Б<sub>1</sub> — основной бактериальный (*грамотрицательный*); Б<sub>2</sub> — упрощённый бактериальный (*грамположительный*); Б<sub>3</sub> — усложнённый бактериальный; Б<sub>4</sub> — трихомный;

СМ — цитоплазматическая мембрана; ОМ — наружная мембрана;

ИСМ — внутрицитоплазматические мембраны; МР — микроплазмодесмы (Пиневиц, 2006)

Основа подразделения — тип клеточной оболочки, которая включает комплекс мембранных и немембранных структур. Все морфотипы прокариот имеют клеточную (или цитоплазматическую) мембрану, у многих бактерий есть ещё наружная мембрана. Кроме мембран, в большинстве случаев в состав клеточной оболочки входит клеточная стенка с ригидным (негибким) слоем. Особенности её строения определяют результат классического окрашивания по Граму, которое традиционно используется для разделения грамположительных и грамотрицательных бактерий. Метод был предложен в 1884 г. датским ученым Х. Грамом. В зависимости от результатов окраски бактерии делятся на грамположительные, окрашиваемые в сине-фиолетовый цвет, и грамотрицательные, окрашиваемые в красный цвет.

Трихомный прокариотный морфотип, как квазимногоклеточное образование, рассматривается в разделах 5.4.2.1 и 5.4.2.3.2.

Всё биоразнообразие прокариотов можно подразделить на четыре группы (Пиневиц, 2006):

1. Культивируемые формы — доступны для лабораторного изучения, однако существование в искусственной среде накладывает на них свой отпечаток, поскольку эволюционируют они очень быстро и приспосабливаются к существованию в монокультурах, накапливая различия с природными формами.

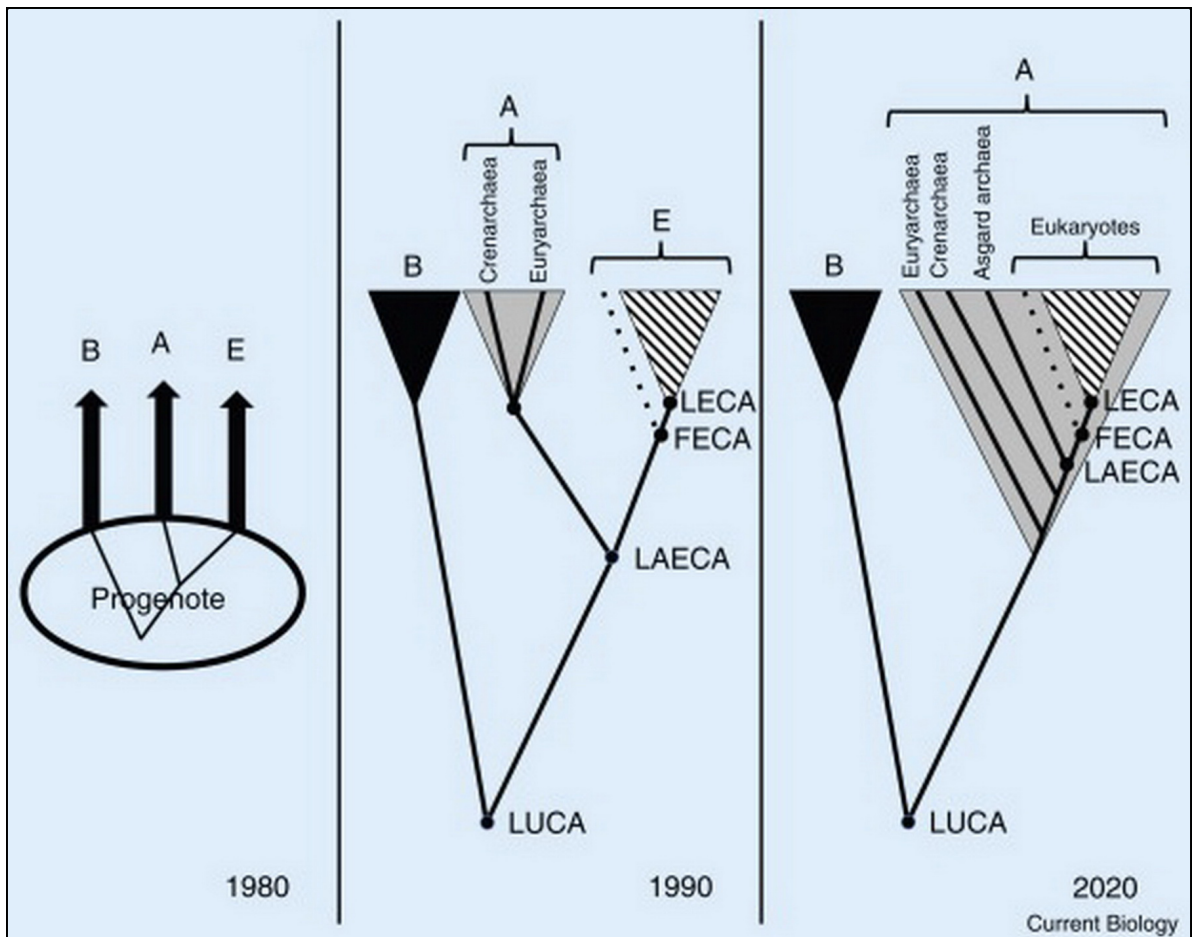
2. Некультивируемые формы — сведения о них в основном ограничиваются морфологией, на питательных средах они не развиваются, утрачивают способность к размножению и переходят в латентное состояние или погибают.

3. Фантомные объекты — их фенотип неизвестен, выявляются они методами *метагеномики* — через анализ ДНК и РНК из природной среды и сравнение с банками данных.

4. Криптические объекты (предполагаемые) — их фенотипы можно прогнозировать, комбинируя признаки уже описанных объектов.

## **4.2. История доменов**

В современном значении термин «домен» введён в трёхдоменной системе таксономии (Woese et al., 1990), согласно которой этот ранг присвоен археям, бактериям и эукариотам. Альтернативный (более поздний) вариант: два домена (археи и бактерии), а эукариоты в этом случае являются ветвью архей (Williams et al., 2013, 2020; Williams, Embley, 2015; Raymann et al., 2015; Zhou et al., 2018; Doolittle, 2020) (рис. 4.2.). Такой двухдоменный вариант — это частичное возрождение гипотезы эоцитов (Lake et al., 1984; Lake, 2015), предполагавшей, что эукариоты произошли от группы прокариотов, названных эоцитами, — позднее они были классифицированы как группа архей (Archibald, 2008). Неклеточные формы в эти системы не включены.



*Рис. 4.2.* История изменения представлений о доменах клеточных организмов с примерными датами распространения концепций: 1980 — древо жизни из трёх доменов, представляющих самостоятельные ветви, вышедшие из мира прогенотов (концепция прогенота): бактерии (B), археи (A) и эукариоты (E) (Woese, Fox, 1977); 1990 — древо из двух ветвей и трёх доменов, где археи и эукариоты рассматриваются как сестринские домены (Woese et al., 1990) (точка начального ветвления — LUCA; LAECA — последний общий предок архей и эукариотов; FECA — первый общий предок эукариотов, некоторые из потомков которого вымерли (пунктирная линия). LECA — последний общий предок эукариотов); 2020 — древо жизни из двух доменов, эукариоты возникли внутри домена архей и рассматриваются как их дочерний таксон (Williams et al., 2013, 2020) (Doolittle, 2020)

Такой подход с таксономической точки зрения вполне обоснован, но приводит к ситуации, когда к единой группе относятся археи с типично прокариотической организацией и эукариоты, гораздо более организационно продвинутые. Поэтому можно предположить, что в обиходе останутся и двухдоменная научная классификация, и разделение на прокариотов и эукариотов, противоречащее кладистическому подходу, но логичное как организационная схема. Имен-

но на таком подходе основывался Э. Майр (Mayr, 1998). В чём-то это напоминает ситуацию прокариотов, которые перестали быть систематической категорией, но остались организационной. В этой книге эукариоты (как наиболее сложный вариант клеточных организмов) пока традиционно именуется доменом.

Сейчас становится общепринятой точка зрения, что древовидная система родства между группами прокариотов (родословное древо) не может полностью адекватно описывать эволюционные преобразования из-за широкого распространения горизонтального переноса генов. Поэтому вместо «древа жизни» вводится понятие «лес жизни» — совокупность филогенетических деревьев всех генов (Кунин, 2014), а иногда схему родства прокариотов отражают даже как «мицелий жизни».

**Вероятный порядок расхождения доменов** клеточных организмов расшифрован по изменению консервативных особенностей архитектуры белков (Wang et al., 2007; 2011). Выводы подтверждены на основе широкого анализа белков и рРНК (Long et al., 2020). Изменения нуклеиновых кислот и белков могут быть очень динамичными, а *доменная\** структура белков консервативна и обычно сохраняется в течение эволюционно длительных периодов времени (Gerstein, Hegyi, 1998; Chothia et al., 2003). По этой причине домены считаются не только структурными единицами молекул белков, но и единицами эволюции (Murzin et al., 1995; Riley, Labedan, 1997; Sillitoe et al., 2015).

**\*Терминологические пояснения.** Термин «домен» в биологии двуслачен: это и наименование самого верхнего уровня группировки организмов в филогенетической системе, и элемент структуры белка — область в третичной структуре, которой свойственна определённая автономия структурной организации (Степанов, 2005).

Домены в структуре длинных белковых молекул (200 и более аминокислотных остатков) — это элементы общей структуры белка, которые самостабилизируются и часто сворачиваются в трёхмерную структуру независимо от остальной части белковой цепи. Одна белковая цепь может содержать два домена и более, которые соединены пептидными перемичками. Домены в одной цепи могут различаться по структуре и функциям, в рамках их выполнения они могут связываться с различными веществами (*лигандами*) — такие белки называются многофункциональными. Комбинации доменов участвуют в формировании новых функций белковых молекул (Bashton, Chothia, 2007). Многие домены не уникальны для белковых продуктов одно-

го гена или одного семейства генов, а вместо этого присутствуют в различных белках (Северин и др., 2017).

Домены — это не единственная сравнительно консервативная структура в составе белковых молекул, ещё одна важная категория структур, позволяющих анализировать эволюцию белков, — это белковые складки или типы укладки (Структура, 2014) (protein fold families) — широкие группы топологии третичной структуры белков, классы сворачивания белка в третичную структуру. Они включают группы белков со схожими аминокислотными пропорциями и схожей вторичной структурой. Создана база данных структурной классификации белков Scop (Murzin et al., 1995), каждый класс содержит множество независимых подсемейств белков, не обязательно эволюционно связанных друг с другом. Складки с удивительно схожей структурой есть у бактерий и архей (Hubbard et al., 1997; Fox et al., 2014).

Вариантов белковых складок очень мало по сравнению с астрономическим количеством нуклеотидных и аминокислотных последовательностей. Теоретически предполагаемое максимальное количество вариантов составляет около 8000, но некоторые из них крайне маловероятны, а в естественных белках встречается только около 2000, и большая часть из них являются редкими (Govindarajan et al., 1999). Предполагается, что редкие складки имеют сравнительно недавнее происхождение. На основании изменения складок построены молекулярные часы, которые показывают время появления новых структур в мире белков (Wang et al., 2011). Частота появления новых складок у эукариотов в среднем вдвое выше, чем у бактерий или архей, причём формирование некоторых из них, предположительно, связано со значимыми эволюционными событиями и вызванными ими адаптивными изменениями (Romei et al., 2023). Показано, что около 50 % складок являются производными признаками, характерными исключительно для конкретных таксонов (Romei et al., 2022).

На основании данных об изменении архитектуры белков (белковых складках) была построена схема расхождения трёх доменов живых организмов и выделены пять эпох в эволюции белкового мира (Wang et al., 2007; 2011; Kim, Caetano-Anollés, 2012; Long et al., 2020):

- 1) нарастание разнообразия белкового репертуара сообщества ранних организмов;
- 2) специализация белкового репертуара, которая привела к появлению архей;
- 3) возникновение бактерий от общего предка и начало формирования эукариотов через симбиогенез, раннее развитие трёх доменов;

4) появление эукариотов, широкое разнообразие организмов и нарастание белкового репертуара по основным эволюционным линиям;

5) формирование разнообразия эукариотов.

Анализ выявил раннюю и обширную потерю части первичного белкового разнообразия, произошедшую главным образом у архей. Она отделяет архейскую линию от древнего сообщества и устанавливает первое разделение организмов. Археи придерживались минималистической стратегии, используя лишь небольшую часть всего возможного репертуара белков. Разнообразие древних белковых архитектур позволило предположить, что общий предок всего живого был молекулярно сложным, и намекает на то, что эволюция мира прокариотов была первоначально основана главным образом на редуccionных процессах, которые различались в разных группах организмов и были, вероятно, связаны с адаптациями к разным условиям окружающей среды (Wang et al., 2007). Дальнейшее преобразование геномов в первую очередь было связано с ГПГ, и переносы были заметно асимметричны: переносы от Bacteria к Archaea зафиксированы в пять раз чаще, чем в обратном направлении — и происхождение основных клад архей соответствует приобретению различных бактериальных генов (Nelson-Sathi et al., 2015).

Существует предположение о том, что схема со сложным предком является распространённой — эволюция основных таксонов жизни обычно начинается с бурной фазы, приводящей к формированию очень сложной предковой формы. И только потом эволюционные линии от неё расходятся по трём возможным путям (Koonin, 2010a):

1) рационализация генома, при которой многие гены теряются, геномы сжимаются, их функциональная избыточность уменьшается;

2) стабилизация генома, при которой процессы потери и приобретения генов происходят с примерно равной скоростью;

3) расширение генома, при котором скорость приобретения генов существенно превышает скорость их потери.

Предположение основано не только на расхождении архей и бактерий, схожие выводы были сделаны об общем предке архей (Csurös, Miklós, 2009;

Koonin, Yutin, 2014) и крупных вирусах эукариотических организмов (Yutin et al., 2009a).

Возможно, что разделение бактерий и архей является следствием использования в составе их мембран различных углеводородных цепей, которое, с одной стороны, было связано с условиями среды их обитания, а с другой — определило возможность частичного экологического разделения двух доменов. В конечном итоге это и привело к образованию столь различных мембран у бактерий и архей (Koga, 2014).

Существует альтернативная гипотеза о древности бактерий, согласно которой они названы древнейшей группой прокариотов, а происхождение архей от бактерий предполагается сравнительно недавним — около 1 млрд лет назад. В этой версии молекулярно-филогенетические деревья происхождения архей рассматриваются как искажённые из-за ускоренной эволюции в основании архейной ветви, а отличия архей от бактерий объяснены не древним расхождением этих групп, а вторичным приспособлением архей к жизни при высоких температурах (Cavalier-Smith, 2002). Гипотеза недостаточно обоснована и не является общепринятой.

### **4.3. Бактерии (эубактерии) *Bacteria***

Бактерии (эубактерии) *Bacteria* — домен прокариотических организмов — крупнейшая группа прокариотов, включающая множество специфических групп (цианобактерии, актиномицеты, риккетсии, миксобактерии и т. п.).

Первоначально название «бактерии» было синонимом термина «прокариоты», и они считались единой группой, пока на основании анализа 16S рибосомальной РНК группа не была разделена на два домена с выделением домена архей (Woese, Fox, 1977), а у бактерий появилось название «эубактерии». После разделения доменов первоначально сформировалось мнение о том, что более древней группой являются эубактерии, но по последним данным (Wang et al., 2007; Kim, Caetano-Anollés, 2012; Long et al., 2020), древнейшей группой признаются археи (см. 4.2). Тем не менее рассмотрение прокариотических организмов рационально начать с бактерий как группы более многочисленной и более изученной.



Анаэробные бактерии начали функционировать не позднее 3,5—3,8 млрд лет назад (Schidlowski, 1988, 2001). Предполагаемые цианобактерии известны из отложений возрастом около 3,5 млрд лет (Knoll, Barghoorn, 1977; Schopf, 1983, 1993). Обсуждались доказательства существования аноксигенного и оксигенного фотосинтеза 3 млрд лет назад и даже раньше — 3,5—3,7 млрд лет (Rosing, 1999). Это весьма неожиданно, поскольку предполагает, что фотосинтез в том виде, в котором мы его знаем у цианобактерий, может иметь очень древнюю историю, сравнимую по длительности с общей историей эубактерий. При сопоставлении ископаемых одноклеточных и нитчатых цианобактерий с современными образцами этой группы выяснилось, что эти микрофоссилии можно идентифицировать до рода (Пиневиц, 2006), таким образом, цианобактерии относятся к числу очень ранних обитателей Земли.

#### 4.3.1. Общая характеристика бактерий

Обобщённая схема бактериальной клетки, отражающая основные структурные особенности и необязательные компоненты, приведена на рис. 4.3.

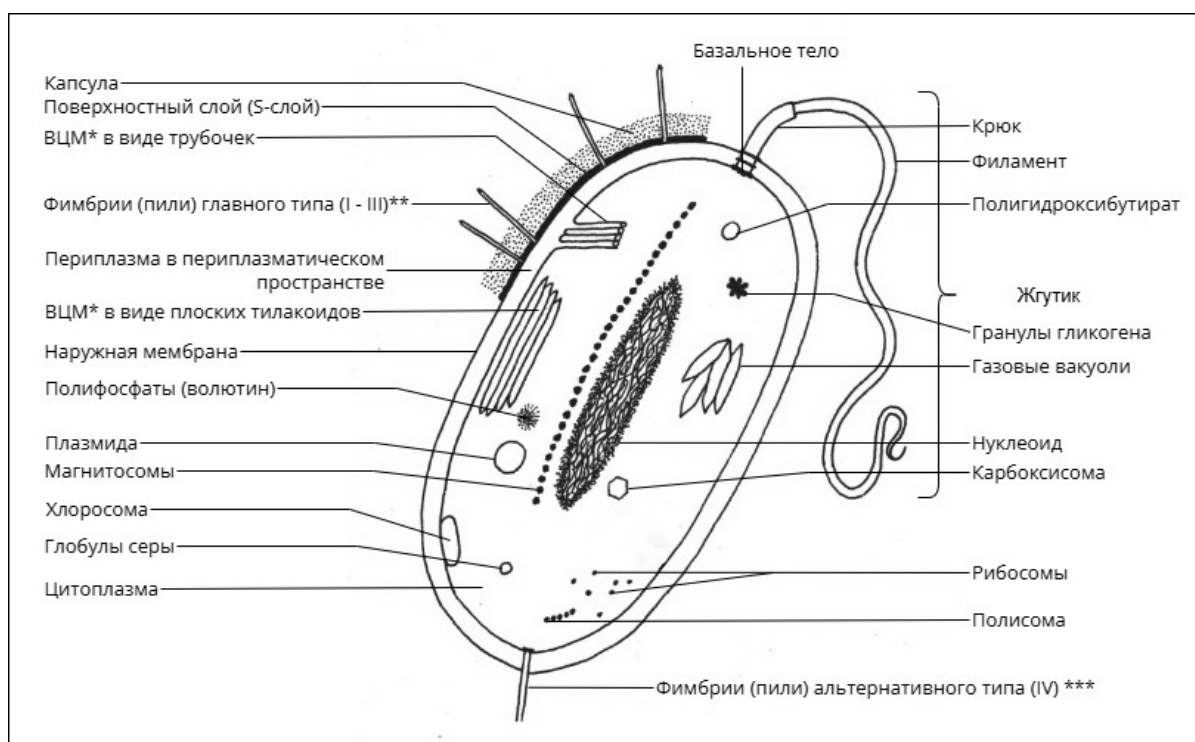


Рис. 4.3. Схема ультраструктуры обобщенной бактериальной клетки. Клеточная оболочка грамотрицательного типа (продольный срез; масштаб не соблюден. Элементы строения изображены в единственном числе).

\*ВЦМ — внутрицитоплазматические мембраны;

\*\*фимбрии (пили) главного типа (I—III) — многочисленные, выполняют адгезивные функции, не имеют базального тела (название по Пиневиц, 2006);

\*\*\*фимбрии (пили) альтернативного типа (IV) — 1—2 на клетку, расположены на одном из полюсов клетки, базальное тело присутствует, участвуют в конъюгации (название по: Пиневиц, 2006) (Рис. авт.)

### Характерные признаки бактерий:

- Одноклеточные, квазимногочелюточные и даже многоклеточные организмы с начальной дифференцировкой клеток.
- Прокариотическое строение клетки: отсутствует оформленное ядро, ядерная мембрана, белки гистоны и нуклеосомы.
- Липидная основа мембран состоит из глицерин-сложноэфирных липидов с неразветвлёнными «хвостами» (G3P-липидные мембраны) (рис. 4.4), мембраны всегда двухслойные. Дегидрогеназа, ответственная за образование специфического для бактерий глицерофосфата, далее сокращённо обозначается «дегидрогеназа G3P».

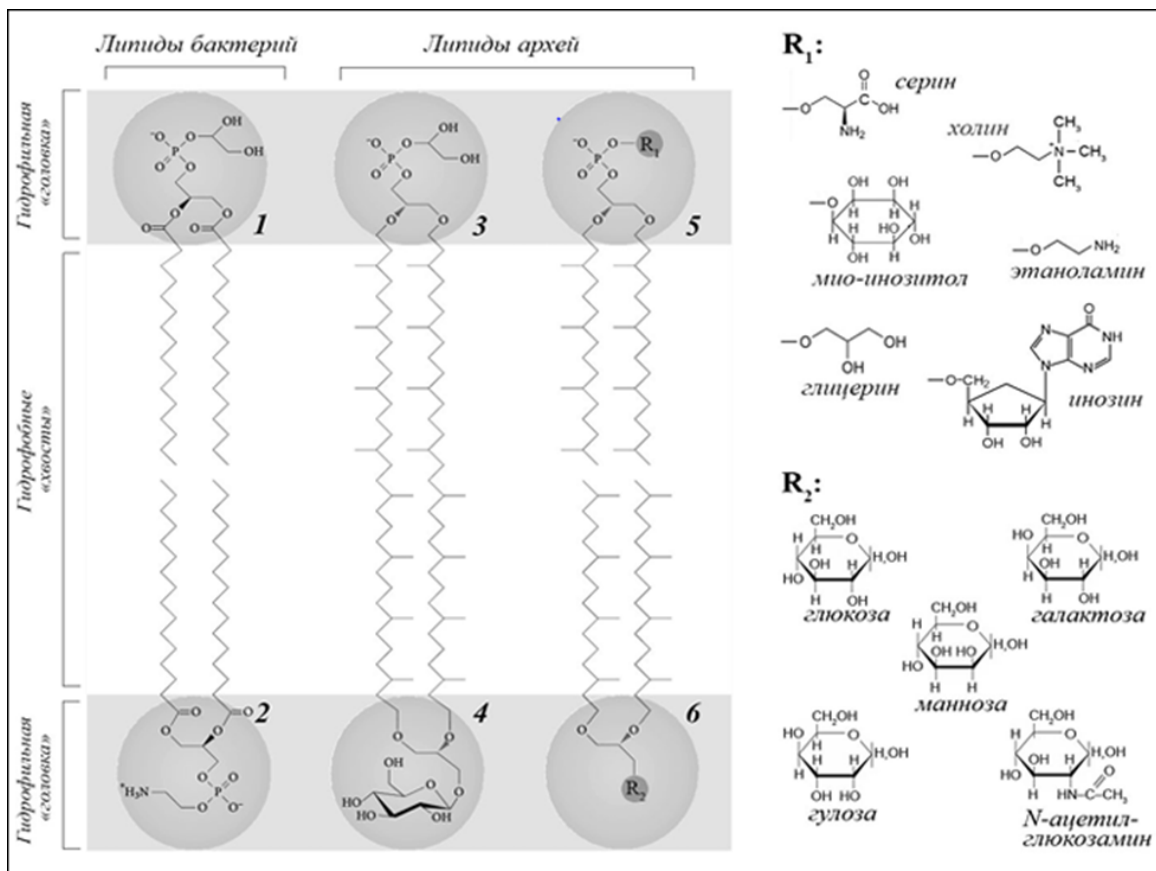


Рис. 4.4. Фосфолипиды и гликолипиды бактерий и архей.

Фосфолипиды (1, 2, 3, 5) — сложные эфиры многоатомных спиртов и высших жирных кислот, содержащие остаток фосфорной кислоты и соединённую с ней добавочную группу атомов различной химической природы ( $R_1$  — глицерин, серин, инозин, этаноламин, миоинозитол или аминокпентантетролы).

Гликолипиды — сложные липиды, образующиеся в результате соединения липидов с углеводами ( $R_2$  — глюкоза, манноза, галактоза, гулоза, N-ацетилглюкозамин и их комбинации).

У бактерий наиболее широко распространены липиды фосфатидилглицерин (1) и фосфатидилэтанолламин (2), образующие бислои (1—2). У архей — тетраэфирные липиды, образующие монослой, как, например, гликофосфолипиды *Thermoplasma* (3—4). Бислои, образованный диэфирными липидами, характерен, например, для архей отряда Halobacteriales (5—6) (Самылина, 2021)

Различные термофильные бактериальные клетки могут содержать в своих клеточных мембранах эфирные липиды (аналогично археям) (Sinninghe Damsté et al., 2002).

- Клеточная стенка (есть не у всех бактерий) состоит из сетчатого полимера — гигантской мешковидной молекулы пептидогликана, в которой гликановые цепи связаны друг с другом боковыми пептидными цепями. Она может быть однослойной или многослойной, форма и размер молекулы соответствуют форме и размеру клетки. Способность к синтезу пептидогликана — характерное свойство большинства бактерий, предположительно, оно появилось при формировании группы. Клеточная стенка может также состоять из белковых или гликопротеиновых субъединиц.

У грамотрицательных бактерий пептидогликан находится между двумя мембранами, отграничивающими *периплазматическое* пространство (Zuber et al., 2006; Weiner, Li, 2008).

- Жгутик представляет собой полую нить длиной до 15 мкм, образованную субъединицами белка флагеллина. Базальное тело жгутика встроено в клеточную оболочку, при движении жгутик попеременно вращается по часовой стрелке или против неё с использованием градиента протонов или ионов натрия. Для сборки и вращения жгутика требуется много энергии, поэтому при отсутствии конкурентного давления бактерии могут терять подвижность и не формировать жгутики.

- На поверхности многих бактерий расположены пили (или фимбрии, или ворсинки)\* — нитевидные белковые структуры, которые участвуют в передаче генетического материала между бактериальными клетками (конъюгация), прикреплении бактерий к субстрату и другим клеткам, могут участвовать в движении бактерий, служат местами прикрепления многих бактериофагов. Прикрепление к клеткам и тканям посредством пилей может повышать вирулентность бактерий.

\***Терминологические пояснения.** Различным типам пилей дано несколько названий в зависимости от их функции, но эта классификация не всегда совпадает со структурными или эволюционными типами, поскольку происходит конвергентная эволюция (Chagnot et al., 2013).

- Уникальные процессы: большинство типов брожения, азотфиксация, фотосинтез на основе бактериохлорофилла, некоторые варианты анаэробного дыхания.

- Обитают во всех биотопах Земли, преобладают в условиях обычного диапазона температур, давления и содержания кислорода. Населяют почву, пресные и морские водоёмы, глубинные слои земной коры.

- Могут быть свободноживущими организмами, а многие являются симбионтами или паразитами.

**Размер бактерий** чрезвычайно разнообразен, средняя длина 0,5—5 мкм, некоторые из самых крупных экземпляров достигают 750 мкм. Рекордный размер у *Thiomargarita magnifica*, средняя длина клеток которой превышает 9000 мкм, и они видны невооружённым глазом (Volland et al., 2022). Бактерии представлены одиночными клетками, иногда цепочками, клетки некоторых видов слипаются, образуя характерные скопления. В естественной среде существуют, как правило, в виде сообществ — биоплёнок и бактериальных матов (см. 5.4.1.2). Некоторые бактерии могут формировать сложные агрегативные многоклеточные структуры (миксобактерии Мухососcales и стрептомицеты *Streptomyces*) (Bonner, 1998; Kaiser, 2001; Claessen et al., 2014). Пусковым механизмом такого преобразования являются различные стрессы, связанные, в частности, с нехваткой каких-либо веществ. Наиболее сложные структуры из множества клеток —

плодовые тела — образуют миксобактерии при нехватке аминокислот в окружающей среде (Shimkets, 1999) (см. 5.4.1.1).

**Генетические характеристики.** Жизненно важная генетическая информация находится у большинства бактерий в единственной хромосоме, что позволяет считать их гаплоидными организмами. Возможны некоторые исключения: например, *Vibrio cholerae* содержит две кольцевидные хромосомы, но по размеру они различаются почти в три раза, то есть содержат различающуюся информацию (Trucksis et al., 1998). Известные гигантские бактерии являются полиплоидами с показателем пloidности от 3 до 1000 (Ionescu, Bizic, 2019). Максимальный показатель известен у *Thiomargarita magnifica* — расчётное количество копий генома в одной клетке превышает 500 000, причём нуклеоиды связаны с мембранами (Volland et al., 2022).

Часть генетической информации может храниться в плаزمиде, способных к автономной репликации. В одной клетке может быть несколько плазмид.

Для бактерий характерно высокое внутривидовое генетическое разнообразие. Хорошо изученным примером является кишечная палочка *Escherichia coli*. Было показано, что из *пангенома* кишечной палочки и близких форм объёмом около 16 000 семейств генов общее ядро генотипа составляет всего порядка 1000 генов, для конкретного штамма это примерно пятая часть генома (Lukjancenko et al., 2010). Тем не менее общее ядро основных генов позволяет анализировать филогению группы с хорошим уровнем подробности (Kaas et al., 2012). Разнообразие внутри вида *E. coli* и совпадение содержания генов между этим и родственными видами предполагают наличие в группе не резких видовых границ, а плавных переходов между видами (Lukjancenko et al., 2010).

**Фотосинтез** у бактерий представлен разными вариантами — аноксигенный (без выделения кислорода) и оксигенный (с выделением свободного кислорода).

Цианобактерии содержат хлорофилл *a*, каротиноиды и другие пигменты. Как и зелёные растения, при фотосинтезе они выделяют кислород, а в качестве донора водорода используют воду. Большинство видов являются строгими фототрофами, многие — способны фиксировать молекулярный азот.

Пурпурные и зелёные бактерии — строгие или факультативные анаэробы, содержат различные по составу хлорофиллы (бактериохлорофиллы *a*, *b*, *c*, *d*, *e*) и каротиноиды. При фотосинтезе кислород не выделяют, в качестве донора водорода (электронов) для восстановления углекислого газа никогда не используют воду, а только иные соединения — сероводород, тиосульфат, сульфит, серу, молекулярный водород или органические соединения.

Некоторые пурпурные бактерии, окисляя сероводород и тиосульфат, накапливают в клетках серу, которую далее могут окислять до сульфатов. Кроме  $\text{CO}_2$ , эти микроорганизмы способны как источник углерода использовать органические соединения — уксусную кислоту (ацетат), пировиноградную кислоту (пируват) и др. (Кондратьева, 1996).

**Антибиотики.** Метаболические различия бактерий и эукариотов позволили человеку сначала найти в природе, а потом и искусственно синтезировать вещества, которые нарушают различные биохимические процессы у бактерий, но являются относительно безопасными для эукариотов. Эти препараты мы называем антибиотиками. Они влияют на различные процессы у прокариотов (действие на разные группы микроорганизмов может резко различаться): тетрациклины подавляют белковый синтез; пенициллины препятствуют формированию клеточной стенки бактерий; фторхинолоны нарушают синтез ДНК и т. д.

**Биотехнологии** основаны во многом на знаниях о метаболизме бактерий. С помощью бактерий можно получать продукты питания, бактериальную биомассу, биополимеры, ферменты, аминокислоты, антибиотики, витамины, спирты, органические кислоты и многое другое. Используются для этого и природные формы, и прошедшие длительную селекцию, и генетически изменённые штаммы. Некоторые бактерии способны разрушать вещества неприродного происхождения — нефтепродукты, пестициды и др.

#### **4.3.2. Переживание неблагоприятных условий**

Обеспечивается у бактерий разными способами. Реакции на стресс, вызванный воздействием различных факторов (низкие температуры, замораживание, обезвоживание, агрессивная среда разного состава и т. п.), у бактерий осуществляются как сложные процессы, включающие клеточную дифференцировку.

При этом могут формироваться различные одноклеточные покоящиеся резистентные клетки, существенно различающиеся между собой, многие из них (даже схожие) в разных группах бактерий получили разные названия (Пиневиц, 2009). Покой бактериальных клеток подразделяется на пролиферативный, когда клетки перестают делиться, но сохраняют некоторую метаболическую активность, и метаболический, при котором большинство физиологических процессов в клетке замедляются или отсутствуют. Выделяют также аметаболизм — это обратимая полная остановка процессов обмена, характерная для спор бактерий (Бухарин и др., 2005).

Наименьшие клеточные изменения, направленные на минимизацию воздействия стрессовых условий, происходят у неспорообразующих бактерий — для них характерно состояние обратимого покоя в двух близких вариантах: образование клеток-персистеров (Harms et al., 2016; Fisher et al., 2017; Шлеева, Капрельянц, 2023) и образование жизнеспособных, но некультивируемых клеток (VBNC = Viable but nonculturable) (Li L. et al., 2014; Ramamurthy et al., 2014).

**Клетки-персистеры** встречаются, видимо, у всех бактерий. Формируются они из обычных клеток либо случайным образом, что связано с физиологической гетерогенностью бактериальных клеток, либо в ответ на сигналы окружающей среды — стресс значительно увеличивает долю таких клеток (Eisenreich et al., 2021). В них активируются группы генов, обеспечивающие снижение уровня активности, что приводит их в покоящееся состояние (Jayaraman, 2008). При этом процессы, которые являются мишенями антибиотиков, «выключены» или блокированы специфическими белками (Lewis, 2010). Персистеры устойчивы не только к антибиотикам, но и к солям ряда металлов, токсичным для «нормальных» клеток, колебаниям температуры, повышенной кислотности среды и другим стрессовым воздействиям (Jayaraman, 2008; Lewis, 2010). Персистирующие клетки являются основной причиной рецидивирующих и хронических инфекций (Lewis, 2007). От устойчивых (резистентных) к антибиотикам мутантных штаммов они отличаются тем, что их толерантность к антибиотикам обратима и не передаётся по наследству. Как только такая клетка становится активной, она теряет устойчивость к стресс-факторам.

Клетки VBNC, в отличие от клеток-персистеров, временно теряют способность расти в стандартных средах для культивирования. Однако они могут восстановить способность к размножению в специальных сложных средах (Oliver, 2005). Существует мнение, что клетки VBNC не являются отдельным бактериальным фенотипом (Kim et al., 2018) и их следует объединить с клетками-персистерами (Eisenreich et al., 2021).

Покоящиеся дифференцированные резистентные клетки в зависимости от специфики формирования, глубины покоя и степени устойчивости можно подразделить на цисты и эндоспоры.

**Цисты** формируются путём бинарного деления или дробления, соответственно, являются результатом дифференцировки дочерней клетки. Они имеют разные названия, но характеризуются следующими общими признаками (Пиневиц, 2009):

- пониженной метаболической активностью в сравнении с вегетативными клетками;
- повышенной устойчивостью хотя бы к одному из повреждающих факторов окружающей среды (у разных цист — устойчивость к разным наборам факторов среды);
- образованием защитных покровов, отсутствующих у вегетативных клеток;
- накоплением запасных включений;
- способностью прорасти и формировать вегетативное потомство.

Образуются цисты у бактерий различными способами: цисты актинобактерий (споры) — либо через поочерёдное отделение от конца *гифы*, либо путём образования клеточных перегородок внутри гифы; цисты миксобактерий (миксоспоры) формируются внутри плодового тела; цисты цианобактерий (*акинеты*) дифференцируются в составе трихома; цисты пурпурных бактерий (экзоспоры) — в одном из вариантов онтогенеза отпочковываются от конца вегетативной гифы (Пиневиц, 2009).

**Эндоспоры** образуются в результате взаимно скоординированной дифференцировки дочерних клеток, одна из которых проникает в другую. Далее внешняя клетка погибает, а внутренняя превращается в эндоспору и переходит в состояние максимального физиологического покоя и гиперрезистентности — макси-



мальной устойчивости к воздействию внешних повреждающих факторов. В одной клетке может формироваться до 9 эндоспор (Hutchison et al., 2014) (рис. 4.5).

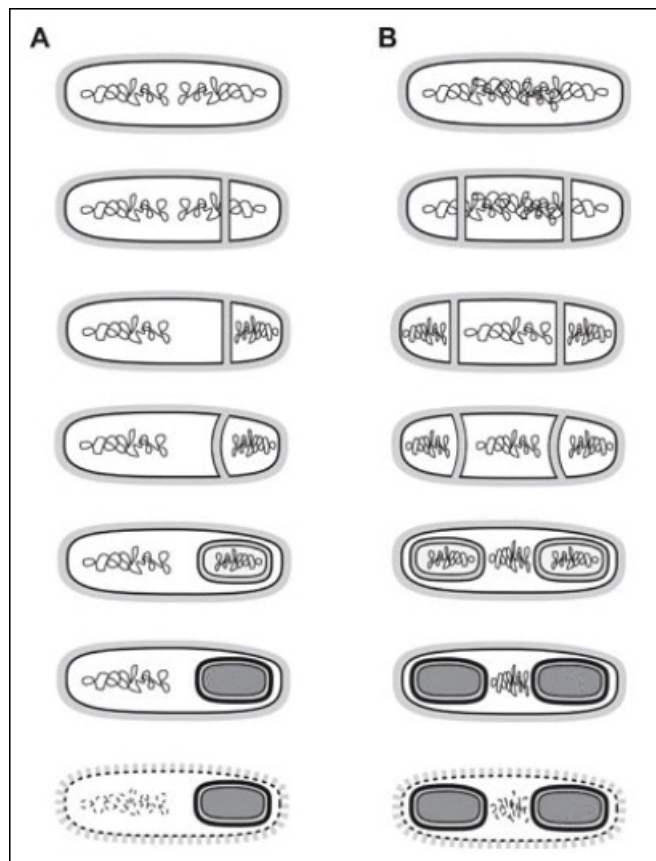


Рис. 4.5. Формирование эндоспор. У моноспорных бактерий полное деление происходит только на одном конце развивающегося спорангия (А), тогда как бактерии, образующие две эндоспоры, обычно делятся на обоих полюсах (В). После созревания эндоспор материнская клетка разрушается. Обратите внимание, что для образования двух жизнеспособных эндоспор необходимы как минимум три копии хромосом (Hutchison et al., 2014)

Формирование эндоспоры из вегетативной бактериальной клетки запускается истощением в локальной среде легко метаболизируемых форм углерода, азота или фосфата. Уже сформированные эндоспоры, несмотря на свою метаболическую неактивность, быстро реагируют на присутствие в среде необходимых питательных веществ, прорастают и возобновляют вегетативный рост. Показана комплексная устойчивость эндоспор *Bacillus subtilis* к самым разным воздействиям повреждающих факторов земной и космической среды (Nicholson et al., 2000).

### 4.3.3. Магнитосомы

Это необычные структуры, присущие магнитотактическим бактериям (МТБ), — внутриклеточные кристаллы магнетита ( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ ) или грейгита ( $\text{Fe}_3\text{S}_4$ ), окружённые мембраной. Внутри клетки магнитосомы обычно организованы в цепочки, что придаёт клетке постоянный магнитный дипольный момент (Cui et al., 2022).

Цепочка магнитосом действует как стрелка компаса, которая ориентируется вдоль линий геомагнитного поля Земли. Явление пассивной ориентации МТБ вместе с направленным их вертикальным движением с помощью жгутиков, называют магнитотаксисом (Blakemore, 1975). Перпендикулярное движение к геомагнитному полю позволяет бактериям выбирать оптимальные условия для выживания и размножения в средах, характеризующихся вертикальными химическими градиентами (Frankel et al., 1997; Bazylinski and Frankel, 2004). Хотя некоторые МТБ являются анаэробами, но большинство этих бактерий — микроаэрофилы: для нормального роста им требуется кислород, но в небольшом количестве. Поэтому их излюбленное место жительства — на границе кислородной и бескислородной зоны в пресных, солоноватых и морских водоёмах.

Вероятно, первоначально магнитосомы служили для внутриклеточной изоляции ионов железа, а магнитная ориентация стала вторичной функцией (Пиневич, 2006). Предполагается общее древнее происхождение магнитотаксиса в домене бактерий ещё в архее (Lin et al., 2017; 2018), однако способность к формированию магнитосом не является таксономическим признаком — они обнаружены в разных группах бактерий, причем существуют очень близкородственные виды с магнитосомами и без них.

### 4.3.4. Хищничество

Прокариоты не способны к фагоцитозу и заглатыванию своих жертв, тем не менее хищничество у них иногда встречается, хотя и носит необычный характер. Рассмотрение хищничества прокариотов интересно с точки зрения многообразия природных решений однотипных задач как минимум по пяти причинам:

- как пример формирования нетрадиционных вариантов хищничества в условиях, когда жертву нельзя ни проглотить целиком, ни откусить от неё часть;

- как пример освоения потенциальной экологической ниши, поскольку в прокариотном мире в роли хищников/паразитов выступали только бактериофаги, у которых сформирована иная схема нападения — без активного движения, с системой прикрепления к бактериальным клеткам, основанной на клеточных рецепторах. У бактерий-хищников другие стратегии нападения, соответственно, и спектр жертв может отличаться. У прокариотов выработаны методы защиты от бактериофагов, которые не предназначены для борьбы с бактериями, что также упрощает существование бактерий-хищников;

- как создание нового способа уничтожения грамотрицательных патогенов человека, особенно в связи с ростом числа инфекций с множественной лекарственной устойчивостью. Хищники эволюционируют параллельно с бактериями-жертвами и, таким образом, жертвам к ним сложнее приспособиться, чем к неизменяемым лекарствам. Причём хищник атакует жертв внутри биоплёнок (Negus et al., 2017), где воздействие антибиотиков резко снижено (см. 5.4.1.2);

- как пример формирования сложных экологических связей в сообществе, основанных на бактериальном хищничестве;

- как возможный путь формирования симбиотических отношений, основанных на незавершённом хищничестве.

У бактерий выделяют две группы с наиболее изученными вариантами хищничества: BALO (*Bdellovibrio* и сходные организмы) и миксобактерии (Whitworth et al. 2020).

Под названием BALO, или *Bdellovibrio*, классифицируются представители пяти близких семейств, которые относятся к дельта-протеобактериям (наиболее изучены из них *Bdellovibrio bacteriovorus*) и род *Micavibrio* из альфа-протеобактерий (Bratanis et al., 2020).

*B. bacteriovorus* проникает при помощи пили через клеточную стенку жертвы — другой грамотрицательной бактерии, значительно более крупной, чем этот хищник, и размножается в периплазме между клеточной стенкой из пептидогликана и цитоплазматической мембраной (Lambert, 2016), переваривая содержимое жертвы (Stolp, 1979; Negus et al., 2017; Laloux, 2020) (рис. 4.6). В список возможной добычи входят некоторые распространённые патогены человека, устойчивые к антибиотикам (Bratanis et al., 2020).

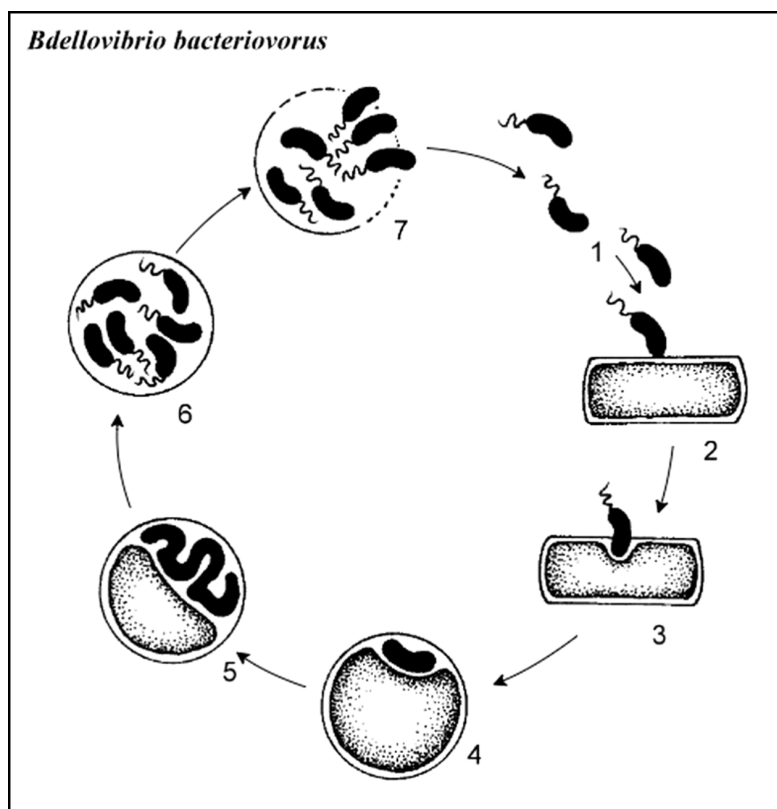


Рис. 4.6. Жизненный цикл *B. bacteriovorus* (*Bv*): 1 — одножгутиковые клетки *Bv* (хищника) плавают в фазе атаки; 2 — при контакте с жертвой *Bv* прикрепляется к ней посредством пилей; 3 — *Bv* проникает в периплазматическое пространство жертвы через узкую пору во внешней мембране и клеточной стенке; 4 — воздействием литических ферментов *Bv* модифицирует клеточную стенку жертвы, что приводит к округлению её клетки (формирование «бделлопласта»), а также к перевариванию цитоплазмы жертвы; 5 — *Bv* растёт в виде нити и синтезирует хромосомные копии; 6 — материнская клетка *Bv* подвергается атипичному одновременному небинарному делению, дочерние клетки созревают и превращаются в клетки фазы атаки; 7 — выход дочернего поколения клеток из остатков бделлопласта. Полный цикл занимает около 4 часов в лабораторных условиях (Рис. авт.)

В группе BALO есть и хищники, более похожи на классических, — это альфа-протеобактерии рода *Micavibrio* и некоторые другие. Они прикрепляются к поверхности жертвы, разрушают специальным ферментом участок её мембраны и потребляют содержимое погибающей жертвы (Dashiff et al., 2011).

Совершенно другая схема хищничества у миксобактерий: они выделяют антимикробные метаболиты во внеклеточную среду, где эти соединения убивают и переваривают клетки-жертвы. Далее уже лизированную добычу потребляют миксобактерии. При этом они приносят пользу растениям, поскольку уничтожают в том числе

патогенные для них микроорганизмы. На примере четырёх разных миксобактерий показано, что выделяемый растениями при различных стрессах летучий фитогормон метилжасмонат (метиловый эфир жасмоновой кислоты) является стимулятором для миксобактерии *Archangium* sp. Это вещество влияет у них на продукцию как минимум 300 метаболитов и вызывает изменение транскрипции 56 генов миксобактерий, повышая их подвижность. То есть этот фитогормон привлекает избранных хищных миксобактерий, полезных для растения (Adaikroh et al., 2020). Жасмонаты у растений запускают синтез антимикробных и инсектицидных соединений, а также белков, блокирующих пищеварительные ферменты растительноядных организмов (Wasternack, 2007).

#### 4.4. Археи *Arhaea*<sup>1</sup>

Название этого домена прокариотов происходит от греч. *archaios* — древний, и по последним данным этот домен считается старше, чем *Bacteria* (см. 4.2).

Древнейшие организмы, сохранившиеся на Земле. По уровню организации являются примитивными прокариотами, по разнообразию существенно уступают бактериям. Являются предками эукариотов.

##### **Характерные признаки архей:**

- Одноклеточные организмы, за исключением единственного известного колониального вида *Methanosarcina acetivorans* (первоначально был идентифицирован как относящийся к бактериям) (Sowers et al., 1984).

- Прокариотическое строение клетки: отсутствует оформленное ядро, ядерная мембрана.

- Некоторые археи синтезируют гистоноподобные белки и формируют нуклеосомы. У ряда архей обнаружены *интронные* участки в ДНК.

- Мембраны состоят в основном из глицерин-эфирных липидов (G1P-липидные мембраны), их гидрофобные «хвосты» имеют боковые метильные группы —  $\text{CH}_3$  через каждые четыре основных углеродных атома, иногда могут встречаться и встроенные в цепь циклопропановые и циклогексановые кольца (Damsté et al., 2002; Chugunov et al., 2014). У архей в эфирных липидах связь эфирная, которая является более стойкой, чем сложноэфирная связь в глице-

---

<sup>1</sup> Описание в данном разделе не включает эукариотов.

рин-сложноэфирных липидах бактерий и эукариотов. Различие липидной основы мембран архей и бактерий получило название «липидный разрыв», или «липидное разделение» (рис. 4.4).

Для архейных мембран характерны высокая плотность упаковки молекул, практическая несжимаемость, отсутствие фазового перехода в широком диапазоне температур (0—100 °С) и низкая проницаемость для воды и особенно ионов (Chuginov et al., 2014). Проницаемость мало изменяется с повышением температуры, в отличие от бактериальных мембран, у которых она резко возрастает (Koga, Morii, 2005).

- Глицеринфосфат архей, входящий в состав липидов, отличается от бактериального: археи используют другой оптический изомер — глицерин-1-фосфат с L-конфигурацией вместо глицерин-3-фосфата с D-конфигурацией, как у прочих организмов. Соответственно, ферменты, используемые для синтеза фосфолипидов, резко отличаются от характерных для бактерий и эукариотов (Koga, Morii, 2005). Дегидрогеназа, ответственная за образование специфичного для архей глицерофосфата, сокращённо обозначается «дегидрогеназа G1P».

- Мембраны могут быть однослойными, что делает их более стойкими в условиях химически агрессивной среды (Hanford, Peeples, 2002). В таких мембранах липидные «хвосты» двух разных фосфолипидных молекул сливаются с образованием единой молекулы с двумя полярными головками. У бактерий и эукариотов мембраны всегда двухслойные.

- Археи разнообразны как по наличию клеточных стенок, так и по их химическому составу, ни один из вариантов не похож на муреин, характерный для бактерий. Некоторые виды имеют голые протопласты, но у большинства есть либо жёсткая клеточная стенка, состоящая из псевдомуреина и/или белков, либо их цитоплазматическая мембрана усилена углеводным гликокаликсом (Kandler 1993; Kandler, König, 1998). Псевдомуреин является структурным аналогом муреина, пути их биосинтеза имеют общую эволюционную историю (Subedi et al., 2021).

- Жгутик (археллум) представляет собой сплошную нить (центральный канал отсутствует), образованную из нескольких белков; растёт он от основания, движется с использованием энергии АТФ. По морфологии сходен с бактериальным жгутиком, но не гомологичен ему по строению и происхождению.

- Гипертермофильные археи кодируют пили, схожие с конъюгативными пилиями бактерий. Однако если у бактерий переносятся обычно плазмиды или транспозоны, то у архей, видимо, переносится ДНК между представителями одного вида. Гены механизма конъюгации кодируются не в плазмиде, а на хромосоме (Beltran et al., 2023).

- Цисты у архей встречаются исключительно редко, найдены только у крайне галофильных видов (галоцисты). Представляют собой округлые клетки, собранные в группы и окружённые общим чехлом, формируются при понижении солёности среды (Kostrikina et al., 1991).

- Уникальный для домена метаболический процесс — метаногенез — это особый тип анаэробного дыхания, когда акцептором электронов является эндогенный гетеросульфид, образующийся в метаболизме некоторых архей. Существуют два способа метаногенеза — автотрофный и гетеротрофный. Побочным продуктом такого дыхания является метан (Пиневич, 2007). Некоторые метаногены способны размножаться в экстремальных условиях: при 122 °С и гидростатическом давлении 20 МПа (Takai et al., 2008).

- Фотосинтез у архей найден в единственном варианте — с использованием бактериородопсина — управляемого светом переносчика ионов водорода. Обнаружен он у некоторых галоархей, живущих в пересолённых лагунах. Позволяет использовать энергию света для получения АТФ. Раньше бактериородопсиновый фотосинтез считался уникальным для архей метаболическим процессом, но теперь он обнаружен и у бактерий (Пиневич, 2007).

- Многие археи занимают необычные, часто экстремальные по условиям окружающей среды высокоспециализированные экологические ниши, иногда полностью недоступные для других организмов. Многообразие метаболизма позволяет осваивать столь разные условия. Среди архей есть аэробы и анаэробы, гетеротрофы и автотрофы, хемотрофы, метанотрофы, галофилы, ацидофилы. Они могут существовать при разных температурах и давлении, в химически агрессивных средах. Археи широко распространены в природе не только в экстремофильных экосистемах, но и в обычных условиях.

- Археи вносят глобальный вклад в обеспечение геохимических циклов углерода, азота, серы, микроэлементов. За долгую эволюцию Земли археи вместе с бактерия-

ми изменили её атмосферу, литосферу и гидросферу. Они способствовали образованию осадочных пород, в том числе железных руд и руд других металлов.

- Патогенность архей для людей, животных, растений или других бактерий не доказана. Некоторые наноархеи ведут симбиотический/паразитический образ жизни, но ущерб клетке-хозяину не доказан (см. 4.5.2.9).

- Подавляющее большинство архей были идентифицированы только по анализу проб ДНК из мест обитания. В лабораторных условиях получается культивировать только некоторые виды.

## **4.5. Эукариоты**

На первый взгляд, эукариоты производят впечатление наибольшего разнообразия среди клеточных и неклеточных форм, однако клеточное строение и метаболические процессы у них сравнительно однотипны. То есть прокариоты метаболически гораздо разнообразнее эукариотов, а неклеточные формы гораздо разнообразнее организационно, чем все клеточные организмы.

Переход от прокариотов к эукариотам был самым радикальным изменением в клеточной организации с момента зарождения жизни, он сопровождался наибольшим всплеском генетических дупликаций и множественным формированием новых генов (Cavalier-Smith, 2010).

Специфика эукариотов в первую очередь определяется не наличием у них ядра или ядерной оболочки, а появлением эндомембранной системы, которая вводит внутреннюю компартиментализацию клетки, позволяющую разделять метаболические процессы в пространстве. Компартиментализация эукариотических клеток поддерживается цитоскелетом на основе актина-тубулина (Dacks et al., 2009). Организационная сложность эукариотических клеток дополняется чрезвычайно многообразными перекрёстными сигнальными сетями, регулирующими метаболические процессы (Hunter, 2007).

### **Общая характеристика эукариотов**

Строение эукариотической клетки сначала рассматривают на уроках биологии в школе, потом более серьёзно изучают в университетских курсах. Поэтому здесь эта тема детально не рассматривается. Однако напомнить общие схемы животной и растительной клетки полезно, и они приведены на рис. 4.7, 4.8.



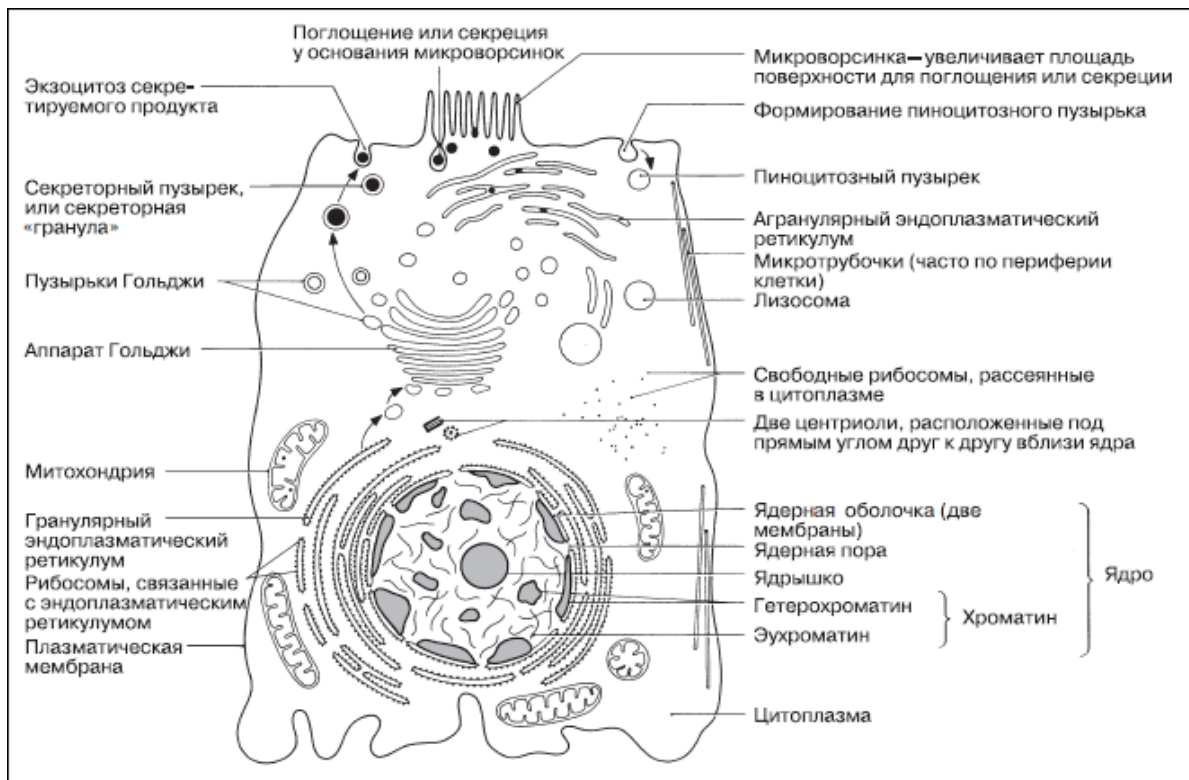


Рис. 4.7. Схема ультраструктуры обобщённой животной клетки, выявляемая при помощи электронного микроскопа. Для простоты показаны лишь часть гранулярного эндоплазматического ретикула с присоединёнными к нему рибосомами и некоторое количество свободных рибосом (Тейлор и др., 2013)

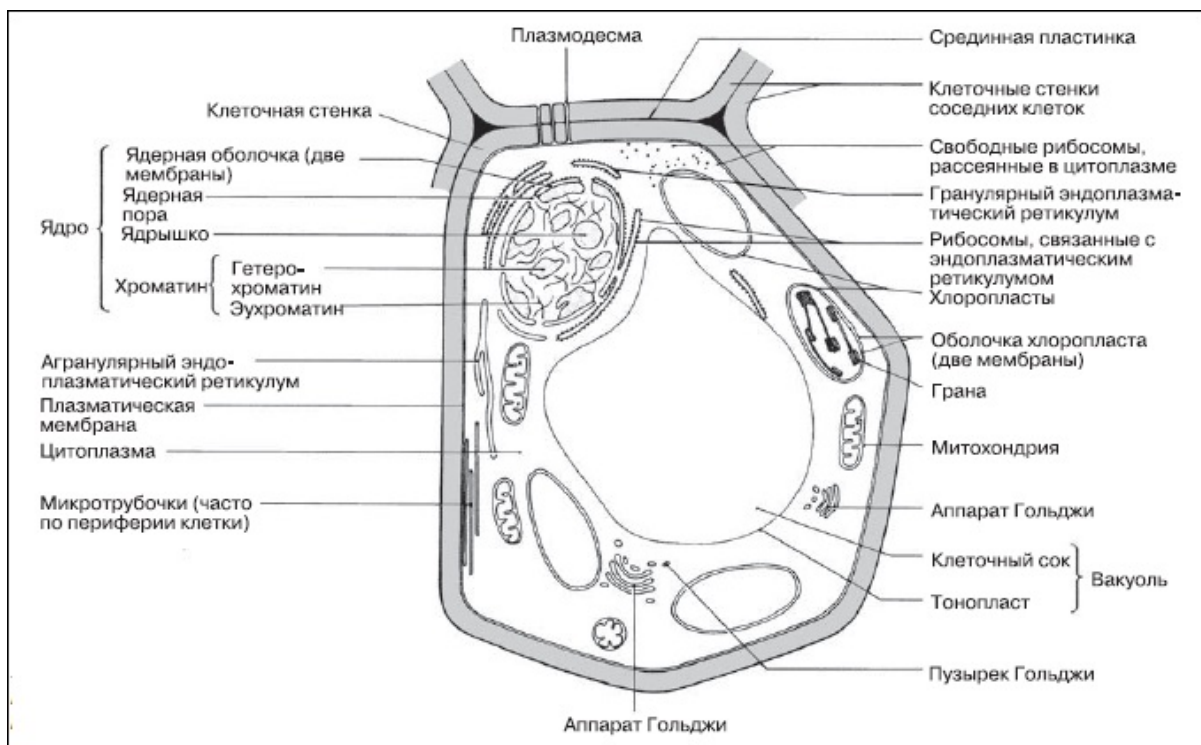


Рис. 4.8. Ультраструктура обобщённой растительной клетки, выявляемая при помощи электронного микроскопа (Тейлор и др., 2013)

### **Характерные признаки эукариотов:**

- Это одноклеточные, колониальные и многоклеточные организмы, в том числе с глубокой дифференцировкой клеток, с образованием тканей и органов.
- Размер клеток в среднем от 10 до 50 мкм, тогда как у прокариотов — 0,5—5 мкм.
- Эукариотическое строение клетки с внутренними мембранными структурами. Набор цитоплазматических органелл включает ядро, эндоплазматическую сеть, аппарат Гольджи, вакуоли, лизосомы, пероксисомы, глиоксисомы, сферосомы, митохондрии, хлоропласты. Компартментализация снижает роль свободной внутриклеточной диффузии, столь важной для прокариотов (Hudder et al., 2003; Guigas et al., 2007).
- Некоторые органеллы эукариотов имеют симбиотическое бактериальное происхождение и сохранили многие признаки предковых организмов. Это митохондрии или их упрощённые варианты — гидрогеносомы или митосомы (van der Giezen, 2009; Hjort et al., 2010), у автотрофных и некоторых гетеротрофных видов — хлоропласты. Митохондрии и хлоропласты — двумембранные органеллы (см. 4.5.2.8, 4.5.2.11), прочие — одномембранные. Хлоропласты могут быть окружены тройной или даже четверной мембраной, что объясняется вторичным или третичным эндосимбиозом (см. 4.5.2.11).
- Эукариоты являются гибридными организмами как по клеточной организации, так и по набору генов. Их геном представляет собой смесь генов архейного происхождения, генов бактериального происхождения и генов, которые предполагаются специфичными для эукариотов.
- Появление белков бактериального происхождения в геноме эукариотов частично связано с предками митохондрий и пластид. Кроме этого, у них насчитывается ещё более 200 генных семейств бактериального происхождения, отсутствующих у альфа-протеобактерий и цианобактерий и, следовательно, приобретённых иными путями (Марков, Куликов, 2005). Столь обширные генетические пополнения подтверждают, что эукариотическая клетка является *химерой*, образованной слиянием архейной и бактериальной клеток, и одновременно свидетельствуют об активном участии предков в ГПГ.

- Клетки содержат одно или несколько ядер, содержимое которых включает ДНК и обособлено от остального внутриклеточного пространства двухслойной ядерной мембраной.

- В ядре клетки присутствуют гистоны.

- Хромосомы линейные, ДНК содержит интроны.

- Мембраны в основном состоят из фосфолипидов, всегда двухслойные.

- Клеточная стенка есть у многих протистов, грибов и растений. Состав: у протистов — из кремнезёма и карбоната кальция, у грибов — в основном из хитина, у растений — в основном из целлюлозы.

- Жгутик представляет собой тонкий вырост на поверхности клетки, покрытый клеточной мембраной и содержащий сложную конструкцию (аксонему) — комплекс из двух свободных микротрубочек и девяти пар периферических микротрубочек. Состоит из тубулина. Совершает волнообразные или воронкообразные движения, использует энергию АТФ.

- Уникальные процессы: биосинтез многих биологически активных веществ.

- Некоторые эукариоты являются автотрофными фотосинтетиками; гетеротрофные эукариоты используют в пищу живые организмы и различные органические субстраты.

- Эукариоты доминируют в большинстве экосистем Земли, за исключением анаэробных, химически агрессивных и высокотемпературных зон.

#### 4.5.1. Половое размножение\* и смена ядерных фаз

**\*Терминологические пояснения.** В тексте далее используются два основных понятия: половое размножение и половой процесс.

Половой процесс — рекомбинация генетической информации между двумя особями одного вида, не обязательно сопряжённая с половым размножением. Примером является конъюгация инфузорий — она не приводит к увеличению количества организмов (две особи вступают в обмен микронуклеусами, и столько же особей сохраняется после его завершения), соответственно, этот процесс не является размножением.

Неполноценный аналог полового процесса — парасексуальный процесс, при котором происходит слияние вегетативных клеток, содержащих генетически разнородные ядра (известен у некоторых грибов). Это приводит к образованию диплоидного гетерокариона, который далее делится на две гаплоидные клетки, то есть количество клеток не увеличивается — сколько

начинало процесс, столько в итоге и формируется. Кроссинговер (обмен участками хромосом) при этом не происходит, гены разных хромосом рекомбинируют независимо (Инге-Вечтомов, 2014).

Конъюгация бактерий — ещё один неполноценный аналог полового процесса — это вариант ГПГ (см. 3.4), в котором передача генов является односторонней, количественно обмен генами не регламентируется (передается только часть генома, жёстко не определённая).

Половое размножение — процесс у большинства эукариот, связанный с формированием в результате мейоза специализированных половых клеток (гамет), далее — с процессом слияния этих клеток (обычно от разных организмов), формированием диплоидной зиготы (которая содержит гены двух родительских организмов) и развитием из неё дочерней особи. То есть в результате такого процесса появляются новые организмы. Половой процесс является элементом полового размножения.

**Появление полового размножения.** Половое размножение и половой процесс — специфические и очень эффективные способы перемешивания генетического материала разных особей. Появились эти процессы у эукариотов (у прокариотов есть ГПГ, но он гораздо менее эффективен и менее предсказуем). Особи одного вида при половом процессе обмениваются половинами своего генофонда, обмен — двухсторонний. Существуют разные версии появления этих процессов.

Возникновение мейоза, предположительно, связывают с проблемой повреждения генетического материала клеток УФ-излучением (Gross, Bhattacharya, 2010) или токсичным воздействием кислорода (Speijer, 2016) — мейоз является удачным способом эффективного восстановления повреждённого генетического материала.

Как прообраз формирования полового процесса иногда рассматривают систему передачи генетического материала, которая найдена у галофильной археи *Haloferax volcanii*, обитающей в Мёртвом море. Её клетки способны соединяться цитоплазматическими мостиками, которых между двумя клетками может быть несколько. По ним геномная ДНК и плазмиды могут передаваться в обе стороны, причём возможна передача крупных фрагментов хромосомы (Rosenshine et al., 1989; Ortenberg et al., 1999), что несколько напоминает половой процесс эукариотов. Эта архея является полиплоидом, как следствие, для

починки разрывов собственной ДНК ей не нужна чужая — для гомологичной рекомбинации у неё достаточно собственных хромосом.

На этом материале и с учётом недостатков более ранней концепции (Gross, Bhattacharya, 2010) была создана гипотеза, описывающая схему пути от полиплоидной археи к эукариотическому половому размножению (Markov, Kaznacheev, 2016):

1. Предки эукариотов — полиплоидные археи, которые жили в мутагенной среде, митотического деления у них ещё не было. В краткосрочной перспективе полиплоидия в таких условиях полезна, но в долгосрочной — грозит вымиранием.

2. Отбор привёл к выработке механизмов, снижающих шансы вымирания полиплоидов: интенсификация ГПГ с близкими родственниками, унификация хромосом через *генную конверсию*, периодические редукционные деления.

3. Дальнейшее развитие генетического обмена между особями — переход к обмену целыми хромосомами, а не их частями, появление процесса кроссинговера, замена кольцевых хромосом линейными.

4. Появление митоза с регулярным и равным распределением хромосом при делении клетки.

5. Развитие механизмов, обеспечивающих обмен, спаривание и рекомбинацию только гомологичных (очень похожих) хромосом.

6. Формирование изоляции биологических видов.

Факты, поддерживающие данную гипотезу: 1) обнаружена связь между полиплоидностью и наличием гистонов у архей (Spraans et al., 2015); 2) в геномах локиархей найдены гены, кодирующие гистоны, что позволяет предположить полиплоидность локиархей (Nenneman, Dame, 2015); 3) в начале эволюции эукариотов отмечен всплеск массового появления новых семейств паралогичных генов, что схоже с эффектом дубликации генома или его части (Makarova et al., 2005) — а если полиплоидные археи начали размножаться митозом, то это и должно было вести к постепенному расхождению строения и функций генов и формированию новых их семейств.

Мейотический цикл мог первоначально появиться в очень гибкой форме, с прерыванием роста диплоидных или гаплоидных клонов, определяемым сиг-

налами стресса. Эукариотический пол, скорее всего, развился в ответ на высокую частоту мутаций, возникающих в результате симбиоза с будущей митохондрией, генерирующей в клетке активные формы кислорода. Таким образом, мейотический пол мог быть одним из побочных результатов симбиогенеза (Speijer, 2016).

Существуют современные одноклеточные эукариоты, которые размножаются только митотическим делением, мейоз в их жизненном цикле отсутствует. Однако в геномах всех этих групп нашлись генетические следы наличия полового размножения в прошлом (Schurko et al., 2009).

**Смена ядерных фаз** у эукариотов обусловлена двумя процессами — оплодотворением и редукционным делением (мейозом). Ядерные фазы различаются по показателю пloidности (числу копий генома в клеточном ядре организма: в гаплоидной клетке одна копия, в диплоидной — две). У полиплоидных организмов при чётном показателе пloidности гаметы содержат половинный набор генетической информации (например, у тетраплоидного организма гаметы будут диплоидными). У полиплоидов с нечётным показателем пloidности нормальное половое размножение невозможно. При отсутствии полового процесса весь жизненный цикл может протекать при одном показателе пloidности (в одной ядерной фазе — гаплоидной, диплоидной или полиплоидной).

Диплоидная фаза переходит в гаплоидную в результате мейотического клеточного деления, из одной диплоидной клетки при этом образуются четыре гаплоидных. Обратное преобразование — из гаплоидной фазы в диплоидную происходит в результате оплодотворения — слияния двух гаплоидных гамет. Образовавшаяся диплоидная клетка называется зиготой. Её митотическое деление является началом формирования многоклеточных организмов.

**Жизненные циклы эукариотов** различаются способом чередования диплоидной и гаплоидной фаз (рис. 4.9).

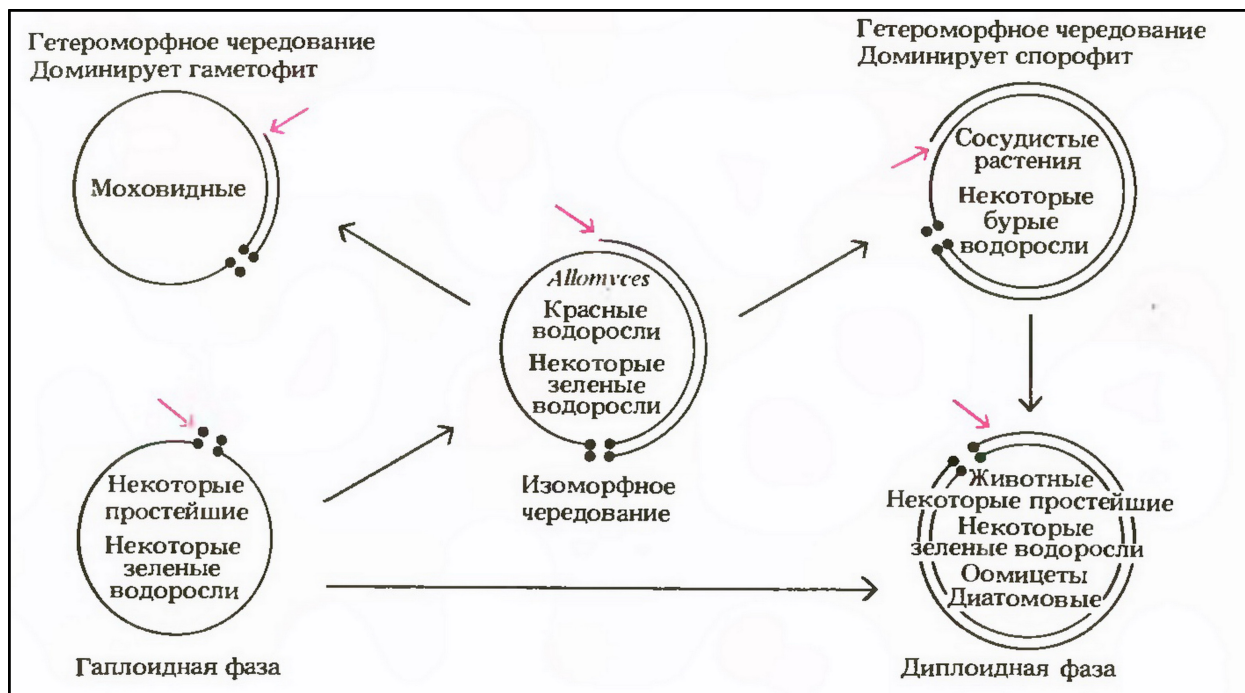


Рис. 4.9. Эволюция генетических систем у эукариотов. Каждый круг — определённый тип смены ядерных фаз в жизненном цикле. Начальный, наиболее примитивный тип (цикл с зиготической редукцией) является в основном гаплоидным, диплоидна только зигота (внизу слева). В этом случае мейоз происходит сразу после оплодотворения. Другие жизненные циклы отличаются от гаплоидного моментом оплодотворения и соотношением длительности гаплоидной и диплоидной части цикла.

Условные обозначения: одинарный круг — гаплоидная часть цикла, двойной — диплоидная; четыре жирные точки — мейоз; красная маленькая стрелка показывает момент оплодотворения (Рейвн и др., 1990)

**1. Цикл с зиготической редукцией.** Основная стадия (питающаяся и растущая) — гаплоидная. Гаметы образуются в результате митотического деления. Слияние гамет формирует зиготу, которая делится мейозом, что снова приводит к образованию гаплоидных клеток. Все стадии, кроме зиготы, — гаплоидные. Характерен для большинства зелёных водорослей.

**2. Цикл с гаметической редукцией.** Основная стадия (питающаяся и растущая) — диплоидная. Гаметы образуются в результате мейоза. Зигота делится митозом. Все стадии, кроме гамет, — диплоидные. Характерен для многоклеточных животных, диатомовых водорослей и пр.

**3. Цикл со спорической редукцией.** Часть жизненного цикла проходит в гаплоидной стадии (это поколение — *гаметофит*), а часть — в диплоидной ста-

дии (*спорофит*). На спорофите мейозом формируются гаплоидные споры, которые дают начало новому гаплоидному организму. Он продуцирует гаметы митотическим делением. Слияние гамет формирует диплоидную зиготу, которая через митотическое деление даёт диплоидный организм. Характерен для фораминифер, высших растений и пр.

#### **4.5.2. Происхождение эукариотической клетки**

Если про другие этапы развития жизни, такие как переход от мира РНК к РНК-белковому миру, обособление прокариотных клеток из доклеточного «мира вирусов» или появление фотосинтеза мы можем сказать, что они закономерны, коль скоро жизнь уже появилась, то появление эукариотов в прокариотной биосфере скорее нужно считать случайным. Для этого должны были совпасть во времени и пространстве различные сравнительно маловероятные события. Существуют предположения, что относительно просто устроенная жизнь (прокариотного уровня организации) может быть сравнительно обычным явлением во Вселенной. Но более сложная жизнь (эукариотная или сопоставимая с ней) может возникнуть только при редчайшем стечении обстоятельств.

Малая вероятность возникновения сложной жизни согласуется с «гипотезой редкой Земли», которая утверждает, что наш галактический регион, Солнечная система, Земля и условия на ней не только не являются типичными, но, напротив, обладают чрезвычайно редкими характеристиками (Ward, Brownlee, 2000). Одновременно эта гипотеза во многом противоречит весьма реалистичной концепции панспермии (см. 2.4).

##### **4.5.2.1. История развития представлений о симбиогенезе**

Впервые идея о симбиотическом происхождении хлоропластов предложена А. Шимпером (Schimper, 1883). Позднее К. С. Мережковский (Mereschkowsky, 1905; Мережковский, 1909) опубликовал первое подробное изложение концепции возникновения растений через интеграцию фототрофных микроорганизмов в клетки гетеротрофных хозяев и предложил назвать этот процесс «симбиогенез». Он обосновывал происхождение хлоропластов от цианобактерий сходством размеров и внутреннего строения, а также несинхронностью их бинарного деления с делением ядра клетки.



А. С. Фаминцын показал сложную симбиотическую природу лишайников, установил тождество зелёных клеток в них со свободноживущими водорослями (Famintzin, Baranetzky, 1867). Он описал симбиоз радиолярий с автотрофными фотосинтезирующими протистами (Famintzin, 1889; Фаминцын, 1891). Примерно одновременно с Мережковским он выдвинул гипотезу о ведущей роли симбиоза в прогрессивной эволюции органического мира, рассматривая хлоропласты цветковых растений как видоизменённые симбиотические водоросли (Фаминцын, 1907, 1912).

П. Ж. Портье (Portier, 1918) предположил симбиотическое происхождение митохондрий, а чуть позже И. Валлин (Wallin, 1922a, 1922b) продемонстрировал, что митохондрии могут окрашиваться теми же красителями, что и бактерии, и таким образом подтвердил, что они могли эволюционно сформироваться из бактериального предка.

Позднее большой вклад в развитие теории внёс Б. М. Козо-Полянский (1924), он сформулировал принцип симбиогенеза как эволюционную концепцию, объясняющую основные эволюционные переходы, к которым относится и появление эукариотических клеток; описал многочисленные примеры симбиогенеза. Хотя он не использовал термины «прокариоты» и «эукариоты», однако чётко их различал и определил эукариотические клетки как возникшие в результате объединения менее сложных симбионтов (Agafonov et al., 2021).

Однако концепция научным сообществом в то время не была принята и подверглась активной критике. Интересно, что если Мережковский был убеждён, что его взгляды противоречат идеям Дарвина, то Фаминцын и Козо-Полянский считали, что симбиогенез с естественным отбором вполне совместим (Lazcano, Peretó, 2017).

Изменилось отношение к теории после появления данных электронной микроскопии. В 1967 году в обновлённом и развёрнутом виде теорию симбиогенеза сформулировала Линн Маргулис (Sagan, 1967; Margulis, 1970). Она предполагала, что на определённом этапе развития жизни эндосимбиоз был едва ли не всеобщей закономерностью, охватившей многие эволюционные ветви, соответственно, по её мнению, ранняя эволюция эукариотов не сводилась к дивергенции, а могла включать и слияние эволюционных ветвей, причём неоднократно.

ное. Основная идея эндосимбиотической гипотезы гласит, что митохондрии произошли от бактерий, и сейчас это уже не подвергается сомнению. Хлоропласты также имеют симбиотическое происхождение. Концепция не была ремейком предыдущих предложений, она отвергла ряд ранее опубликованных схем и идей (Margulis, 1981; 1998).

Необходимо отметить, что Маргулис была хорошо знакома с работами предшественников, относившихся к российской школе симбиогенеза и активно популяризировала их работы, малоизвестные в англоязычной научной среде. Она была инициатором перевода и издания на английском языке упомянутой книги Козо-Полянского (Kozo-Polyansky, 2010).

Современные взгляды на симбиогенез отличаются тем, что происхождение эукариотов считается уникальным, и молекулярная систематика это подтверждает. ГПГ у эукариотов теряет своё значение существенного фактора эволюции, поскольку формирование ядра и аппарата клеточного деления обеспечивают гораздо более совершенную защиту генома от мутаций и от горизонтального переноса генов, нежели это характерно для прокариотов. Слияния эволюционных ветвей, которое предполагала Маргулис, внутри эукариотов не отмечено. Её предположения об экзогенном происхождении эукариотических жгутиков, их базальных телец и центромер не подтвердились, однако ассоциация спирохет с протистами показывает, что по крайней мере у некоторых эукариотических одноклеточных подвижность обусловлена группировкой симбиотических бактерий (Lazcano, Peretó, 2021). Например, жгутиконосца *Mixotricha paradoxa*, который обитает в кишечнике термитов, в движение приводят не четыре его собственных жгутика, а многочисленные прикрепленные спирохеты (Radek, Nitsch, 2007).

Взгляды Маргулис и её предшественников очень существенно повлияли на наши представления о формировании эукариотов, мы интеллектуально приняли теории эндосимбиотического происхождения митохондрий и пластид. А далее эта идея, возможно, оказала влияние и на наши объяснения других эволюционных процессов формирования эукариотической клетки, побудив нас принять эндосимбиотические объяснения процессов, которые в реальности являются эндогенными. Различных эндосимбиотических гипотез настолько

много, что они даже сведены в таблицу (Keeling, 2014), и их список продолжает расширяться. То есть мы пока ещё весьма далеки от полного понимания того, что и как формировалось в эукариотических клетках.

#### **4.5.2.1.1. От симбиоза к облигатному эндосимбиозу**

Начинается любой симбиоз с неадаптивного партнёрства, и только в результате дальнейшего действия естественного отбора может сформироваться симбиотическая ассоциация между различными видами. Селективное преимущество, которое возникает во вновь образовавшейся ассоциации в этой среде, может быть никак не связано с первоначальными характеристиками партнёров (Lazcano, Peretó, 2017). Цепочка возможного повышения уровня взаимосвязи партнёров: симбиоз — облигатный симбиоз — облигатный эндосимбиоз — симбиогенез\*. Наивысший уровень симбиотических отношений (симбиогенез) — одна из наиболее успешных стратегий биологической эволюции (Kitano, Oda, 2006; Douglas, 2014).

Симбиотические взаимодействия разных прокариотов могут быть весьма разнообразны (Zachar, Voza, 2020), но считается, что эндосимбиоз среди них встречается редко (López-García et al., 2017). Даже опубликован список известных прокариотических пар «хозяин — симбионт», которые, предположительно, развились уже после формирования митохондрий (Zachar, Voza, 2020). Облигатные эктосимбиотические отношения между прокариотическими партнёрами (и археями, и бактериями) распространены гораздо шире эндосимбиотических (Muller et al., 2010; Heimerl et al., 2017).

Среди большинства групп одноклеточных эукариотов эндосимбиоз широко распространён. В качестве примера можно назвать инфузорий: среди них известно около 200 видов, которые могут быть хозяевами различных внутриклеточных бактерий, что составляет, вероятно, лишь малую часть такого типа эндоцитобиозов в природе. Подавляющее большинство эндобионтных бактерий, обнаруженных в инфузориях, не могут существовать вне хозяина, и, следовательно, для них симбиоз с эукариотической клеткой хозяина является облигатным. Они могут представлять все переходы от паразитизма до мутуализма. Только для рода *Paramecium* известно около 60 видов внутриклеточных бакте-

рий (Фокин, 2011). Большинство инфузорий — гетеротрофы, но некоторые могут постоянно поддерживать в качестве симбионтов зелёные водоросли или хлоропласты, принадлежавшие съеденным простейшим, и получать необходимое питание за счёт этих фотосинтетиков (Laval-Peuto, 1991; Görtz, 1996).

**\*Терминологические пояснения.** Границы между системами «хозяин — симбионт», и «эукариот — органелла» в настоящее время внятно не определены. Митохондрии и пластиды произошли от свободноживущих бактерий, но вне организма-хозяина существовать уже не могут, и мы их называем органеллами. Они считаются неотъемлемой частью эукариотических видов, в особях которых они живут, собственное название в рамках таксономии как самостоятельных видов они утратили.

Однако мы обнаруживаем все больше и больше эндосимбиотических систем, которые демонстрируют различные уровни интеграции хозяина и симбионта, и симбионтам в этих системах принято присваивать собственные названия.

С целью разделения понятий «органелла» и «эндосимбионт» используются следующие критерии:

- генетическая интеграция (через перенос генов в ядро);
- клеточная интеграция (синхронизация клеточных циклов);
- метаболическая интеграция (взаимная зависимость метаболизма).

Каждый из них не является абсолютным и не может быть использован отдельно. Даже упомянутый перенос генов возможен не только в рамках внутриклеточного ГПГ, характерного для органелл, но и в случае межвидового ГПГ (см. 3.4).

Предложено в качестве критерия разделения понятий использовать возможность/невозможность независимого видообразования для партнёров (Gruber, 2019). Однако исходя из этого критерия все облигатные эндосимбионты должны рассматриваться как органеллы, что явно не соответствует существующим представлениям. Предположительно наиболее рациональным остаётся совместное использование приведённых критериев.

#### 4.5.2.2. От FECA до LECA

Предполагается, что началась история эукариотов с некой предковой археи, вероятно, относившейся к асгардархеям. Обозначают её FECA (first eukaryotic common ancestor) — первый общий предок эукариотов. В дальнейшем она сформировала ядро, через эндосимбиоз приобрела митохондрии и превратилась в LECA (last eukaryotic common ancestor) — последнего общего предка всех современных эукариотов. То есть FECA — это будущая клетка-хозяин,

которая ответвилась из архейной области жизни (Hug et al., 2016) и стала основой эукариотической клетки. Считается, что эукариогенез — процесс формирования эукариотов — проходил во временном интервале между FECA и LECA. В этот период произошли значительные генетические изменения с широким дублированием многочисленных генов, что привело к существенному увеличению генома (Makarova et al., 2005; Ceulemans et al., 2006; Csurös, Miklós, 2009). Как следствие, предполагается, что LECA — это уже полностью сформированная сложная эукариотическая клетка, обладающая всеми каноническими характеристиками современных эукариотов, включая полностью интегрированного эндосимбионта — митохондрии (Koonin, 2010b; Eme et al., 2017). Геном LECA по сложности уже был сходен с типичными современными одноклеточными эукариотами (Koonin, 2010a; López-García, Moreira, 2015), но предполагается, что это был факультативно анаэробный организм (Müller et al., 2012). У него в ядре уже было ядрышко, что подтверждено ультраструктурными доказательствами (Jiménez-García et al., 2008). Причём появилось ядрышко, вероятно, ещё у архейного предка FECA (Islas-Morales et al., 2023).

Предположительно, в этой клетке уже существовали такие сложные биологические процессы, как *апоптоз*, сплайсинг интронов и мейоз (Gabaldón, 2021). Филогеномные реконструкции показывают, что характерная эукариотическая сложность возникла почти «в готовом виде», без каких-либо промежуточных ступеней между прокариотическим и эукариотическим уровнями организации (Mans et al., 2004; Collins, Penny, 2005; Dacks et al., 2009). Понятно, что эти промежуточные ступени в каком-то виде обязательно существовали, но до нас эти организмы или их потомки не дожили.

Вероятная сложность LECA порождает два глобальных вопроса:

1) как столь сложный организм мог возникнуть из более простых форм жизни? (Далее в этой главе излагаются современные взгляды на этот вопрос);

2) действительно ли LECA представляет собой единое целое (то есть организмы, относящиеся к одному виду)? Обычно LECA описывают как клетку, но диапазон иных возможных представлений весьма широк — от объединения нескольких эволюционных линий до сообщества, из которого мы реконструировали пангеном.

Эукариотов в истории их развития условно подразделяют на две категории:

1) «эукариоты коронной группы»\* (crown-group eukaryotes, иногда переводится как «эукариоты кроны») — это совокупность живых потомков самого позднего предка группы, то есть LЕСА, и сюда же входят и вымершие потомки этого предка (Spang et al., 2015; Zaremba-Niedzwiedzka et al. 2017);

2) «эукариоты стволовой группы» — это те эволюционные линии, которые разошлись в промежутке от FЕСА до появления LЕСА и потомков не оставили. В границах стволовой группы сформировались некоторые, но не все признаки, определяющие коронную группу. Предполагается, что это синтез *стеролов*, появление ядра, кислородное дыхание, способность формировать цисты, мейоз, комплекс цитоскелета. Очерёдность формирования этих признаков неизвестна (Porter, 2020).

**\*Терминологические пояснения.** Название «коронная группа» (crown-group) в кладистической систематике предложено её создателем Вилли Хеннигом (W. Hennig) как способ классификации групп, включающих живые организмы, относительно групп, разошедшихся раньше и вымерших. Термин был сформулирован в 1970-х годах, но широко не использовался до его повторного внедрения в 2000-х (Budd, Jensen, 2000).

Различные методы оценки времени происхождения стволовой группы эукариотов и LЕСА дают разброс показателей в широком диапазоне от 1,8 до 1,0 млрд лет назад (Eme et al., 2014; Betts et al., 2018; Mills, 2020). Предполагается, что столь длительная (более 2 млрд лет) задержка появления LЕСА не связана с какими-либо геофизическими и астрофизическими событиями и носит исключительно биологический характер (Mikhailovsky, Gordon, 2018). Весь этот период — это постепенное формирование генетических предпосылок, позволивших появиться эукариотам (Mikhailovsky, Gordon, 2021). Мы не знаем, какие именно преобразования в этот период происходили у бактерий и архей, но нам известно, что шло активное обогащение геномов обоих доменов через ГПГ (Nelson-Sathi et al., 2015) — то есть можно предполагать сближение некоторых метаболических путей у отдельных групп обоих доменов. Если каждая линия животных или растений должна изобретать новые адаптации самостоятельно, то прокариотический организм может через ГПГ приобрести уже существую-

щую адаптацию, выходящую за пределы его ниши (Ochman, Davalos, 2006; Cohan, Koerppel, 2008).

Любая случайная мутация у прокариотов потенциально является началом нового клона. Какие-то клоны выживают, какие-то погибают, в последнем случае собранный набор мутаций исчезает. Адаптивная мутация повышает шансы клона на выживание, естественно, она имеет больше шансов сохраниться в череде потомков и через ГПГ может быть передана клетке другого клона. Таким образом, передача адаптивной мутации происходит по типу цепной реакции, и эта мутация воспроизводится гораздо чаще, чем элиминируется. Гены, её кодирующие, становятся широко распространёнными и практически бессмертными. Тем не менее не все они существуют в каждом клоне и не все из них экспрессируются. В ГПГ включаются и гены, репрессированные регуляторными генами, но после передачи, в другом геноме, они могут опять работать и подвергаться естественному отбору. В новой среде они могут оказаться адаптивными, что приведет к формированию новых клонов. В периоде эволюции от LUCA до FECA (архей — протерозой) общий набор генов прокариотов был относительно скудным. Как следствие, перетасовка прокариотических геномов через ГПГ медленно повышала адаптивность геномов, но набор генов постепенно расширялся, что должно было повышать эволюционную эффективность ГПГ. Соответственно, ограниченный набор генов может объяснять, почему этот период эволюции был столь длительным (Mikhailovsky, Gordon, 2020).

Различия полового размножения и ГПГ состоят не только в механизме процессов, но и в итоговом результате. У прокариотов мутация, не переданная через ГПГ, исчезает вместе с гибелью клона. А у диплоидных организмов неадаптивная рецессивная мутация может в популяции сохраняться неограниченно долго.

Объединение клетки-хозяина и эндосимбионта явно было проблемным, поскольку они принадлежали к совершенно разным биологическим таксонам, существенно различавшимся по метаболизму и строению мембран. В ходе объединения создавались не только новые метаболические цепочки, но и формировалась новая индивидуальность (Bourke, 2011). Такие эволюционные переходы требуют урегулирования конфликтов между единицами более низкого

уровня в пользу единицы более высокого уровня (см. 1.6.1). Эти межклеточные конфликты могут быть частичным объяснением того, почему все эволюционные линии, которые относились к стволовой группе эукариотов, вымерли, за исключением единственной, которая привела к ЛЕСА. Предполагается, что нахождение ядерного и митохондриального геномов в разных компартментах уменьшило внутригеномные конфликты, а перенос генов из протомитохондрий в геном хозяина увеличил их взаимную зависимость. Объединенный энергетический обмен позволил перейти к более эффективному синтезу АТФ и улучшил энергоснабжение клетки, а формирование внутриклеточных сигнальных путей между хозяином и митохондриальным геномом оптимизировало внутриклеточное сотрудничество (Blackstone, 2013; Vozdag et al., 2024).

Метаболическая регуляция, появившаяся при объединении двух клеток в одну, впоследствии могла быть перенесена во взаимодействие клеток в многоклеточном организме, что позволило эукариотам в разных эволюционных линиях неоднократно и независимо формировать многоклеточные организмы (Blackstone, 2013) (см. 5.2, 5.4—5.8).

#### **4.5.2.3. Ископаемые следы микроорганизмов**

Говоря о древнейших микроорганизмах, мы в основном опираемся на информацию о сохранившихся фоссилизированных, или ископаемых, микробах. Наиболее подвержены минерализации клеточные стенки, цитоплазма и выделяемое бактериями внеклеточное полисахаридное вещество — гликокаликс. Полисахариды легко связывают минералы — так происходит фоссилизация, в результате которой органическое вещество часто полностью замещается минеральными структурами. Происходит это невероятно быстро, часто всего за несколько часов.

В результате исследований выяснилось, что ископаемые бактерии очень сходны с современными. Раннеархейские образцы морфологически неотличимы от современных (Астафьева, 2019).

Древнейшие остатки клеток (3,4 млрд лет) — полые микроструктуры с углеродистыми стенками, обогащенными азотом, организованные в цепочки и идентифицированные как прокариоты с серным метаболизмом, найдены в Западной Австралии (Wacey et al., 2011).



Наиболее ранние ископаемые следы *тилакоидных* мембран цианобактерий, свидетельствующие о наличии оксигенного фотосинтеза, имеют возраст 1,78—1,73 млрд лет (Demoulin et al., 2024).

Традиционно для идентификации эукариотической клетки в летописи окаменелостей используются несколько критериев (Javaux et al., 2019; Knoll et al., 2006), хотя они и не без недостатков. Этими основными диагностическими признаками являются:

- большой размер в сравнении с окаменелостями прокариотических клеток;
- скульптурные элементы поверхности, которые в совокупности называются орнаментом;
- отверстия в клеточной стенке;
- эластичная углеродистая стенка клетки, способная выдерживать извлечение из окружающей горной породы с помощью кислоты (*кислотную мацерацию*);
- сложная ультраструктура стенки.

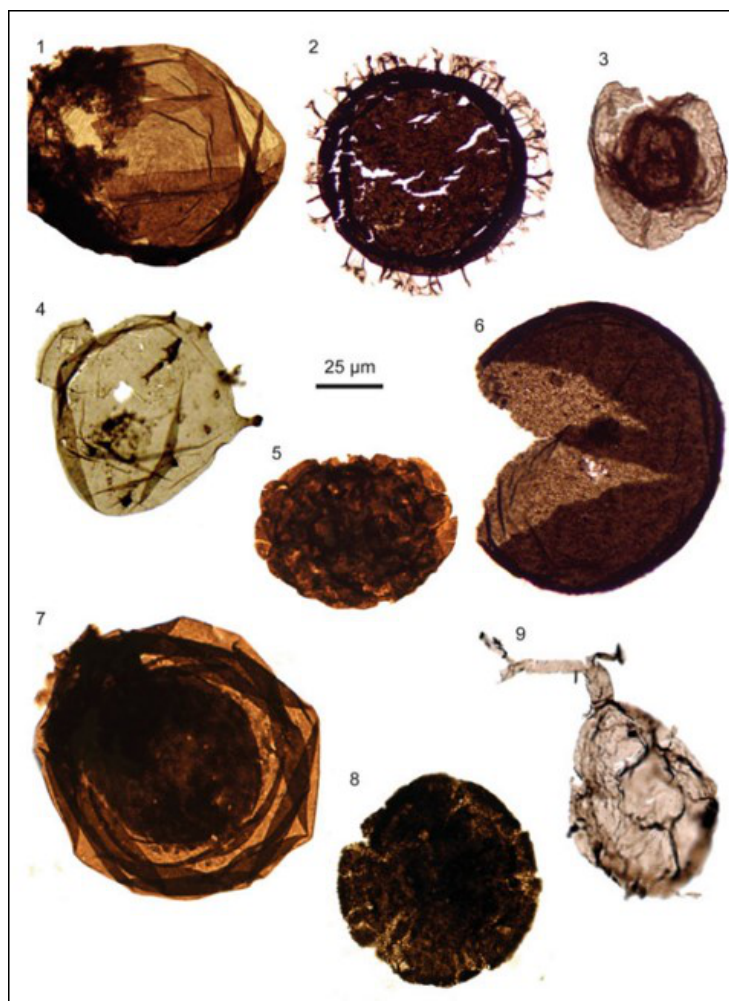
В летописи окаменелостей виден рост сложности поверхности эукариотических клеток, на основании которого можно сделать вывод о постепенном усложнении цитоскелета эукариотов в период примерно с 1,6—1,4 млрд лет назад (Agić, 2021).

Возраст самых древних микрофоссилий одноклеточных и колониальных организмов с эукариотическими характеристиками — 1,65 млрд лет (Miao et al., 2019). Пока не представляется возможным их отнесение к стволовой или коронной группе эукариотов. Показатель возраста вполне согласуется с пределами допустимого временного интервала происхождения эукариотов, оцененного с помощью филогенетического анализа методом молекулярных часов (Eme et al., 2014; Betts et al., 2018).

Первые следы хищничества эукариотов по отношению к другим эукариотам датируются возрастом в 780 млн лет (Porter 2016). Это микрофоссилии ископаемых протистов с круглыми отверстиями размером 0,1—3,4 мкм, похожие на те, которые формируют современные хищные одноклеточные эукариоты, прокалывающие стенки своей добычи, чтобы потреблять её содержимое.

К этому периоду относятся одиночные клетки, идентифицированные как эукариотические: 6 таксонов возрастом 1,65 млрд лет (Miao et al., 2019)

(рис. 4.10), но пока не представляется возможным их отнесение к стволовой или коронной группе.



*Рис. 4.10.* Мезопротерозойские микрофоссилии, представляющие потенциальных ранних эукариотов (Agić, 2021)

Следами жизнедеятельности микробных сообществ являются также стромаболиты — слоистые органо-минеральные структуры (см. 5.4.1.2), но эти сообщества формировались ещё до появления эукариотов.

О былом присутствии эукариотов в тех или иных осадочных породах принято судить по специфическим биомаркерам стеролов. Было сформулировано предположение, что в клеточных оболочках предшественников эукариотов мог присутствовать не тот холестерол, который сейчас обычен в клеточных мембранах, а протостерол, который синтезируется на первых этапах многоступенчатого синтеза холестерола. Тестирование протерозойских пород на протостерол обнаружило его во всех образцах возраста 1640—820 млн лет, и только начиная

с пород эдиакарского возраста следы протостерола исчезают. Исходя из этого был сделан вывод о том, что в протерозое процветали протостероловые предшественники эукариотов с несовершенной клеточной мембраной, этому сообществу даже дано название — протостероловая биота. По ходу их эволюции синтез стеролов совершенствовался, что привело к появлению холестерина и настоящей эукариотической мембраны (Brocks et al., 2023). Таким образом, предположительно появление синтеза стерола связано с формированием LECA, а вот синтез протостерола является сравнительно древним изобретением, появившимся у FECA или чуть позже. Биомаркеры синтеза стерола становятся многочисленными только начиная примерно с 659 млн лет назад. Такой синтез происходит в кислородной среде и необходим для построения эукариотических клеточных мембран (Porter et al., 2018). Если это было именно так, то эукариоты коронной группы, возможно, сформировались спустя весьма долгое время после возникновения стволовой группы (Porter, 2020).

#### 4.5.2.4. Безмитохондриальные эукариоты?

Неоднократно возникали предположения, что какие-то из ныне существующих одноклеточных организмов можно рассматривать как гипотетическое промежуточное звено между прокариотами и эукариотами. В 1980-х годах в рамках гипотезы Archezoa (Cavalier-Smith, 1987) появилось предположение, что отсутствие у некоторых одноклеточных эукариотов митохондрий, пероксисом, аппарата Гольджи и полового размножения свидетельствует о примитивности их происхождения. Основными претендентами на роль потомков древнейших эукариотов были безмитохондриальные формы.

Действительно, обнаружены некоторые эукариоты без митохондрий — это лямблии *Giardia* sp., трихомонада *Trichomonas vaginalis* и некоторые другие паразитические организмы, у которых есть органеллы, произошедшие от митохондрий путём крайнего упрощения (митосомы, гидрогеносомы и их аналоги). В этих структурах присутствуют комплексы специфических митохондриальных ферментов, и их функции связаны с энергетическим обменом, то есть предполагается, что у предков этих эукариотов митохондрии были. Есть и совсем безмитохондриальные эукариоты — это метамонады рода *Monocercomonoides*. Был

проведён полный анализ геномной последовательности *M. exilis* из кишечника шиншиллы, который показал, что у этого микроорганизма отсутствуют все характерные митохондриальные белки. Их функции выполняют бактериальные ферменты, гены которых получены от бактерий через ГПГ. У других метамонад, не получивших такого бактериального комплекса ферментов, сохраняются митосомы или их аналоги. Таким образом, приведённый пример — это эукариотическая клетка, которая вторично полностью утратила митохондрии (Karnkowska et al., 2016).

Как итог, признано, что митохондрии или связанные с ними органеллы являются важным элементом всех современных эукариотов, а митохондриальный эндосимбиоз произошёл до появления LECA, соответственно, идея архезоа в этом виде оказалась «закрытой» (Hjort et al., 2010; Gray, 2012).

И всё-таки известен организм, который, возможно, претендует на роль представителя стволовой группы эукариотов, однако он представлен единственным экземпляром. Соответственно, из-за этого нельзя полностью исключить вероятность того, что перед нами артефакт — следствие какого-либо сбоя в подготовке препарата для электронной микроскопии. Этот одноклеточный организм, названный *Parakaryon myojinensis*, имеет черты как прокариотов, так эукариотов, но, по-видимому, отличается от обеих групп, что делает его уникальным среди известных к настоящему времени существ. Найден он был в гидротермальном глубоководном источнике у побережья Японии, где он жил на многощетинковом черве. У него есть ядро, но ядерная мембрана однослойная, нет ядерных пор, ДНК не организована в хромосомы, рибосомы расположены и в ядре, и в цитоплазме, нет эндоплазматической сети, аппарата Гольджи и цитоскелета, у него нет митохондрий, но он содержит эндосимбионтов (Yamaguchi et al., 2012). Положение этого существа в системе живых организмов пока не понятно, для дальнейшего изучения необходимы дополнительные экземпляры. Если были бы данные о его генетике, то ситуация стала бы понятнее, но таких данных пока нет.

#### 4.5.2.5. Происхождение фагоцитоза

Фаготрофная теория происхождения митохондрий утверждает, что клетка-хозяин проглотила будущего митохондриального симбионта, но не переварила его полностью (Doolittle, 1998; Embley, Hirt, 1998; Martijn, Ettema, 2013; Koonin, 2015) (рис. 4.13, А). Идея о том, что митохондрии появились у эукариотов через фагоцитоз, была основана не на каких-либо известных фактах или предпосылках такого явления, а скорее на ожиданиях, порождённых эндосимбиотической теорией, которой внезапно понадобилась такая фаготрофная клетка с единственной целью — приобретения будущей митохондрии (Martin et al., 2017).

С точки зрения физиологии, метаболических взаимодействий и клеточной энергетики список проблем, связанных с фаготрофной схемой приобретения митохондрий, очень велик (Lane, Martin, 2010; Martin et al., 2015; Gould et al., 2016), и казалось, что интерес к этой гипотезе угасает. Однако изучение генетики архей позволило найти у них гены, кодирующие гомологи некоторых структурных белков эукариотов, что создало стимул для возрождения предположений о фагоцитарных способностях неких гипотетических предковых архей (Yutin et al., 2009b; Koonin, 2010b; Makarova et al., 2010), была предложена «теория фагоцитирующих архей» (Martijn, Ettema, 2013). На идее формирования фагоцитоза у прокариотов даже построена весьма элегантная и внешне вроде бы логичная гипотеза происхождения фаготрофных эукариотов как социальных мошенников в микробных биоплёнках (Jékely, 2007).

Однако есть как минимум три причины, которые делают версию фагоцитирующих архей крайне маловероятной: энергетическая (1), структурная (2), историческая (3).

1. Фаготрофию нужно рассматривать не столько как возможность поглощения другой клетки, а прежде всего как способ питания одноклеточного организма. Пища при этом должна быть проглочена, а далее частицы проглоченной пищи должны быть преобразованы с целью синтеза АТФ. Чтобы фаготрофия была включена в клеточный обмен веществ как источник органики, гипотетическая фагоцитирующая архея должна быть гетеротрофной и жить за счёт окисления органических соединений. Однако энергетически такой процесс клетке был

бы невыгоден из-за особенностей метаболизма прокариотов: фагоцитоз снизил бы энергетический выход от переваривания жертвы примерно вдвое по сравнению с существующим способом питания через поглощение низкомолекулярных метаболитов (Martin et al., 2017). Несмотря на многочисленные предположения о потенциальных преимуществах фагоцитарного питания, подробный энергетический и биохимический анализ показал, что фагоцитоз без митохондрий не приносит клетке питательной (энергетической) пользы — она появляется только при наличии митохондрий (Martin et al., 2017).

2. Фагоцитоз — это сложный внутриклеточный процесс, а не универсальная особенность биологии эукариот. Он зависит от актинового цитоскелета, служит для поглощения частиц размером более 0,5 мкм (Aderem, Underhill, 1999) (фактически — для поглощения других клеток) и состоит примерно из шести переплетённых между собой этапов. Для функционирования этих процессов фагоцитоза необходимы не только сотни белков, но и полностью функциональная эндомембранная система (Martin et al., 2017). Сравнительный анализ белковых последовательностей показывает, что актиновые микрофиламенты, образующие внутренний каркас любых ложноножек, скорее всего, сначала были неподвижными: белки, позволяющие им ещё и сокращаться, появились у эукариотов заметно позже (Кунин, 2014).

3. Среди прокариотов мы не знаем ни одного организма, способного к фагоцитозу, и не описано ни одного современного примера бактериального эндосимбионта, проживающего в архейном хозяине, который бы подтверждал такую гипотезу приобретения митохондрий (Poole, Gribaldo, 2014). При фагоцитозе предполагается формирование фагоцитарной мембраны (или фагосомы), которая образуется через инвагинацию плазматической мембраны клетки-хозяина. Однако белковый и липидный составы мембран внешней оболочки митохондрий и хлоропластов не подтверждают эту гипотезу и скорее напоминают внешнюю мембрану предковых альфа-протеобактерий и цианобактерий соответственно. Поэтому либо проникновение внутрь клетки не было связано с формированием фагоцитарной мембраны, либо она была потеряна в ходе эволюции (Maréchal, 2018). Известны отдельные хищные бактерии, но используемые ими

способы хищничества принципиально непригодны для поглощения целой бактериальной клетки (см. 4.3.4), которая могла бы стать будущей митохондрией.

Исходя из перечисленного выше фагоцитоз, по современным представлениям, исключён из возможных путей формирования митохондрий (см. 4.5.2.8). Однако он является механизмом приобретения хлоропластов (см. 4.5.2.11), но в этом случае фагоцитирующая клетка — это уже эукариот со сформированными митохондриями.

Для современных эукариотов фагоцитоз имеет принципиальное значение — без него, в частности, невозможно функционирование современных морских пищевых цепей (Mills, 2020), невозможны и многие другие эукариотические процессы.

#### 4.5.2.6. Клеточные преобразования при формировании эукариотов

Вероятная среда формирования первой эукариотической клетки — сложное сообщество различных прокариотов. Происхождение — полифилетическое, как результат симбиоза клетки археи и бактериальной клетки (одной или нескольких). Тип симбиоза, который предполагается, — синтрофия\*, или перекрёстное питание, — взаимодействие, в котором партнёры взаимозависимы от метаболизма друг друга. Продукты метаболизма одного вида используются в метаболических цепях другого, вместе они могут осуществлять такие процессы, которые ни один из них не может осуществлять по отдельности.

**\*Терминологические пояснения.** Нужно понимать, что если мы говорим о синтрофии, то это совершенно не означает, что такими отношения разных организмов были изначально. Гораздо вероятнее, что начальные отношения могли быть выгодными только для одной стороны и были представлены *комменсализмом*, *паразитизмом* или какой-то особой формой хищничества.

Эукариоты эволюционировали во времена гораздо более низких концентраций кислорода в океане и атмосфере, чем в настоящее время (Lyons et al., 2014; Li C. et al. 2015), и их первый общий предок, вероятно, был анаэробом или факультативным аэробом (Spang et al., 2015; Dacks et al., 2016).

**Общая схема клеточных преобразований** при формировании эукариотической клетки (порядок перечисления условный):

- множественный ГПГ от разных бактерий в клетку археи. Процесс растянут во времени.

Альтернативный вариант — образование химерной архейно-бактериальной клетки (см. 4.5.2.9.2) (ГПГ при этом сохраняется, но в меньшем масштабе) (рис. 4.13, С);

- формирование ядра с ядерной оболочкой — либо предковой архейной клеткой, либо крупным вирусом;

- формирование митохондрий через симбиогенез с бактерией (монофилетически). Механизм этого процесса обсуждается;

- формирование пластид у растительных клеток через симбиогенез с цианобактерией (неоднократное);

- реформирование генома клетки. При образовании химерной клетки в геноме многие метаболические системы оказались продублированы (Gupta, 1998), избыточные элементы впоследствии редуцировались или меняли функцию (Martin, Schnarrenberger, 1997). После формирования митохондрий и пластид часть их генов перешла в ядро клетки, а часть бактериальных генов была утрачена.

### **Основные современные расхождения в схемах происхождения эукариотов:**

- механизм объединения предковых форм в единый организм (варианты: разрастание клеточных выпячиваний, фагоцитоз (?), паразитирование);

- период, когда произошло образование митохондрий, — на ранних или на поздних этапах формирования LECA;

- механизм и источники формирования ядра, эндомембраны и связанных с ними внутриклеточных процессов, свойственных эукариотам;

- особенности метаболизма предковых форм и обмен продуктами метаболизма между предковыми формами (обзор некоторых вариантов — López-García, Móreira, 2020);

- конкретные предковые формы эукариотов.



#### 4.5.2.7. «Материнская клетка» эукариотов

Мнение о том, что клетка-хозяин, давшая начало эукариотам, принадлежала к археобактериям, сформировалось в конце XX века (Margulis, Bermudes, 1985). Накопление данных о последовательностях геномов бактерий и архей позволило методами сравнительной геномики найти прокариотные гомологи эукариотных белков и проследить их эволюцию. Доля архейных белков оказалась максимальной в основных генетических процессах эукариотических клеток — репликации, транскрипции, трансляции, репарации. Гены с этими функциями реже всего подвергаются ГПГ, и их высокая доля подтверждает, что именно архея является «материнской» клеткой для эукариотов (Марков, Куликов, 2005).

Как возможного предка эукариотов рассматривают группу архей (суперфилюм) асгардархеи (Asgard\* или Asgardarchaeota) (Da Cunha et al., 2017). Список подчинённых таксонов в этой группе продолжает расти, представления об их филогенетических взаимоотношениях пока не устоялись и активно обсуждаются. Все известные группы асгардархей первоначально обнаружены методами метагеномики, на 2022 год описано более 160 полных или почти полных геномов. Эукариоты, предположительно, сформировались в пучке ветвей, объединяющем хеймдалльархею *Heimdallarchaeia* с укунархеями *Wukongarchaeota* (Liu et al., 2021).

**\*Терминологические пояснения.** Латинские названия асгардархей глубоко символичны. Эти археи впервые были обнаружены в пробах, взятых в Северном Ледовитом океане, недалеко от гидротермального жерла под названием Замок Локи. Соответственно, и название группы дано в честь царства богов в скандинавской мифологии. Подчинённые таксоны названы в честь скандинавских богов: Локи, Тора, Одина, Хеймдалля и других (Zarembka-Niedzwiedzka et al., 2017). Название *Wukongarchaeota* (Liu et al., 2021) уже вышло за границы списка скандинавских богов — его назвали в честь Сунь Укуна, царя обезьян из китайской книги конца XVI века.

Средний расчётный размер генома асгардархей примерно в два раза больше, чем в ближайших родственных группах (TACK, Euryarchaea и DPANN). Аналогично предполагаемый размер *протеома* также велик. Эволюция генома асгардархей включала значительно больше дубликаций генов и меньшее количество случаев их потери по сравнению с другими археями (Eme et al., 2023). Дублика-

ция генов примерно удвоила общий их набор, причём гены, унаследованные от асгардов, у эукариотов дублировались наиболее часто (Vosseberg et al., 2021). Тем не менее эукариот-подобные гены «разбросаны» по геномам различных асгардархей — вероятно, это следствие редуccionной эволюции геномов в разных ветвях. Предполагается, что корневой формой была некая древняя архея с широким набором генов, составивших основу генома сложной клетки LECA (Koonin, Yutin, 2014). Найденные у асгардов гены позволили предположить наличие у них развитого белкового цитоскелета. Для этой группы архей характерны рибосомы, которые ближе к рибосомам эукариотов, нежели любые другие прокариотные рибосомы.

Первый род асгардархей локиархея *Lokiarchaeum* был описан на основании ДНК, полученной при метагеномном анализе образцов, собранных рядом с гидротермальными источниками на глубине более 2300 метров (Spang et al., 2015). Другие виды асгардов потом обнаружены в донных отложениях различных гидротермальных источников. В лабораторных условиях получилось культивировать вид *Prometheoarchaeum syntrophicum* в специальном биореакторе при высокой температуре и поступлении метана. Это чрезвычайно медленно растущий кокк, который является синтрофом, таким образом, идея о том, что асгардархеи участвуют в синтрофических взаимодействиях в природе, была подтверждена культивированием. У него редуccionированная метаболическая сеть с ограниченными биосинтетическими способностями, он зависит от симбиотических взаимодействий как для *катаболизма*, так и для *анаболизма*. Его культивирование возможно только в прокариотном сообществе, состоящем из сероредуccionирующих протеобактерий и метаногенных архей, в монокультуре культивирование не получается (Imachi et al., 2020, 2022).

Этот микроорганизм образует длинные мембранные выросты (*протрузии*), иногда прямые, но часто сложным образом ветвящиеся (рис. 4.11). Как правило, его клетки образуют агрегаты, окружённые внеклеточными полимерными веществами. К фагоцитозу он не способен, и никаких эукариотных органелл у него не обнаружено, но от него могут отпочковываться мембранные везикулы.

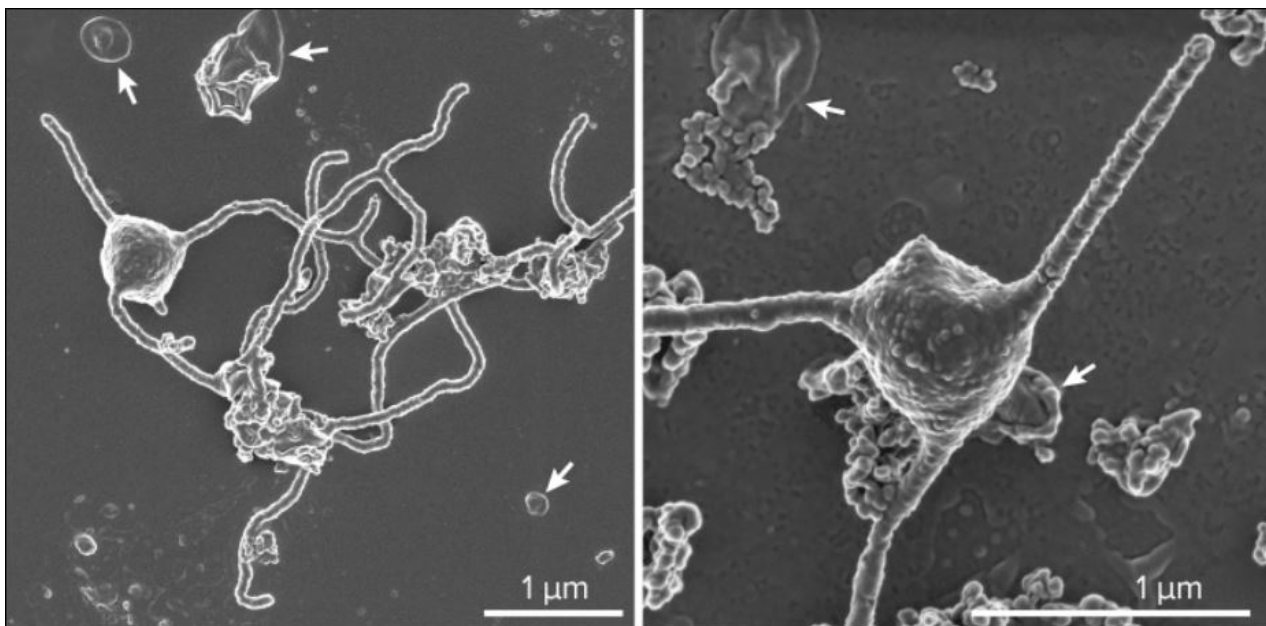


Рис. 4.11. Асгардархей *Prometheoarchaeum syntrophicum*.

От клеток отходят длинные разветвлённые мембранные выросты (Imachi et al., 2020)

Ещё одна локиархей, которую получилось культивировать чуть позже, продемонстрировала сходные характеристики — это также синтроф, живущий в сходных прокариотных сообществах и образующий сеть разветвлённых длинных мембранных выростов. Иногда они соединяют тела нескольких клеток, образуя межклеточные мостики. Клетки содержат сложный актиновый цитоскелет (Rodrigues-Oliveira et al., 2023). Таким образом, можно предположить, что такой набор характеристик не является чем-то уникальным, а сравнительно обычен для асгард.

Геномы *Heimdallarchaeota* кодируют в том числе белки, участвующие в анаэробных и аэробных дыхательных цепях (Spang et al., 2019) и пути аэробного биосинтеза НАД<sup>+</sup> (Bulzu et al., 2019), то есть эти археи могли быть факультативными анаэробами и колонизировать как кислородные, так и бескислородные экологические ниши. Асгардархеи, вероятно, имели термофильное происхождение, но линия, из которой произошли эукариоты, была адаптирована к мезофильным условиям, что совпадает с общепринятыми представлениями о мезофильном происхождении эукариотов (Eme et al., 2023).

#### 4.5.2.8. Происхождение митохондрий

Симбиотическое происхождение митохондрий считается общепризнанным, однако вопрос, являлись ли митохондрии предпосылкой или результатом эукариогенеза, остаётся предметом споров (Zachar, Szathmáry, 2017).

Происхождение митохондрий на основе анализа ДНК признаётся монофилетическим. Предком митохондрий считается аэробный гетеротроф, представитель альфа-протеобактерий (пурпурные бактерии) (Andersson et al., 1998; Wang, Wu, 2015). Митохондрии, скорее всего, произошли от факультативного внутриклеточного паразита Rickettsiales, который уже находился в хозяине, а не от родственных свободноживущих форм (Wang, Wu, 2015), но этот вопрос продолжают обсуждать. То есть начальные отношения, предположительно, могли носить паразитический характер, но могли быть и взаимовыгодными (Zachar, Voza, 2020). Прямых подтверждений существования паразитических предковых митохондрий нет, и нет современных примеров того, как бактерии охотились бы на архей или паразитировали на них. Хотя пример хищничества между двумя бактериями известен и описан выше — *Bdellovibrio bacteriovorus* (см. 4.3.4).

Представители риккетсий нам известны, в частности, как внутриклеточные паразиты человека — возбудитель эпидемического сыпного тифа *Rickettsia prowazekii* и возбудитель пятнистой лихорадки Скалистых гор *Rickettsia rickettsii*.

**Иные версии предковых форм.** Как возможный предок рассматривается также планктонная морская альфа-протеобактериальная линия SAR11, близкая к риккетсиям. Они участвовали в колонизации клеток различных организмов, что в некоторых случаях приводило к паразитическим отношениям (Thrash et al., 2011). Существует и гипотеза о том, что предок митохондрий сам имел происхождение из симбиоза Rickettsiales и Rhizobiales (Georgiades, Raoult, 2011), и это отчасти могло бы объяснять разнообразие бактериальных генов, которые обнаружены у эукариотов. Позднейшие опубликованные работы показывают предка митохондрий либо как сестринскую группу альфа-протеобактерий (Muñoz-Gómez et al., 2022), либо как предковую группу, от которой разошлись альфа-протеобактерии (Martijn et al., 2018).

Гипотезы формирования митохондрий неразрывно связаны с формированием эукариотов и рассмотрены ниже. Существует подробное специализированное описание этого вопроса (Zachar, Szathmáry, 2017).

**Изменения на пути от предка к митохондри** были весьма многочисленными, каким бы ни был первоначальный облик предка. Основные из этих изменений (Vafai, Mootha, 2012; Gray, 2014; Roger et al., 2017):

- перенос некоторых митохондриальных генов в ядерный геном клетки-хозяина;
- частичная утрата генов митохондриального предка;
- эволюция внутриклеточного транспортного механизма, позволяющая направлять белки, закодированные в ядерном геноме и синтезированные на цитоплазматических рибосомах, в митохондрии;
- эволюция крист (складчатых структур на внутренней митохондриальной мембране);
- эволюция биохимических сигнальных путей между органеллой и клеткой-хозяином.

Считается, что эволюция митохондриальных признаков завершилась у ЛЕСА, поскольку митохондрии принципиально схожи у всех современных эукариотов (Müller et al., 2012; Eme et al., 2017) (см. 4.5.2.4). Современные митохондрии покрыты двухслойной мембраной, внешняя сходна с мембранами вакуолей, внутренняя — с мембранами бактерий. Размножаются только бинарным делением, которое не обязательно связано с делением клетки. Используют аэробное дыхание для выработки АТФ, который является основным и универсальным источником химической энергии для всех биохимических процессов, протекающих в живых организмах.

Редукция предкового генома протомитохондрий была очень резкой (Timmis et al., 2004). Если предковый геном ориентировочно содержал 1100—1300 генов, кодирующих белки, то современные митохондриальные геномы содержат только 2—66 таких генов (Wang, Wu, 2014; Roger et al., 2017). В эксперименте показано, что движение генов из митохондрий в ядро и из ядра в митохондрии продолжается и в настоящее время, причём передача из ядра происходит гораздо медленнее, чем из митохондрии в ядро (Thorsness, Fox, 1990).

Помимо собственной ДНК, митохондрии содержат и свою систему синтеза белка. Возможно, наиболее важным её изменением стало развитие системы транспорта белков, что позволило перенести в митохондрии кодируемые ядром белки альфа-протеобактериального и иного происхождения (Gabaldón, Huynen, 2004). Переход от предкового эндосимбионта к современной митохондрии сопровождался и другими серьёзными изменениями в её белковом составе, включающими полную утрату некоторых метаболических бактериальных путей, улучшение других и появление совершенно новых комплексов, таких как транслоказа АТФ/АДФ и большая часть механизмов импорта митохондриальных белков. Обновление белков было настолько обширным, что только 14—16 % от их современного набора можно проследить до митохондриального предка. Такой белковый набор отражает трансформацию протомитохондрии в высокоспециализированную органеллу, которая, помимо продукции АТФ, выполняет множество других функций в рамках метаболизма эукариотов (Gabaldón, Huynen, 2004). Большинство белков, полученных от альфа-протеобактерий, локализованы в других частях клетки, включая цитоплазму и пероксисомы (Müller, Martin, 1999). Эти данные подразумевают, что альфа-протеобактериальное наследие эукариотов простирается далеко за границы существующих митохондриальных органелл.

У большинства многоклеточных организмов митохондрии наследуются по материнской линии. Яйцеклетка содержит на несколько порядков больше митохондрий, чем сперматозоид, после оплодотворения обычно происходит деградация митохондрий сперматозоида (Ченцов, 1995). Такое однородное наследование митохондрий снижает в дальнейшем вероятность конфликтов внутри клеток многоклеточного организма (Birky, 1995) (см. 5.2.5).

#### **4.5.2.9. Гипотезы происхождения эукариотов**

Примеры формирования симбиотических связей между прокариотами найдены и очень важны, поскольку позволяют чисто теоретические построения сравнивать с тем, что произошло в природе за миллиарды лет эволюции.

Моделью формирования связей клетки археи с другим прокариотом могут служить так называемые наноархеи. Раньше считалось, что среди архей нет паразитических организмов, и с этой точки зрения проникновение клетки археи

в другую клетку было совершенно непонятным. В 2013 году была выделена группа архей DPANN (Rinke et al., 2013), к которой отнесены несколько групп сверхмалых архей (наноархей) с разным метаболизмом и различным распределением в среде. Некоторые из них зависят от симбиотической или паразитической ассоциации с другими организмами. Относительно изученный пример — морская архея *Nanoarchaeum equitans*, которая считается облигатным симбионтом/паразитом археи *Ignicoccus hospitalis* и растёт на её поверхности. Обнаружены прямые соединения цитоплазм этих организмов через стебельчатую структуру, принадлежащую *N. equitans* (Heimerl et al., 2017). Показано, что от хозяина по ней транспортируются аминокислоты (Jahn et al., 2008) и ещё целый спектр метаболитов, включая белки (Giannone et al., 2011) и АТФ (Hamerly et al., 2015). Цитоплазматическая связь также может способствовать латеральному переносу генов, который, как предполагается, происходит в обоих направлениях (Podar et al., 2008).

Ещё один пример — предполагаемая симбиотическая связь между гигантской археей *Giganthauma karukerense* и сероокисляющими гамма-протеобактериями, которые её окружают сплошной биоплёнкой (рис. 4.12). Эти археи формируют многоклеточные нити, которые полностью покрыты палочковидными бактериями. Нити без бактериальной плёнки встречаются гораздо реже. Природа и механизм взаимодействия между этими двумя видами пока неизвестны, есть предположение, что бактерии могут локально снижать токсичность сульфидов для хозяина, что позволяет ему колонизировать среду с относительно высокими и колеблющимися концентрациями сульфидов (Muller et al., 2010).

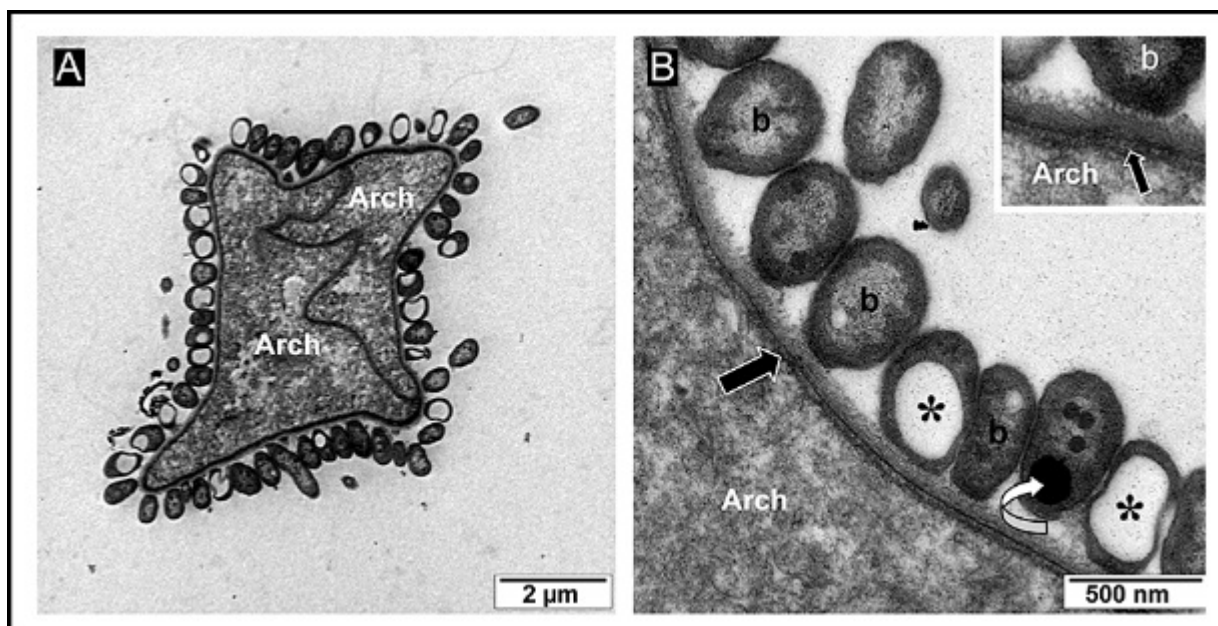


Рис. 4.12. Архея *Giganthauma karukerense* и её эктосимбионты: А — поперечный срез, показывающий две архейные клетки, покрытые монослоем бактерий. Внеклеточная бактериальная оболочка, окружающая клетки архей, состоит из поперечных срезов бактерий одного и того же вида; В — предполагаемые бактериальные эктосимбионты. У некоторых бактерий (b), расположенных вне клетки архей, наблюдаются гранулы серы (звездочки). Клеточная стенка архей обозначена чёрными прямыми стрелками. Вставка показывает при большем увеличении толстый слой полимера, покрывающий цитоплазматическую мембрану архей (чёрные стрелки) (Muller et al., 2010)

**Вероятность столь сложного события, как симбиогенез, который привёл к эукариотам, является весьма низкой, а само событие — редким. Но насколько редким?**

Ориентировочно на Земле в настоящее время существует примерно  $10^{30}$  прокариотических клеток (Whitman et al., 1998). Если упрощённо предположить, что последние 2 миллиарда лет это количество было примерно одинаковым и оценочно взять среднее время удвоения клетки в природе около 2 месяцев (у кого-то гораздо быстрее, но у кого-то — существенно медленнее (Hoehler, Jørgensen, 2013)), то тогда получится, что очень примерно на Земле за последние 2 млрд лет жили  $10^{40}$  прокариотических клеток. Большинство из них обитали рядом с представителями другого домена, то есть возможностей для эукариогенеза было очень много, но происхождение эукариотов мы считаем моно-



филетическим — то есть это было не просто редкое событие, а невероятно редкое (Martin et al., 2017).

Теория симбиогенеза развивается, и в настоящее время существует более 20 различных её версий, некоторые из них приведены ниже (рис. 4.13). Основные расхождения теорий: кем была клетка-хозяин — археей, бактерией или примитивным эукариотом, было ли ядро эндогенным или экзогенным, возник ли фагоцитоз раньше или позже митохондрий и каковы были первоначальные метаболические отношения (Zachar, Szathmáry, 2017).

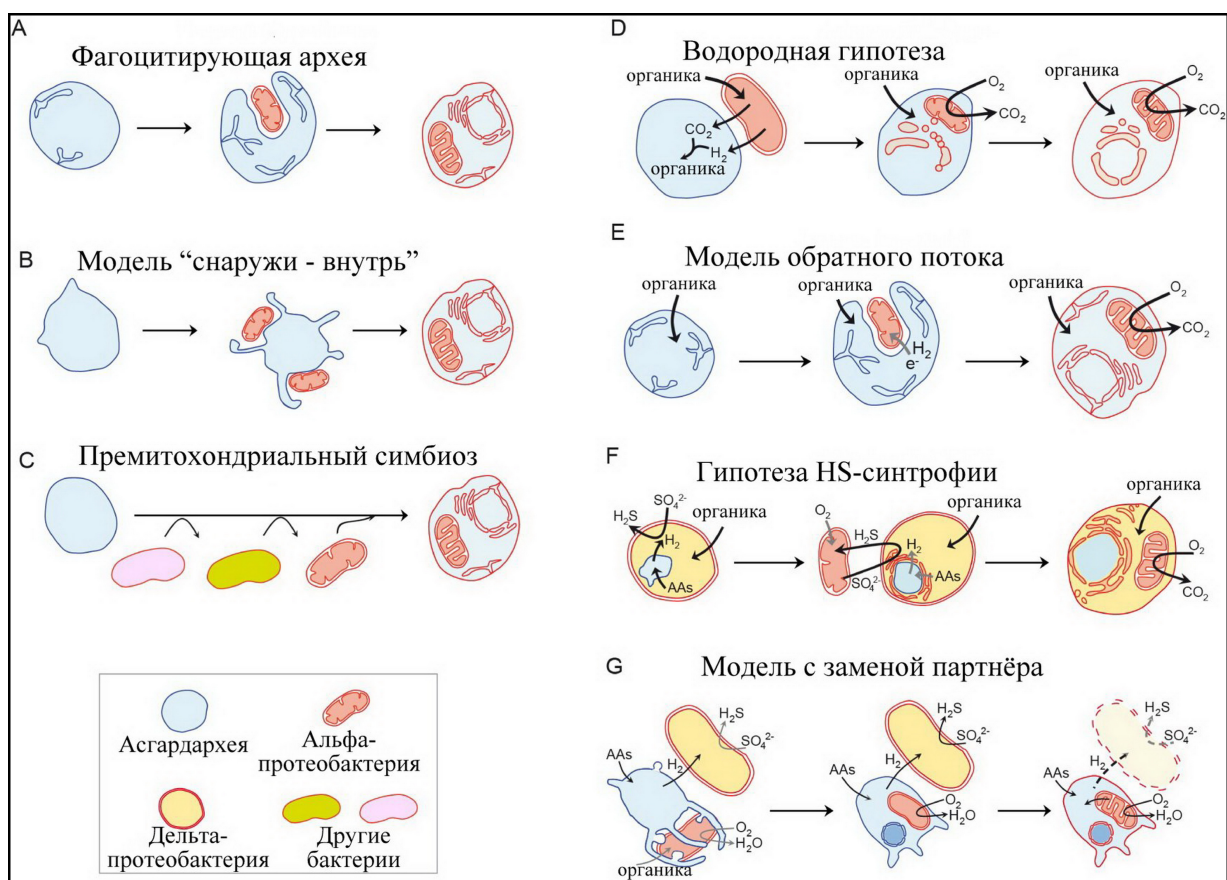


Рис. 4.13. Современные модели эукариогенеза, основанные на симбиотическом слиянии архейных и бактериальных партнёров:

А — модель фагоцитирующей археи: у археи сначала развивается цитоскелет, эндомембраны и фагоцитоз, потом происходит поглощение митохондриального предка (Martijn, Ettema, 2013) (см. 4.5.2.5);

В — модель «снаружи внутрь» (Inside-Out): архея развила выросты, которые постепенно охватили и поглотили митохондриального предка. Ядро произошло от этой археи, которая в процессе эволюции образовала вторую внешнюю клеточную мембрану, а прежняя после этого стала ядерной (Baum, Baum, 2014) (см. 4.5.2.10.3);

C — модель премитохондриального симбиоза: несколько бактериальных партнёров по симбиозу через ГПП обогащают геном археи, эволюционирующей ещё до митохондриального симбиоза и формирующей протоэукариотический организм (Pittis, Gabaldón, 2016; Gabaldón, 2018);

D — водородная гипотеза: ферментирующая альфа-протеобактерия, выделяющая водород, становится эндосимбионтом в архее, и с этого начинается эукариогенез (Sousa et al., 2016) (см. 4.5.2.9.1);

E — модель обратного потока: сложная архея, производящая водород, становится фаготрофной и поглощает своего партнёра — альфа-протеобактерию (Spang et al., 2019);

F — гипотеза HS-синтрофии: производящая водород архея становится эндосимбионтом в поглощающей водород сульфатредуцирующей дельтапротеобактерии; митохондрии происходят от факультативно аэробной, окисляющей сульфиды альфа-протеобактерии, которая также становится эндосимбиотом в этом едином эукариотическом организме (López-García, Moreira, 2020) (см. 4.5.2.9.2);

G — модель с заменой партнёра (авторское название «гипотеза E<sup>3</sup>»): продуцирующая водород архея сначала находится в симбиозе с сульфатредуцирующей дельта-протеобактерией (в анаэробных условиях), при повышении уровня кислорода дополнительно формируется симбиоз с факультативно аэробным предком митохондрии (который обеспечивает определённую толерантность к кислороду), потом симбиогенез приводит к преобразованию альфа-протеобактерии в митохондрию, а симбиотические отношения с сульфатредуцирующей дельта-протеобактерией постепенно прекращаются параллельно оксигенации среды (Imachi et al., 2020). По: López-García, Moreira, 2023. Лицензия CC BY 4.0; изменения — перевод текста на русский язык

Остановимся на двух активно разрабатываемых симбиотических гипотезах и идее паразитизма как начала взаимоотношений клетки-хозяина с будущей митохондрией.

#### **4.5.2.9.1. Водородная гипотеза**

Описывает возможный путь эндосимбиотического формирования митохондрий внутри архейной клетки-хозяина (Martin, Müller, 1998) (рис. 4.13, D). Относится к так называемым мито-ранним гипотезам, которые предполагают, что клетка-хозяин на этой стадии эволюционного процесса была относительно простой, а митохондриальный эндосимбиоз появился на ранней стадии эукариогенеза. Рассматривает взаимодействие двух клеток, хотя параллельный процесс

ГПГ вполне возможен. Гипотеза была доработана в соответствии с новыми данными об археях (Martin et al., 2016; Sousa et al., 2016).

Будущая митохондрия, которая относилась к альфа-протеобактериям, была факультативно анаэробной. В бескислородных условиях источником энергии у неё было брожение, а в качестве побочных продуктов своего метаболизма она производила водород и углекислый газ. Предположительный архейный предок по метаболизму был сходен с современными метаногенными археями, которые используют водород и углекислый газ для производства метана. Эта метаногенная архея продуцировала органику, которую предок митохондрии мог использовать. Данные о геноме асгардархеи *Lokiarchaeon* предполагают, что она зависела от водорода (Sousa et al., 2016), и это может рассматриваться как свидетельство в пользу водородной гипотезы (Martin, et al., 2016). Симбиотические отношения между этими двумя организмами возникли ещё на раннем этапе эукариогенеза, что стало началом преобразования FECA. Эндосимбиотический процесс сформировался через синтрофные отношения клеток. То есть сначала это были симбиотические отношения свободноживущих организмов и только потом формирование системы «хозяин — симбионт».

При изменении среды с анаэробной на аэробную альфа-протеобактерия переключилась с брожения на кислородное дыхание и преобразовалась в митохондрию. Произошла перестройка и метаболизма археи — от автотрофного питания она перешла к гетеротрофному. Она частично окисляла органические вещества, полученные из внешней среды, далее шёл обмен: органика для окончательного окисления транспортировалась в митохондрию, а из митохондрии поступала АТФ.

LECA получил от древней археи информационные системы, ряд эукариот-подобных генов, кодирующих базовые клеточные структуры. От бактериального партнёра LECA мог получить элементы эндомембранного аппарата и дополнительный материал для формирования структуры ядра (Gould et al., 2016). Далее произошёл ряд генетических обменов и пересборка химерного генома. В среднем 44 % белок-кодирующих генов современных эукариотов имеют архейное происхождение, а 56 % — бактериальное, у растений доля генов бакте-

риального происхождения выше, что вполне объяснимо через происхождение хлоропластов (Brueckner, Martin, 2020).

Предполагаемый морфологический механизм формирования контактов клеток, вступающих в симбиотические отношения, связан с постепенно разраставшимися выростами архейной клетки (см. 4.5.2.7), которые в итоге сомкнулись, изолировав митохондрию от внешней среды (рис. 4.13, В). Одновременно сформировалась система внутриклеточных полостей, которая в дальнейшем стала эндоплазматической сетью (Baum, Baum, 2014).

Сценарий происхождения LECA из двух клеток является наиболее распространённым, но он невятно объясняет разнообразие бактериальных генов, обнаруженных у эукариотов. Непонятен в этой гипотезе и механизм замещения архейных мембран на бактериальные. Мембрана у LUCA (в клеточной форме) предполагается смешанной — с мембранными липидами на основе и G1P, и G3P. Однако варианты преобразования в современные мембраны являются проблемными, поскольку предполагают и интенсивный ГПП, и дважды повторённое формирование бактериоподобных мембран — отдельно у бактерий и у эукариотов.

В поисках ответа на вопрос, могут ли существовать мембраны химерного типа — включающие оба типа липидов, была сконструирована клетка бактерии *Escherichia coli* с мембраной, которая представляла собой гибрид липидов бактерий с конфигурацией G3P и архей с конфигурацией G1P (последние составляли до 30 % от общего количества фосфолипидов). При такой смешанной мембране клетки были совершенно жизнеспособны и по скорости роста оказались сравнимы с диким типом (Caforio et al., 2018). Эксперименты *in vitro* с липосомами, состоящими из смеси архейных и бактериальных липидов, показали большую стабильность, чем у липосом, состоящих только из архейных или только бактериальных липидов (Fan et al., 1995; Shimada, Yamagishi, 2011). Эти исследования позволяют усомниться в том, что именно внутренняя нестабильность смешанных мембран привела к «липидному делению» и последующей дифференциации бактерий и архей. В природных прокариотах мембраны смешанного типа пока не обнаружены, но предполагается, что геномы некоторых групп бактерий кодируют полный путь биосинтеза мембранных липидов архей

в дополнение к мембранному пути бактериальных жирных кислот. То есть возможно, что некоторые современные бактериальные линии имеют смешанные гетерохиральные мембраны (Villanueva et al., 2021).

Недавний метагеномный анализ двух некультивируемых групп архей\*, в том числе локиархей, позволил предположить, что они не способны формировать липиды типичных архейных мембран, и напротив, их геном предполагает возможность синтеза «химерных липидов». Это могло бы отражать стадию мембранного перехода от архей к эукариотам (Villanueva et al., 2017). Ферменты для биосинтеза липидов сложноэфирного типа, характерных для бактерий и эукариотов, найдены также через метагеномный анализ в двух недавно описанных классах асгардархей, что подтверждает гипотезу о том, что смешанные липиды являются общей чертой этой группы (Sun et al., 2021). Однако при культивировании представителя локиархей анализ его липидного состава выявил только типичные признаки архейных мембран (Imachi et al., 2020), то есть предположение о химерных мембранах у асгардархей пока остаётся гипотезой.

**\*Терминологические пояснения.** Метагеномный анализ позволяет найти следы организмов, которые сохраняются в окружающей среде. Однако отсутствие полных геномов и культивируемых штаммов для этих новых групп архей оставляет вопросы: когда в *метагеноме* нет каких-либо генов, то действительно ли они отсутствуют у данного организма, или они в геноме есть, но не попали в метагеномную сборку? И наоборот, когда в метагеноме появляются неожиданные гены, возникает иной вопрос: происходят ли они из одного и того же генома, соответствующего рибосомальной РНК или рибосомальному белковому дереву, или же они просто распространены в среде, где живёт данная линия архей (Martin et al., 2016)?

#### 4.5.2.9.2. Гипотеза HS-синтрофии

Предполагает формирование эукариотов из трёх клеток (рис. 4.13, F) (López-García, Moreira, 2020; 2023). Существуют и иные варианты «химерной» концепции (Gupta, 1998; López-García, Moreira, 1999 и др.). Относится к так называемым мито-поздним гипотезам, которые постулируют, что сначала клетка хозяина значительно усложнилась, и только потом она приобрела митохондриального эндосимбионта. Это подтверждают данные о раннем появлении в LECA

бактериальных белков, не связанных в происхождении с митохондриями (Pittis, Gabaldón, 2016).

В этой концепции архея дала начало клеточному ядру, дельта-протеобактерия стала основой цитоплазмы, и её клеточная мембрана G3P стала мембраной будущей эукариотической клетки, а альфа-протеобактерия превратилась в будущую митохондрию.

Симбиогенез начинался со стадии факультативного симбиоза трёх клеток, происходило это, вероятно, в сообществе цианобактериального мата. Участники: сульфатредуцирующая дельта-протеобактерия, гетеротрофная асгардархея и альфа-протеобактерия, окисляющая сероводород (не исключено, что она была способна ещё и к фотосинтезу). Объединение клеток совместно преобразовывало соединения серы.

Далее произошла стабилизация симбиоза сначала через межклеточный ГПГ, потом через внутриклеточный. Симбиоз археи и дельта-протеобактерии преобразовался в эндосимбиоз: асгардархея обосновалась внутри дельта-протеобактерии и стала предком ядра будущей эукариотической клетки. Предполагается, что археи склонны к интеграции бактериальных генов — была показана массовость ГПГ от бактерий к археям (Nelson-Sathi et al., 2015). Возможно, что эта склонность к пополнению генома и уже приобретённые таким путём гены упростили интеграцию археи в бактериальную клетку-хозяина (Akkani et al., 2015). Реконструкции генома LESA указывают, что бактериальных белков у него было больше, чем архейных, и что вероятный источник заметной их доли — не только предок митохондрий (Gabaldón, 2018). Тут необходимо оговорить, что существует и другое мнение об этих генах, рассматривающее их скорее как дифференцированную потерю предковых генов в разных эволюционных линиях, а не массовую ГПГ (Ku et al., 2015). В промежутке между первым и вторым симбиогенезами предшественник LESA, вероятно, утратил некоторые черты архей, в том числе способность синтезировать характерные для них G1P-липидные мембраны. Анализ дубликаций генов показал, что хозяин, ассоциировавший протомитохондрию, уже обладал некоторыми признаками эукариотической сложности и резко усложнился после приобретения митохондрий (Vosseberg et al., 2021).

С гипотезой HS-синтрофии согласуются данные анализа филогении вирусов эукариотов: они в подавляющем большинстве связаны не с археями, а с бактериями. Предположительно это объясняется сходством мембран бактерий и эукариотов. А бактериальную мембрану эукариотическая клетка по этой гипотезе унаследовала от дельта-протеобактерии (Krupovic et al., 2023).

Очень важным элементом эукариогенеза была внутриклеточная передача генов от бактериального партнёра (партнёров) археям с последующей потерей генов у бактериального донора. С этого момента объединение клеток превратилось в единую селективную единицу, а геном архей постепенно стал будущим ядерным геномом, интегрируя всё больше бактериальных генов. ГПГ между геномами эндосимбионтов и хозяина мог происходить разными способами: от естественной трансформации до посредничества вирусов, транспозонов и других мобильных генетических элементов (López-García, Moreira, 2023). Часть генов оказалась избыточной, и многие из них были утрачены, но другие сохранились и изменились, дав начало новым функциям организма (López-García et al., 2017).

Итоговое преобразование метаболизма: дельта-протеобактерия от восстановления сульфата переходит к брожению, альфа-протеобактерия переходит к кислородному дыханию, а архея теряет собственный энергетический обмен.

Бактерии внесли в LECA базовые структуры для мембран с липидами на основе жирных кислот и глицерол-3-фосфата, компоненты ядра, многие ферменты промежуточного и энергетического метаболизма. Гены архей были использованы для формирования ядра, цитоскелета и других систем. Ряд генов, контролирующих различные пути метаболизма, получен через ГПГ независимо от эндосимбионтов (López-García, Moreira, 2015, 2020; Шестаков, 2017).

В рамках гипотезы HS-синтрофии первоначально предполагался фагоцитарный механизм приобретения эндосимбионтов (Yutin et al., 2009b; Martijn, Ettema, 2013), однако это предположение недостаточно убедительно (Шестаков, 2017). Предпочтительным сценарием взаимодействия является синтрофия — симбиоз взаимозависимых в метаболическом плане организмов (López-García, Moreira, 2019).

Предложен также вариант формирования эукариотической клетки из трёх эндосимбионтов, в котором в первом симбиозе, связанном с формированием ядра, участвуют не архея и бактерия, а две архейные клетки (Baluška, Lyons, 2018). Однако в этом случае непонятно разнообразие бактериальных генов в геноме и появление у эукариотов мембраны, сходной с бактериальной.

Две упомянутые симбиотические гипотезы различаются по числу симбиотических партнёров, механизму эукариогенеза, формированию эукариотического ядра. Сходятся они в следующем:

- участие метаногенной археи и альфа-протеобактерии;
- ключевой метаболит начальной стадии симбиогенеза — водород;
- симбиогенез начинался не с фагоцитоза, а синтрофии;
- в ходе симбиогенеза произошла замена ранее существовавших ферментов и особенностей энергетического метаболизма: функционально избыточные пути самоустранились посредством дифференциальной потери ненужных генов (Martin, Schnarrenberger, 1997);

- и архейная, и бактериальная клетка в процессе объединения были серьёзно изменены, некоторые свойства они потеряли, некоторые приобрели, молекулярные компоненты разного происхождения сильно перемешались, разделив между собой функции и породив своего рода химеру с новыми свойствами (Koonin, 2010b).

#### **4.5.2.9.3. Паразитизм как возможное начало формирования симбиогенеза**

Для проникновения в клетку паразитические и хищные бактерии имеют собственные механизмы (Бойченко и др., 2019) (см. 4.3.4), что снимает проблемные предположения о фагоцитозе как начальном процессе установления отношений будущих симбионтов.

Предка митохондрии мы предполагаем родственником современных риккетсий (см. 4.5.2.8). Реконструкция генома этой премитохондрии позволяет представить её как бактерию с небольшим геномом, неспособную к синтезу некоторых аминокислот и компонентов нуклеотидов, которые она должна была получать из внешней среды с помощью специализированных ферментов. Предполагается, что так она получала и АТФ, и это в целом соответствует характери-



ке внутриклеточных паразитов. Хозяином в таком взаимодействии считается анаэробная архея с периплазматическим пространством. Паразитом была небольшая факультативно-аэробная альфа-протеобактерия, которая проникла и размножилась в периплазме хозяина, а затем стала митохондрией (Davidov, Jurkevitch, 2009). Предполагается, что первоначально премитохондрия была не производителем, а поглотителем энергии и начинались отношения между будущим эндосимбионтом и его хозяином с энергетического паразитизма (Wang, Wu, 2014).

В дальнейшем в системе произошла замена паразитной транслоказы АТФ/АДФ на митохондриальную транслоказу АТФ/АДФ, что привело к обратному потоку АТФ между митохондрией и её хозяином. Это превратило её из внутриклеточного паразита в мутуалистическую органеллу (Wang, Wu, 2014).

#### **4.5.2.10. Формирование ядра и эндоплазматического ретикулума**

В протоэукариотической клетке предполагаются внутренние преобразования: формирование ядра и внутриклеточный ГПГ с перераспределением генетической информации между симбиотическими органеллами и ядром. В большинстве исследований считается, что ядро сформировалось раньше митохондрий (Baum, 2015), а возникновение ядерной оболочки предполагается уже после их появления (Martin, 2005). Вероятно, она служила для защиты генома от повреждения активными формами кислорода, продуцируемыми протоми-тохондриями (Bernstein, Bernstein, 2017). Образование ядра выносит геном из зоны активного метаболизма и частично защищает от спонтанных мутаций, неизбежных в случае нахождения в области активного метаболизма (Baer et al., 2007; Клетки по Льюину, 2016). Существует предположение, что ядерная оболочка также защищала ДНК от сильных токов цитоплазмы, вызываемых амёбодным движением (Малахов, 2003).

Ядерная оболочка содержит поры, которые образуются в результате ограниченного слияния внутренней и внешней ядерных мембран и являются единственными двунаправленными воротами для транспорта в ядро и из него. В поры встроены белковые комплексы ядерных пор, которые активно регулируют трафик между нуклеоплазмой и окружающей цитоплазмой, позволяя вхо-

дить и выходить только определённым макромолекулам (Field et al., 2014). Состав этих сложных комплексов иногда используется для анализа эволюционных изменений пор и ядерной мембраны. У современных эукариотов белковый комплекс ядерной поры может формироваться *de novo* (D'Angelo et al., 2006), но это очень сложный процесс, в котором участвуют большие белковые сборки (Rothballer, Kutay, 2013), и исторически его возникновение явно связано с какими-то сложными преобразованиями. Предполагается, что ЛЕСА уже имел часть белков комплекса ядерных пор (Neumann et al., 2010).

Существует несколько резко различающихся между собой гипотез формирования ядра, которые можно подразделить на две группы: симбиотические и аутогенные (Martin et al., 2015). Однако ни одна из современных гипотез не является общепризнанной, каждая заключает в себе достаточно серьёзные внутренние противоречия.

#### **4.5.2.10.1. Симбиотические гипотезы формирования ядра**

**Синтрофная гипотеза** фактически является продолжением концепции HS-синтрофии, рассмотренной выше (López-García, Moreira, 1999; 2020; 2023) (см. 4.5.2.9.2). В русскоязычной литературе гипотеза иногда именуется «синтропной», хотя название происходит от термина «синтрофия». Суть гипотезы: ядро сформировалось в результате симбиоза археи и бактерии и является результатом редукции архейной клетки (López-García, Moreira, 2006).

Существует аналогичная гипотеза (менее проработанная), в которой ядро также считается результатом редукции архейной клетки, но клетка-хозяин предполагается не бактериальной, а архейной. В этой версии прародитель ядра (реснитчатая/жгутиковая архея) действует как паразит, который лишает клетку-хозяина ДНК и полностью уничтожает её геном. Далее остатки этой клетки теряют жгутики, на их месте при трансформации первичного эндосимбионта в эукариотическое ядро формируются ядерные поры (Baluška, Lyons, 2018).

**Гипотеза вирусного эукариогенеза.** Эта модель вызывает наибольшее количество споров. Предложена она в двух близких вариантах, согласно которым эукариоты представляют собой симбиоз трёх филогенетически неродственных организмов: гигантского ДНК-вируса, который преобразовался с дополнением ар-

хейных генов в клеточное ядро, архейной клетки, которая эволюционировала в эукариотическую цитоплазму, и альфа-протеобактерии, которая стала митохондрией.

Предпосылки гипотезы. Ядро эукариотов, так же как и ДНК-вирусы, содержит линейные хромосомы со специфическими последовательностями на их концах, тогда как у прокариотов хромосомы кольцевые. Некоторые крупные вирусы обладают собственной РНК-полимеразой (Claverie, 2006). Перенос ядра в цитоплазму чужой клетки и дальнейшее его размножение в цитоплазме наблюдаются при взаимодействии паразитических видов красных водорослей с их хозяевами. Ядра при этом реплицируются, распространяются в соседние клетки-хозяева и формируют споры, которые повторно заражают других хозяев (Goff, Coleman, 1995).

В рамках первой гипотезы (Bell, 2001; 2020; 2022) эукариотическое ядро происходит от вирусной фабрики ДНК-вируса\*, который заразил архейного предка эукариотов (только вирусные фабрики и ядра эукариотов разделяют процессы транскрипции и трансляции). Гипотеза предполагает, что многие уникальные особенности ядра, включая упомянутое разделение процессов, в котором задействованы сотни специфичных эукариотических генов, должны иметь вирусное, а не клеточное происхождение. Предполагается, что этот процесс инициируется генетическим механизмом (кэпирование m7G), полученным от вируса (Bell, 2020). Сформированное таким образом ядро включило в свой геном гены хозяина и перехватило управление клеткой, избыточные прокариотические гены были позднее утрачены.

**\*Терминологические пояснения.** Многие вирусы не связанных между собой групп реорганизуют клеточные мембраны и цитоскелет, создавая внутриклеточную микросреду (тело включения), называемую вирусной фабрикой, или «вироплазмой». Здесь концентрируются белки репликазы, вирусные геномы и белки, необходимые для репликации и противодействия клеточной противовирусной защите (Netherton, Wileman, 2011). Локализация — в *перинуклеарной области* или в цитоплазме инфицированных клеток, образование — на ранних стадиях инфекционного цикла. В одной инфицированной клетке много вироплазм, которые при электронной микроскопии кажутся плотными телами. Их количество и размер зависят от вируса, организма-хозяина и стадии инфекции (Shalla et al., 1980).

Во второй гипотезе (Takemura, 2001) эукариоты произошли от древних архей, инфицированных поксвирусами (наиболее знакомыми современными представителями группы являются вирусы коровьей и натуральной оспы). Гипотеза основана на сходстве ДНК-полимеразы современных поксвирусов и эукариотов. Предполагается, что первоначально сформировалось небольшое прототипное ядро, потом в него мигрировали архейные гены.

Обе предложенные схемы весьма противоречивы, а некоторые вопросы, в частности формирование ядерной мембраны, внятного объяснения в них не получили (Lazcano, Peretó, 2021).

В отличие от клеток и их мембранных систем, у которых ранее существовавшие структуры делятся при размножении, вирусы лишены какой-либо структурной непрерывности. Вирус вновь собирается в каждом поколении, а механизмы, объясняющие предполагаемую эволюционную и физическую преемственность между вирусными фабриками и ядрами клеток, отсутствуют (López-García, Moreira, 2023).

Тем не менее какое-то ограниченное участие вирусов в формировании гено-типа и, соответственно, ядра эукариотов, весьма вероятно. У всех бактерий и эукариотов присутствуют ДНК-топоизомеразы типа II семейства A (Торо ПА). У эукариотов они играют важную роль в транскрипции, репликации ДНК, сегрегации хромосом и построении архитектуры хромосом. Они сильно отличаются от своих бактериальных гомологов и отсутствуют у архей. Однако близкие их гомологи найдены в вирусах Mimiviridae (к ним относится упомянутый ранее мимивирус), что позволяет предположить именно вирусное происхождение этих ферментов ещё до формирования LECA (Guglielmini et al., 2022).

#### **Проблемные характеристики симбиотических гипотез (Baum, 2015):**

- в отличие от всех других известных эндосимбионтов, ядро имеет поры, через которые внутренняя и внешняя мембраны достигают непрерывности;
- неясно, как клетка-хозяин могла потерять свой собственный механизм транскрипции и трансляции и вместо этого использовать рибосомы, продуцируемые эндосимбионтом, но транспортируемые в цитоплазму;

- приравнивание ядра к эндосимбионту не даёт объяснения происхождения эндоплазматической системы или того, почему она непрерывно связана с ядерной мембраной.

#### **4.5.2.10.2. Гипотезы формирования эндоплазматической системы**

Аутогенные концепции рассматривают появление ядра с ядерной оболочкой как структурную модификацию предковой клетки, связанную с эндоплазматической сетью. Если рассмотреть деление клеток современных эукариотов, то ядерная оболочка у них в начале митоза разрушается (у организмов с открытым митозом — животных, высших растений и некоторых протистов), а затем вновь формируется вокруг хромосом при образовании дочерних ядер. Эндоплазматический ретикулум в эукариотической клетке присутствует всегда и считается источником для сборки ядерной оболочки: в конце митоза его канальцы направляются к хроматину и реорганизуются там в плоские листы ядерной мембраны (Anderson, Hetzer, 2008).

Традиционно гипотезы формирования эндоплазматической сети сводились к двум вариантам: либо образование путём впячивания в плазматическую мембрану, либо через гипотетические процессы слияния клеток, включающие симбиотические взаимодействия (López-García, Moreira, 2015; Baum, 2015; Martin et al., 2015).

Везикулы внешней мембраны бактерий известны уже несколько десятилетий. Высвобождение биоактивных мембранных везикул с поверхности клетки есть у разных одноклеточных организмов: бактерий, архей, грибов, в том числе паразитических (Deatherage, Cookson, 2012). Этот процесс мог породить примитивный вариант эндоплазматической сети, а далее естественный отбор мог привести к формированию ядерной мембраны, подобно тому, как это происходит в клеточном цикле современных эукариотов (Gould et al., 2016). Компьютерное моделирование показало, что даже неполная ядерная оболочка без поровых комплексов могла ограничивать диффузию белков между ядром и цитозолем (Jékely, 2008), и далее отбор мог поддерживать её развитие.

Теперь появилась новая версия: предполагается, что источником мембранных внутриклеточных структур в эукариотической клетке начально были про-

томитохондрии, которые синтезировали бактериальные липиды (Martin, 1999; Martin, Russell, 2003). Избыточные липиды образовывали везикулы, которые отшнуровывались от внешней мембраны бактериального предка митохондрий и накапливались в цитозоле (Gould et al., 2016; Brueckner, Martin, 2020). В конечном итоге они сформировали мембрану эндоплазматического ретикулума и мембрану ядерной оболочки. Предполагаемыми факторами отбора, которые способствовали образованию ядерной оболочки, были защита и изоляция генетического материала (Baum, 2015).

Разные прокариоты порождают различные предположения о формировании эукариотической эндоплазматической сети. Примером является архея *Ignicoccus hospitalis* с необычной клеточной компартиментализацией и ультраструктурой. Внешняя клеточная мембрана у неё сравнительно гладкая, а внутренняя имеет очень неровную поверхность, различающуюся от клетки к клетке за счёт инвагинаций и выпячиваний цитоплазмы (рис. 4.14). Эта эндомембранная система динамична и обладает секреторной функцией. Её существование позволяет предположить, что эукариотическая эндомембранная система могла происходить от архей (Heimerl et al., 2017).

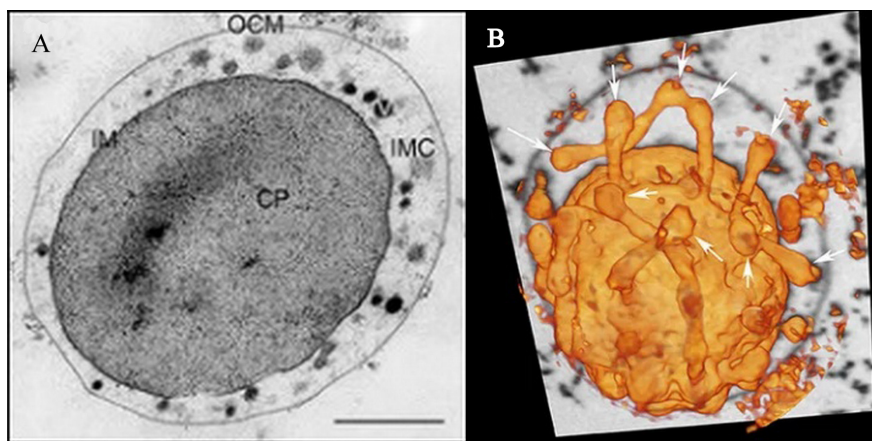


Рис. 4.14. Ультраструктура *Ignicoccus hospitalis*: А — срез клетки размером 50 нм, замороженный при высоком давлении, демонстрирующий характерные компоненты клетки: СР — цитоплазма, ИМ — внутренняя мембрана, ОСМ — внешняя клеточная мембрана, ИМС — межмембранный отсек, В — цитоплазматические выпячивания — объёмная текстурная визуализация клетки, показывающая выступы из цитоплазмы; стрелки указывают на сферические вздутия, которые предполагают возможность сужения или сращения этих структур (Heimerl et al., 2017)

#### 4.5.2.10.3. Аутогенные гипотезы формирования ядра

**Эволюция путём инвагинации плазматической мембраны.** Ядерная мембрана является продолжением эндоплазматической сети, и кажется разумным предположить, что обе они эволюционировали вместе путём инвагинации плазматической мембраны (Szathmáry, Smith, 1995). Согласно этой гипотезе оболочка ядра возникла из клеточной мембраны, часть которой ввернулась внутрь клетки — так сформировалась система ЭПС. Однако было неясно, как комплекс ядерных пор мог первоначально возникнуть у организмов, не имевших аналогичной транспортной системы. С целью решения этого вопроса было проведено с помощью вычислительных и биохимических методов исследование внутриклеточных мембранных везикул и некоторых белков комплексов ядерных пор в предположительном раннем модуле изгибаемой мембраны. Продемонстрировано их близкое сходство, что предполагает их общее эволюционное происхождение (Devos et al., 2004).

Как модель гипотезы можно рассматривать необычную морфологию бактерий *Planctomycetes*. Это почкующиеся бактерии без пептидогликана в клеточной стенке, что важно для понимания происхождения их специфической клеточной организации. У представителей этой группы цитоплазма клетки разделена на отсеки одной или несколькими мембранами, включая основной клеточный отсек с нуклеоидом. Наиболее сложное строение у *Gemmata obscuriglobus* — нуклеоид у них окутан двумя мембранами и образует ядерное тельце, аналогичное по строению эукариотическому ядру, однако эти мембраны не разделяют ДНК и рибосомы (Fuerst, 2005; Fuerst, Sagulenko, 2013) (рис. 4.15). Этот организм также способен поглощать белок посредством эндоцитоза (Fuerst, Sagulenko, 2012).

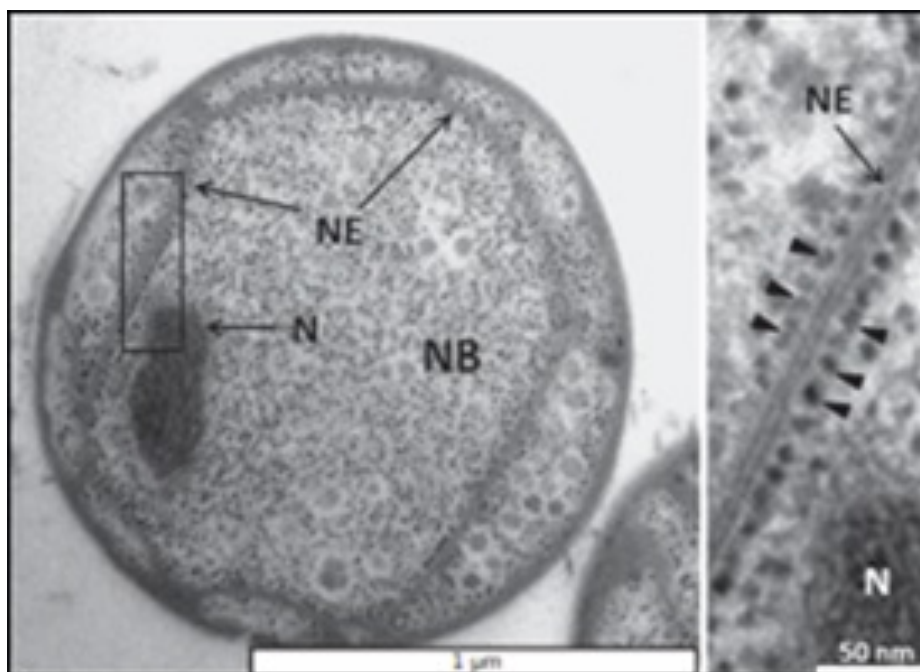


Рис. 4.15. Просвечивающая электронная микрофотография среза клетки *G. obscuriglobus*, показывающая отсек ядерного тельца (NB), окружённый мембраной (NE) и содержащий конденсированный нуклеоид (N). Справа в увеличенном виде показана область двойной мембраны (выделена рамкой) с рибосомами, связанными как с внешней, так и с внутренней мембраной (Fuerst, Sagulenko, 2012)

Во время процесса почкования вокруг обнажённого нуклеоида почки образуется новая мембрана. Она формируется частично из внутрицитоплазматической мембраны материнской клетки (внутренняя мембрана) и частично из мембраны зачатка новой клетки (внешняя мембрана) (Fuerst, Sagulenko, 2012). Это в некоторой степени аналогично ситуации с новыми ядерными мембранами эукариот, происходящими из мембраны эндоплазматического ретикулума (Anderson, Netzer, 2008).

**Эволюция из примитивной ЭПС:** ядерная мембрана у бактерии могла возникнуть из примитивного эндоплазматического ретикулума, прародителем которого были мембранные везикулы. Далее формировались внутренние мембраны, которые разделили клетку на отсеки, включая отсек, содержащий геном (Cavalier-Smith, 1987). На основе анализа эволюции белкового комплекса ядерных пор предполагается, что ядро возникло у примитивного предка эукариотов как часть клеточной компартментализации, вызванной археобактериальным симбиозом (Mans et al., 2004).



**Эндоспоровая гипотеза.** В этом варианте предполагается, что ядро является результатом неправильного клеточного деления, в результате которого одна сестринская клетка была поглощена другой (Gould, Dring, 1979), что напоминает процесс формирования эндоспор у грамположительных бактерий (см. 4.3.2). Однако у архей схожие процессы никогда не наблюдались, а у бактерий такой процесс известен только у *Bacillus*.

**Экзомембранная гипотеза** предполагает, что ядро произошло из предковой клетки, у которой развилась вторая внешняя клеточная мембрана. Внутренняя мембрана, окружающая исходную клетку, затем стала ядерной мембраной и развивала всё более сложные структуры пор для прохождения синтезируемых внутри клетки компонентов (de Roos, 2006).

**Гипотеза «снаружи внутрь» (Inside-Out)** отчасти связана с экзомембранной гипотезой, но представляет процесс иначе: архея развила выросты, которые постепенно охватили и поглотили митохондриального предка. Ядро произошло от этой археи, которая в процессе эволюции образовала вторую внешнюю клеточную мембрану, а прежняя после этого стала ядерной (Baum, Baum, 2014) (рис. 4.16). Модель требует наименьшее количество допущений в сравнении с прочими, обосновывает непрерывную связь ядерной мембраны с эндоплазматическим ретикулумом.



*Рис. 4.16.* Последовательные этапы формирования ядра клетки, ядерной мембраны, эндоплазматической сети и митохондрий по гипотезе «снаружи внутрь» (Baum, Baum, 2014):  
 1 — архейный предок (эоцит) с единственной мембраной и богатой гликопротеинами клеточной стенкой (S-слой) взаимодействует с альфа-протеобактерией (будущей митохондрией);  
 2 — клетка археи образует выступы (протрузии), облегчающие обмен метаболитами с альфа-протеобактериями;  
 3 — увеличение площади контакта между симбионтами приводит к росту протрузий и возможной потере S-слоя;  
 4 — протрузии развиваются в ядерный комплекс, который, благодаря постепенной потере S-слоя, контактирует с мембраной клетки;  
 5 — протомитохондрии постепенно перемещаются в цитоплазму;  
 6 — протрузии сливаются и соединяют цитоплазматические компартменты

(<https://news.wisc.edu/new-theory-suggests-alternate-path-led-to-rise-of-the-eukaryotic-cell/>)

с изменениями по: Ястребов, 2019)

#### 4.5.2.11. Происхождение хлоропластов

Концепция симбиогенеза начинала своё существование с идеи о симбиотическом происхождении хлоропластов, которая теперь является общепризнанной.

Известно несколько групп фотосинтезирующих прокариотов среди бактерий, и ещё одна группа относится к археям (галоархеи), но к кислородному фотосин-

тезу способны только цианобактерии, представитель которых и является предком хлоропластов.

**Начало истории.** Эндосимбиоз хлоропластов мог произойти только после формирования митохондрий и после появления у эукариотов способности к фаготрофии. Выигрыш от эндосимбиоза для обоих партнёров является очевидным: митохондрии в эукариотической клетке продуцировали углекислоту, а цианобактерия здесь же её частично улавливала; выделяемый при фотосинтезе кислород получали митохондрии.

Предполагается, что первичный хлоропласт возник в результате фагоцитоза цианобактерии эукариотической клеткой. Предковый вид оказался родственным ныне живущим примитивным цианобактериям *Gloeomargarita* (Ponce-Toledo et al., 2017; Sánchez-Baracaldo et al., 2017; Moore et al., 2019). Близкие одноклеточные виды цианобактерий процветают исключительно в пресноводных или наземных экосистемах с явным предпочтением горячих источников, что позволяет предположить, что эукариотический фотосинтез развился в континентальных экосистемах (Ponce-Toledo et al., 2017; Sánchez-Baracaldo et al., 2017). Определение происхождения хлоропластов проведено на основе остатков предкового генома цианобактерий, присутствующего во всех современных пластидах (Moore et al., 2019). Ориентировочный возраст симбиотического события — до 1,6—1,9 млрд лет назад (Shih, Matzke, 2013; Sánchez-Baracaldo et al., 2017).

Хотя, казалось бы, возможностей для повторения приобретения пластид в истории было невероятно много, но мы знаем только ещё один пример завершённого первичного эндосимбиоза пластид — у фотосинтетической амёбы *Paulinella* (Nowack et al., 2008), который рассматривается ниже. Возможно, что причина редкости таких событий найдена в ядерных геномах растительных эукариотов. От 6 до 10 % их генов сохраняют признаки цианобактериального происхождения, а второй основной источник чужеродных генов (до 50 генов) связан с внутриклеточными патогенами — хламидиями Chlamydiales (обзор — Horn, 2008). Соответственно, предложена гипотеза о том, что первичный пластидный эндосимбиоз был вызван секрецией в цитозоле хозяина патогенных белков хламидий, которые облегчили метаболическую интеграцию между эндо-

симбионтом и эукариотическим хозяином (Deschamps et al., 2008; Ball et al., 2013; Facchinelli et al., 2013). Описаны и предположительные метаболические преобразования на этом пути (Facchinelli et al., 2013). В настоящее время рассматриваются две модели такого процесса. Либо цианобактерия и хламидия попали в клетку-хозяина одновременно (может быть, хламидия даже раньше), но в отдельных фагоцитарных вакуолях (Ball et al., 2013). Либо и цианобактерия, и хламидия находились в одной и той же вакуоли (Facchinelli et al., 2013). Во втором варианте это предполагает ещё и интенсивный ГПГ внутри вакуоли. Таким образом, хламидия, вероятно, оказалась третьим эндосимбионтом в формировании хлоропластов. Обсуждение гипотезы продолжается (Cenci et al., 2016; Baluška, Lyons, 2018).

Клетка цианобактерии обладает двойной наружной мембраной. За счёт пищеварительной вакуоли клетки-хозяина число мембран при фагоцитозе должно было стать равным трём, но одна из мембран оказалась утраченной. Благодаря различию липидного состава мембран у прокариотов и эукариотов было выяснено, что исчезла мембрана вакуоли (Sánchez-Baracaldo, 2017).

Первичный симбиоз эукариотической клетки с цианобактерией далее привёл к трём ныне существующим ветвям растительных организмов, содержащих хлоропласты (рис. 4.17). Это красные водоросли, глаукофитовые водоросли, зелёные водоросли и произошедшие от последних наземные растения — эта группа организмов объединяется под названием «архепластиды» *Archaeplastida* — растения в широком смысле.

Архепластиды не только обеспечили новую линию первичных продуцентов во многих средах обитания, но далее распространились по всему эукариотическому древу жизни через эукариот-эукариотические эндосимбиозы второго и более высоких порядков. Вторичный эндосимбиоз мог осуществляться быстрее и проще, чем новый вариант первичного, поскольку архепластиды успели пройти длительный путь эволюции, за время которого сформировался редуцированный и приспособленный к взаимодействию с эукариотным ядром хлоропласт.

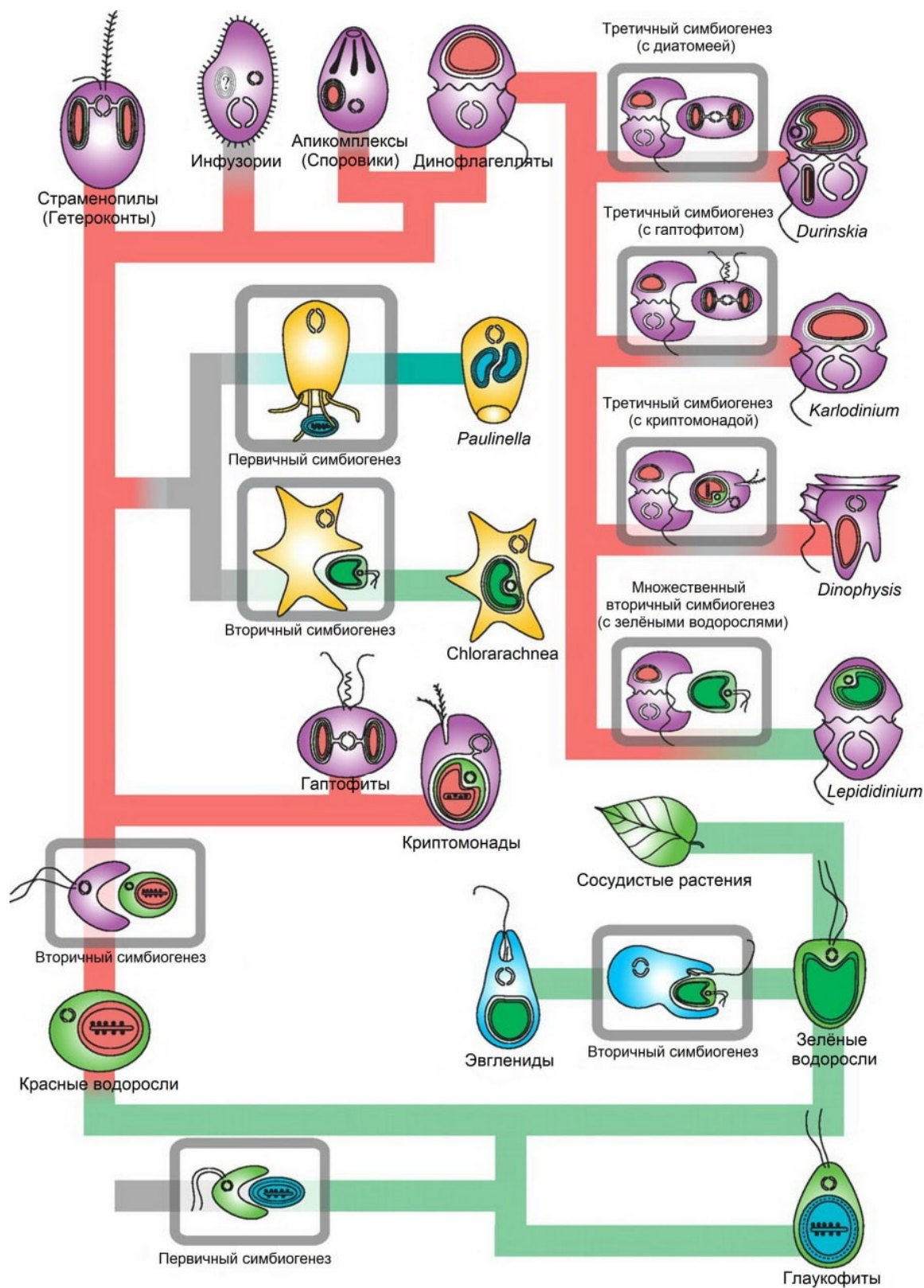


Рис. 4.17. Схема возникновения симбиотических отношений у фотосинтезирующих эукариотов (включены оба первичных случая). В нижней части схемы слева — первичный симбиогенез, который дал начало трём ветвям фотосинтетиков — глаукофитам, красным водорослям и зелёным водорослям. Линия от зелёных водорослей привела к сосудистым растениям. В линии от красных водорослей несколько раз была потеря хлоропластов, и несколько раз

они были обретыены снова: через первичный симбиогенез (*Paulinella*, симбионт — цианобактерия), через вторичный и третичный симбиогенезы (симбионты — эукариоты с хлоропластами). В этой же линии инфузории утратили хлоропласты, но некоторые виды содержат эндосимбионтов — фотосинтетических бактерий. То есть и при отсутствии хлоропластов фотосинтез продолжается, хотя общая схема обмена веществ в клетке изменилась.

Прочие частные случаи утраты хлоропластов в схему не включены.

Условные обозначения: акты симбиогенеза заключены в рамки. Цвет линий эволюционных связей: серый — отсутствие пластид; зелёный — линия развития пластид, произошедших от зелёных водорослей; красный — линия от красных водорослей

(Keeling, 2010, с модификацией по: Шеенко, 2014:

[https://web.archive.org/web/20160407235848/http://amgpgu.ru/upload/iblock/164/sh\\_eenko\\_p\\_s\\_sistema\\_nizshikh\\_eukariot.pdf](https://web.archive.org/web/20160407235848/http://amgpgu.ru/upload/iblock/164/sh_eenko_p_s_sistema_nizshikh_eukariot.pdf))

Наличие хлоропластов с четырьмя мембранами у некоторых микроводорослей объясняется эндосимбиозом с клеткой эукариота, уже содержавшего архепластиды с сохранением мембраны автотрофного эукариота вместе с мембраной вакуоли (Gibbs, 1981). Хлоропласты эвгленовых водорослей и динофлагеллят стали трёхмембранными благодаря редукции наружной, четвёртой мембраны (Archibald, 2015). Эукариотная клетка оказывается подобна матрёшке, у которой внутри находится архепластидный симбионт, а в нём — его хлоропласт. Подобные пластиды названы комплексными, а эндосимбиоз называется вторичным, он имел место в двух линиях, идущих от предковых зелёных и красных микроводорослей. Возможны и третичные хлоропласты. У некоторых групп, кроме дополнительных мембран в хлоропластах, остались ещё и рудиментные клеточные ядра — нуклеоморфы (McFadden, 1999). У динофлагеллят существует пример, когда эндосимбионтом стала диатомовая водоросль, причем произошло это с эволюционной точки зрения столь недавно, что её органеллы и геном всё ещё остаются нетронутыми с минимальной потерей генов или вообще без неё. Единственное отличие от свободноживущих диатомей заключается в потере панциря из кремнёзема (Žerdoner Čalasan et al., 2018).

Первоначально предполагалось, что различия в строении и пигментном составе первичных хлоропластов связаны с их самостоятельным происхождением у разных фотосинтезирующих эукариотов, но молекулярно-филогенетические исследования показали, что все три разновидности первичных хлоропластов

у архепластид хотя и различаются по строению, но имеют монофилетическое происхождение (Стадничук, Кузнецов, 2021) (рис. 4.18).

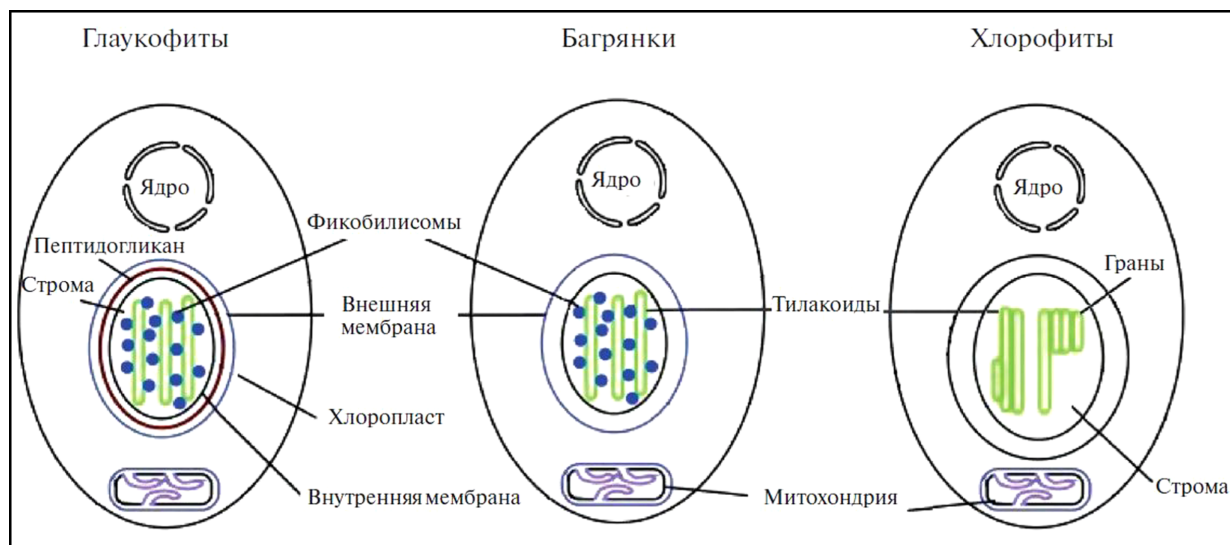


Рис. 4.18. Три типа архепластидных двумембранных хлоропластов. У глаукофитовых водорослей в хлоропластах сохранились фикобилисомы (светособирающие органеллы, прикреплённые к мембранам) и пептидогликановый слой, находившийся между двумя мембранами цианобактериальной клетки, которые стали двойной мембраной хлоропласта.

Багрянки (красные водоросли) сохранили в хлоропластах фикобилисомы, но слой пептидогликана отсутствует. У хлорофитных водорослей в хлоропластах утрачены фикобилисомы и пептидогликановый слой, среди тилакоидов сформировались граны и уменьшилось межтилакоидное пространство (Стадничук, Кузнецов, 2021)

**Преобразования цианобактерии в хлоропласт.** У свободноживущих цианобактерий размер генома составляет от 1,6 до 12 миллионов пар нуклеотидов, кодируя около 1800—12 000 белков (Dufresne et al., 2003; Dagan et al., 2013). В ходе интеграции хозяина и эндосимбионта уменьшился геном последнего, многие его гены перешли в ядерный геном клетки-хозяина. Как следствие, размер пластидных геномов варьируется в пределах 80—200 тысяч пар нуклеотидов, и кодируют они от 80 до 230 белков (Ponce-Toledo et al., 2019). В хлоропластах выявлено 3000—4000 белков, но не более 3—5 % из них кодируются пластидным геномом. Сохранение части генетического материала объясняется требованиями быстрого реагирования на смену световых условий фотосинтеза, сложностью обратного переноса в хлоропласт из цитоплазмы ряда гидрофобных мембранных белков и повышенным риском мутирования ДНК под действием ак-

тивных форм кислорода в хлоропластах (Allen, 2017; Tripathi et al., 2020). Число копий ДНК в хлоропласте в несколько раз превышает число копий ДНК в клетке цианобактерий (Bendich, 1987).

Была сформирована система переноса белков, транслируемых хозяином в хлоропласт, и наоборот — перенос метаболитов из хлоропластов в ядро. Оптимизация метаболического обмена между эндосимбионтом и клеткой-хозяином имела решающее значение для обеспечения выживания и наибольшей приспособленности теперь уже химерной клетки.

**Второй пример формирования первичных хлоропластов** зафиксирован у представителя ризарий — зелёной амёбы рода *Paulinella*, произошёл он ориентировочно 100—140 млн лет назад (Shih, Matzke, 2013; Lhee et al., 2019). Сейчас известны три родственных фотосинтезирующих вида этого рода. Их пластиду назвали «хроматофор» (Lauterborn, 1895). Предковой её формой является цианобактерия из рода *Synechococcus*. В сравнении со свободноживущим родственником хроматофор сохранил только 26 % генов, и эволюция редуцированного генома продолжается (Nowack et al., 2008). Хроматофоры *Paulinella* возникли позже, чем у архепластид, соответственно, сохранили больше исходных генов цианобактерий. Тем не менее они уже не способны к выживанию *in vitro* (Ponce-Toledo et al., 2019).

*Paulinella* — уникальная модель, с помощью которой мы можем получить представления о появлении и «эволюционном созревании» пластид. На данный момент объём потерь её генофонда пока гораздо меньше, чем у архепластид. Пресноводная фотосинтезирующая *P. chromatophora* утратила способность к фагоцитозу, в отличие от морских нефотосинтезирующих амёб того же рода, которые питаются цианобактериями. То есть переход от гетеротрофного питания к фотосинтезу произошёл в пределах рода.

Возможно, что и ещё один одноклеточный гетеротрофный организм находится в настоящее время на стадии приобретения хлоропластов — это *Hatena arenicola* (Okamoto, Inouye, 2005). Эндосимбионт в этом случае — зелёная водоросль из рода *Nephroselmis*, то есть предполагается возможность формирования вторичного хлоропласта. Однако водоросль не делится вместе с клеткой-хозяи-



ном, при его делении только одна из двух дочерних особей получает клетку эндосимбионта, а вторая — снова становится гетеротрофом (Okamoto, Inoue, 2006).

Суммируем вышеизложенное: представления о фотосинтезирующих организмах как о единой в происхождении группе было разрушено, поскольку разные эукариотические клетки неоднократно захватывали в качестве симбионтов самых разных фотосинтетиков.

#### **4.6. Сравнение бактерий, архей и эукариотов**

*Прокариоты не проще эукариотов, они «другие».*

А. В. Пиневиц

Прокариоты в структурно-функциональном отношении резко отличаются от эукариотов. У них мультифункциональные органеллы, а энергетический и конструктивный метаболизм обладают высокой лабильностью. У них более рациональное клеточное строение и оптимизированный генотип.

**Основные преимущества прокариотов** в сравнении с эукариотами (Пиневиц, 2006):

- 1) скорость воспроизведения;
- 2) разнообразие метаболических свойств: разные представители способны к фототрофии, дыхательной хемотрофии, углеродной автотрофии и диязотрофии;
- 3) разнообразие на молекулярном уровне, что создаёт структурно-функциональные свойства, отсутствующие у эукариотов. Например, у прокариотов есть структуры, образованные неунитарными мембранами. Клетки большинства бактерий окружены молекулой муреина в форме мешка;
- 4) многие бактерии образуют специализированные жизненные стадии, предназначенные для переживания неблагоприятных условий (эндоспоры, персистирующие клетки).

**Основные преимущества эукариотов** в сравнении с прокариотами:

- 1) ядро с ядерной мембраной защищает ДНК от метаболических процессов, происходящих в цитоплазме;

2) эффективная защита ДНК в ядре предотвращает неконтролируемую горизонтальную передачу генов между организмами;

3) мембранные органеллы позволяют разделить и изолировать различные клеточные процессы;

4) половое размножение, связанное с наличием у большинства эукариотов двух ядерных фаз (диплоидной и гаплоидной), организует эффективную и контролируемую рекомбинацию генов участвующих в нём особей;

5) присутствие интронов в геноме эукариотов увеличило размер и сложность их генетических систем, стало предпосылкой для альтернативного сплайсинга, что привело к увеличению количества функциональных белков в организме и росту его сложности, способствовало формированию многоклеточных организмов с дифференцировкой клеток.

Эукариоты принципиально отличаются от прокариотов своей химерной природой: поскольку у них есть симбиотические органеллы, то они представляют собой сочетание эукариотического и прокариотического морфотипов. Прокариотные характеристики у митохондрий и хлоропластов частично сохраняются.

Репликация ДНК у прокариотов и эукариотов сильно различается по местоположению, точности, затраченному времени, участвующим ферментам и т. д. Прокариотическая репликация происходит в цитоплазме, в любое время перед делением клетки, эукариотическая — в ядре, в *S-фазе клеточного цикла* (рис. 4.19). Репликационная вилка у бактерий движется в 10 раз быстрее, чем у эукариотов, и репликация осуществляется точнее. У прокариотов в клетке присутствуют только один *репликон* и один *ori-сайт*, тогда как у эукариотов присутствуют множественные репликоны и *ori-сайты* (Альбертс и др., 2013).

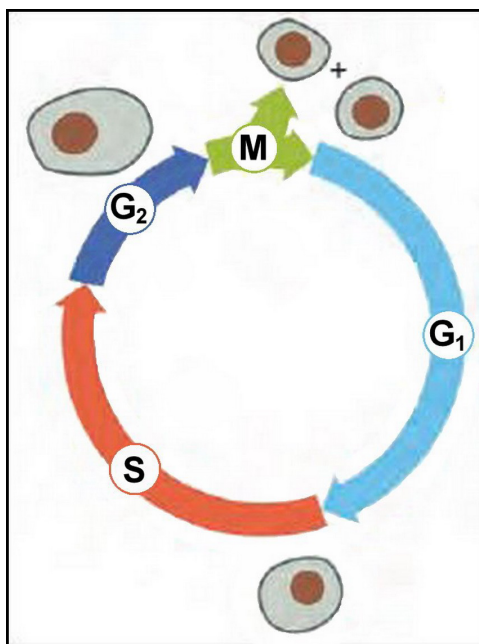


Рис. 4.19. Четыре последовательные фазы стандартного клеточного цикла у эукариотов.

Во время  $G_1$ -, S- и  $G_2$ -фаз клетка непрерывно растёт. Во время M-фазы рост останавливается, ядро делится, и клетка делится надвое. Репликация ДНК ограничена той частью клеточного цикла, которая называется S-фазой.

$G_1$  — промежуток между M-фазой и S-фазой;  $G_2$  — промежуток между S-фазой и M-фазой (Альбертс и др., 2013)

**Направления клеточной эволюции** в разных таксономических группах (Пиневич, 2006):

У прокариотов: сочетание множественных вариантов метаболизма с мультифункциональностью клеточных структур.

У эукариотов:

- увеличение степени компартиментализации клетки (у протистов);
- увеличение осмотрофной поверхности (у грибов);
- диверсификация механизмов транспорта, питания и регуляции на уровне многоклеточных систем (многоклеточные животные и растения).

Таблица 4.1

## Сравнительные свойства Bacteria, Archaea, Eucarya (Пиневиц, 2006, с изменениями)

Свойство	Прокариоты		Эукариоты
	Домен Bacteria	Домен Archaea	Eucarya
История			
Возникновение	3,5—3,8 млрд лет назад	3,5—3,8 млрд лет назад	1,6—2,2 млрд лет назад
Цитология			
Морфотип	Прокариотный (4 бактериальных варианта)	Прокариотный (археотный вариант)	Эукариотный
Истинная многоклеточность	—	—	+
Квазимногоклеточность	+	+	—
Мембранные глицеролипиды	а) Сложные эфиры жирных кислот; б) простые эфиры неразветвлённых жирных спиртов; в) простые эфиры неразветвлённых жирных альдегидов (плазмалогены)	Простые эфиры разветвлённых жирных спиртов	а) Сложные эфиры жирных кислот; б) плазмалогены
Рекальцитрантные липиды	Гопаноиды	Фитанол и его производные	Стероиды
Внутриклеточные мембранные структуры	+	—	+
Вакуоли	+	—	+
Компартментализация	Фазовая; мембранная; комбинированного типа	Фазовая; мембранная	Фазовая; мембранная
Включения	+	+	+
Цитоскелет	+	+	+
Ригидный слой клеточной стенки	Муреиновый саккулус; белковый саккулус;	Псевдомуреино- вый саккулус; белковый S-слой;	Лигноцеллюлоза; хитозан

	белковый S-слой	гетерополисахарид	
Клетки в форме «плоских» многоугольников	—	+	+
Почкование	+	+	+
Множественное деление	+	—	—
Митоз	—	—	+
Редукционное деление	—	—	+
Подвижность	8 типов (в том числе при помощи вращающихся жгутиков)	2 типа (в том числе при помощи вращающихся жгутиков)	При помощи ундулиподий; амёбоидное движение
Клеточная дифференциация	+	+	+
Эндоспоры	+	—	—
Генетика			
Среднее число генов	$4 \times 10^3$	$10^3$	$2 \times 10^4$
Средний размер гена	$10^3$ п. н.	$10^3$ п. н.	$2,5 \times 10^3$ п. н.
Размер генома	$5 \times 10^5$ — $10^7$ п. н.	$5 \times 10^5$ — $2 \times 10^6$ п. н.	$3 \times 10^6$ — $1,4 \times 10^{11}$ п. н.
Некодирующие участки генома («молчащая» ДНК)	—	—	+
Интроны	+	+	+
Кассетное объединение генов (опероны)	+	+	+
Мультикопийные гены	+	—	+
Партитность генома (набор гетерологичных хромосом)	+	—	+
Содержание белка в хроматине	Низкое	Низкое	Высокое
Нуклеосомы	—	+	+
Обратимая конденсация хроматина	—	—	+

Топология хромосом	Кольцевые; линейные	Кольцевые	Линейные
Центромеры и теломеры	+	—	+
Мультикопийность хромосом	+	—	+
Экстрахромосомные генетические элементы (плазмиды)	+	+	+
Мобильные генетические элементы	+	+	+
Половой процесс	—	—	+
Горизонтальный перенос генов	+	+	Очень редко
Транскрипция и трансляция			
РНК-полимераза	Один класс (субъединицы $\alpha^2\beta\beta'\sigma$ )	Один класс (8—10 субъединиц)	Три класса (> 10 субъединиц)
Промоторы	—35 (TTGACA); —10 (TATAAT)	Бокс А: TTTATE/ААТА [-(24—28)]; Бокс В: пиримидин/пурин (+1)	Upstream-активирующие последовательности; —25 TATA
Сплайсинг	+	+	+
мРНК	Нестабильная; короткий поли(А)-хвост	Нестабильная; короткий поли(А)-хвост	Стабильная; кэпированная; длинный поли(А)-хвост
Полицистронная мРНК	—	—	+
Сайт связывания рибосом в мРНК	+	+	—
Инициаторная тРНК	Формилметиониновая	Метиониновая	Метиониновая
Терминаторный участок	Stem-loop-структуры	Stem-loop-структуры; тимидиновые повторы	Тимидиновые повторы
Рибосома	Моносома 70S; субъединицы 30S и 50S	Моносома 70S; субъединицы 30S и 50S	Моносома 80S; субъединицы 40S и 60S

рРНК	16S; 23S; 5S	16S; 23S; 5S	18S; 28S; 5S; 5.8S
Число белков в субъединицах рибосом	21 (30S); 34 (50S)	21—28 (30S); 34—43 (50S)	30 (40S); 45—50 (60S)
Чувствительность к дифтерийному токсину	—	+	+
Чувствительность к циклогексимиду	—	—	+
Чувствительность к хлорамфениколу	+	—	—
Чувствительность к рифампицину	+	—	—
Транспорт			
Цитоз	+	—	+
Порины	+	—	+
Генеральная Sec-система	+	+	+
ABC-транспортеры	+	+	+
SRP-система	+	—	—
Tat-система	+	—	+
Фосфотрансферазная система	+	—	—
Энергетический метаболизм			
Генераторы трансмембранного потенциала	11 типов (в том числе F <sub>0</sub> F <sub>1</sub> -АТФаза и Р-АТФаза)	7 типов (в том числе A <sub>0</sub> A <sub>1</sub> -АТФаза и V-АТФаза)	2 типа (V-АТФаза; F-АТФаза)
Фототрофия	+	—	—
Квазифототрофия	+	+	—
Хемолитотрофия	+	+	—
Дыхание	+	+	+
Брожение	+	—	+
Конструктивный метаболизм			
Углеродная автотрофия	+	+	—
Диазотрофия	+	+	—
Регуляция			

Двухкомпонентные сигнальные системы	+	+	+
Ретинопротеиновые фоторецепторы	+	+	+
Ориентированное движение	—	—	+
Эндогенные ритмы (циркадные и ультрадианные)	+	—	+
Терминальная дифференциация («альтруизм»)	+	—	+
Апоптоз	+	+	+

### Контрольные вопросы и задания

(для обдумывания и самопроверки)

1. Объясните, почему термин «микроорганизм» не имеет таксономического смысла.
2. Почему не получается построить филогенетическую систему прокариотов только на морфологических и физиологических признаках?
3. В чём состоят важнейшие метаболические различия бактерий и архей?
4. Чем различаются понятия «половой процесс», «парасексуальный процесс», «половое размножение»?
5. Чем различается конъюгация у инфузорий и конъюгация у прокариотов?
6. Формирование каких эукариотических органелл предполагалось симбиотическим, но не было подтверждено, и теперь считается, что они произошли без симбиогенеза?
7. Перечислите основные различия между органеллами и внутриклеточными симбионтами.
8. Назовите группы эукариотов, у которых смена ядерных фаз соответствует: а) циклу с зиготической редукцией; б) циклу с гаметической редукцией; в) циклу со спорической редукцией; г) циклу без смены ядерных фаз.
9. Сформулируйте основные различия между гипотезами, описывающими формирование эукариотической клетки.



10. Какие различия предполагаются между FECA и LECA?
11. Опишите различия гипотез формирования эукариотического ядра.
12. Каких предков фотосинтезирующих органелл вы знаете?
13. Назовите важнейшие различия между прокариотами и эукариотами.

#### **Рекомендуемая литература к разделу 4**

*Карпов С. А.* Строение клетки протистов : учебное пособие / С. А. Карпов. — Санкт-Петербург : Тесса, 2001. — 384 с.

*Ленгелер Й.* Современная микробиология. Прокариоты : в 2 т. / Й. Ленгелер, Г. Древис, Г. Шлегель. — Москва : Мир, 2012. — Т. 1. — 1152 с.

*Леонтьев Д. В.* Общая биология: система органического мира / Д. В. Леонтьев. — Харьков, 2014. — 84 с.

*Марков А.* Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий / А. Марков, Е. Наймарк. — Москва : АСТ: Corpus, 2014. — 656 с.

*Пиневиц А. В.* Микробиология. Биология прокариотов : учебник : в 3 т. Т. 1 / А. В. Пиневиц. — Санкт-Петербург : Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2006. — 352 с.

*Пиневиц А. В.* Микробиология. Биология прокариотов : учебник : в 3 т. Т. 2 / А. В. Пиневиц. — Санкт-Петербург : Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2007. — 331 с.

*Пиневиц А. В.* Микробиология. Биология прокариотов : учебник. в 3 т. Т. 3 / А. В. Пиневиц. — Санкт-Петербург : Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2009. — 457 с.

## 5. Происхождение многоклеточных организмов

С одной стороны, переход от одноклеточных организмов к многоклеточным является совершенно логичным, и для этого не предполагается необходимость совпадения каких-то редких или невероятных факторов, с другой — именно этот переход часто выделяют как наиболее принципиальный в эволюции земной биоты (Maynard Smith, Szathmary 1995; Bonner, 1998).

Обычно считается, что появление первых многоклеточных сдерживалось низким содержанием кислорода в атмосфере, однако это некорректное утверждение. Многоклеточные организмы могут быть аэробными, и именно их мы в первую очередь себе и представляем. Для них действительно необходим определённый уровень концентрации кислорода в атмосфере, но для разных организмов очень разный, то есть для кого-то и низкое его содержание является вполне достаточным.

Прокариоты, как выяснилось, также формируют разнообразные многоклеточные формы. Среди них во множестве существуют не только аэробные, но и анаэробные организмы, для которых присутствие кислорода является губительным или ограничивающим. Прокариоты в бескислородной среде формировали многоклеточные сообщества — бактериальные плёнки и маты и могли сами создавать локальную кислородную среду. Эти сообщества прокариотов являются многовидовыми, связь между клетками здесь выражена сравнительно слабо и к категории многоклеточных организмов их обычно не относят. Однако некоторые характеристики этих сообществ, такие как формирование *внеклеточного матрикса*, метаболическая кооперация клеток, «чувство кворума», позволяют рассматривать их как частичные аналоги многоклеточных форм (см. 5.4.1.2). Среди бактерий присутствуют и две группы многоклеточных организмов более привычного для нас строения — нитевидные формы сине-зелёных водорослей (см. 5.4.2.3.2) и *многоклеточные магнитотактические прокариоты* (см. 5.4.2.3.1). Последняя из названных групп обитает в бескислородной или малоокислородной среде.

То есть единого влияния свободного кислорода на формирование различных многоклеточных форм не может быть, всё весьма индивидуально.

## 5.1. Роль изменений среды в формировании и развитии многоклеточности

Этот раздел, на первый взгляд, прямого отношения к общей биологии не имеет, однако изменения среды, о которых идёт речь, являются одновременно и следствием эволюционных преобразований живых организмов, и причиной этих преобразований. Соответственно, этот раздел — развёрнутое пояснение к тому, как менялось функционирование биосферного уровня организации живых систем по мере эволюции жизни на Земле (см. 1.6.2).

Самый заметный фактор окружающей среды, менявшийся по мере развития биоты, — состав атмосферы, содержание в ней кислорода и парниковых газов:

- первичное формирование жизни возможно было только в бескислородной среде, присутствие кислорода привело бы к окислению органических веществ, участвовавших в этом процессе;
- отсутствие кислорода в атмосфере означало и отсутствие озонового экрана, а для развития первоначальных форм жизни была необходима защита от ультрафиолета, и её можно было получить в водной среде либо в поверхностном слое осадочных пород;
- формирование кислородного метаболизма стало возможным только после появления оксигенного фотосинтеза, который создал первоначально локальное повышение содержания кислорода в бактериальных матах (Mills et al., 2014);
- наличие кислорода позволило появиться организмам с факультативным дыханием, способным переключаться с брожения на дыхание и обратно<sup>2</sup>, а с переходом к аэробному дыханию клетки получили возможность резко интенсифицировать все жизненные процессы: при аэробной диссимиляции одной молекулы глюкозы формируется в 14,5—15 раз больше АТФ, чем при анаэробной (Rich, 2003);
- кислород необходим для синтеза коллагена, а коллаген нужен для формирования многоклеточности, без него мягкость тела не позволяла животным увеличивать свою массу и размеры (Towe, 1970);

---

<sup>2</sup> Точка перехода с брожения на дыхание и обратно (Pasteur, 1857) — «точка Пастера», соответствует примерно 1 % от современного содержания кислорода в атмосфере.

- накопление кислорода в атмосфере и формирование озонового экрана (при содержании кислорода в атмосфере около 10 % от современного) необходимо для выхода живых организмов на сушу;

- кислородные автотрофы своей деятельностью уменьшают содержание углекислого газа, участвующего в формировании планетарного парникового эффекта, — это влияет на температурный режим планеты: уменьшение доли углекислого газа в атмосфере в результате захоронения органического углерода понижает планетарную температуру, и наоборот;

- деструкция гетеротрофами органического вещества возвращает углекислый газ в круговорот и стабилизирует состав атмосферы;

- поддержание окисленной атмосферы в течение геологического времени требует захоронения фотосинтетически образованных углеродных соединений в отложениях для предотвращения их повторной реакции с кислородом (Garrels, Perry, 1974).

Источник свободного кислорода на Земле — кислородный фотосинтез. Фотосинтез — процесс очень древний. Сначала появился аноксигенный фотосинтез (свободный кислород в этом процессе не вырабатывается). Развитие кислородного (с выделением кислорода) фотосинтеза началось, когда бактериальный фотохимический реакционный центр развил способность окислять воду до кислорода под действием света (Rutherford, 1989). Исследования осадочных пород и их изотопного состава дают широкий разброс оценок времени начала выделения кислорода предковыми фотосистемами и происхождения кислородного фотосинтеза — от 3,7 (Rosing, Frei, 2004; Frei et al., 2016; Cardona et al., 2019) до 2,35 млрд лет назад (Kirschvink, Kopp, 2008). Первоначально общего изменения среды при этом не происходило, поскольку выделяемый кислород активно расходовался на окисление различных соединений в составе горных пород, водных растворов и вулканических газов. Предполагается, что присутствие свободного кислорода в этот период было в основном ограничено морским мелководьем (Planavsky, 2014; Lalonde, Konhauser, 2015).

Для оценки времени тех или иных событий в биологической истории применяют метод молекулярных часов, использующий скорость мутаций биомолекул для определения времени в предыстории, когда две или более жизненных форм

расходились. Метод основан на *нейтральной теории молекулярной эволюции* (Kimura, 1968), согласно которой замены мономеров в биомолекулах происходят с практически постоянной скоростью. Для расчёта обычно используют нуклеотидные последовательности ДНК и РНК, аминокислотные последовательности белков. Частота мутаций может быть неравномерной и различается для разных видов, из-за чего метод даёт лишь приблизительные результаты; есть и другие ограничения его использования (Ayala, 1999).

До появления кислородного фотосинтеза атмосфера Земли была в значительной степени или полностью бескислородной, что подтверждено исследованиями накопления изотопов серы (Farquhar et al., 2000; Pavlov, Kasting, 2002), однако не исключено наличие кислородных оазисов в мелководных океанах (Holland, 2006). Признаки появления временной оксигенации атмосферы относятся к периоду 2,5—3,0 млрд лет назад (Wille et al., 2007; Crowe et al., 2013).

Глобальное изменение состава атмосферы Земли произошло примерно 2,4—2,2 млрд лет назад и получило много ярких названий: кислородная революция, кислородная катастрофа и даже «кислородный холокост» (Margulis, Sagan, 1986). В 2002 году Г. Холланд ввел термин «Великое окислительное событие» (Great Oxidation Event, GOE), чтобы формализовать концепцию перехода системы «атмосфера — океан» от восстановительного состояния к *ОКИСЛИТЕЛЬНОМУ* (Holland, 2002). Причины преобразования — не только выделение кислорода цианобактериями, но и ослабление вулканической активности, частичная потеря молекулярного водорода в космическое пространство, осаждение в морях органических веществ, углеводородных, сульфидных и сульфатсодержащих минералов (Garrels, Perry, 1974; Zhao et al., 2023).

Предполагалось, что за короткое по меркам земной истории время (несколько десятков миллионов лет) концентрация кислорода в атмосфере резко выросла — она устойчиво стала кислородной. Современные представления несколько изменились (рис. 5.1). Процесс роста содержания кислорода на планете теперь представляется более изменчивым (Lyons et al., 2014), причём локальная кислородная среда в верхних слоях экосистем бактериальных матов формировалась ещё до общего насыщения атмосферы кислородом. Предполагается, что после пикового подъёма (GOE) уровень содержания кислорода в течение неопротеро-

зоя колебался между ~1 и ~50 % от современного атмосферного уровня (Krause et al., 2022). Данные об этих временах получены с помощью косвенных методов, основанных на составе осадочных пород соответствующей датировки. Они свидетельствуют, в частности, о том, что мелководные моря середины протерозоя были кислородосодержащими при бескислородных глубоководных зонах (рис. 5.1). Обоснование — различные методики, базирующиеся на анализе соединений серы (Shen et al., 2003) и йода (Hardisty et al., 2014). Дополнительное подтверждение — моделирование, показывающее, что бескислородная зона в океанских глубинах должна исчезать при содержании кислорода свыше 40 % от современного атмосферного уровня (Canfield, 1998; Ozaki, Tajika, 2013; Cole et al., 2022). Постоянно публикуются новые геохимические исследования, основанные на анализе соединений разных химических элементов, но пока перевести их в более точные показатели содержания кислорода в атмосфере проблематично (Sperling et al., 2022).

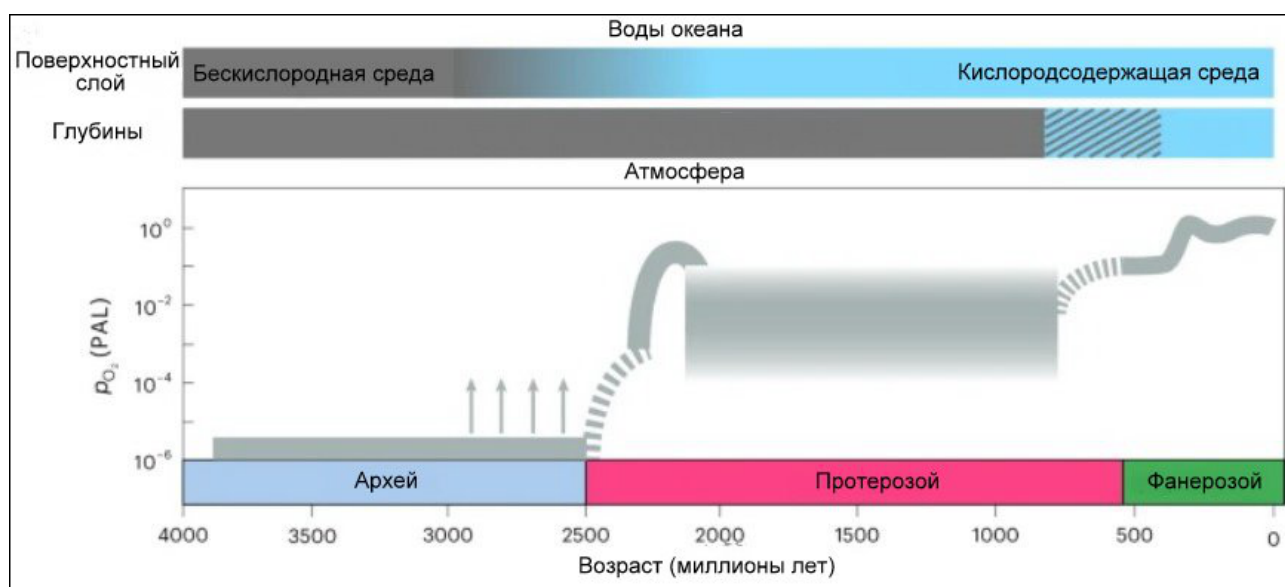


Рис. 5.1. Современные представления об эволюции атмосферного и океанического содержания кислорода на Земле. Вертикальная ось — атмосферное парциальное давление  $p_{O_2}$  относительно текущего уровня в атмосфере (PAL). Серые стрелки — возможное локальное накопление кислорода, однако весь он тогда уходил на окисление органики и вулканических газов (Lyons et al., 2014). В верхней части рисунка — наличие кислорода в поверхностных и глубинных водах океана (Alcott et al., 2019). По: Zhao et al., 2023.

Лицензия CC BY 4.0; изменения — перевод текста на русский язык

Эволюция первых многоклеточных животных происходила на фоне крайней изменчивости содержания кислорода. Если рассматривать губок как модель древних многоклеточных, то они могли существовать уже при содержании кислорода всего в 0,5—4 % от современного (Mills et al., 2014).

Рост концентрации кислорода теперь рассматривается не как «разрешающий» фактор в появлении новых прогрессивных форм жизни, а скорее как «вынуждающий» или «стимулирующий». Причина этого — преобразование в результате оксигенации круговорота многих важных для живых организмов элементов, особенно металлов (W, Co, Ni, Mo, Fe и др.), которые необходимы для работы различных ферментов. Не исключается, что появление свободного кислорода скорее даже могло повысить разнообразие микроорганизмов, так как окисление атмосферным кислородом ряда минералов изменило химический состав среды и создало новые экологические ниши (Mentel, Martin, 2008).

Первоначально предполагалось, что быстрый подъём содержания кислорода привел к массовому и сравнительно быстрому вымиранию анаэробов, не приспособленных к его наличию. Теперь процесс представляется гораздо более плавным, смена сообществ с анаэробных на аэробные происходила постепенно, по мере локального накопления кислорода и выработки у микроорганизмов ферментативных систем, необходимых для измененной среды. Сначала аэробные организмы появились и существовали в «кислородных карманах», локально созданных оксигенным фотосинтезом цианобактерий, и только потом стали распространяться шире. Анаэробные организмы при этом постепенно вытеснялись в «анаэробные карманы», где и существуют сейчас. По образному выражению Г. А. Заварзина (2001), биосфера «вывернулась наизнанку».

Формирование эукариотов и их многоклеточных форм — это в определённом смысле попытка защитить некоторые биохимические процессы от неконтролируемого воздействия кислорода. Эукариотические органеллы, ограниченные мембранами, а затем многоклеточные организмы с собственными параметрами внутренней среды — это создание полуизолированной и потому контролируемой индивидуальной среды, которая позволила организмам существовать в условиях роста содержания кислорода (Fedonkin, 2003).

В преобразовании живых организмов участвовали и температурные колебания, вызванные крупными оледенениями. Планета при этом превращалась в почти сплошной «снежный ком», поэтому концепция получила соответствующее название «Земля-снежок» (Hoffman et al., 1998; Hyde et al., 2000). Условия Гуронского оледенения в палеопротерозое (2,4—2,2 млрд лет назад), по-видимому, были самыми суровыми, которые когда-либо испытывала планета. Существуют очень разные мнения о причинах оледенений, и в том числе биотическая гипотеза, согласно которой причина охлаждения Земли — резкое повышение содержания кислорода в атмосфере (рис. 5.1) при одновременном снижении долей парниковых газов. Метан был окислен, а углекислый газ расходовался в процессе активного фотосинтеза (Kopp et al., 2005; Галимов, 2017; Casado, 2021). Существует также ряд гипотез, связывающих это похолодание с захоронением биотического углерода.

Второй заметный подъём содержания кислорода произошел 600—800 млн лет назад (Scott et al., 2008), его связывают с дальнейшими изменениями углеродного цикла, крупными оледенениями (Lyons et al., 2014) и с изменениями в составе основных ионов морской воды (Peters, Gaines, 2012). Возможная причина подъёма — влияние формирования и массового размножения морского эукариотического фитопланктона (Brocks et al., 2017). Предполагается, что модулятором содержания кислорода в атмосфере является доступность фосфора для фотосинтезирующих организмов, в частности фитопланктона. Соответственно, усиленный послеледниковый поток фосфатов в водоёмы вызвал повышение первичной продуктивности и увеличение захоронения органического углерода (Bjerrum, Canfield, 2002; Reinhard et al., 2017; Alcott et al., 2019). Пик концентрации фосфора в водоёмах пришёлся на период 635—750 млн лет назад. Вместе с фосфором через сток с суши в водоёмы поступало большое количество железа и других микроэлементов, что также стимулировало высокие показатели первичной продуктивности (Planavsky et al., 2010).

Понижение и последующее повышение температуры среды, изменение доступности лимитирующих химических ресурсов должны были влиять на биоту и вызвать сначала снижение численности организмов и вымирание каких-то форм, а потом бурное восстановление биоразнообразия, связанное с изменени-



ем ранее существовавших экологических ниш и формированием новых. Оледенения, формировавшиеся в этот период, можно рассматривать как катализаторы эволюции и радиации многоклеточных организмов (Peterson et al., 2005).

В накоплении органики и захоронении углерода существенной была роль бактериальных матов (Budd, Jensen, 2017). Предполагается, что накопление ими органического вещества стимулировало появление роющих бентосных животных, а их деятельность, в свою очередь, привела к расширению кислородной среды с поверхности матов в верхний слой донных отложений, существенно меняла топографию морского дна и его геохимический профиль. Повышение содержания кислорода в воде могло повлиять на эволюцию донных животных и путём переноса органики из поверхностных слоев воды в бентос через фекальные шарики. Указанные изменения вели к увеличению размера и планктонных, и бентосных организмов (Peterson et al., 2005). Переход от «матового грунта» к «смешанному грунту» был даже назван подводной агрономической революцией (Seilacher, Pflüger, 1994) и рассматривается как ранний пример экосистемной инженерии (Meysman et al., 2006; Marengo, Bottjer, 2007).

После того как содержание кислорода в атмосфере достигло примерно современного уровня, случались и падения его концентрации, и подъёмы. Считается, что существенное снижение содержания кислорода было связано с массивным поступлением углерода в планетарную систему в результате извержений вулканов и объёмных излияний базальтовой магмы, которые происходили в течение относительно короткого с геологической точки зрения периода времени (Kasbohm et al., 2021). Останки таких излияний называют трапповыми породами (в частности, сибирские траппы), часто они проникали в осадочные породы, богатые органикой или серой, и испаряли их, тем самым резко увеличивая выбросы CO<sub>2</sub> и сернистых аэрозолей в атмосферу (Ganino, Arndt, 2009; Svensen et al., 2009).

Геохронология продемонстрировала связь извержений супервулканов с массовыми вымираниями живых организмов, включая три крупнейших вымирания за последние 540 миллионов лет (Ernst et al., 2020; Kasbohm et al., 2021). В наиболее точно датированных случаях извержения происходили за несколько сотен тысяч лет до вымирания. Какая-либо единая характеристика, которая де-

лала бы такое суперизвержение причиной массового вымирания, не выделена (Kasbohm et al., 2021), это комплексное воздействие, наиболее вероятными непосредственными причинами считаются последующее потепление и падение содержания кислорода (Bond, Grasby, 2017; Clapham, Renne, 2019).

Учитывая множество взаимосвязей между биосферой и геосферой, поиск какой-то единственной экологической причины, стимулировавшей формирование многоклеточности, явно является ошибочным упрощением вопроса (Schiffbauer et al., 2016).

## **5.2. Становление многоклеточности**

Для того чтобы возникли многоклеточные эукариотические организмы, необходима не только определённая концентрация кислорода, но ещё у клеток, которые будут составлять единый организм, должны появиться новые свойства, не являющиеся необходимыми для одиночных клеток. У самого простого объединения нескольких клеток каждая из них контактирует с окружающей средой, в этом случае необходимая программа-минимум — способность сохранять совместное распределение в пространстве (достигается через *клеточную адгезию*).

Сложные многоклеточные эукариоты приобретают трёхмерную организацию, и контакт с внешней средой сохраняется уже не у всех клеток. Для формирования и дальнейшей эволюции такого многоклеточного организма необходима не только клеточная адгезия, но ещё и способность к клеточной коммуникации и передаче веществ между клетками. Необходимы структуры, которые обходят ограничения диффузии, включая как молекулярные каналы для межклеточной коммуникации, так в дальнейшем и ткани, облегчающие перенос вещества. Обход диффузии как основной схемы этого переноса можно считать физиологическим ключом к эволюционному успеху сложной многоклеточной жизни (Knoll, Hewitt, 2011).

Возможность кооперации клеток внутри такого организма приводит их к утрате эволюционной автономии и переносу приспособленности организма с клеточного на коллективный уровень (см. 5.6). Появляется возможность дальнейшего совершенствования функциональной организации по принципиально

новой схеме, через дифференцировку клеток и создание сложных адаптивных фенотипов (Folse, Roughgarden, 2010; Libby et al., 2014). Усложнение многоклеточного организма предполагает формирование и развитие генетически детерминированной программы его индивидуального развития (Knoll, 2011) (см. 5.2.3).

Изначально многоклеточные формы возникали в результате случайных мутаций, далее существуют две версии развития (не отрицающие друг друга): адаптивная и нейтральная. Согласно основным и широко распространённым взглядам, многоклеточность была поддержана естественным отбором благодаря адаптивности некоторых новых характеристик, которые получили организмы. Отбор, в частности, может приводить к переходу к многоклеточности в результате давления таких факторов, как стресс, связанный с голодом или недостатком каких-либо питательных веществ, хищничество, конкуренция (Coates, 2015). Наиболее вероятными ранними агентами отбора были хищные организмы, которые потребляли одноклеточную добычу (Stanley, 1973). Простейшим ответом жертв был рост размеров за счёт увеличения количества клеток путём клонирования и адгезии. Как следствие, изменилось влияние на их организмы некоторых физических законов, в частности, гравитация стала более важной, а броуновское движение — менее важным.

Однако существует и иная точка зрения, согласно которой многоклеточность могла не давать первоначального преимущества, а её формирование было случайным, скорее отражавшим сортировку клеток с дифференциальной адгезией. Причём предполагается, что чем меньше организм, тем больше вероятность того, что морфологические различия будут случайными, не подверженными какому-либо отбору (Bonner, 2013). Отсутствие адаптивности вполне может быть следствием *дрейфа генов* в небольших группах (эффект Райта), что хорошо согласуется с нейтральной теорией молекулярной эволюции (Kimura, 1968).

Дальнейшее изложение основывается на адапционном подходе, хотя и никак не отрицает влияния дрейфа генов на формирование существующего разнообразия жизни.

### 5.2.1. Преимущества многоклеточных организмов

Можно отметить следующие характерные преимущества многоклеточных организмов в сравнении с одноклеточными (перечень является усреднённым и не несёт универсального и всеобщего характера):

- ограничение нападения со стороны хищных одноклеточных (они могут поедать только самых мелких многоклеточных, таких как коловратки *Rotifera*);

В эксперименте с одноклеточной зелёной водорослью хламидомонадой *Chlamydomonas reinhardtii* (жертва) и парамецией *Paramecium tetraurelia* (хищник) у жертвы в присутствии хищника могут развиваться многоклеточные структуры, что обеспечивает эффективную защиту от хищника. В контрольных популяциях без хищника такие структуры не наблюдаются. В одном из вариантов эксперимента показан даже переход к полностью многоклеточному циклу (Ratcliff et al., 2013; Herron et al., 2019).

В аналогичном эксперименте с бактериями *Flectobacillus sp.* (жертва) и бактериоядным жгутиконосцем *Ochromonas sp.* (хищник) бактерии формировали нити, состоящие из 3—10 удлинённых клеток, но при выращивании этих нитей в среде, лишённой хищника, они быстро возвращались в состояние одиночных клеток. То есть для бактерий в данном случае переход к многоклеточности обратим, и при отсутствии хищника предполагается энергетически невыгодным (Corno, Jurgens, 2006);

- большая устойчивость к стрессам окружающей среды (температура, pH среды, осмотическое давление, окисление, высыхание, токсические и механические воздействия и пр.);

- возможность увеличения размера добычи;

- способность к регенерации (гибель одной клетки не означает гибели всего организма, и он может восстановиться);

- большая продолжительность жизни;

- большая скорость передвижения у подвижных организмов повышает вероятность обнаружения необходимых ресурсов и способствует более быстрому освоению среды расселяющимися особями;

- возможность запасать в своём теле больше питательных веществ;

- формирование внутренней среды, отличной от внешней;
- межклеточная коммуникация в форме выделения растворимых сигнальных веществ во внутреннюю среду (или в межклеточное пространство) либо через образование межклеточных контактов;
- возможность разделения функций между разными клетками, что позволило усложнить и усовершенствовать процессы обмена веществ; дифференцированные типы клеток повышают общую приспособленность организма, даже если такая функция является «дорогостоящей» для отдельной клетки.

Приведённый список не означает, что многоклеточные формы «лучше» одноклеточных, они просто несколько иные.

### 5.2.2. Обязательные характеристики многоклеточных организмов

Для животных основным требованием является обеспечение поступления пищи, что достигается двумя путями — либо подвижностью организма в целом, что позволяет найти пищу, либо возможностью организации тока воды, который обеспечивал бы движение пищи к неподвижному организму. Ещё одно важное условие — доступность кислорода для всех клеток. Это обеспечивается либо малым размером организма, либо большой, в сравнении с объёмом, поверхностью его тела, либо формированием специальной системы обеспечения кислородом.

Для растительных организмов основным требованием было поддержание освещённости клеток для обеспечения фотосинтеза. Поэтому для фотосинтезирующей части растений характерна небольшая толщина. У водорослей начальный вариант многоклеточности — простые нити, следующий этап — переход к ветвящимся нитям и далее — к пластинчатой форме *таллома* (Масюк, 1993).

После выхода растений на сушу им для передачи жидкостей и растворённых веществ по организму потребовалось формирование проводящей системы. Первоначально эту функцию выполняли проводящие клетки — *трахеиды* (Sperry, 2003). В связи с увеличением гравитации естественный отбор вынужденно приводит к развитию опорных лигнинно-целлюлозных структур и органов фиксации в грунте, сначала это были *ризоиды*, потом корневая система, служащая для доставки почвенных растворов вверх по растению. Это позволило поднять зону фотосинтеза над

земной поверхностью, соответственно, увеличить её освещённость. Для защиты от пересыхания потребовались покровные ткани и кутикулы.

Анализ генетических данных указывает на то, что все грибы произошли от подвижного водного предка (Liu et al., 2006), с последующей потерей жгутиков и развитием вегетативного тела (мицелий, или грибница) в виде системы ветвящихся трубок, или гиф. Разработана модель, показывающая, что в условиях, когда пищевой ресурс неподвижен, трудно переваривается и беден питательными веществами, грибы, питающиеся *осмотрочно*, выигрывают конкуренцию у подвижных или одноклеточных осмотрофов.

Это преимущество возникает из-за того, что транспортировка питательных веществ через сообщающиеся цитоплазмы сегментов гиф позволяет с наименьшими затратами энергии использовать даже минимальное количество питательных веществ, что и даёт возможность грибам доминировать в таких условиях (Heaton et al., 2020). Их гифы растут и ветвятся по правилам, сходным с *фрактальной геометрией*, — это необходимо для максимального освоения возможных источников пищи. Предполагается, что они эволюционировали путём постепенного удлинения прикрепляющихся к субстрату ризоидов одноклеточных предков (Harris, 2011).

Появление многоклеточных организмов открыло для них новые экологические ниши. Одновременно своими телами и своим преобразованием окружающей среды они сформировали новые ниши и для одноклеточных организмов: прокариотических и эукариотических.

### **5.2.3. Генетические основы формирования многоклеточности**

Многоклеточность формировалась многократно, но большинство линий остались относительно простыми и представлены формами в виде нитей, скоплений, шаров или пластин. У прокариотов максимальная сложность многоклеточных форм достигнута миксобактериями (см. 5.4.1.1) и цианобактериями (см. 5.4.2.3.2), но многоклеточные эукариоты значительно сложнее и разнообразнее. Выделяют так называемую «сложную многоклеточность», однако это не систематическая группа, а скорее условное объединение крупных, часто относительно долгоживущих многоклеточных организмов, состоящих из многих

типов дифференцированных клеток. Они представляют два мегатаксона эукариотов: к растениям относятся три линии — наземные зелёные растения, красные водоросли и бурые водоросли; в другой мегатаксон входят две линии — животные и грибы (аскомицеты и базидиомицеты) (5.4.2.3.3, 5.4.2.3.4).

В начале XXI века предполагалось, что многоклеточные формы в разных эукариотических линиях независимо происходили от одноклеточных предков не менее 25 раз (King, 2004; Grosberg, Strathmann, 2007; Parfrey, Lahr, 2013). Позднее была опубликована подробная сводка, выявившая 45 многоклеточных линий, причём некоторые из них, вероятно, включают по несколько случаев самостоятельного формирования многоклеточности, поэтому общее количество таких эволюционных линий должно ещё возрасти (Lamza, 2023).

Многообразие указанных организмов и путей становления у них многоклеточности позволяет предположить, что каких-либо единых исходных древних генетических основ у неё не существовало (Niklas, Newman, 2020). К числу наиболее острых проблем эволюции и биологии развития относится вопрос о том, как у организмов с клональной многоклеточностью (то есть изначально идентичных по генотипу) развивались экстремальные фенотипические различия при минимальных генотипических изменениях (Gould, 1977). Однако у эукариотов существуют общие специфические клеточные инновации, которые создали потенциальную возможность реализации многоклеточных форм:

- динамичная цитоскелетная и мембранная основа клетки пространственно организует её содержимое, она создала возможность для фагоцитоза, амёбоидного движения, изменения формы и увеличения размеров клетки, может способствовать дифференцировке и адгезии (Fletcher, Mullins, 2010; Knoll, 2011);

- присутствие интронов в геноме эукариотов увеличило размер и разнообразие геномов, сформировало предпосылки для ошибок сплайсинга, далее это привело к альтернативному сплайсингу, что увеличило потенциальное количество функциональных белков, кодируемых геномом (Rogozin et al., 2012);

- у эукариотов изменилось управление экспрессией генов: у прокариотов оно «по умолчанию включено», а у эукариотов «по умолчанию выключено». Это даёт возможность расширять и усложнять геномы эукариотов гораздо легче,

чем прокариотические, позволяет эукариотам развивать ошеломляюще сложную архитектуру управления геномом, которую мы наблюдаем сегодня (Bains, Schulze-Makuch, 2015). Такой путь регуляции работы генов идеально подходит для достижения сложных моделей экспрессии генов, связанных с дифференцировкой клеток (Struhl, 1999);

- компартментализация разделяет метаболическое и генное регуляторное пространство (особенно важным может быть разделение транскрипции и трансляции, обеспечиваемое ядерной мембраной), позволяя развиваться новым функциям (Kurland et al., 2006; Bains, Schulze-Makuch, 2015).

В качестве общего принципа генетической регуляции эволюции многоклеточности предполагается, что существовавшие у одноклеточных предков каждой группы регуляторные программы адаптации к изменениям окружающей среды в дальнейшем послужили исходным материалом для модификации уже в эволюции многоклеточных организмов (Kin, Schaap, 2021).

Нам известны примеры таких преобразований. Далее детально описано формирование Metazoa в современной версии теории *синзооспоры* (Mikhailov et al., 2009) (см. 5.5.3.4.2). Другой пример: ген, контролирующий дифференцировку соматических клеток у вольвокса *Volvox carteri*, развился из гена, контролирующего реакцию на стресс у родственной одноклеточной водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* (Nedelcu, Michod, 2006; Grochau-Wright et al., 2017). Новые типы клеток могут развиваться дальше, дублируя регуляторные сети генов предковой формы и изменяя их, расширяя функции, что показано на клеточных слизевиках (Kin, Schaap, 2021).

Конструкционные особенности клеток в разных эволюционных линиях резко различаются: у животных они, как правило, индивидуально деформируемы и во время развития организма могут свободно перемещаться относительно друг друга разными способами, обеспечивающими дифференциальную адгезию и другие процессы при формировании и функционировании различных тканей. Напротив, большинство клеток растений и грибов обладают жёсткой клеточной стенкой, прочно связанной с соседними клетками, что исключает их перемещение (Benítez et al., 2018). Эти различия определяют расхождения генетических и биохимических преобразований в разных эволюционных линиях.



Для фотосинтезирующих эукариотических организмов (многоклеточные водоросли и наземные растения) выделены четыре признака, которые сыграли решающую роль в формировании у них многоклеточности, — это межклеточная адгезия, специфическая структура клеточной стенки, дифференцировка клеток и полярность клеток. Показано, что сходные фенотипы могут быть достигнуты за счёт мобилизации очень разных молекулярных систем и/или процессов развития потому, в частности, что естественный отбор действует на уровне фенотипа, а не на уровне механизмов, формирующих этот фенотип. Например, у разных линий многоклеточных организмов резко различаются вещества, используемые для достижения межклеточной адгезии; существенно различаются генные структуры и процессы развития, отвечающие за формирование межклеточных структур, подобных *плазмодесмам*, — у цианобактерий, наземных растений и бурых водорослей (Hernández-Hernández et al., 2012).

#### 5.2.4. Возврат к одноклеточности

Формирование многоклеточности не является однонаправленным прямолинейным процессом, у каких-то организмов она появляется, а у некоторых идёт обратный процесс — возврат к одноклеточности, и такие изменения в эволюционной линии могут происходить неоднократно. Анализ современных вольвоциновых водорослей (*Volvocales*), которые варьируют от одноклеточных хламидомонад *Chlamydomonas* до недифференцированных четырёхклеточных форм *Basichlamys* и многоклеточных колоний *Volvox* с функционально специализированными клетками, позволяет предполагать, что расширение внеклеточного матрикса в этой группе эволюционировало дважды, трижды терялось и затем ещё раз эволюционировало. Дифференцировка клеток развивалась независимо в трёх-четырёх разных линиях и также дважды терялась с течением времени. То есть прямолинейного движения к повышению сложности не обнаружено (Herron, Michod, 2008; Sachs, 2008; Lindsey et al., 2021).

Организмы различных систематических групп неоднократно возвращались к одноклеточному состоянию. На основании генетического анализа предполагается, что большинство современных одноклеточных видов цианобактерий произошли от древних многоклеточных форм (Schirmer et al., 2011). Считается, что такой возврат был у некоторых грибов (Butterfield, 2005) и слизистых

споровиков Мухозоа (Smothers et al., 1994). Одноклеточные формы в виде трансмиссивных видов рака известны у млекопитающих (Murgia et al. 2006; Chale et al., 2019) и морских двухстворчатых моллюсков (Metzger et al., 2015) (см. 5.2.5). Хотя и показана высокая генетическая нестабильность рака моллюсков, но тем не менее генетический анализ свидетельствует, что эти линии существуют уже более двухсот лет (Bruzos et al., 2023; Hart et al., 2023).

В некоторых случаях, в частности у миксобактерий, миксомицетов и клеточных слизевиков, переход к многоклеточной организации является индуцируемой реакцией в ответ на стимулы окружающей среды — голодание или недостаток каких-либо веществ (Bonner, 1998; Kaiser, 2001; Kin, Schaap, 2021). То есть в рамках жизненного цикла условия среды определяют, будет ли переход к многоклеточному состоянию, или в данном случае цикл замкнётся без такого перехода (см. 5.4.1.1).

Представления о преобразованиях, происходящих в геноме при возврате к одноклеточности, очень важны с точки зрения познания причин онкогенеза, поскольку появление и рост новообразований, предположительно, являются результатом нарушения регуляции генома, которая установилась при переходе от одноклеточных к многоклеточным организмам (обзор Trigos et al., 2018).

### **5.2.5. Клетки-обманщики (опухолевый рост)**

Существование вида во времени поддерживается размножением, соответственно, сохраняются только те виды, которые успешно размножаются. В этом процессе участвуют отдельные организмы, и если организм одноклеточный, то результатом размножения будут его потомки, несущие гены предка. У многоклеточных организмов один из общих признаков — разделение на генеративные и соматические клетки (Furusawa, 2002), такое подразделение очень характерно для разных типов многоклеточности (см. 5.4), хотя абсолютным и не является — у цианобактерий и актиномицетов его нет. При наличии такого разделения потомок получит только гены генеративных клеток. Соматические клетки из процесса передачи генетической информации потомкам в этом случае исключены, хотя локально, в рамках многоклеточного организма, они могут размножаться.

Отбор благоприятствует успешно размножающимся многоклеточным организмам, тем более что их специализированные генеративные клетки и органы обеспечивают максимальную адаптацию процесса размножения к условиям среды. Однако если в рамках одного организма существует генетическая вариабельность между его клетками, то отбор поддерживает два разнонаправленных процесса — размножение многоклеточного организма и размножение наиболее конкурентоспособных его клеток. Такой несогласованный отбор, когда процесс на низком уровне противодействует отбору, действующему на более высоком уровне, нарушая индивидуальность высокого уровня, является характерным для крупных эволюционных переходов (Maynard Smith, Szathmary, 1995) (см. 1.6.1). Соответственно, отдельные клетки могут начать активно размножаться в ущерб многоклеточному организму, паразитируя на нём, неумеренно потребляя его ресурсы, что в конечном итоге приводит к смерти всего организма. Такие клетки называются клетками-обманщиками, или клетками-мошенниками (англ. cheater — согласно терминологии из компьютерных игр), а само такое явление называется «проблемой обманщиков», и с ней, предположительно, сталкиваются все многоклеточные организмы. Действия клеток-обманщиков весьма разнообразны, в рассмотренном выше примере с вольвоциновыми водорослями обманщики не участвуют в формировании внеклеточного матрикса, которое весьма энергоёмко (Herron, Michod, 2008). Неконтролируемое размножение клеток-обманщиков, или так называемых злокачественных клеток, в многоклеточном организме называется раком, или опухолевым ростом (Aktipis et al., 2015). Когда клетки в организме генетически однородны, такого конфликта не возникает.

При *агрегативной многоклеточности* организм формируется из клеток с разными генотипами, и высока вероятность внедрения в него мутантного штамма-обманщика, что, вероятно, и является причиной, из-за которой агрегативно-многоклеточные организмы не достигли того же уровня сложности, как клонально-многоклеточные (Grosberg, Strathmann, 2007; Brunet, King, 2017; Márquez-Zacarías et al., 2021). Аналогичная проблема возникает, когда многоклеточные организмы сливаются, образуя генетические *химеры*, — это также

создаёт больше возможностей для размножения линий клеток-мошенников (Grosberg, Strathmann, 2007).

В случае клональной многоклеточности вариации между линиями клеток незначительны, и основная возможность появления клеток-обманщиков — от одной клетки, претерпевшей начальную мутацию. Далее, чтобы дать начало раковой опухоли, её потомки должны накопить достаточное количество дополнительных мутаций и эпигенетических изменений, причём большинство раковых клеток генетически нестабильны — способны накапливать генетические изменения аномально быстро. Благодаря этой генетической нестабильности раковые клетки могут выработать устойчивость к препаратам, применяемым при лечении заболевания. Потомки первой мутировавшей клетки конкурируют между собой, выживают наиболее приспособленные, клоны которых доминируют в растущей опухоли. Раковые клетки характеризуются наличием двух наследуемых качеств:

- 1) при размножении и росте они обходят ограничения, действующие в организме для нормальных клеток, что и приводит к формированию опухоли;

- 2) они способны вторгаться в окружающие ткани и колонизировать удалённые органы.

Пока клетки новообразования остаются неинвазивными, опухоль считается доброкачественной, и полное излечение обычно достигается её удалением или разрушением. Опухоль считается раковой, если она злокачественна, то есть её клетки приобретают способность внедряться в окружающие ткани. Раковые клетки способны образовывать по всему организму вторичные опухоли — метастазы.

Такие взгляды соответствуют теории соматических мутаций, которая характеризовала опухоль через её внутриклеточные механизмы, дающие возможность клеткам стать независимыми от их окружения. В конце XX в. биологи вернулись к более старой идее, что рак — это нарушение взаимодействия между тканями. Такой альтернативный взгляд назвали теорией тканевой реорганизации, или теорией морфогенетических полей (*tissue organization field theory*, TOFT), которая рассматривает раковую опухоль как «аномальное развитие» (Sonnenschein, Soto, 1999; 2016). В какой-то степени раковую опухоль можно

рассматривать как болезнь межклеточных взаимодействий, когда в раковых клетках начинают происходить многие процессы, характерные для эмбриональных клеток (Барреси, Гилберт, 2022). При развитии раковой опухоли нарушаются основные характеристики внутриорганизменного сотрудничества, существующего в многоклеточных организмах: нарушаются процесс размножения клеток и трансформации одних клеточных форм в другие, клетки гибнут, меняется «разделение труда» между ними, меняется распределение ресурсов и поддержание внеклеточной среды (Aktipis et al., 2015). Клетки опухоли секретируют белки, привлекающие клетки эндотелия, и стимулируют рост новых кровеносных сосудов, снабжающих опухоль питательными веществами и кислородом и формирующих путь, по которому клетка может покинуть опухоль и начать метастазировать (Альбертс и др., 2013).

Клетки-мошенники потенциально могут свести на нет преимущества многоклеточной жизни (Raine, Rainey, 2003; Velicer, Yu, 2003; Sachs et al., 2004). Как следствие, существует сильный отбор, действующий против клеток, которые сами не участвуют в сотрудничестве внутри организма с другими клетками, но используют их кооперативное поведение (Nadell et al., 2009; West et al., 2007). Многоклеточные организмы развили запрограммированную гибель клеток (апоптоз) и другие адаптации на уровне целого в качестве барьеров для возврата к отбору на клеточном уровне (Folse, Roughgarden, 2010).

Казалось бы, локальный морфофизиологический прогресс клеток-мошенников в пределах отдельного организма-хозяина не может привести к их биологическому прогрессу, поскольку смерть хозяина означает прекращение существования и эволюционной линии клеток-мошенников (Frank, 2003; Nunney, 1999). Однако известны как минимум три упомянутых выше примера трансмиссивного рака, в которых клетки-мошенники сумели выйти за пределы единственного организма-хозяина и превратились в видоспецифичных одноклеточных паразитов. Такие паразиты идеально приспособлены к хозяину, поскольку генетически ему почти идентичны.

Лицевая опухоль тасманийского дьявола (DFTD) — трансмиссивное злокачественное заболевание сумчатого млекопитающего *Sarcophilus harrisii*, представленное двумя штаммами, диплоидным и тетраплоидным. Предполагается, что

первое появление заболевания относится к 1986 году (Stammnitz et al., 2023). Распространяется в основном через укусы, а дьяволы очень агрессивны по отношению друг к другу (рис. 5.2).



Рис. 5.2. Тасманийский дьявол *Sarcophilus harrisii* (J. J. Harrison (<https://www.jjharrison.com.au/>)).

Лицензия CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=12262604>

Заболевание поражает ткани вокруг рта, окружающие органы и даёт метастазы в другие части тела, почти повсеместно оно приводило к летальному исходу. Менее чем за 20 лет численность дьяволов упала на 80 % (McCallum, 2012), и предполагалось, что вид обречён на вымирание. Популяции на давно заражённых территориях тем не менее сохраняются, а в геноме вида уже идентифицированы две геномные области с признаками сильного отбора, обе содержат гены, связанные с иммунитетом или с риском развития рака, что позволяет предположить, что дьяволы развивают устойчивость к DFTD (Epstein et al., 2016). Соответственно, заболевание переходит к *эндемичной* стадии, и формируется некое равновесие между инфекцией и популяцией потенциальных хозяев, что даёт надежду на дальнейшее выживание находящегося под угрозой исчезновения вида (Patton et al., 2020).

Это пример очень жёсткого отбора с высокой летальностью, который вызвал эффективный ответ в популяциях: выживали только устойчивые особи. Весь цикл от появления трансмиссивного рака и до формирования видимого иммунного ответа в популяциях и стабилизации численности занял всего 20—30 лет

(Epstein et al., 2016). Это при том, что тасманийский дьявол размножается только один раз в год, и самка выраживает не более 4 жизнеспособных детёнышей (Guiler, 1970). То есть даже у медленно размножающихся организмов отбор против клеток-мошенников может быть весьма эффективен.

Риск возникновения рака зависит от накопления мутаций в клетке и, следовательно, от количества её делений (Tomacetti, Vogelstein, 2015). Исходя из этого, можно предположить, что чем больше в организме клеток, тем выше для него риск рака (Cairns, 1975; Peto, 2015). Однако Ричард Пето (1977) сформулировал зависимость, которую потом назвали парадоксом Пето: на видовом уровне заболеваемость раком не коррелирует с количеством клеток в организме. Предполагается, что отбор у многоклеточных организмов в ходе эволюции сформировал механизмы подавления клеток-мошенников, и чем больше в организме клеток, тем эффективнее должно быть такое подавление, поскольку рост числа клеток повышает шанс на мутацию и появление клетки-мошенника.

Один из самых ярких примеров — хоботные Proboscidea. У африканских слонов *Loxodonta africana* показано наличие 20 копий гена TP53 в геноме, тогда как у человека и большинства других млекопитающих есть только одна. Подтверждено, что часть этих копий работоспособны и транслируются в тканях слонов. Этот ген обычно вырабатывает белок — супрессор опухоли, который контролирует повреждения ДНК в клетках. Когда ДНК повреждена или клетка находится в состоянии стресса, белок либо замедляет рост клетки, пока повреждение восстанавливается, либо вызывает её смерть, если стресс слишком велик. При сравнении генотипов разных хоботных выяснилось, что число копий гена увеличивалось относительно быстро, совпадая с увеличением размеров тела животных (Sulak et al., 2015).

Устойчивость к онкозаболеваниям известна не только в отношении крупных млекопитающих, но и некоторых мелких — показано на голых землекопах *Heterocephalus glaber* (Seluanov et al., 2009) и слепышах *Spalax sp.* (Ashur-Fabian et al., 2004; Manov, 2013). В разных эволюционных линиях млекопитающих независимо развивались различные механизмы резистентности к раку.

### 5.3. Свободноживущие одноклеточные организмы

В протозоологии принято выделять одноклеточный, колониальный, *плазмодиальный*, *псевдоплазмодиальный* и многоклеточный уровни организации (Карпов, 2001). Организмы с плазмодиальным уровнем в дальнейшем рассмотрении включены в раздел «Полиэнергидные одноклеточные», с псевдоплазмодиальным уровнем — в раздел «Моновидовые агрегаты» (см. 5.4.1.1), с колониальным и многоклеточным — в раздел «Формы клональной многоклеточности» (см. 5.4.2). Паразитические одноклеточные далее не рассматриваются по причине крайнего разнообразия — от полного сходства со свободноживущими организмами и до состояния внутриклеточных паразитов, неспособных к самостоятельному функционированию.

Все формы — и одноклеточные, и многоклеточные, существуют в виде большего или меньшего диапазона вариантов, границы между которыми могут быть условными.

Кроме повышения уровня организации индивидуума через увеличение числа взаимосвязанных клеток, возможен и другой путь — через реорганизацию наследственной информации с кратным или некратным увеличением количества ДНК. Этот путь реализован и у прокариотов, и у эукариотов. У прокариотов полиплоидизация встречается редко, найдена у представителей немногочисленной несистематической группы гигантских бактерий: они содержат от десятков до десятков тысяч копий генома, которые рассеяны по всей клетке (Ionescu, Bizic, 2019). У эукариотов это распространённое эволюционное преобразование — полиплоидия и/или многоядерность.

Л. Н. Серавин (1984, 1991) предложил многоядерных протистов с гомоморфными ядрами называть сложными цитоидами, поскольку они соответствуют не одной клетке, а полностью или частично полимеризованной совокупности клеток, не отделённых друг от друга мембранами. Фактически перед нами оказывается интегрированная в какой-то степени совокупность нескольких клеточных единиц (Иванов, 1968), хотя формально это одноклеточный организм. «Образно говоря, протисты стремятся достигнуть качественно нового уровня организации, не выходя за пределы клетки» (Серавин, 2000). Дифференцировку ядер и их последующую полимеризацию и полиплоидизацию можно рассматри-



вать как важный шаг в эволюции ядерного аппарата, ведущий к интенсификации его функций и повышению метаболической активности (Михалевич, 2000). Принцип полимеризации структур организма сформулировал В. А. Догель (Dogiel, 1929) и показал его ведущую роль в эволюции протистов.

Подробно одноклеточные изучаются в курсах микробиологии и протистологии, здесь кратко останавливаемся только на разнообразии уровней организации.

**Клетки без выделенного ядра** (прокариоты) (см. 4.1). Эубактерии и археи различаются по многим параметрам, но общий уровень организации у них сходен. У большинства представителей этих доменов сходный размер генома и количество генов (см. 4.3, 4.4).

**Моноэнергидные одноклеточные** — эукариоты с одним ядром, без признаков полиплоидности. Соответствуют нашему усреднённому представлению об одноклеточных эукариотах (см. 4.5). Рассматриваются как общая исходная точка для всех протистов и многоклеточных, из этого прототипа выводятся и Metazoa, и различные формы полиэнергидных простейших (Захваткин, 1949).

Названия групп далее даны на основе типов организации простейших (Иванов, 1968), при этом использован термин «энергида» — ядро, ассоциированное с прилежащей к нему протоплазмой (Sachs, 1892). Ниже к категории «полиэнергидные клетки» отнесены и многоядерные, и полиплоидные, поскольку и для одних, и для других характерно кратное увеличение содержания ДНК.

**Полиэнергидные одноклеточные.** Чрезвычайно многообразны, переход от одноядерного состояния к многоядерному\* и полиплоидному в разных группах совершался независимо и неоднократно:

- а) с формированием нескольких гомоморфных ядер;
- б) с формированием гетероморфных функционально различающихся ядер.

Механизмом формирования полиплоидного ядра служит, вероятно, не доведённое до конца ядерное деление. Аналогично полимеризация ядер возникала в результате не дошедшего до конца деления клетки: делится ядро, но процесс размножения полностью не завершается — цитоплазма остаётся неразделённой. Подавляющее большинство многоядерных протистов содержат в клетке одинаковые (гомоморфные) ядра. Нередко полимеризация затрагивает и орга-

неллы, которые появляются или путём новообразования (так формируются пульсирующие вакуоли у инфузорий), или посредством разделения органелл (жгутиково-ресничный аппарат у жгутиконосцев) (Иванов, Колчинский, 2000).

**\*Терминологические пояснения.** Варианты многоядерных образований подразделяют на *плазмодий (ценоцит)* (клетка, образовавшаяся путём деления ядра исходной одноядерной клетки) и *синцитий* (клетка, образовавшаяся путём слияния нескольких клеток с последующим растворением клеточных мембран между клетками) (Daubentire, 1936). В современной литературе это подразделение трансформировалось, и под названием «синцития» также рассматривается тип ткани у животных, растений и грибов с неполным разграничением клеток, при котором обособленные участки цитоплазмы с ядрами связаны между собой цитоплазматическими мостиками.

Один из самых знакомых примеров многоядерного существа, которое «живьём» рассматривают студенты на занятиях, — опалина *Opalina ranarum*, обитающая в задней кишке лягушек (рис. 5.3).

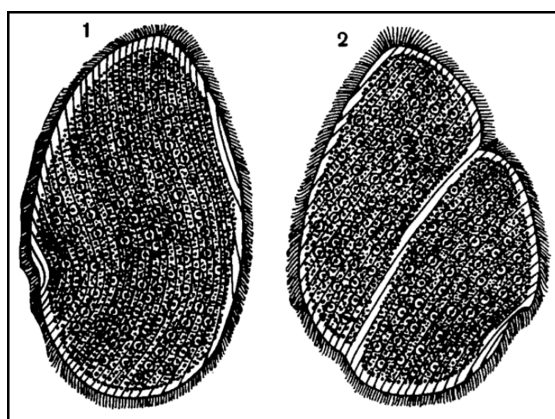


Рис. 5.3. *Opalina ranarum*. Слева — неделяющаяся особь, справа — деление (Полянский, 1987)

Некоторые из многоядерных протистов достигают большого размера — самый крупный плазмодиальный слизевик *Brefeldia maxima* может занимать площадь более квадратного метра и весить до 20 кг (Ing, 1999). Крупного размера достигают морские зелёные водоросли рода каулерпа *Caulerpa* — до 1 м в длину. Внешне такая водоросль напоминает многоклеточное растение с корнями, стеблями и листьями (Белякова и др., 2006) (рис. 5.4). У водорослей такой тип строения называется *сифональным* (неклеточным), при этом нет

клеточных перегородок и присутствует большое количество ядер и органелл. Перегородки образуются только случайно, при повреждении или при образовании репродуктивных органов (Вассер и др., 1989; Белякова и др., 2006).

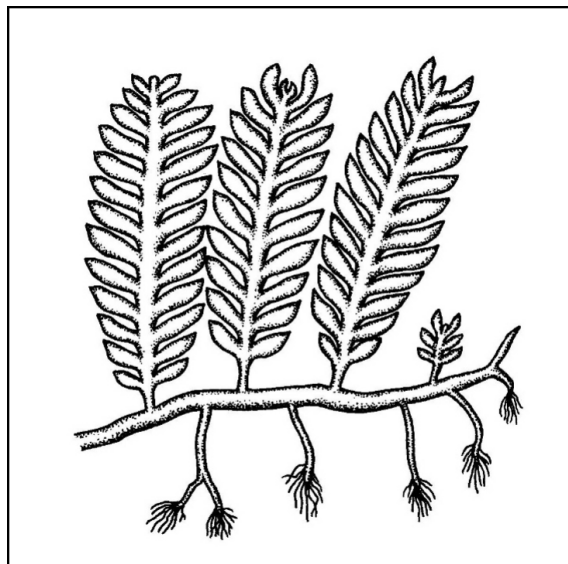


Рис. 5.4. Водоросль *Caulerpa taxifolia*. Таллом представляет собой единственную клетку с многочисленными ядрами (Рис. авт.)

Гетероморфные ядра — свойство сравнительно немногих протистов, таковы инфузории, миксоспоридии, некоторые фораминиферы и акантарии. Ядра различаются морфологически, функционально, количественно, в разных группах есть особенности распределения генетической информации по ядрам.

Характерным признаком инфузорий является наличие ядер двух типов. Микронуклеус — это генеративное ядро, хранящее наследственную информацию, как правило, в диплоидном состоянии; делится оно митотически, способно к мейозу. Микронуклеус почти не участвует в экспрессии генов, хотя единичные из них активны на протяжении всего жизненного цикла инфузорий (Фокин, 2000). Микронуклеус рассматривается как эквивалент зародышевой линии у многоклеточных организмов (Lynn, 2017).

Макронуклеус (крупное ядро) у инфузорий является соматическим и определяет фенотип особи. Формируется оно из микронуклеуса, у большинства видов существует его амитотическое деление (Raikov, 1969, 1996; Райков, 1978). Количество ДНК в макронуклеусах инфузорий в целом пропорционально разме-

рам самой клетки и во много раз превышает этот показатель для диплоидного генеративного ядра: в 430 раз у *Paramecium aurelia*, в 6500 раз у *Spirostomum*. Столь высокое содержание ДНК и служило поводом говорить о полиплоидности соматического ядра инфузорий (Райков, 1967). Однако у большинства инфузорий макронуклеус содержит многочисленные функционирующие копии лишь части генов микронуклеуса, потери генома составляют до 95 % от генома микронуклеуса (Фокин, 2000; Карпов, 2001). Поскольку копирование только части генома не соответствует классическому понятию полиплоидии, то для характеристики генного набора макронуклеусов предложен иной термин — амплиплоидия (Schwartz, 1978). Образуется макронуклеус из микронуклеуса путём *амплификации* генома и интенсивного редактирования (Lynn, 2017). Амплиплоидию можно рассматривать как рационализацию полиплоидии у данной группы одноклеточных, по формулировке И. Б. Райкова (1978, с. 268) увеличение выхода первичных генных продуктов в таком случае «достигается наиболее “экономичным” путём».

Внутриядерные процессы могут быть очень сложными — у акантарий соматические и генеративные ядра формируются из одного полиплоидного ядра, от которого сначала отпочковываются соматические ядра, а оставшееся вторичное ядро даёт начало генеративным ядрам, количество которых в результате многократных делений достигает сотен на клетку (Карпов, 2001).

Как промежуточный вариант строения между одноклеточными и многоклеточными выделяют организмы сифонового/ценоцитарного строения (Niklas, Newman, 2013) (см. 5.4). Их крупное, сложно устроенное *слоевище* представляет собой либо одну гигантскую «клетку» (*сифональная* структура таллома), либо оно разделено на сегменты (у грибов — септами, у сифонокладовых водорослей — клеточными оболочками) — и становится многоклеточным (см. 5.4).

#### **5.4. Механизмы формирования многоклеточности**

Переход от одноклеточных организмов к многоклеточным — это не мгновенный сдвиг, а скорее процесс с разнообразием путей и множеством переходных стадий. Многие одноклеточные способны формировать различные объединения клеток, в то же время отдельные клетки некоторых многоклеточных организ-

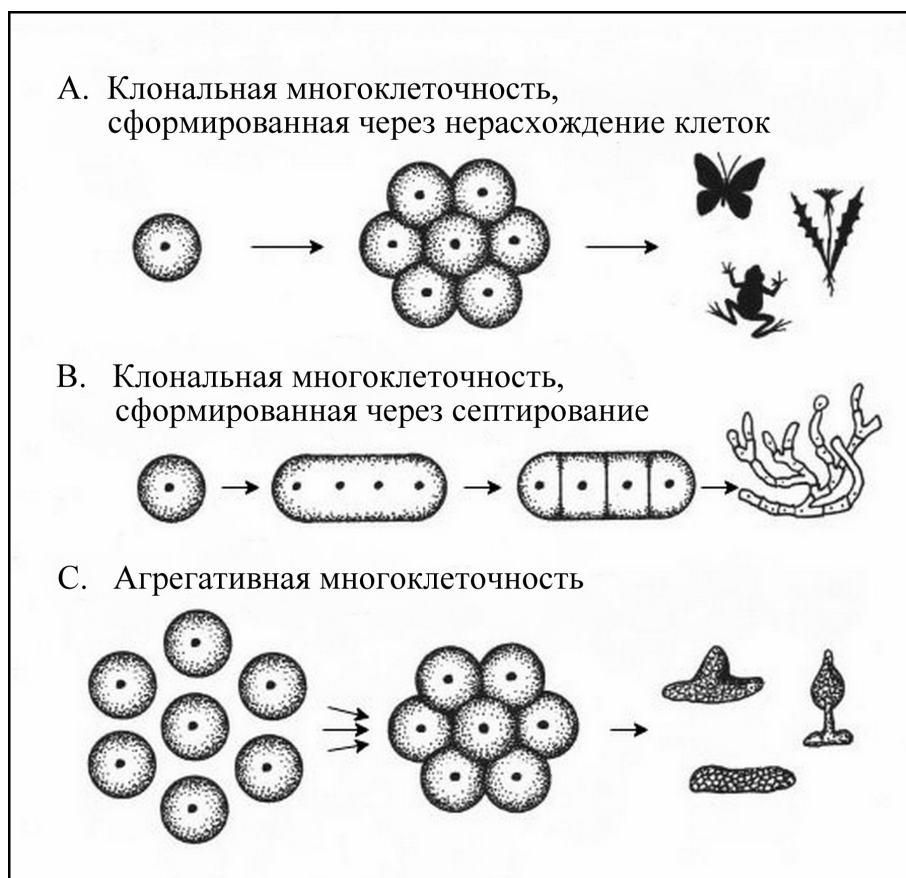
мов обладают способностью к самостоятельному существованию. Все многоклеточные организмы произошли от одноклеточных предков, у подавляющего большинства жизненный цикл начинается с одноклеточной стадии, и она же вновь формируется при размножении. Исключения — *полицитогенное бесполое размножение* и сходное с ним деление многоклеточных магнитотактических прокариотов (см. 5.4.2.3.1).

Заметен частичный параллелизм форм многоклеточности у представителей различных доменов, яркий пример — очень схожие жизненные циклы с образованием агрегатов у миксобактерий и клеточных слизевиков (см. 5.4.1.1).

Известны два основных механизма формирования многоклеточности — клональный и агрегативный. У эукариотов основное направление формирования многоклеточности — клональное, у прокариотов — агрегативное. В результате подробного анализа в рамках этих двух механизмов выделено шесть типов формирования многоклеточности — четыре клональных и два агрегативных (Lamza, 2023).

Существует ещё одна категория существ, которые, может быть, могут рассматриваться как отдельный тип многоклеточности — это многовидовые формально одноклеточные организмы, образованные протистами с обязательными бактериальными симбионтами. Принятие или отрицание многоклеточности в данном случае зависит от философской позиции, занимаемой в отношении концепций индивидуальности и организма в биологии (Lamza, 2023). Наиболее распространенными типами многоклеточности являются (рис. 5.5):

- 1) клональная многоклеточность, формирующаяся через нерасхождение дочерних клеток;
- 2) клональная многоклеточность с последующим септированием (разделением перегородками);
- 3) агрегативная многоклеточность.



*Рис. 5.5.* Наиболее распространённые типы формирования многоклеточности у эукариотов: А — клональная многоклеточность, сформированная через нерасхождение дочерних клеток. Приводит к формированию организма с идентичными генотипами в разных клетках, не вызывает конфликтов клеток с разными генотипами; В — клональная многоклеточность, сформированная через септирование. Первоначально формируются многоядерные клетки, позже происходит септирование, часть клеток могут оставаться многоядерными. Предполагается, что у грибов может позволять передачу питательных веществ по организму с минимальными затратами; С — агрегативная многоклеточность (неродственная). Агрегация обеспечивает экологическое преимущество в виде быстрого формирования/диссоциации групп, но возможно возникновение генетических конфликтов между клетками с разными генотипами (особенно в больших группах). Отбор для быстрого формирования группы может противодействовать отбору для достижения максимальной генетической близости клеток (Рис. авт.)

**Клональная многоклеточность** возникает в результате деления одной клетки. Большинство клеток организма в этом случае содержат идентичный набор генетической информации. Размножается такой организм как единое целое, в размножении у большинства форм участвуют только специализированные генеративные клетки. Соматические клетки размножаются делением, но только

как часть единого организма, который рано или поздно погибает. Эти клетки как бы жертвуют «личными интересами» для блага целого — аналогично роли рабочих особей у общественных насекомых. Вершина эволюции клональной многоклеточности, представленная наиболее сложными организмами — многоклеточные с дифференцировкой клеток.

Наличие одноклеточной стадии в цикле — это «*бутылочное горлышко*» в процессе онтогенеза многоклеточного организма, которое рассматривается не только как след происхождения, но и как адаптация для устранения внутриорганизменного межклеточного конфликта, который в противном случае мог бы разрушить многоклеточную сложность (Maynard Smith, Szathmary 1995; Grosberg, Strathmann, 2007; Folse, Roughgarden, 2010). Приводит такой путь к дальнейшему клональному формированию многоклеточной особи. При наличии одноклеточного «бутылочного горлышка» дефектные клеточные линии редко преуспевают дольше срока жизни многоклеточного индивидуума.

Одноклеточная стадия часто связана с половым размножением, но широко распространены и одноклеточные *пропагулы*, формируемые при бесполом размножении. Они присутствуют в жизненных циклах многоклеточных красных, зелёных и бурых водорослей (Herron et al., 2013) и партеногенетических животных (Вестхайде, Ригер, 2008). Одноклеточные пропагулы с минимальными затратами формируют максимальное количество потомков.

**Клональная многоклеточность, формируемая через нерасхождение клеток** после деления — это наиболее часто встречающийся тип клональной многоклеточности. Формируется относительно легко, в разделе 5.2.1 это показано на примере эксперимента с хламидомонадой.

Подавляющее большинство организмов с клональной многоклеточностью — эукариоты, однако некоторые примеры такого типа также существуют в пределах домена Bacteria — порядки Nostocales и Stigonematales цианобактерий (Пиневич, 2009) и *Magnetoglobus multicellis*, облигатный многоклеточный вид магнитотактических бактерий (Lyons, Kolter, 2015). Известен также вид архей *Methanosarcina acetivorans* с клональной многоклеточностью (Sowers et al., 1984).

**Клональная многоклеточность с последующим септированием (сифоновая, или ценоцитарная, многоклеточность)** — образуется через разделение клонально сформированных многоядерных клеток перегородками. Многоядерная клетка, обладающая способностью к неограниченному росту в размерах, через процесс образования поперечных стенок может служить прямым прародителем многоклеточного организма (Niklas, 2000; Socoquyt et al., 2010; Niklas et al., 2013; Niklas, Newman, 2013). Такой процесс существует у зелёных сифонокладовых водорослей Siphonocladales: сифонный неклеточный *таллом* у них делится на многоядерные сегменты путём формирования поперечных перегородок и приобретает вид многоклеточного растения (рис. 5.6). Образование этих поперечных стенок у них не имеет ничего общего с клеточным делением других водорослей и получило название «сегрегативное деление». Протопласт при этом распадается на отдельные многоядерные участки различной формы и размера, которые округляются и одеваются собственной оболочкой. Они растут, их оболочки смыкаются, и на этом процесс деления заканчивается. Формирование перегородок при этом происходит совершенно независимо от деления ядер (Виноградова, 1977).



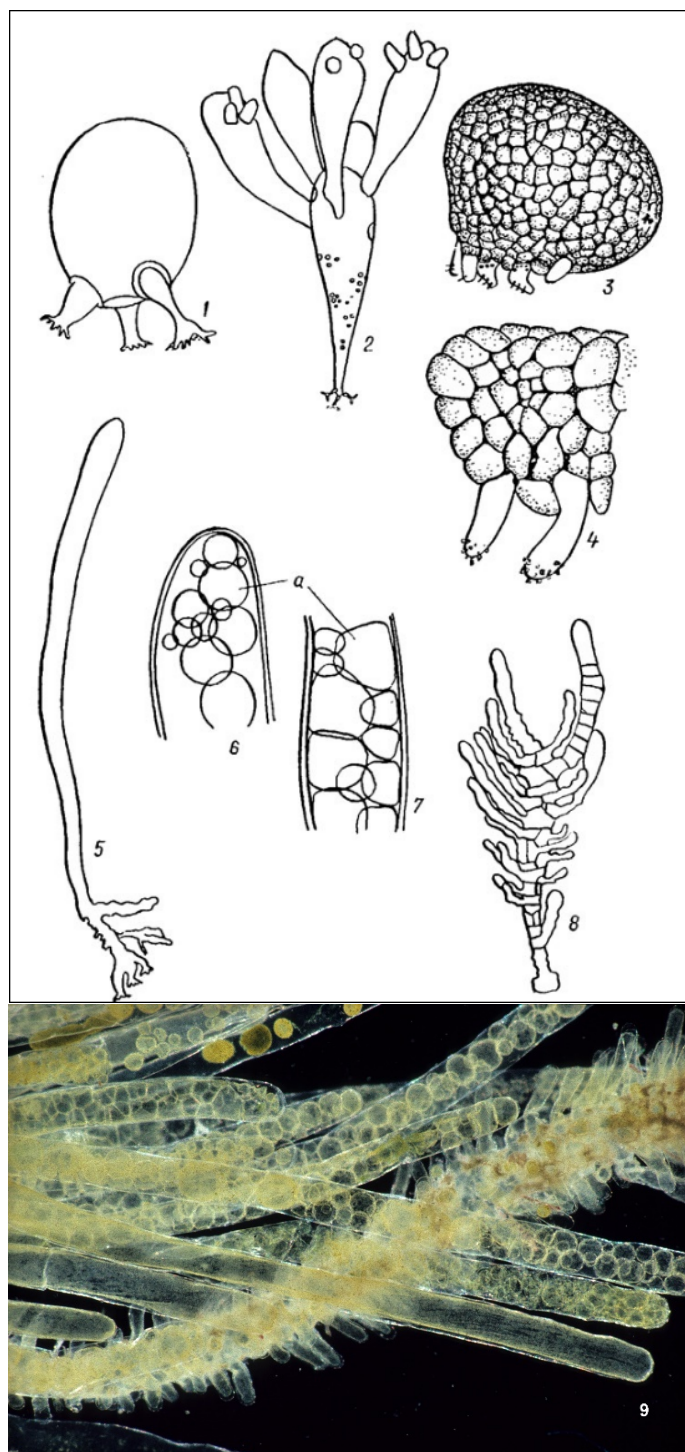


Рис. 5.6. Строение сифонокладовых водорослей Siphonophyceae: 1 — *Valonia ventricosa*; 2 — *Valonia utricularis*; 3, 4 — *Dictyosphaeria favulosa* (3 — вид сверху, 4 — продольный разрез); 5—8 — *Siphonocladus* (5, 8 — внешний вид таллома, 6, 7 — продольный разрез таллома с сегментами (а), образовавшимися в результате сегрегативного деления); 9 — *Siphonocladus* sp. (фото) (1—8 — Вассер и др., 1989; 9 — Dr. Robert Ricker, [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Siphonocladus\\_tropicus\\_showing\\_segregative\\_cell\\_division.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Siphonocladus_tropicus_showing_segregative_cell_division.jpg))

Можно предположить, что так когда-то формировались многоклеточные организмы, но с таким же успехом можно и допустить, что нынешние сифонокладовые эволюционно сформировались из предкового многоклеточного растения путём подавления образования поперечных стенок в процессе развития (Niklas et al., 2013).

Ценоцитарное строение отмечено у гиф грибов (Nagy et al., 2018). Для наиболее древних групп грибов характерен либо *плазмодиальный* тип строения таллома — у Chytridiomycota, либо ценоцитарный (без клеточных перегородок) — у зигомикот Zygomycota (Lutzoni et al., 2004) (рис. 5.7, 5.8).

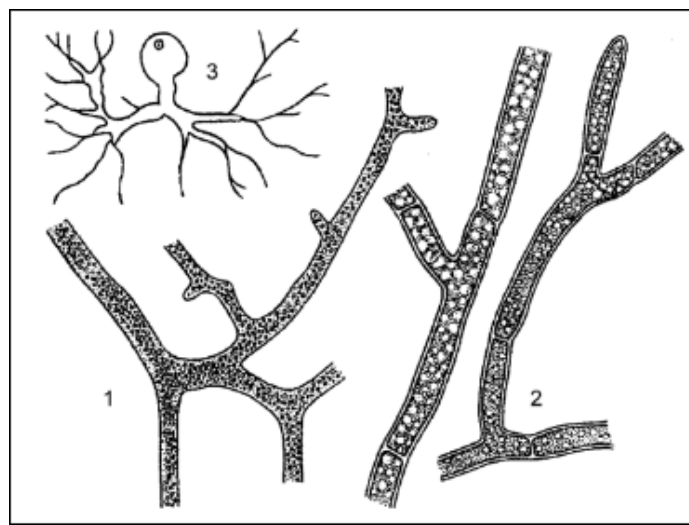


Рис. 5.7. Типы мицелия:

- 1 — неклеточный мицелий; 2 — клеточный мицелий;
- 3 — одноклеточный таллом (Гарибова, Лекомцева, 2005)

С помощью анализа ДНК показано, что эти две группы являются частью самой ранней известной дивергенции в ходе эволюции грибов (Bruns et al., 1992). Наиболее знакомый представитель зигомикот — широко распространённая белая плесень — виды рода *Mucor* (рис. 5.8, 1—7, 9).

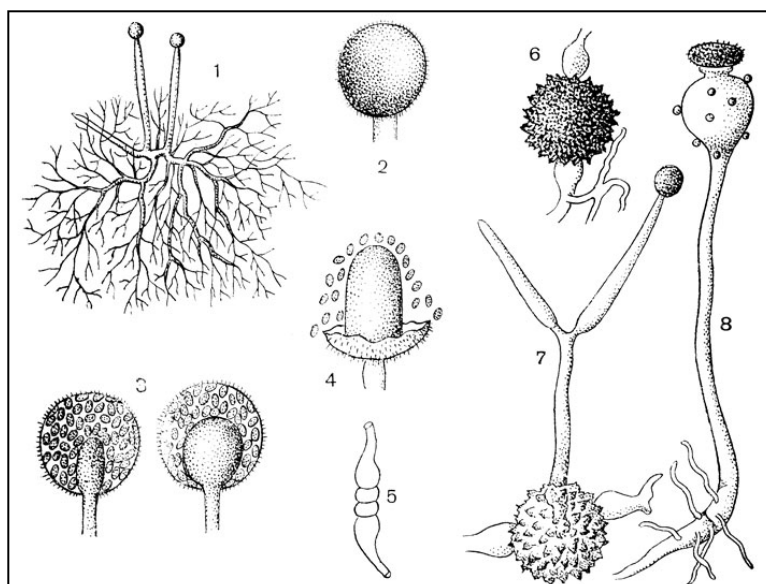


Рис. 5.8. Зигомикоты Zygomycota: 1 — ветвистый мицелий мукора (*Mucor*) с двумя спорангиями, сидящими на спорангиеносцах; 2 — внешний вид спорангия; 3 — внутреннее строение спорангиев двух видов мукора, различающихся формой колонки; 4 — лопнувший спорангий; 5 — одна из стадий зигогамии; 6 — зигоспора на суспензоре; 7 — проросшая зигоспора с зародышевым мицелием и спорангием; 8 — спорангий пилоболуса (*Pilobolus*) на спорангиеносце, покрытом капельками воды (Гордеева и др., 1971)

Предполагается, что такой тип строения позволил грибам существовать на очень бедных субстратах, поскольку передача питательных веществ внутри организма происходит с наименьшими энергетическими затратами (см. 5.2.2).

При повреждении или голоде ценоцитарные грибы образуют в гифах септы (перегородки). Септы между клетками гиф прободены порами, которые обеспечивают прямой контакт протопластов соседних клеток (Мюллер, Лёффлер, 1995). Для большинства грибов характерен неполный *цитокинез*: диаметр поры обеспечивает передвижение цитоплазмы между соседними компартментами, позволяя проходить митохондриям, ядрам и другим органеллам. Для грибов характерно разнообразие вариантов ядерного статуса (показатель ploidy, количество ядер в клетке, их генетическая однородность или разнородность) (Камзолкина, Дунаевский, 2015). Большинство гиф имеют неклеточное строение и содержат много ядер в цитоплазме, «у грибов применение терминов “клетка” или “протопласт” в значительной степени некорректно, в данном

контексте понимается отделённый септами одно- или многоядерный участок)» (Камзолкина, Дунаевский, 2015, с. 41).

Соответственно, в случае грибов можно предположить, что формирование многоклеточности в прошлом произошло именно через образование поперечных стенок гиф, аналогично тому, как показано на схеме морфогенеза мицелиальных грибов (рис. 5.9).

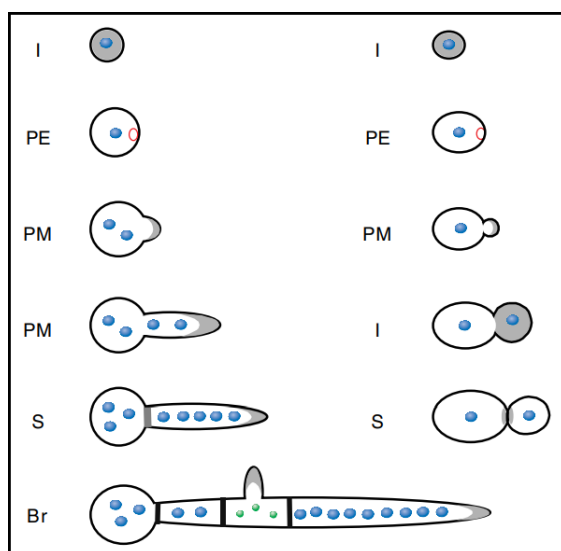


Рис. 5.9. Морфогенез у мицелиальных грибов (первая колонка)

и почкующихся дрожжей (вторая колонка): серая штриховка — области роста;

I — расширение клетки после выхода из состояния покоя; PE — установление полярности (определение места для роста главной гифы); PM — поддержание полярности (начало роста главной гифы); S — формирование септы; Br — разветвление.

Синие овалы — интерфазные ядра; зелёные точки — митотические ядра (Momanу, 2002)

**Агрегативная многоклеточность** формируется через объединение (агрегацию) самостоятельных клеток, родственных или неродственных друг другу, их генотипы могут в разной степени различаться. Формирование такой группы может происходить гораздо быстрее, чем в случае клональной многоклеточности: агрегация *Dictyostelium discoideum* — за 4—6 ч после начала голодания (Chisholm, Firtel, 2004), а флоккуляция дрожжей — за считанные секунды (Stratford, Keenan, 1988).

Считается, что внутренняя конкуренция клеток разного происхождения делает совокупный организм эволюционно нестабильным (Newman, 2012). Типичным решением этой проблемы является *родственный отбор*, при котором

в совместные действия вовлекаются только особи, с которыми организм имеет общие гены (то есть братья и сёстры или близкие родственники) (West et al., 2007; Nadell et al., 2009). Однако отбор для достижения максимального генетического сходства через системы распознавания родства может противодействовать отбору для быстрого формирования группы (Márquez-Zacarías et al., 2021). Как следствие, агрегативная многоклеточность, по современным представлениям, не приводит к максимальной дифференциации клеток, и не ведёт к формированию истинной многоклеточности (Grosberg, Strathmann, 2007). Все известные агрегативные многоклеточные организмы являются многоклеточными только факультативно (в отличие от облигатно многоклеточных). Значительную часть жизненного цикла они проводят в одноклеточной форме и максимально адаптированы к отбору окружающей среды именно в этом состоянии, соответственно, развить характеристики, необходимые для многоклеточного организма, для них проблематично (Márquez-Zacarías et al., 2021).

Основным вариантом агрегативной многоклеточности является агрегативная сорокарпическая многоклеточность, при которой формируется многоклеточное плодовое тело — сорокарпий (характерно для клеточных слизевиков и миксобактерий).

Как альтернативный вариант формирования агрегативного организма существует факультативное (и, возможно, случайное) слияние разных особей после их экстенсивного многоклеточного развития — у некоторых колониальных морских животных, красных водорослей, грибов и других организмов (Grosberg, 1988; Pineda-Krch, Lehtila, 2004; Grosberg, Strathmann, 2007; Folse, Roughgarden, 2010). На примере гребневиков *Mnemiopsis leidyi* даже показано, что две повреждённые особи способны срастаться в единый организм с синхронизацией работы мышц, объединением пищеварительных систем и нервных систем (Jokura et al., 2024). Генетически неоднородный организм, возникший в результате слияния самостоятельных организмов, называется «химера». Почти все многоклеточные, у которых возможно такое слияние с особями того же вида, обладают основанными на генетических механизмах системами распознавания «я/не-я», что ограничивает слияние только клонами и близкими родственниками (обзор в Grosberg, 1988; Grosberg et al., 1996).

## 5.4.1. Формы агрегативной многоклеточности

### 5.4.1.1. Моновидовые агрегаты

Моновидовые агрегаты — объединения клеток, относящихся к одному виду, но не являющихся сестринскими, то есть различающихся по генотипам. Такие агрегаты (*псевдоплазмодии* и плодовые тела) формируют миксобактерии (Bonner, 1998; Claessen et al., 2014) (рис. 5.10), а из эукариотов — инфузория *Sorogena stoianovitchiae* (Bonner, 1998) и клеточные слизевики шести неродственных групп (Leontyev et al., 2019). Этот тип коллективного поведения протистов предложено называть контактным агрегативным поведением (Серавин, Гудков, 2003).

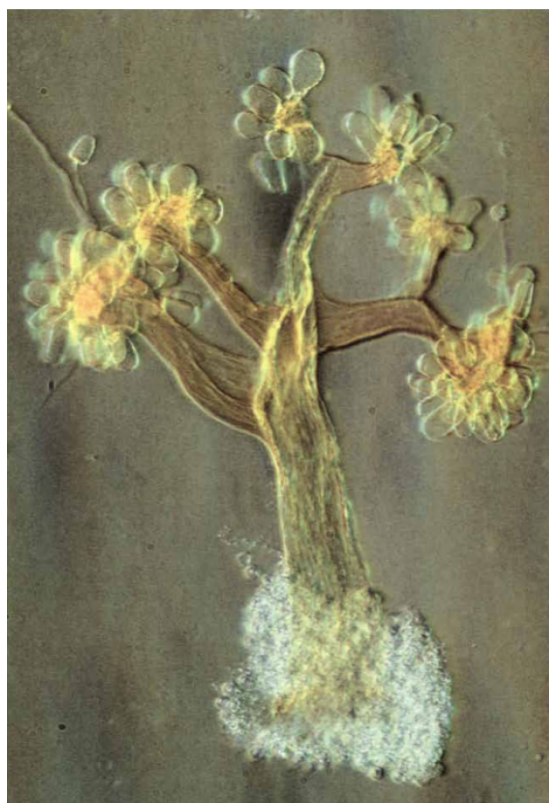


Рис. 5.10. Многоклеточное плодовое тело миксобактерии *Chondromyces crocatus*. Структура состоит из центрального стебля, который разветвляется, образуя специализированные скопления одноклеточных спор. Когда скопления лопаются, споры рассеиваются, образуя новые колонии (Shapiro, 1988; микрофотография Hans Reichenbach)

Агрегаты из клональных клеток более стабильны в сравнении с объединениями клеток того же вида, но с различающимися генотипами. Формированию

именно родственных агрегатов способствует сходство генов, кодирующих молекулы адгезии и вызывающих слипание клеток, — показано на клеточных слизевиках диктиостелиум *Dictyostelium discoideum* (Khare et al., 2009; Strassmann, Queller, 2011).

Диктиостелиум большую часть времени проводит в виде одиночных почвенных миксамёб (лишённые плотной оболочки амёбоидные клетки миксомицетов, передвигающиеся с помощью псевдоподий). При исчерпании пищи они выделяют химический аттрактант, который привлекает других голодных миксамёб, и они образуют многоклеточный агрегат объёмом до 100 000 клеток (Kin, Schaap, 2021) (рис. 5.11).

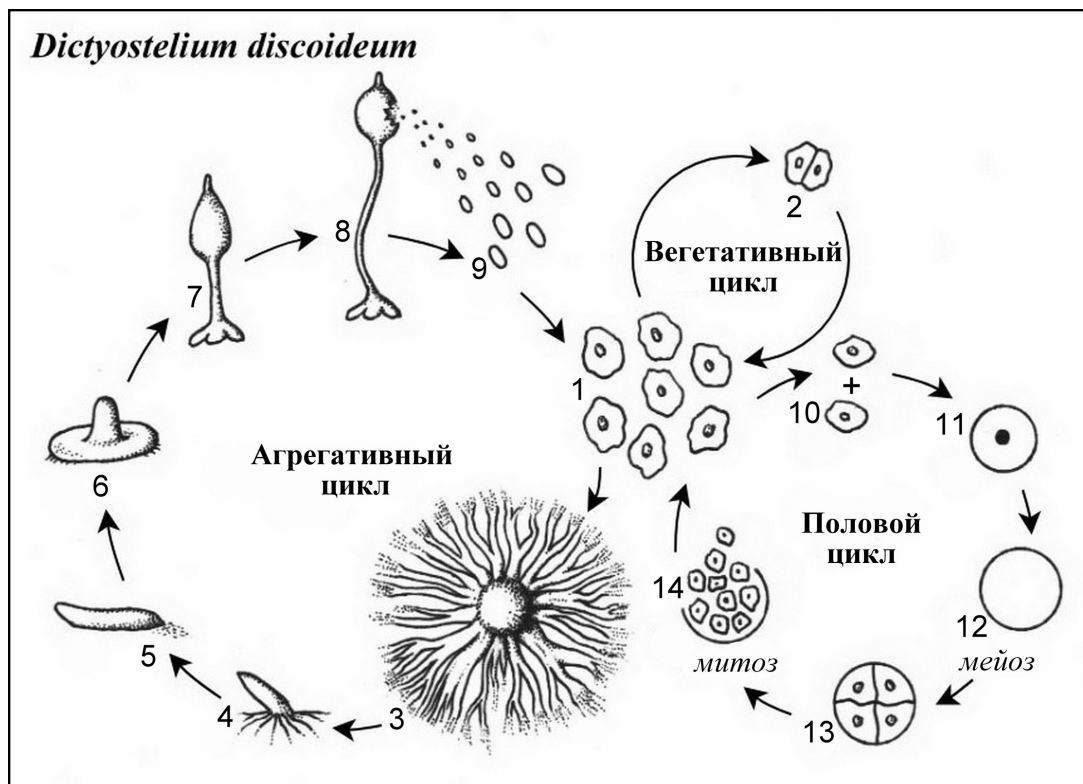


Рис. 5.11. Схема жизненного цикла клеточного слизевика *Dictyostelium discoideum* (масштаб не соблюден). **Вегетативный цикл:** при избытке пищи миксамёбы ведут одиночный образ жизни и размножаются бесполом путём. **Агрегативный цикл:** при недостатке пищи миксамёбы объединяются в единый многоклеточный агрегат, который проходит несколько стадий развития. **Половой цикл** (может запускаться подсыханием среды):

1 — миксамёбы; 2 — митотическое деление миксамёб; 3 — агрегация одиночных миксамёб (вид сверху); 4 — сформированный единый многоклеточный агрегат; 5 — подвижный псевдоплазмодий: часть клеток на его переднем конце образуют полисахаридную обо-

лочку (псевдоплазмодий мигрирует сквозь неё, и часть её остаётся на субстрате как слизистый след); 6 — стадия, напоминающая по форме мексиканское сомbrero; 7 — кульминационная фаза формирования плодового тела, клетки его верхушки формируют споры, которые дадут начало новым миксамёбам; 8 — зрелое плодовое тело на ножке (сорокарпий); 9 — споры; 10 — две миксамёбы разных типов спаривания; 11 — зигота; 12 — макроциста; 13 — формирование гаплоидных миксамёб; 14 — митотическое деление и выход нового поколения миксамёб оболочки макроцисты (Рис. авт.)

Видео преобразований: <https://www.youtube.com/watch?v=bkVhLJLG7ug>

Первоначально из клеток формируется звездообразная фигура, далее она трансформируется в подвижный псевдоплазмодий (2—4 мм), окружённый толстым слоем слизи, который двигается по направлению к свету, более высокой температуре и большей сухости воздуха, он способен преодолевать геохимические барьеры, непроходимые для одиночных клеток (Kuzdal-Fick et al., 2007). Передняя часть псевдоплазмодия состоит из метаболически активных клеток, которые перемещаются и направляют его движение, они же вырабатывают аттрактант (Bonner, 2009). Клетки не питаются и не делятся, а когда псевдоплазмодий уже готов к размножению, эти энергетически истощённые клетки жертвуют собой, образуя стерильный стебель, а оставшиеся клетки превращаются в споры, которые высвобождаются из его верхушки. Стебель необходим для поднятия спор над поверхностью, чтобы улучшить их рассеивание (Bonner, 2009), клетки стебля в формировании спор не участвуют и потомков не оставляют. Как в таком случае поддерживается сотрудничество между клетками с разными генотипами, остаётся главной нерешённой проблемой социальной биологии слизевиков. В дальнейшем споры дают начало новым одиночным одноклеточным почвенным миксамёбам (Kessin, 2000; Kin, Schaap, 2021).

Потенциальные преимущества агрегации включают устойчивость к неблагоприятным условиям окружающей среды (внешние клетки защищают внутренние от ультрафиолета и токсичных химикатов), улучшенное рассеивание спор.

Ещё один пример агрегативного поведения эукариотов — хлопьеобразование (флокуляция) у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* — формирование в процессе пивоварения агломератов клеток, которые, связываясь с пузырьками газа, могут подниматься на поверхность или опускаться на дно (Микробиология пива,



2005). Влияют на этот процесс генетические характеристики дрожжевого штамма и характеристики среды: химический состав и рН суслу, температура (Меледина и др., 2013). Образовавшиеся многоклеточные агрегаты представляют собой специфически организованные многоклеточные структуры, которые защищают внутренние клетки хлопьев от различных неблагоприятных факторов, в том числе от противомикробных препаратов и этанола (Smukalla et al., 2008). Здесь формируется подходящая микросреда для процесса *спаривания*, его эффективность повышается в сравнении с раствором без хлопьев (Goossens et al., 2015).

Агрегативное поведение миксобактерий принципиально схоже с клеточными слизевиками. Миксобактерии — это группа грамотрицательных бактерий, которые преимущественно обитают в почве и занимаются общественным добыванием пищи; наиболее изученным видом этой группы является *Mucococcus xanthus*. Во время роста миксобактерии перемещаются как скоординированное скопление клеток, чтобы питаться другими микроорганизмами или почвенной органикой. При голодании рост клеток приостанавливается и, если это происходит на твёрдом субстрате при числе клеток не менее  $10^5$  (Shimkets, 1999), то запускается программа развития, приводящая к образованию спорозоносных плодовых тел видоспецифичной формы (рис. 5.10 — плодовое тело *Chondromyces crocatus*), внутри которых формируются округлые микроспоры с толстыми стенками (Reichenbach, 1999). У миксобактерий выработаны множественные механизмы идентификации родственных клеток при формировании многоклеточных структур (чтобы избежать внедрения чужеродных клеток) (Lyons, Kolter, 2015).

#### **5.4.1.2. Многовидовые агрегаты**

Прокариотные (микробные) биоплёнки являются примером агрегации клеток разной степени родства. Это может быть одновидовое сообщество, которое может в дальнейшем преобразоваться в многовидовое, или это может быть и изначально многовидовое сообщество.

Идея о том, что микроорганизмы в природе существуют главным образом в виде структурированных сообществ, была сформулирована Дж. Костертоном (Costerton et al., 1978), а представления о многоклеточности бактерий ведут ис-

торию от статьи Дж. Шапиро (Shapiro, 1988). Большинство бактериальных исследований в лабораторных условиях проводится на бульонных культурах с гомогенно распределёнными клетками, соответственно, первоначально биоплёнки микроорганизмов рассматривали исключительно как способ их сосуществования, позволяющий выживать в сложных условиях. Позднее было сформировано представление о том, что именно биоплёнки являются естественной формой существования микробов, а планктонные (свободные) формы — это лишь одна из стадий развития микробного сообщества. Сейчас считается, что большинство микроорганизмов в природных местах обитания существуют именно в виде биоплёнок. Многие виды бактерий обладают способностью переключаться между планктонным и сидячим образом жизни в зависимости от условий роста и факторов окружающей среды (Monds, O'Toole, 2009).

**Биоплёнка** — пространственно и метаболически структурированное сообщество родственных и неродственных микроорганизмов, расположенное на границе раздела фаз, заключённое в межклеточный полимерный матрикс и отграниченное от внешней среды. Клетки внутри такого сообщества имеют специализацию и контактируют между собой (O'Toole et al., 2000; Costa et al., 2006; Николаев, Плакунов, 2007; Хрянин, 2020). Известно четыре типа раздела фаз, на которых развиваются микробные сообщества: жидкость — твёрдая поверхность, жидкость — воздух, две несмешивающиеся жидкости и твёрдая поверхность — воздух.

Биоплёнки состоят в основном из бактерий, но многие виды архей также способны прикрепляться к биотическим и абиотическим поверхностям и образовывать сложные биоплёночные структуры, аналогичные бактериальным (Fröls, 2013; Chimileski et al., 2014). Поскольку участие в биоплёнке определяется не обязательно родственными связями, и здесь могут кооперироваться неродственные бактерии, археи и протисты, то принято определять такие сообщества как экосистемы.

**Причины формирования биоплёнок** (Jefferson, 2004):

- биоплёнка — способ роста по умолчанию — после деления образованные новые клетки всегда первоначально находятся рядом (в культуре обычно растут именно биоплёночные культуры, а не планктонные);
- защита от вредных условий;

- обособление в области, богатой питательными веществами;
- использование преимуществ от формирования сообщества.

Причиной формирования сложной многовидовой конструкции следует считать, с одной стороны, плавно меняющиеся ресурсные условия внутри плёнки, определяемые биотическими и абиотическими факторами, с другой — длительную эволюционную подгонку видов к вроде бы и эгоистичному, но взаимовыгодному сосуществованию. Отношения между отдельными клетками в биоплёнке отчасти напоминают отношения внутри многоклеточного организма, здесь иначе, в сравнении с чистыми планктонными культурами бактерий, происходят физиологические процессы, в том числе продукция метаболитов и биологически активных веществ. Метаболизмы разных видов микроорганизмов могут быть объединены в систему. Продукты жизнедеятельности одного вида в таком случае служат субстратом питания для другого.

Однако если развитие животных и растений начинается с размножения одной клетки, то биоплёнки могут образовываться через объединение клеток различных линий или видов, что может привести к конфликту интересов между ними. Поэтому следует соблюдать осторожность при проведении аналогий между биоплёнками, клональными типами бактериальных сообществ и сложными многоклеточными организмами.

**Механизм формирования биоплёнки** является сочетанием трёх различных процессов (Claessen et al., 2014):

- агрегации отдельных клеток (которая наблюдается на начальных стадиях формирования биоплёнки);
- деления клеток без расхождения дочерних, что продуцирует цепочки клеток (присутствует у разных видов, особенно характерно для нитевидных цианобактерий), цепочки при созревании биоплёнки могут распадаться;
- образования синцитиальных нитей (у стрептомицетов формируются поперечные стенки, которые разделяют гифы, но не приводят к делению клеток).

**Стадии формирования биоплёнки на разделе фаз «жидкость — твёрдая среда»** (Lebeaux et al., 2014) (рис. 5.12):

1) обратимая адгезия — стадия, когда бактерии прикрепляются к твёрдой поверхности, ещё не потеряв возможности вернуться к планктонной форме существования;

2) фиксация (необратимая адгезия) — бактерии теряют подвижность, выделяют внеклеточные полимеры, обеспечивающие прочное прикрепление;

3) образование микроколоний, объединённых внеклеточным матриксом;

4) образование зрелой биоплёнки с трёхмерной структурой через слияние микроколоний.

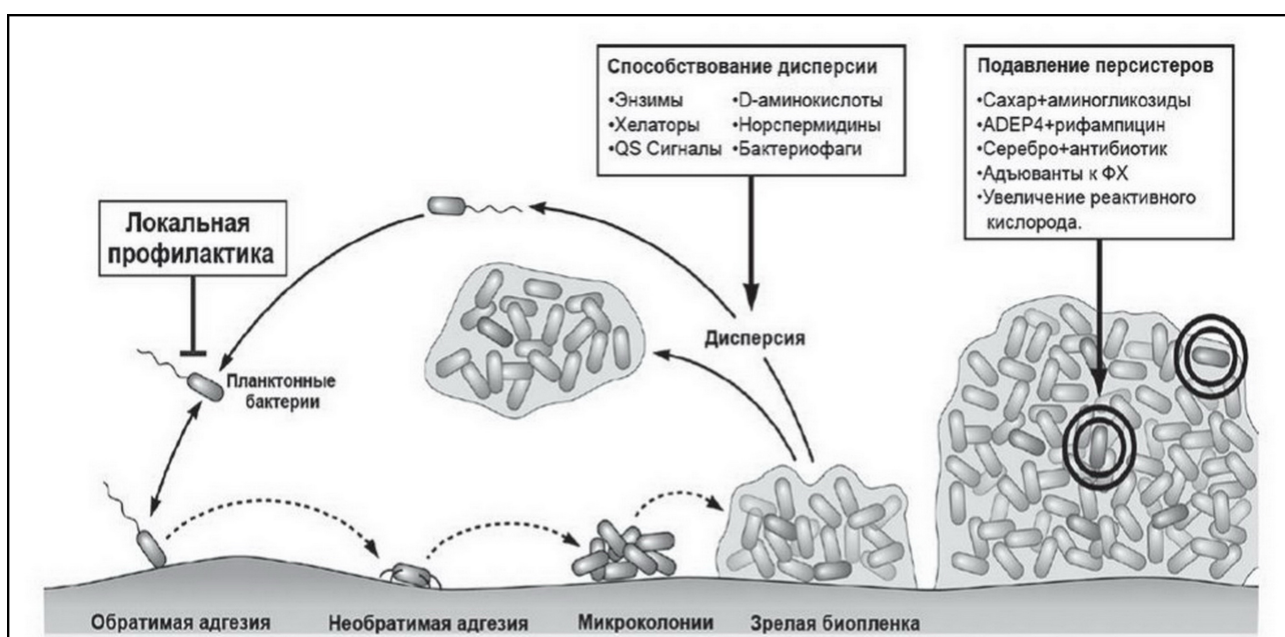


Рис. 5.12. Стадии формирования биоплёнок: обратимая адгезия, необратимая адгезия, микроколонии, зрелая биоплёнка. Выделены покоящиеся клетки-персистеры (см. 4.1).

Текст в рамках комментирует возможные стратегии борьбы с биоплёнками.

(Lebeaux et al., 2014, с изменениями по: Ильина, Романова, 2021)

### Важнейшие характеристики биоплёнок (Хрянин, 2020):

- частичная изоляция клеток от окружающей среды;
- образование слизистого внеклеточного матрикса. Формируется он бактериями и состоит из воды, полисахаридов, белков, внеклеточной ДНК, различных низкомолекулярных веществ. Матрикс составляет основную долю объёма биоплёнки, он удерживает клетки вместе, формирует внутреннюю среду, обеспечивает циркуляцию питательных веществ, транспорт метаболитов и токси-

нов. Состав внеклеточных полимерных веществ видоспецифичен и варьирует в зависимости от условий формирования биоплёнки;

- наличие межбактериальных контактов и взаимодействия;
- кооперация клеток, образующих биоплёнку, и наличие у них дифференциации признаков.

Наиболее изученными являются типы биоплёнок, сформированные на границе раздела твёрдой и жидкой фаз (рис. 5.13).

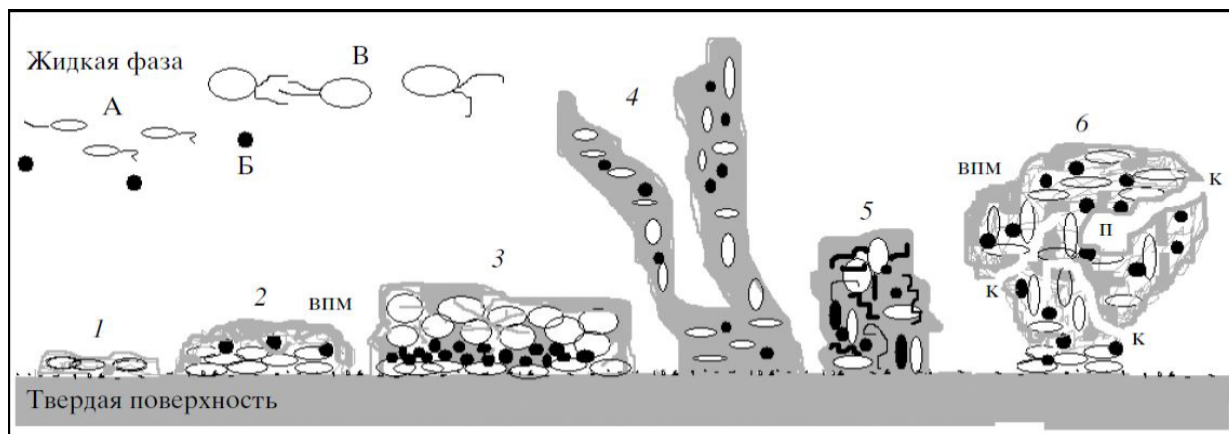


Рис. 5.13. Основные типы строения бактериальных биоплёнок:

А, Б, В — условные изображения различных микроорганизмов; 1 — слой клеток одного вида, погруженный в матрикс из внеклеточного полимерного материала (ВПМ); 2 — неструктурированная биоплёнка, составленная из микроорганизмов двух или нескольких видов, объединённых общим матриксом; 3 — мат — слоистая структура из многих видов организмов с чётко выраженной *стратификацией*, то есть разделением на морфофункциональные горизонтальные слои (например, верхний слой фототрофных организмов, средний — гетеротрофов-гидролитиков, нижний — анаэробных автотрофных или гетеротрофных организмов); 4 — биоплёнка с развитой поверхностью в виде лент (тяжей) из слизистого материала; 5 — зубная бляшка — в состав входят много видов бактерий, имеет определённую трёхмерную структуру и ограничена в пространстве; 6 — грибовидное тело, с более узким основанием, расширяющееся кверху, составленное многими микроорганизмами, в структуре имеются каналы (К), полости (П) и поры (последнее не показано). В состав такой биоплёнки могут входить как несколько видов организмов, так и один (*P. aeruginosa*) (Николаев, Плакунов, 2007)

Самый знакомый по повседневной жизни макроскопический пример биоплёнки на разделе фаз «жидкость — воздух» — это чайный гриб — симбиотическое сообщество из уксуснокислых бактерий и дрожжей многих родов.

## Приспособления бактерий к существованию в составе биоплёнок:

1. Некоторые гены активны только (или в основном) в биоплёнках, реагируют на прикрепление и включаются на его первой или второй стадиях (Ильина и др., 2004; Jefferson, 2004). При переключении между планктонным и сидячим образом жизни происходят резкие сдвиги в экспрессии генов, что приводит к фенотипическим изменениям (Monds, O'Toole, 2009).

2. В биоплёнках работает «чувство кворума» (quorum sensing, QS) — регуляция экспрессии генов бактерий, зависящая от плотности их популяции (Engebrecht et al., 1983; Fuqua et al., 1994). Впервые явление обнаружили при исследовании биолюминисценции у бактерий *Vibrio fischeri* (Nealson et al., 1970), у них люминисценция проявляется только при высокой концентрации бактерий.

Механизм формирования QS: бактериальные клетки выделяют специализированные низкомолекулярные вещества, называемые *аутоиндукторами*, которые накапливаются в среде во время роста численности. Эти вещества легко проникают из клеток в окружающую среду и обратно в клетку (Miller, Bassler, 2001; Bassler, 2002), достижение минимального действующего порога концентрации аутоиндуктора действует на бактерии сообщества как стимуляция, приводящая к изменению экспрессии определённых генов (Davies et al., 1998). В результате достигается высокая степень координации экспрессии генов и механизмов адаптации. В настоящее время охарактеризованы различные классы сигнальных молекул QS, которые участвуют как во внутривидовой, так и межвидовой коммуникации (Fuqua et al., 2001; Turovskiy et al., 2007; He, Zhang, 2008; Ng, Bassler, 2009). У разных групп бактерий механизмы QS могут различаться, у многих грамотрицательных бактерий аутоиндукторами являются различные ацилгомосеринлактоны (AHL) (Бабенко и др., 2021).

Показано, что QS регулирует различные характеристики клеток в составе биоплёнки (Fuqua et al., 2001; Parsek, Greenberg, 2005; William et al., 2007; Ng, Bassler, 2009; Darch et al., 2012; Pai et al., 2012):

- выработку внеклеточных полисахаридов матрикса и белков прикрепления, важных в образовании биоплёнки;
- синтез ферментов;

- участие в обмене соединений железа;
- выработку факторов вирулентности, которые используются для колонизации и инфицирования хозяина;
- формирование направленной подвижности.

Ответ на QS у разных клеток в популяции различается. В популяциях, где выявлен QS, соотношение отвечающих/не отвечающих на аутоиндукторы клеток поддерживается примерно 80:20 (Anetzberger et al., 2009; Pradhan, Chatterjee et al., 2014). Предполагается, что такое обратимое различие стабилизирует бактериальное сообщество на начальном этапе развития биоплёнки (Chatterjee et al., 2020).

3. В некоторых биоплёнках формируются каналы для транспортировки жидких питательных веществ и отходов на расстояния, для которых диффузия была бы недостаточной, — не является обязательным, но может быть очень заметным, как у *Bacillus subtilis* (рис. 5.13, К, 5.14) (Wilking et al., 2013).



Рис. 5.14. Зрелая бактериальная плёнка *Bacillus subtilis* (Claessen et al., 2014)

4. Выявлены типы резистентности к антибиотикам, как характерные для отдельных клеток, так и присущие исключительно биоплёнкам (обзор — Хрянин, 2020). Бактерии здесь могут выживать в присутствии антибиотиков в дозах, которые в 500—5000 раз выше концентрации, подавляющей их свободные формы (Gristina, 1994; Del Pozo et al., 2008). Персистенция (см. 4.3.2) и образование биоплёнок позволяют бактериям переживать воздействие разнообразных

антибиотиков (Salcedo-Sora, Kel, 2020) и дают возможность эволюционировать в их присутствии, участвуя в формировании резистентности к ним. Биоплёнка является идеальной зоной для горизонтальной передачи генов (см. 3.4). Здесь антибиотико-резистентные бактерии могут передавать другим бактериям гены, ответственные за резистентность (Tetz et al., 2004), а могут выделять белки, которые защищают соседние, чувствительные к антибиотикам, бактерии (McDougald et al., 2011).

5. От биоплёнки могут отрываться отдельные клетки, способные через некоторое время прикрепиться к поверхности и дать начало новой биоплёнке. При истощении источника питания известны примеры, когда бактерии выделяют гидролитические ферменты, высвобождающие планктонные клетки из матрикса (Николаев и др., 2000; Sutherland, 2001). Показано, что взаимодействие двух типов клеток *Bacillus subtilis* (одни выделяют поверхностно-активное вещество, другие продуцируют внеклеточный матрикс) формирует нитевидные петли на краю колонии, которые расширяют колонию и ускоряют её распространение по субстрату (рис. 5.15).

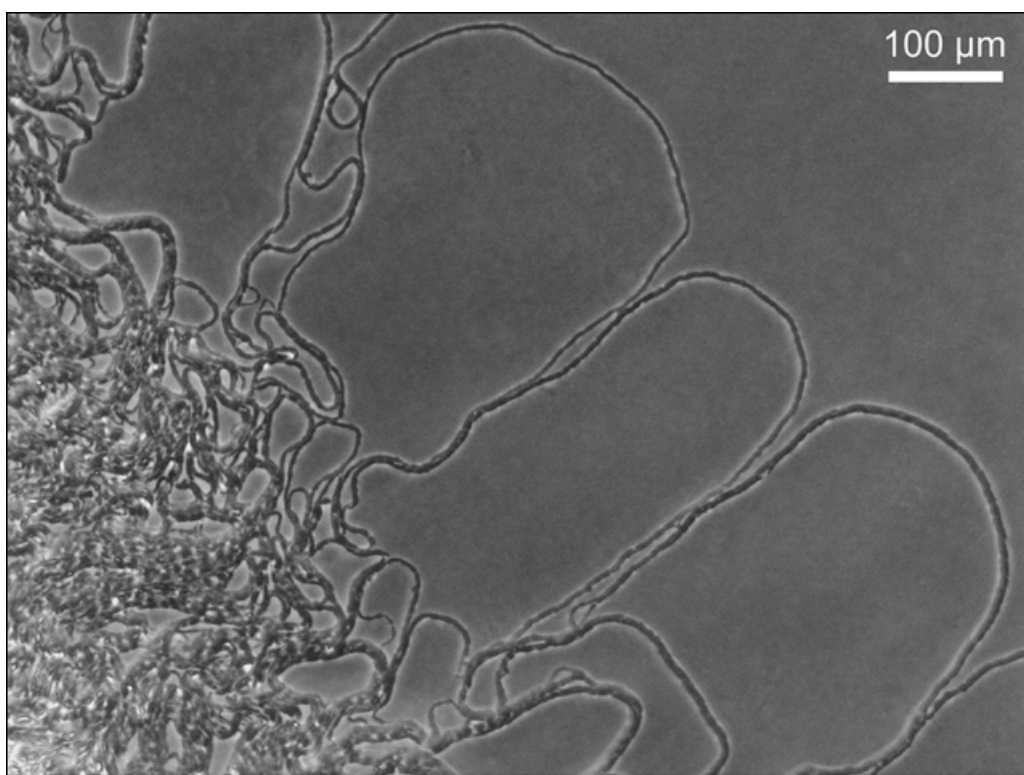


Рис. 5.15. Край колонии *Bacillus subtilis* с нитевидными петлями из клеток, ускоряющими и облегчающими распространение колонии по субстрату (van Gestel et al., 2015)



Размножаются разные клетки агрегата независимо друг от друга.

**Распространение биоплёнок** в природной среде — повсеместно. Они выстилают различные конструкции, которые создал человек: нефтепроводы, водопроводы, аквариумы, кулеры, постоянные катетеры, внутренние имплантаты, контактные линзы и т. п. Они формируются и в организме многоклеточных — при различных патологиях. В биоплёнках бактерии защищены от фагоцитоза и других компонентов врождённого и приобретённого иммунитета.

Биоплёнки даже в сходных условиях могут значительно различаться в зависимости от микроусловий среды. При изучении инженерной экосистемы гибкого душевого шланга толщина биоплёнки на срезах варьировала до 4 раз, общая концентрация клеток — до 3 раз, относительная численность доминирующих таксонов — до 5 раз, причём в состав биоплёнки входило до 400 таксонов с ярко выраженными тремя доминантами (Neu et al., 2019).

Условно можно выделить два плавно перетекающих друг в друга варианта прокариотных сообществ: биоплёнки — объединения моновидовые или близкие к этому, сравнительно небольшие по размеру, с менее выраженной *стратификацией*, и бактериальные маты.

**Микробные (бактериальные) маты** — это многовидовые многослойные агрегаты из бактерий или бактерий и архей толщиной до нескольких сантиметров, которые могут занимать большую площадь, в которых выражена стратификация по градиенту фактора, регулирующего структуру мата (свет, кислород, питательные вещества и др.) (рис. 5.13, 3). Состав матов зависит от окружающей среды. Как правило, побочные продукты жизнедеятельности каждой группы микроорганизмов используются другими группами, формируя пищевую цепочку. Очень часто микробные маты имеют трёхслойную структуру. На морском мелководье обычно верхний слой аэробный (цианобактерии), промежуточный — микроаэробный (аноксигенные фототрофные бактерии) и нижний слой — анаэробный (хемогетеротрофные бактерии, осуществляющие брожение или серозависимое дыхание). Нарастает мат в верхней части. Структурная и трофическая основа мата — цианобактерии, два других слоя изменчивы по составу, особенно нижний, где могут находиться разные виды бактерий и метаногенные археи. Могут входить в состав мата также и протисты, которые здесь

питаются бактериями и диатомовыми водорослями (Пиневич, 2009). Уровень интеграции микроорганизмов мата превосходит обычные экосистемы.

Микробные маты — это наиболее древние биоценозы на Земле. Такой мат накапливал, связывал и цементировал осаждающиеся из воды частицы карбонатов, фосфатов или кремнезёма. Появились они в архее и были широко распространены, располагались около горячих источников, на дне водоёмов или в их прибрежной зоне. Большую часть времени жизнь на нашей планете была представлена только микробными матами. До нас они дошли в виде строматолитов — ископаемых карбонатных (чаще известковых или доломитовых) слоистых осадочных образований (см. 5.7, рис. 5.34). Существуют они и в наше время, но только в экстремальных условиях среды, где растения или животные по каким-либо причинам не способны составить им конкуренцию или использовать их в качестве пищи, например в гиперсолёных озерах и морских лагунах. Живые строматолитовые маты найдены в заливе Шарк-Бей на северо-западном берегу Австралии. Плотные бактериальные маты можно найти на стенах пещер, на мелководье минерализованных водоёмов, около гидротерм. Последние считаются аналогами сообществ, доминировавших на ранних этапах развития жизни на Земле (Заварзин, 1984, 1997; Vaross, Hoffman, 1985). На территории России современные многослойные бактериальные маты существуют в термальных источниках Северного Забайкалья (Доржиева и др., 2007).

Хорошо изучены маты фотосинтезирующих, метаногенных и сульфатредуцирующих бактериальных сообществ, а также сообщества микроорганизмов, развивающиеся в очистных сооружениях сточных вод.

#### **5.4.2. Формы клональной многоклеточности**

Формальное подразделение на одно- и многоклеточные организмы по количеству клеток не отражает сути различий. Одноклеточные организмы могут оставаться прикреплёнными друг к другу, но если они сохраняют полную самостоятельность и у них отсутствует связь и взаимодействие между клетками, то они считаются одноклеточными (см. 5.4.2.1). Такие формы весьма разнообразны среди различных водорослей, например хроококковых *Chroococcophyceae*, — у них одиночные клетки могут быть объединены слизью, как у *Synechocystis minuscula*.

Схема эволюционного перехода к многоклеточным в очень обобщённом и упрощённом виде выглядит так: «одноклеточные организмы → колониальные организмы\* → простые многоклеточные с дифференцированными клетками → истинные многоклеточные с развитыми тканями».

**\*Терминологические пояснения.** Для того чтобы разбирать этот переход, необходимо сначала остановиться на содержании терминов «колония» и «колониальный организм», поскольку они являются весьма многозначными, используются и в общелитературном языке, и в различных биологических дисциплинах, иногда как синонимы, а иногда — с различающимся содержанием (Биологический ..., 1989; Реймерс, 1991; Словарь ..., 1999; Шишкинская, 2005; Фирсов, 2006; Henderson's ..., 2008). Как результат, в обобщённом понимании, термин «колония» объединяет и группы индивидуумов, и единые организмы, состоящие из отдельных особей (губки, кораллы и т. п.), что влечёт за собой качественные различия индивидуальности особей и уровня их интеграции (см. 5.6). В специализированном тексте это может вызывать изрядную путаницу, поэтому далее — попытка внятно подразделить разные колонии и варианты колониальных организмов.

В нашей книге указанные термины означают следующее (по изящной формулировке Н. Ф. Реймерса (1991) — «оттенки понимания терминов»):

**«Колония»** (в биологии) — группировка отдельных особей одного вида, не объединённых морфологически в единую структуру с органическими связями, но объединённых пространственно и функционально:

1. Место сосредоточения особей одного вида, постоянно или временно ведущих скученный образ жизни. Причины формирования колонии: для получения взаимной выгоды (успешное размножение, защита от врагов и др.), неоднородность условий среды, отражение истории заселения местообитания. Характерно для бактерий, водорослей, грибов, колониальных животных и пр. Колония бактерий или грибов формируется клонально — из одной клетки, у других организмов возможно различное, в том числе случайное, формирование колоний из неродственных организмов (например, колония пингвинов).

2. Сообщество *эусоциальных организмов* (муравьи, медоносные пчёлы, голые землекопы) — это строго организованная социальная группа специализированных особей одного вида. Для обозначения такого сообщества иногда используется термин «суперорганизм» (см. 5.4.2.3.5).

**«Колониальный организм»** — характеризуется морфологическим единством, закономерности эволюции схожи, несмотря на различный конструктивный уровень их членов (Иванов, 1968):

**1. Колониальный одноклеточный организм** — более или менее сложное объединение слабо дифференцированных и не разделённых на ткани клеток, которые при бесполом (вегетативном) размножении остаются соединёнными с дочерними и последующими поколениями (см. 5.4.2.2). Цитоплазмы соединены между собой. В терминологии А. В. Иванова (1968) — «колония Protozoa».

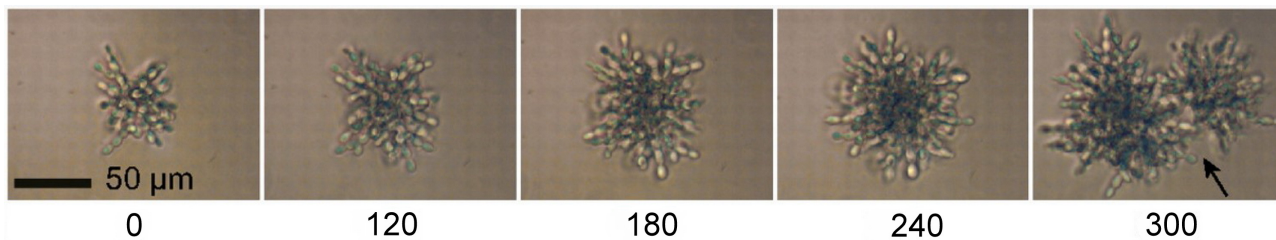
**2. Колониальный многоклеточный организм** — состоит из нескольких особей, более-менее тесно связанных между собой, имеющих общий генотип, общее происхождение, общий обмен веществ и системы регуляции. В терминологии А. В. Иванова (1968) — «колония Metazoa».

Для таких колониальных многоклеточных организмов в конце XX века распространилось использование термина «модулярный» (модульный), позволившее унифицировать понимание строения таких организмов из столь разных систематических групп, как растения, грибы и животные (Fry, 1979; Rosen, 1979; Harper et al., 1986; Бигон и др., 1989) (см. 5.4.2.3.4). Эрнст Геккель ещё в 1866 году предложил именовать собрание многоклеточных животных, возникающее путём вегетативного размножения, *кормусом*, а части объединения, интуитивно воспринимаемые нами в качестве «отдельных особей», — *зооидами* (Панов, 2001). Термин *кормус* использовал В. Н. Беклемишев (1964), который считал их единицами более высокого конструктивного порядка, чем особи. В современной литературе термин используется редко. В ботанике *кормус* — тело высших (сосудистых) растений. Иногда так называют совокупность стеблей с листьями (без корней) (Дудка и др., 1984). Поскольку высшие растения модулярны, то смысл термина аналогичен предложенному Геккелем для использования в зоологии.

Приведённая выше схема формирования многоклеточности — не более чем обобщение, в реальности у каждой группы был собственный путь развития, наиболее своеобразный — у грибов. Причём грибы, образующие плодовые тела, переходят от простой многоклеточности к сложной в пределах жизненного цикла одного и того же вида, что делает их уникальными среди сложных многоклеточных организмов.

В эксперименте показан процесс быстрого формирования клональных многоклеточных ассоциаций из отдельных клеток дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (Ratcliff et al., 2012). Культуру дрожжей взбалтывали, потом отстаивали, и слой со дна пробирки ежедневно использовали для выращивания новой культуры. Клеточные ассоциации тяжелее одиночных клеток и осаждаются быстрее, в результате отбора через два месяца эксперимента дрожжи в каждом из 15 опытов

преимущественно формировали многоклеточные колониальные формы, напоминающие упрощённые снежинки (рис. 5.16).



*Рис. 5.16.* Дрожжи с фенотипом снежинки, полученные в эксперименте с отбором на многоклеточность. Покадровая микроскопия показывает, что требуется 300 минут роста и многочисленные деления клеток, прежде чем колониальная структура впервые размножится, отделив многоклеточного потомка (стрелка указывает на разделение побегов). 0—300 — минуты, прошедшие с начала эксперимента (Ratcliff et al., 2012)

После прекращения искусственного отбора на многоклеточность образование таких форм не прекратилось. По достижении определённого размера эта снежинка, как истинно целостный объект, отделяла многоклеточного потомка: некоторые клетки делились нормально, в то время как другие подвергались апоптозу, что приводило к расщеплению больших «родительских» ассоциаций с образованием новых розеток. Таким образом, гибель отдельных клеток была условием для такого размножения.

В продолжение этой работы был проделан другой эволюционный эксперимент уже с двумя штаммами дрожжей, один из которых формировал клональные многоклеточные снежинки, другой — агрегативные хлопья (Pentz et al., 2020). Агрегаты при независимом культивировании росли на 35 % быстрее, а оседали в 2,5 раза быстрее клональных снежинок. Однако при прямой конкуренции снежинки быстро вытеснили агрегативные хлопья. Причина неожиданна: дрожжи-снежинки включались в состав хлопьев с большей частотой, чем сами клетки хлопьев. Химерные клонально-агрегативные хлопья оседали в пробирках гораздо быстрее, чем чисто агрегативные хлопья, что дало итоговое преимущество клональной многоклеточности в данном эксперименте.

Хотя эти работы не повторяют эволюцию многоклеточности в естественных условиях, но подчёркивают удивительную лёгкость, с которой многоклеточность может сформироваться при подходящих условиях (Claessen et al., 2014). Однако

следует отметить, что отбор на многоклеточность, использованный в лаборатории, вероятно, является значительно более специфическим, жёстким и направленным, чем что-либо, встречающееся в естественной среде.

Рассмотрим варианты многоклеточных форм (здесь приведены только клональные; агрегативные рассмотрены выше, см. 5.4.1).

#### 5.4.2.1. Ценобии\*

Это понятие применительно к формированию многоклеточности трактуется в микробиологии и альгологии различно. Бактериальные ценобии являются простейшей формой многоклеточности (формальная многоклеточность — см. 5.8). Ценобий водорослей — это особая форма колонии, образованная сестринскими клетками.

**\*Терминологические пояснения.** В микробиологии ценобий — это группа бактериальных клеток, остающихся после деления связанными между собой мостиками и образующих колониальные организмы с упорядоченной (пары, цепочки, тетрады, пакеты) или беспорядочной формой (Красильников, Романовская, 1999) (рис. 5.17). То есть основная характеристика этой группы — нерасхождение клеток и наличие связи между ними. Бактериальный ценобий, в котором отдельные клетки рыхло расположены внутри выделяемой ими совместно слизи или в исходной клеточной стенке, нельзя рассматривать как надклеточную функционально единую совокупность, а потому он не может выступать в роли биологического индивидуума, в качестве таковых в этом случае по-прежнему выступают отдельные составляющие его клетки (Ботаника, 2007).

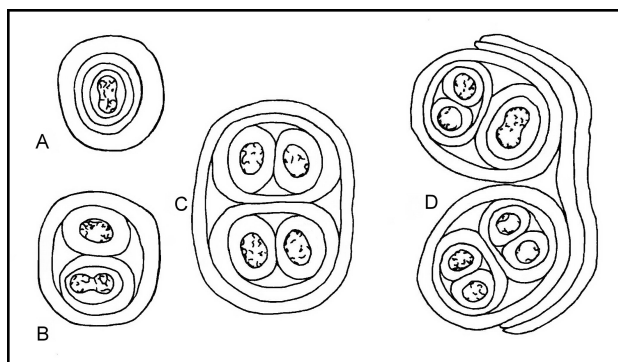


Рис. 5.17. Ценобии (по E. Strasburger):

A—C — образование ценобиев у цианобактерий *Gloeocapsa*;

D — распад ценобия вследствие разрыва самой старой, набухшей клеточной оболочки (500x)

(Ботаника, 2007)

Близок к этому понятию термин «трихом» — цепочка плотно прилегающих друг к другу бактериальных клеток, с ветвлением или без него. Трихом — это квазимногоклеточное образование, которое может быть окружено общим чехлом и в котором клетки соединены трубчатыми микроплазмодесмами, пронизывающими поперечные клеточные стенки (Пиневиц, 2009). Новые клетки, образующиеся в результате деления, входят в состав трихома.

Отдельная группа трихомных цианобактерий, которые формируют дифференцированные клетки, рассмотрена в разделе 5.4.2.3.2 как один из вариантов организации многоклеточных организмов.

В альгологии ценобий — это особая форма колоний зелёных водорослей (ценобиальные водоросли), в которой объединяются клетки только одной генерации; рост ценобия происходит за счёт увеличения размеров клеток, а не их числа (Дудка и др., 1984; Белякова и др., 2006; Henderson's..., 2008). Таким образом, это жёстко определённая конструкция из сестринских клеток, схема роста которой весьма нетипична. Ценобий зелёных водорослей ведёт себя скорее как индивидуум. То есть термин тот же, а содержание иное.

Примером эукариотического ценобия являются водоросли рода педиаструм *Pediastrum* (рис. 5.18). При бесполом размножении в их клетках производятся двужгутиковые зооспоры, которые, не выходя наружу, внутри материнских клеток формируют крошечные пластинки, освобождающиеся после разрушения оболочек родительских клеток. Каждый ценобий может дать столько дочерних ценобиев, сколько вегетативных клеток образует родительский ценобий. При половом размножении двужгутиковые гаметы выходят в воду и сливаются, формируя диплоидную зиготу (Белякова и др., 2006).

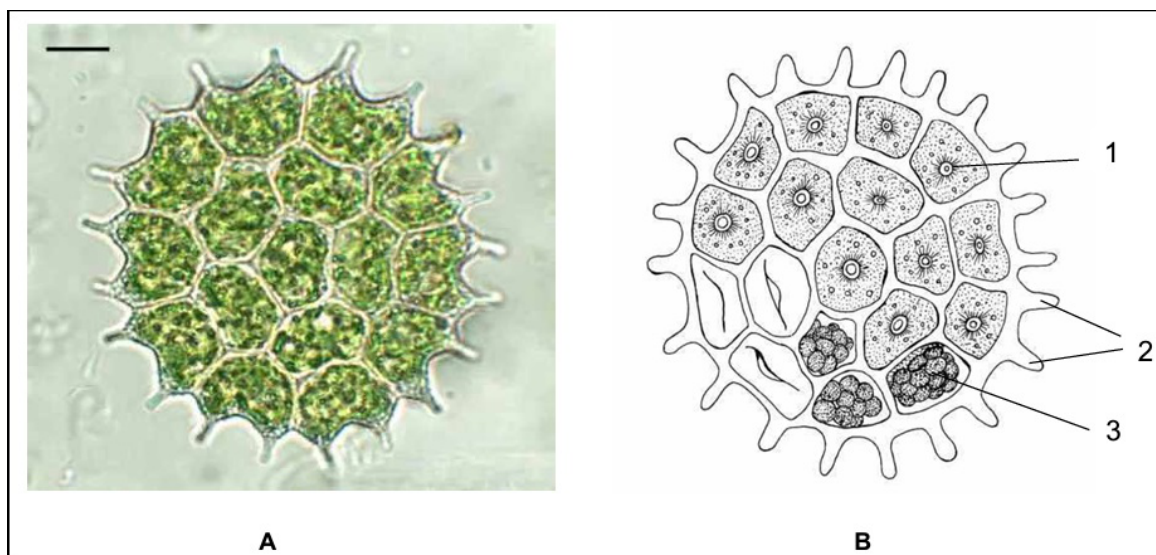


Рис. 5.18. Педиаструм (*Pediastrum boryanum*): А — внешний вид ценобия;  
 В — строение колонии:  
 1 — вегетативная клетка,  
 2 — выросты клеточной оболочки краевых клеток,  
 3 — образование зооспор (Сонина и др., 2021)

#### 5.4.2.2. Колониальные одноклеточные организмы

Представлены изобилием форм разного уровня сложности: водоросли, протисты. Как уже было упомянуто выше, протисты — термин, условно объединяющий самостоятельные и очень разные линии развития одноклеточных эукариотов.

Формируются они вследствие нерасхождения дочерних клеток при бесполом размножении, могут быть объединены клетки разных поколений. В большинстве случаев состоят из моноэнергидных недифференцированных или слабо дифференцированных клеток, которые соединены цитоплазматическими мостиками. Могут находиться в общей слизистой массе (Иванов, 1968). Примеры некоторых сравнительно простых колоний воротничковых жгутиконосцев представлены далее (см. 5.5.2), более конструктивно сложная колония — у инфузории сувоек *Vorticella sp.* (рис. 5.19).





Рис. 5.19. Колония инфузорий сувоек *Vorticella* sp. Frank Fox, лицензия CC BY-SA 3.0 DE ([https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/00/Mikrofoto.de-Vorticella\\_4.jpg](https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/00/Mikrofoto.de-Vorticella_4.jpg))

Разные варианты колониальных одноклеточных организмов образуют непрерывный ряд, различающийся по общему количеству входящих клеток, по их доле, находящейся в непосредственном контакте с окружающей средой, по степени клеточной дифференцировки, клеточной адгезии, коммуникации между клетками, наличию программы развития и запрограммированной гибели клеток (Knoll, 2011; Knoll, Hewitt, 2011; Herron et al., 2015).

Граница между колониальными организмами и многоклеточными нечёткая. Например, у вольвокса *Volvox*, на примере которого разбирают колониальные организмы в школьном курсе, есть выделенное подразделение клеток на генеративные и соматические, что характерно уже для многоклеточных. Наиболее принципиальное отличие многоклеточных организмов от колониальных состоит в чётко определённом пространственном расположении различных типов клеток, которое определяется сформированными морфогенетическими программами (Patthy, 2021).

### 5.4.2.3. Многоклеточные организмы

Это внесистематическая категория живых организмов, тело которых состоит из многих клеток, большая часть их дифференцированы, то есть они различаются по строению и выполняемым функциям.

#### 5.4.2.3.1. Многоклеточные магнитотактические прокариоты

По признаку отсутствия дифференцировки клеток у большинства многоклеточных магнитотактических прокариот (ММП) они схожи с колониальными организмами, но у них есть характеристики, подчёркивающие особое единство организма: нежизнеспособность одиночных клеток и синхронное размножение исключительно в многоклеточном варианте. ММП остаются многоклеточными на протяжении всего своего жизненного цикла, и никогда не наблюдалось жизнеспособных одиночных клеток (Keim et al., 2004b; Zhou et al., 2012; Abreu et al., 2013), что подтверждено культивированием (Abreu et al., 2014).

На основании этих признаков здесь они выделены как специфическая группа скорее многоклеточных организмов, чем колониальных одноклеточных. Они избежали стандартного для многоклеточных «бутылочного горлышка» одноклеточности (см. 5.4) и по этому отдельному признаку кажутся даже лучше адаптированными к многоклеточности, чем другие организмы.

Группа выделена сравнительно недавно (Farina et al., 1983) и является несистематической. Представители входят в разные таксоны сульфатредуцирующих дельта-протеобактерий (DeLong et al., 1993), существуют в двух морфотипах — сферах и эллипсоидах (рис. 5.20), различающихся по размерам, количеству клеток, типам симметрии, форме и наличию магнетосом (см. 4.3.3) и другим признакам. Диаметр такого организма 3—23 мкм, содержит он от 10 до 100 клеток (Farina et al., 1983; Keim et al., 2004a; Simmons, Edwards, 2007; Lefevre et al., 2010; Chen et al., 2015, 2016).

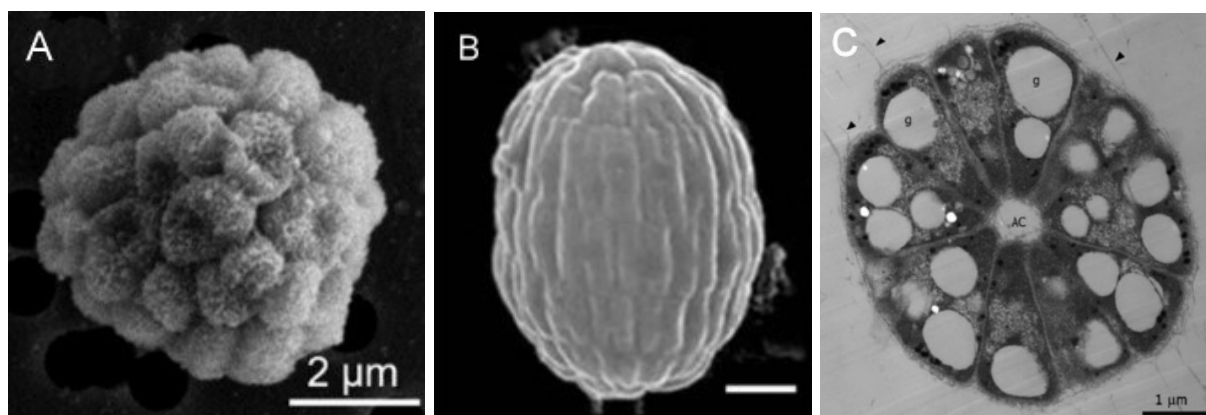


Рис. 5.20. Сканирующая электронная микрофотография представителей ММП:

А — сферический морфотип; В — эллипсоидный морфотип;  
С — внутреннее строение *Candidatus Magnetoglobus multicellularis*  
(А — Cui K. et al., 2022; В — Chen et al., 2015; С — Abreu et al., 2013)

Клетки расположены в один слой, их жгутиковое основание обращено к окружающей среде, внутри сформирована небольшая полость. Движение жгутиков скоординировано у всех клеток, организм движется по прямой или спиралевидной траектории, характерен магнитотаксис в направлении севера (Frankel et al., 1997; Greenberg et al., 2005; Keim et al., 2004a, 2007; Lefevre et al., 2010). Клетки связаны плотными межклеточными соединениями, подобно эпителию животных (Abreu et al., 2014). У представителя эллипсоидных ММП обнаружена морфологическая дифференцировка клеток (Chen et al., 2015).

Жизненный цикл необычен: организм растёт за счёт увеличения объёма клеток, а не их количества; затем число клеток удваивается через синхронное деление, организм удлиняется, приближаясь по форме к восьмёрке и, наконец, распадается на два равных шаровидных организма (Keim et al., 2006) (рис. 5.21), не проходя через одноклеточное состояние (Keim et al., 2004b; Zhou et al., 2012; Chen et al., 2015).

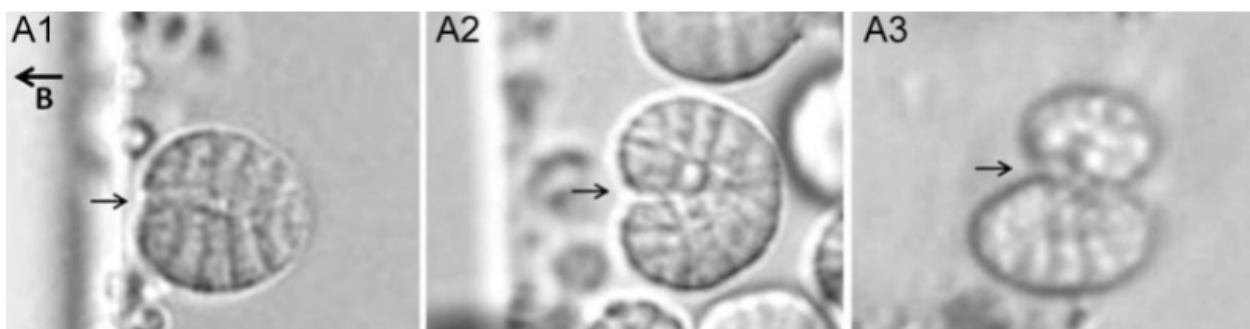


Рис. 5.21. Размножение ММП, последовательные стадии (Chen et al., 2015)

ММП распространены по всему миру, большинство обитают в солёных и солоноватых водоёмах в зоне перехода «кислородная/бескислородная зона» или чуть ниже этого перехода (Bazyliniski, Frankel, 2004; Chen et al., 2015).

#### 5.4.2.3.2. Многоклеточные с дифференцированными клетками без выраженных тканей

В этой группе представлены и прокариоты, и эукариоты, все они содержат дифференцированные клетки, но выраженных тканей у них нет.

**Цианобактерии (сине-зелёные водоросли)** (порядки Nostocales и Stigonematales) способны к дифференцировке клеток (Пиневич, 2009) и формируют разные многоклеточные формы — нити, листы и даже полые сферы. Молекулярно-филогенетические исследования показывают, что появление многоклеточных структур цианобактерий — настолько же древнее явление, как и кислородный фотосинтез (Schirmer et al., 2013), таким образом, первые многоклеточные организмы на нашей планете — это нити сине-зелёных водорослей. Время их появления — более 3—3,5 млрд лет назад (Hammerschmidt et al., 2021). Предполагается, что возникновение многоклеточности у них было связано с необходимостью разделения процессов фиксации азота и фотосинтеза, поскольку наличие кислорода в клетке не позволяет одновременно фиксировать азот (Kaiser 2001; Knoll, 2011). Цианобактерии используют два механизма для их разделения: биологические циркадные часы, чтобы разделить эти процессы во времени, — у одноклеточных форм (Toerpe et al., 2008), и клеточную дифференцировку — у многоклеточных — чтобы разделить их в пространстве.

В состав трихома указанных цианобактерий могут входить три типа клеток (рис. 5.22): вегетативные клетки, *гетероцисты* (есть не у всех видов) и спороподобные *акинеты*. Вегетативные клетки фотосинтезируют, снабжают гетероцисты синтезированными сахарами (Golden, Yoon, 2003) и способны размножаться. Если в среде отсутствует связанный азот, то нитчатые цианобактерии формируют гетероцисты из вегетативных клеток примерно в каждой 10—20-й позиции трихома (Kumar et al., 2010; Zhu et al., 2010). Гетероцисты образуются из вегетативных клеток и фиксируют азот, необходимый для синтеза белков, в другие клетки нити они передают азотсодержащие вещества через микроплазмодесмы (Mullineaux et al., 2008). При дифференцировке из вегетативных клеток они претерпевают множество метаболических и морфологических изменений (Golden, Yoon, 2003), к размножению они не способны и вернуться обратно в вегетативное состояние не могут. Акинеты также образуются из вегетативных

клеток и служат для переживания неблагоприятных условий. Нитчатый трихом может распадаться на небольшие фрагменты — гормогонии, состоящие из молодых неспециализированных клеток. Они подвижны и могут удаляться от материнской нити на небольшие расстояния благодаря скольжению по твёрдому субстрату или парению в толще воды. Далее они разрастаются в новые нити (Ботаника, 2007).

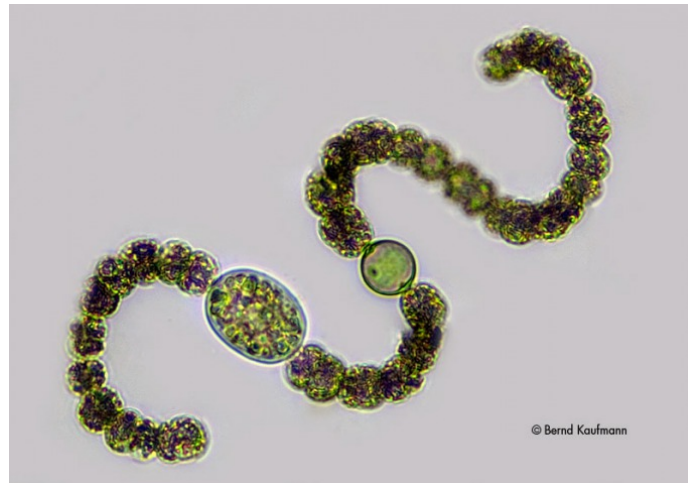


Рис. 5.22. Трихом цианобактерии *Anabaena* sp.: акинета (овальная), гетероциста (округлая) (<https://www.aquamax.de/index.php/algen-datenbank.html>, Bernd Kaufmann)

Если вернуться к списку преимуществ, которые отмечены у многоклеточных организмов в сравнении с одноклеточными (см. 5.2.1), то возможность разделения функций между клетками — характеристика, которая может появиться только в результате эволюции уже сформировавшегося сообщества клеток. То есть трихому с дифференцированными клетками должны были предшествовать нити цианобактерий без клеточной дифференцировки, и таких видов существует много.

**Губки** Porifera — группа организмов, также не имеющих настоящих тканей и органов. Различные функции у них выполняют отдельные клетки и клеточные пласты. Между наружным и внутренним пластами клеток находится слой внеклеточного матрикса, содержащий разнообразные по строению и выполняемым функциям отдельные клетки. Большинство клеток губки способны к свободным перемещениям внутри организма, целая нормальная губка способна восстано-

виться из отдельных клеток (Вестхайде, Ригер, 2008). Группу подробно изучают в курсе зоологии беспозвоночных, поэтому здесь она только упомянута.

**Таллофиты** — полифилетическая группа многоклеточных эукариотов с недифференцированным телом (таллом, или слоевище), которое не подразделено на корень, стебель и листья, и тканей не образует. В эту группу включаются различные водоросли, лишайники, грибы, слизевики, некоторые печёночники и мохообразные.

Таллом грибов — мицелий — вариант простой многоклеточности. Рост вегетативного мицелия является неопределённым, а клеточная дифференцировка в основном ограничивается бесполоыми или половозрелыми спорами и клетками, участвующими в половом размножении. Даже если большая часть мицелия разрушена, особь может полностью восстановиться при условии наличия достаточного количества питательных веществ (Fricker et al., 2017). Все клетки находятся в непосредственном контакте с внешней средой, и это означает, что кислород и питательные вещества могут поступать диффузно (Nagy et al., 2018). Предполагается, что при формировании гиф не происходило прикрепления друг к другу дочерних клеток (см. 5.4), как это наблюдается у нитевидных бактерий, водорослей (Claessen et al., 2014), дрожжей-снежинок (Ratcliff et al., 2012) или животных. Прimitивные гифы представляли собой нерасчленённые многоядерные структуры, далее, вероятно, они постепенно развили сложные механизмы формирования перегородок, перемещения питательных веществ и органелл, выбора места разветвления и т. д. (Harris, 2011; Lew, 2011).

#### **5.4.2.3.3. Многоклеточные с дифференцированными клетками, объединёнными в ткани**

Это внесистемная группа организмов (животные, растения, часть грибов), тело которых состоит из множества клеток и их производных (различные виды межклеточного вещества). Основной качественный признак — неравноценность слагающих их тело клеток, которые у большинства объединены в ткани и органы, выполняющие разные функции в целостном организме. Для многоклеточных характерен онтогенез (индивидуальное развитие), начинающийся в большинстве случаев (исключая вегетативное размножение) с деле-

ния одной клетки (зиготы, споры) и завершающийся смертью многоклеточного организма (Биологический..., 1989).

Количество клеток в одном организме очень различно:  $10^3$  — у нематоды *Caenorhabditis elegans*,  $10^5$  — у *Hydra*,  $10^{12}$  — у человека. В ходе эволюции животных возрастало и разнообразие клеток. Тело трихоплакса *Trichoplax adhaerens* состоит из клеток шести различных типов, а тело приматов — более чем из 200 типов клеток (Вестхайде, Ригер, 2008).

Группа детально рассматривается в курсах ботаники и зоологии, поэтому здесь подробно мы остановимся только на грибах как таксоне, менее представленном в учебных курсах. Многоклеточные животные рассматриваются далее в разделе 5.5 как пример детализированного анализа происхождения группы.

#### **5.4.2.3.3.1. Грибы с трёхмерной дифференцированной организацией**

Грибы с трёхмерной дифференцированной организацией, сложными многоклеточными структурами и программой развития формируются путём агрегации, удлинения и специализации гиф (Nagy et al., 2018). Их многоклеточные структуры растут до достижения генетически предопределённой формы и размера. Это могут быть плодовые тела, микориза или другие сложные многоклеточные структуры.

Это подчёркивает наиболее важное различие между грибами и другими сложными организмами: сложная многоклеточность у грибов выполняет в основном репродуктивные функции, тогда как для питания посредством осмотрофии, поиска питательных веществ и исследования субстрата используется простая многоклеточность (Nagy et al., 2018).

Вегетативный мицелий состоит из гиф, нарастающих на вершинах и редко прилипающих друг к другу, а развитие плодового тела резко отличается — это генетически обусловленный процесс, который включает адгезию, дифференцировку клеток, рост, запрограммированную гибель клеток и старение (Nagy et al., 2018). Его формирование начинается с перехода от растущего вегетативного мицелия к трёхмерному агрегату гиф через интенсивное их ветвление с частым образованием перегородок, образующих короткие гифальные отсеки, и адгезию (Kües, 2000; Lakkireddy et al., 2011; Lichius et al., 2012; Pöggeler et al., 2006). При

образовании плодовых тел и некоторых вегетативных структур гифы переплетаются довольно плотно, и формируется *ложная ткань (плектенхима)*, клетки которой образуются делением клеток гиф только в одном направлении, в отличие от настоящих тканей растений и животных, клетки которых делятся во всех направлениях. Дифференцировка клеток происходит на молекулярном уровне (Money, 2016), плодовое тело может содержать до 13 типов дифференцированных клеток (Lord, Read, 2011). Плодовые тела способствуют распространению спор, они создают для репродуктивных клеток и развивающихся спор защитную среду, для которой характерно наличие инсектицидных и противомикробных средств и токсинов (Dressaire et al., 2016; Roper et al., 2010).

Запрограммированное старение и гибель похожи на аналогичные процессы в других сложных многоклеточных линиях и, предположительно, служат цели уступить место новым воспроизводящим поколениям плодовых тел, способствуют развитию репродуктивных клеток (Moore, 2005). По совокупности указанных признаков такие грибы сходны с многоклеточными организмами с истинными тканями.

#### **5.4.2.3.4. Унитарные и модулярные (модульные) организмы**

Кроме привычного подразделения многоклеточных по наличию или отсутствию тканей существует иное, по организационной схеме, — на унитарные и модулярные организмы.

Строение унитарных организмов в основном predetermined генетически: и общий план, и детали. Именно на унитарных организмах в значительной мере сформированы общие представления в биологии. Классический пример — человек. У нас есть единый жёсткий план строения и единая схема развития организма.

Модулярный организм не имеет единого плана строения и состоит из повторяющихся модулей (единиц строения). Систематические признаки у модулярных организмов — как правило, признаки не целых организмов, а модулей. На первых этапах морфогенеза унитарные и модулярные организмы не различаются, онтогенез начинается однотипно, делением зиготы и постепенным формированием будущего организма. Далее у модулярных организмов первона-



начально образовавшаяся единица строения порождает все новые и новые модули, напоминающие самый первый. Однако между первым и последующими могут быть некоторые морфологические различия, и определение вида в практической таксономии, как правило, идёт не по первому модулю, а по последующим. Модулярный организм приобретает ритмичное строение и по существу представляет пластический слепок онтогенеза особи (Марков, 2012). Обычно у модулярных организмов нет никаких одиночных органов, таких как, например, головной или хвостовой отделы тела у животных. По этому признаку модульные организмы можно противопоставить *метамерным* животным (кольчатым червям, членистоногим и пр.), у которых наряду с сегментированным телом имеются неповторяющиеся части.

Модулярность в разных систематических группах возникала неоднократно, в пределах одного таксона ранга класса могут быть представлены и унитарные, и колониальные организмы (Марфенин, 2016). Модулярны в основном растения, грибы, из животных — губки, гидроиды, кораллы, мшанки, колониальные асцидии и др.

**История понятия.** Принято считать, что концепцию модульности для растений ввел Джон Харпер (Harper, 1977), позже она была распространена и на животных. Однако общие представления об этой категории многоклеточных складывались намного раньше. Ещё И. В. Гёте (1790) считал, что все органы растений сводимы к метаморфозам листа и являются его видоизмененными формами. Поскольку первые наземные растения листьев не имели, то с современной эволюционной точки зрения мы не можем принять лист исходным органом всех высших растений, однако считаем, что структурная единица побега состоит из междоузлия, узла, листа и пазушной почки, что явно напоминает мнение этого поэта и ученого-энциклопедиста.

Исторически сложилось, что модулярность некоторых животных мы как бы подчёркиваем, называя их колониальными, хотя многие другие организмы аналогичного строения, например растения, колониальными обычно не называют. Основы современных представлений о колониальных животных своими работами заложил В. Н. Беклемишев (1950, 1964). Признаки колониального животного организма (Беклемишев, 1964):

1) состоит из особей, то есть индивиды низшего порядка, из которых он образован, обладают достаточно выраженной индивидуальностью;

2) все эти индивиды возникают бесполом путём за счёт одной особи-основательницы;

3) все они состоят в органической связи между собой;

4) между ними в той или иной мере осуществляется прижизненный обмен веществ;

5) поведение, обмен веществ и формообразование в той или иной мере согласованы между собой, то есть связаны системой корреляции, направленной на поддержание существования колониального организма.

По формулировке Беклемишева (1964, т. 1, с. 41), «цветковые растения и некоторые Metazoa (большинство гидроидов, мшанки и прочие) представляют единицы более высокого конструктивного порядка, чем особь, то есть кормусы», что фактически предваряло идею подразделения на унитарные и модулярные организмы.

В ботанике для структурных элементов растений использовали разные термины: модуль (Prevost, 1967), ростовая единица (Савиных, 1979), метамер (Шафранова, 1980, 1981), единица модулярного роста (Бигон и др., 1989). Вероятно, наиболее используемым является термин «модуль», однако употребляемы и синонимы — *метамер* и *фитомер* (Лотова, 2001; Коровкин, 2007; Марков, 2012).

#### **5.4.2.3.4.1. Основные общие свойства модулярных организмов**

- Циклический морфогенез, обеспечивающий формирование организма из повторяющихся многоклеточных модулей (Марфенин, 2008).

Так, у высших растений основной конструктивный модуль, определяющий характер роста надземных частей, — это лист вместе с его пазушной почкой и с прилегающим участком стебля — междоузлием. Почка, прорастая, порождает новые листья, каждый из которых снабжен своей пазушной почкой. У древесных растений новые модули образуются в верхней части растения и опираются на нижние модули, при этом формируется система объединения отдельных модулей, которая связывает их с корневой системой. Эти соединения меж-

ду модулями одревесневают, то есть превращаются в конструктивную и проводящую систему, а живые ткани сохраняются в виде тонкого слоя.

- Поливариантность развития — возможны качественные и количественные различия разных этапов онтогенеза при новообразовании органов и структур (Сабинин, 1963).

Это одна из форм модификационной изменчивости, соответственно, у модулярных организмов возможность проявления индивидуальной изменчивости гораздо шире, чем у унитарных. У растений выделено два надтипа и пять типов поливариантности развития:

структурная — включает 3 типа: размерная, собственно морфологическая и поливариантность способов размножения и воспроизведения;

динамическая — включает 2 типа: ритмологическая (по ритмике протекающих процессов) и собственно динамическая, или временная (по скорости роста и продолжительности онтогенетических состояний) (Жукова, Комаров, 1990; 1991; Жукова, 1995).

Многие группы колониальных животных обладают фенотипически различными типами телосложения (обзор — Schack et al., 2019). У колониальных животных, предположительно, они изменяются в результате тех же эволюционных процессов, что и *касты* у эусоциальных насекомых (см. 5.4.2.3.5) и типы клеток у многоклеточных организмов (Harvell, 1994; Simpson, 2012). Как и в указанных процессах, один и тот же генотип приводит к формированию различных фенотипов.

Когда полиморфизм впервые развивается у вида, первая сформированная морфа всегда связана с размножением, при формировании дальнейшего разнообразия один из полиморфных типов функционирует как репродуктивный, в то время как остальные лишены такой способности (Simpson, 2012). У гидроидов модули, предназначенные для размножения, — гонофоры, у покрытосеменных растений — цветки.

Колониальные животные могут модифицировать свой организм в ответ на изменения окружающей среды (Jackson, Coates, 1986). Например, может быть изменено соотношение репродуктивных и прочих модулей (отдавая предпочтение бесполому или половому размножению) в зависимости от меняющихся условий

или сезонов (Nekliudova et al., 2019). Колонии с полиморфными зооидными типами могут изменять пропорцию каждой морфы в соответствии с потребностями условий жизни, например, при избытии хищников — увеличивая долю защитных морф (Harvell, 1990).

В некоторых случаях возможно слияние колониальных организмов, даже при различающихся геномах (обзор — Niebert et al., 2021). Фактически это особый вариант агрегативной многоклеточности (см. 5.4.1).

- Подавление (или недоразвитие) у модулярных животных средств централизованной саморегуляции организма, у них не бывает развитой нервной системы, центральная нервная система отсутствует, или её роль предельно ограничена (сифонофоры Siphonophorae) (Марфенин, 2008).

Централизация, которая была присуща первому модулю, по мере нарастания новых не становится всеобщей, а ограничивается лишь частью организма. В итоге модульный организм оказывается менее целостным и централизованным, чем его одиночный (унитарный) предок (Марфенин, 2016).

- Отсутствие у модулярного организма единого показателя возраста.

Разные модули формируются в разное время и могут в некоторых случаях заменять друг друга; продолжительность жизни модулей в едином организме может различаться (Niebert et al., 2021). Например, у древесного растения различна продолжительность жизни корней, листьев и цветков. Как следствие, модульный организм стареет сравнительно медленно (Reichard, 2017). Таким образом, развитие, рост и гибель модулей можно рассматривать как часть гомеостаза колонии. Такой «расширенный гомеостаз» позволяет отдельным генотипам выживать столетиями или даже тысячелетиями, как в случае долгоживущих деревьев, некоторых кораллов (Roark et al., 2009) и антарктических губок (Dayton et al., 1974). Крупнейший и древнейший живой организм на Земле — клональная колония тополя осинообразного *Populus tremuloides* (США), которая происходит от одного растения, размножающегося вегетативно. Занимает эта колония 46,2 га, включает около 47 тысяч отдельных стволов. Возраст этой модулярной колонии при оценке через скорость накопления мутаций разными методами составляет от 10 до 100 тысяч лет (Pineau et al., 2024).

- Развитый организм почти всегда разветвлен и неподвижен (за исключением самых ранних стадий развития). Некоторые модульные организмы (сифонофоры, огнетелки *Rygosomatida*) могут парить в толще воды.

#### **5.4.2.3.4.2. Экологические особенности модулярных организмов**

Экологические особенности модулярных организмов, которые обеспечили их широкое распространение:

- адаптация к прикрепленным условиям существования, имеющим ряд преимуществ перед подвижным образом жизни;
- пластичность формы тела, обеспечивающей соответствие между организмом и той физической «нишей» среди других объектов, в которой он оказался, достигаемая за счёт вариативности построения тела из модулей (Марфенин, 2008) (частный случай поливариантности развития);
- способность к значительным и достаточно быстрым изменениям размеров тела;
- толерантность к повреждениям;
- способность к сравнительно быстрому вегетативному размножению.

У растений предложено выделять два типа особей: генету (*genet*), которая появляется из семени и генетически уникальна, и рамету (*ramet*), которая появляется из вегетативной почки и обладает тем же генотипом, что и материнская особь, но может существовать при разной степени автономности, вплоть до полного отделения от материнского организма (Harper, 1977).

Такой модуль, как правило, способен дать начало новому большому модулярному организму и может рассматриваться как своего рода «заготовка» для вегетативного размножения, а с учётом такого размножения модулярный организм становится потенциально бессмертным. Индивидуумы, сформированные вегетативно, не обязательно разделяются и способны сохранить связи между собой, занимая большую территорию. Вегетативное размножение у растений может приводить к разным вариантам взаимосвязи между системами побегов и корневыми системами — выделяют 4 класса (Groff, Kaplan, 1988) (рис. 5.23), то есть уровень самостоятельности индивидуумов при их формировании может различаться.

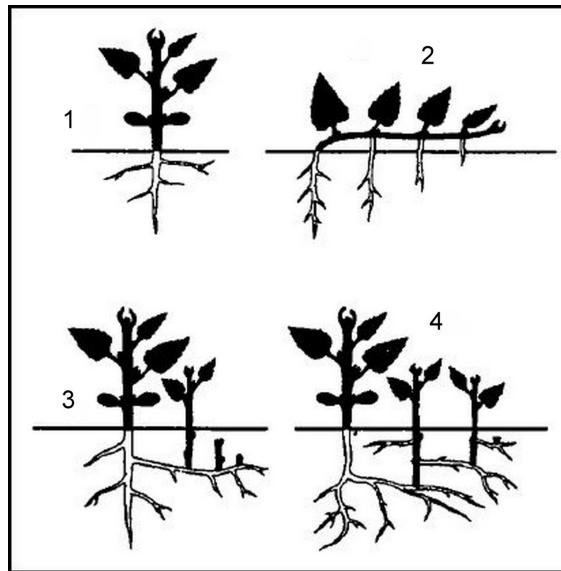


Рис. 5.23. Варианты взаимодействия побеговых и корневых систем:

1 — одна корневая система и одна побеговая система контактируют в теле растения в одной точке — так же, как контактировали до того в зародыше; 2 — растение формирует только корнеродные побеги; 3 — растение формирует только побегородные корни (корнеотпрыскость); 4 — растение формирует как побегородные корни, так и корнеродные побеги (для каждого класса приведено только по одному из нескольких возможных примеров (Groff, Kaplan, 1988, с изменениями по Марков, 2012)

С потерей физической непрерывности такая колония превращается в группу самостоятельных организмов с идентичным генофондом. Таким образом, у модулярных организмов переход между особью и популяцией может быть плавным.

В общем виде многократное воспроизведение стереотипных (то есть стандартных по форме и размерам) структур является очень важной характеристикой живого. Это и построение идентичных белковых молекул по матрице, и модульность участков ДНК, и деление клеток с дальнейшей их специализацией, и образование однотипных органов и т. д. У многоклеточных животных происходит *олигомеризация гомологичных органов* (имеющих общее происхождение) (Догель, 1936, 1954). Модулярность рассматривается как принцип эволюции, в соответствии с которым новые сложные структуры могут возникать путём комбинации уже существующих модулей, входящих в комплекс организма и служащих единицами эволюционных и онтогенетических преобразований (Dyke, 1988; Барреси, Гилберт, 2022).

В эволюции простейших преобладает не олигомеризация, а *полимеризация* органоидов. Таким образом, унитарные организмы хотя и имеют predetermined план строения, но несут в себе и разнообразные модульные характеристики.

#### 5.4.2.3.5. Суперорганизмы (эусоциальные организмы)\*

В списке важнейших эволюционных этапов в развитии живого как отдельную стадию, следующую после формирования многоклеточности, выделяют формирование социальных групп, состоящих из отдельных особей (Maynard Smith, Szathmary, 1995) (см. 1.6.1). Структура клеток и тканей у этих социальных многоклеточных сходны с таковыми у несоциальных видов, а принципиальная новизна этой категории организмов заключается в появлении структурированных группировок особей, которые дают возможность функциональной дифференцировки уже не клеток, а целых организмов, причём этот путь эволюционно оказался очень успешным.

Высшим уровнем развития социальности у животных считается эусоциальность — это форма организации одновидовых сообществ животных из нескольких поколений с разделением труда, при котором часть особей группы не размножаются, и они ухаживают за потомством размножающихся особей. Вне сообщества отдельные организмы таких видов, как правило, неспособны к самостоятельному выживанию в течение длительных периодов времени. Переход от одиночного образа жизни к эусоциальности имеет те же характерные последствия, что и другие крупные эволюционные переходы — радикальное увеличение функциональной сложности, открытие новых экологических ниш и развитие доминирующей роли в широко распространённых экосистемах (Michener, 1974; Wilson, 1990).

**\*Терминологические пояснения.** Термин *суперорганизм* в биологии используют для описания социальной единицы эусоциальных животных (как правило, это семейная группа). Термин первоначально был введён для колонии муравьёв (Wheeler, 1911), а предложение, что такую колонию лучше понимать как единый организм, а не коллектив индивидуумов, впервые высказал ещё А. Вейсман (Weismann, 1893).

Термин «эусоциальность» появился сравнительно недавно — он был предложен при описании поведения общественных пчёл (Batra, 1966), а позднее уточнен (Wilson, 1971). Трактуются в разном объёме, и до сих пор можно встретить отождествление терминов «эусоциальные животные» и «общественные насекомые» (Henderson's ..., 2008), хотя теперь эусоциальными считают также отдельные виды ракообразных и млекопитающих.

Концепция пережила сначала расцвет, потом упадок и снова возродилась в конце XX века (Wilson, Sober, 1989). Понятие в указанном смысле не связано с восприятием эукариотов как суперорганизмов, представляющих собой симбиоз трёх уровней: клеточного (происхождение эукариотической клетки), бактериального (внутриклеточные симбионты) и вирусного (Sapp, 2003) — или как совокупность организма и его микробиома (Марков, 2010; Дитерт, 2016) (см. «голобионт» в разд. 5.6). Никак не затрагивает оно также идею о биосфере Земли как суперорганизме, которая была сформулирована Хаттоном, и гипотезу Геи, предложенную Лавлоком и Маргулис (см. 1.3), — всё это принципиально разные по смыслу варианты использования одного и того же термина. «Супергерои» также никак не связаны с данным понятием.

На примере млекопитающих показано, что существует положительная корреляция между социальностью и долголетием, причём именно социальность увеличивает шансы на долголетие, а не наоборот: короткоживущие социальные звери гораздо чаще становятся долгожителями, в сравнении с короткоживущими одиночками. По уровню социальности млекопитающих в исследовании разделили на три категории: ведущие преимущественно одиночный образ жизни, живущие обычно парами и ведущие в основном групповой образ жизни; вывод сделан по большой выборке (974 вида) (Zhu et al., 2023). В этом случае в анализ включен полный спектр развития социальности, а не только эусоциальные виды.

Крайний вариант разделения труда в эусоциальном сообществе — формирование каст. Касты — это плодовитые (♂ и ♀) и стерильные (постоянно или временно) особи разной степени специализации (солдаты, фуражиры, рабочие особи и др.), которые отчётливо морфологически и поведенчески различаются между собой.

Эволюция постоянно стерильных особей, наблюдаемая в таких сообществах, парадоксальна, поскольку аллели, снижающие фертильность, должны быть отвергнуты естественным отбором (Linksvayer, 2010). Чарльз Дарвин считал фор-



мирование эусоциальности главной проблемой своей эволюционной теории и пришёл к выводу, что бесплодные касты, не оставляющие потомков, могут сохраняться и развиваться через родственный отбор — если они помогают репродуктивным родственникам (Darwin, 1859) (явление называется «репродуктивный альтруизм»). В биологии понятие альтруизма — это любое действие одного организма, увеличивающее шансы на выживание другого организма при одновременном уменьшении его собственных шансов (Кордуэлл, 1999). Распространен он не только среди эусоциальных организмов, много примеров такого поведения среди млекопитающих, в том числе между неродственными особями, есть примеры у птиц и других организмов.

Альтруизм в биологическом смысле отличается от философской концепции альтруизма, в которой действие можно назвать альтруистическим, только если оно совершалось с сознательным намерением помочь другому.

#### **5.4.2.3.5.1. Общая характеристика**

Основные черты, которые выделяют при описании эусоциального сообщества как организма (Michener, 1969; Wilson, 1971; 1975; Folse, Roughgarden, 2010):

- совместное обитание группы особей (колонии) на единой территории (исключение — кочевые муравьи — представители нескольких родственных и неродственных групп, которые передвигаются колоннами с организацией временных стоянок);
- совместный уход за потомством (включая заботу о потомстве от других особей);
- перекрывание по крайней мере двух поколений;
- репродуктивное «разделение труда» — специализация особей, когда стерильные особи занимаются выращиванием детёнышей плодовитых особей колонии — аналог специализации клеток зародышевой линии и соматических;
- функциональная интеграция колонии для создания адаптивного фенотипа на уровне сообщества.

Несмотря на то, что каждый член колонии является уникальной генетической индивидуальностью, вышеуказанных характеристик достаточно, чтобы описать

колонию как индивидуальный организм (Folse, Roughgarden, 2010), суперорганизм является функциональной единицей и единицей отбора. Существует техническое (небиологическое) определение суперорганизма, которое не противоречит приведённому выше набору характеристик: «собрание агентов, которые могут действовать согласованно, чтобы произвести явления, управляемые коллективно» (Kelly, 1994).

Интересно то, что эусоциальность можно рассматривать как очень отдалённую аналогию агрегационной многоклеточности: через совершенно различные процессы в обоих случаях идёт интеграция отдельных организмов в некую единую общность.

#### **5.4.2.3.5.2. Разнообразие эусоциальных организмов**

Предположительно наиболее ранними из них были термиты (Thorne et al., 2000). В настоящее время нам известно 18 независимых эволюционных линий эусоциальных животных (Wilson, Hölldobler, 2005; Wilson, 2008), относятся они к двум типам — членистоногие и хордовые. Наибольшее число таких видов отмечено среди насекомых отряда перепончатокрылые Hymenoptera (муравьи, пчёлы, осы) (Hughes et al., 2008; Wilson, Nowak, 2014) и *инфраотряда* термиты Isoptera (теперь термиты включены в отряд тараканообразные (Engel, 2011).

Из прочих отрядов насекомых это некоторые колониальные тли Homoptera, Pemphigidae (Aoki, 1977; Stern, 1994; Pike, Foster, 2004), некоторые виды трипсов Thysanoptera (Crespi, 1992) и единственный представитель жесткокрылых Coleoptera — жук-амброзия *Austroplatypus incompertus* (Curculionidae), живущий колониями в древесине эвкалиптов (Kent, Simpson, 1992). Из ракообразных — это восемь видов паразитических щелкающих креветок *Synalpheus*, обитающих в губках (Duffy et al., 2000). Признаны эусоциальными два вида млекопитающих — грызуны голый землекоп *Heterocephalus glaber* и дамарский пескорой *Cryptomys damarensis* (Jarvis, 1981; Jarvis et al., 1994).

Существует предложение ограничить категорию эусоциальных только теми видами, для которых кастовая специализация особей с какого-то момента является необратимой — в этом случае позвоночные из данной категории исключаются (Crespi, Yanega, 1995). Однако структура семейной группы у голых зем-

лекопов (рис. 5.24) и дамарских пескороев весьма напоминает таковую у общественных перепончатокрылых и термитов: в группе одна плодовитая матка и 2—3 фертильных самца, а остальные самки и самцы функционально бесплодны и являются рабочими особями (Burda et al., 2000; Резникова, 2005). Последние разделены на подкасты по виду деятельности (Jarvis, 1981), но не различаются по морфологии (Jarvis, 1991).



Рис. 5.24. Поперечный разрез почвы, показывающий цепочку голых землекопов *Heterocephalus glaber*, копающих землю (Griffin, 2008, фото Justin O’Riain)

В экспериментах при удалении репродуктивной матки одна самка из рабочих особей становилась сексуально активной и замещала её — бесплодность у них обратимая (Jarvis, Bennett, 1993). То есть общих характеристик у приведённых в списке эусоциальных организмов очень много, и указанных млекопитающих принято считать полноценными представителями группы.

Во времени сообщества эусоциальных организмов существуют различно: у одних видов после смерти половых особей колония погибает, а у других половые особи могут замещать друг друга и существование сообщества продолжается: у медоносных пчёл одно и то же гнездовое место может быть занято более 40 лет. Эусоциальное сообщество — это постоянно меняющееся образование, и его отдельные компоненты сегодня отличаются от тех, какими они были вчера или будут через несколько дней. Это вызвано исчезновением и гибелью

отдельных особей и заменой их вновь рождающимися, что аналогично непрерывному процессу замены клеток у многоклеточных организмов (Moritz, Southwick, 1992).

Колонии, помимо просто производства половых особей, отпускаемых в «свободное плавание», у некоторых видов могут размножаться делением и создавать отводки, в которые переходят некоторые матки, когда их несколько («роевые пчелы»). Отчасти это напоминает бесконечное вегетативное размножение (Карцев, 2013).

#### 5.4.2.3.5.3. Морфологическая и функциональная дифференциация

Морфологическая и функциональная дифференциация является закономерным следствием эусоциальности как крайнего варианта ролевой иерархии. Проявляется формированием внутри вида разнообразных каст, различающихся морфологически и поведенчески (рис. 5.25). Важнейшая характеристика эусоциальности — репродуктивная дифференцированность, единственной фертильной самкой обычно является одна особь. Репродуктивная функция других самок подавлена полностью или обратимо.



Рис. 5.25. Особи пчелиной семьи пчелы медоносной *Apis mellifera*.

Слева направо: трутень, пчелиная матка, рабочая пчела (Сайфутдинова, 2022)

Функциональная интеграция колонии — это в первую очередь разделение обязанностей между особями. Наиболее изученным примером эусоциального вида являются медоносные пчелы *Apis mellifera*. Чтобы охарактеризовать точность подгонки функций отдельных особей в интересах колонии как суперорганизма, остановимся на преобразованиях оплодотворённых яиц. Генетически они не различаются между собой, но из них развиваются матки и рабочие

пчёлы, а их дифференцировка зависит от питания личинки в период, когда она находится в открытой ячейке. Будущих рабочих особей *маточным молочком* кормят три дня, потом ещё три — смесью мёда и *перги*, а будущих маток обильно кормят маточным молочком все шесть дней. Матка тяжелее рабочей пчелы в 2—3 раза, у неё сильно развиты яичники и полностью редуцированы приспособления для сбора пыльцы. У рабочих пчёл существуют возрастные физиологические изменения, соответственно которым у них постепенно меняется и разделение труда в гнезде. Первые три недели жизни они сначала чистят соты, потом кормят мёдом и пергой личинок старшего возраста, далее вырабатывают маточное молочко и кормят младших личинок, с конца второй недели перерабатывают нектар и строят соты. К сбору нектара и пыльцы рабочие пчёлы способны только с 21-го дня жизни (Кривцов и др., 2010; Сайфутдинова, 2022).

Рабочие пчёлы управляют всеми важными процессами жизнедеятельности семьи в гнезде: создают особый режим кормления, который определяет направление развития женских особей (матка или рабочая пчела); регулируют процесс яйцекладки матки; уничтожают расплод (выбрасывают или поедают), если наступает голодное время; заменяют больную или старую матку на новую; изгоняют трутней из семьи; регулируют температурный режим (Еськов, 2013).

Примером крайней кастовой специализации является один из видов медоносных муравьёв — *Myrmecocystus mexicanus*. Стерильные рабочие особи этого вида наполняют свои брюшки жидкой пищей до тех пор, пока не становятся неподвижными и свисают с потолка подземных гнёзд, служа хранилищем пищи для остальной части колонии (Conway, 1986).

Разнообразие каст формируется у эусоциальных организмов через различные механизмы: у перепончатокрылых — как следствие дифференциальной экспрессии генов во время личиночного развития (Wheeler, 1986), у голых землякопов — как результат роста репродуктивно зрелых особей, и у них он выражается в увеличении размера размножающихся самок и увеличении у них длины поясничного позвонка (O'Riain et al., 2000). Механизмы дифференцировки внешне совсем разные, однако в любом случае они определяются генотипами данных видов.

#### 5.4.2.3.5.4. Генетика суперорганизмов

Качественных различий в генетике эусоциальных организмов с другими многоклеточными нет. Исходя из немногочисленности эусоциальных линий, их разнообразия и отсутствия между ними родственных отношений, не предполагается и единого набора генов, который бы создавал предпосылки для формирования эусоциальности (Karheim et al., 2015). Наблюдаемые у эусоциальных насекомых примеры пластичности морфологии, поведения и продолжительности жизни (Hölldobler, Wilson, 1990, 2009) производят яркое впечатление, но вполне сравнимы с морфологической дифференциацией таких организмов, как, например, саранчовые с их одиночной и стадной формами.

То есть комплекс признаков эусоциальных организмов отличается от других многоклеточных совокупностью скорее количественных характеристик, которые сформированы в социальной среде и наследуются. В связи с формированием каст возникают два существенных вопроса: как определяется, к какой именно касте будет относиться конкретная особь, и каковы механизмы, формирующие столь разные фенотипы особей разных каст при полной идентичности генома?

Сейчас признано, что относительное влияние генотипических и экологических воздействий на формирование каст плавно варьирует в зависимости от вида — от фенотипов, в значительной степени контролируемых средой, и до вариантов, почти полностью предопределённых генотипом особи (Schwander et al., 2010). Предполагается, что экологические системы определения каст более вероятны (но они сложнее доказываются), чем генетические. У изученных видов чаще отмечается относительно равный вклад окружающей среды и генотипа в определение касты, исключительно генетическое определение встречается редко, найдено у некоторых популяций муравьёв разных видов (Schwander et al., 2010).

К ключевым параметрам среды, влияющим на формирование кастовой принадлежности, относятся качество и/или количество корма, температура, *феромоны* маток, возраст маток и/или статус зимовки, а также размер колонии

(Brian, 1979; Fletcher, Ross, 1985; Wheeler, 1986). Однако необходимо понимать, что экологические факторы регулируют определение касты не напрямую, а только через генетические механизмы. У медоносной пчелы определение каст идёт через питание личинок (Haydak, 1943; Weaver, 1957; Shuel, Dixon, 1960; Asencot, Lensky, 1976) — считается, что их диета влияет на развитие касты через метилирование ДНК (Kucharski et al., 2008).

**Изменение генофонда** в связи с развитием эусоциальности. У некоторых генов изменились функции, и они кодируют новые характеристики организмов, в частности кастовую дифференциацию, формирование и регуляцию социальных связей, это отмечено у медоносной пчелы (Honeybee ..., 2006; Nelson et al., 2007). У эусоциальных пчёл в некоторых, но не во всех линиях расширились семейства основных генов белков маточного молочка, генов, определяющих пол, рецепторов запахов и генов, участвующих в метаболизме липидов (Karheim et al., 2015). У перепончатокрылых и термитов увеличено количество генов, связанных с выработкой и восприятием феромонов, то есть участвующих в регуляции социальных связей, но разнообразие выросло в разных семействах генов, что свидетельствует об автономном происхождении хемосенсорной системы насекомых этих двух отрядов (Yan, Liebig, 2021).

Если в целом характеризовать развитие социальности в сравнении с одиночным образом жизни, то на разных видах пчёл констатировано, что многие важные гены демонстрируют нейтральную эволюцию как следствие ослабления отбора с увеличением социальной сложности поведения вида (Karheim et al., 2015).

Предполагается, что переход к эусоциальности сопровождается усложнением генной регуляции, поскольку один и тот же ген должен обеспечивать формирование разных фенотипов (каст) в зависимости от условий (сигналов, получаемых в процессе развития). Он должен также обеспечивать меняющееся поведение организма: сложные системы социальных взаимодействий, коммуникацию и обучаемость (Schwander et al., 2010).

**Эпигенетические преобразования** — это механизм регуляции генной транскрипции и регуляции в клетках, основанный на обратимой модификации оснований ДНК, изменении связанных с ДНК гистонов и хроматина (Bird, 2007). Эпигенетическая трансформация наследственности у эусоциальных организмов значительно заметнее, чем у прочих многоклеточных, где мы её часто не видим, хотя она и присутствует. Эпигенетика считается одним из возможных механизмов, обеспечивающих взаимодействие генов и окружающей среды (Liu et al., 2008). Несмотря на самостоятельность формирования и развития разных линий эусоциальных насекомых, показано, что фенотипическую пластичность у эусоциальных муравьёв, пчёл, ос и термитов регулируют сходные эпигенетические процессы (Corona et al., 2016).

Эпигенетическая модификация ДНК, в частности метилирование (обратимое присоединение метильной группы к цитозину — участвует в контроле различных генетических процессов), играет важную роль в модуляции экспрессии генов и, следовательно, может устанавливать, поддерживать и изменять фенотипы на уровне организма, включая поведение и продолжительность жизни (Yan et al., 2015). Уровень метилирования генов у пчёл различается у разных каст и на разных стадиях онтогенеза (Lyko et al., 2010; Foret et al., 2012; Монахова, Акимова, 2022). Опубликован обзор функций меток метилирования ДНК у социальных насекомых (Li-Vyarlal, 2016).

**Генетическое разнообразие особей** в составе суперорганизма. Для успешного развития классического многоклеточного организма генетическая однородность клеток является важным условием, обеспечивающим отсутствие в нём внутриорганизменных конфликтов, а в составе суперорганизма обязательность генетической однородности всех особей теряется, и это принципиальное различие между индивидуальным организмом и суперорганизмом. Как только колония становится единым самостоятельным сообществом, адаптации начинают развиваться уже на уровне колонии, и необходимость в строгой моногамии ослабевает (Hamilton, 1964). Для некоторых эусоциальных видов характерна *полиандрия*, когда матки спариваются с несколькими самцами. Самка медоносной



пчелы может спариваться более чем с десятком самцов за 2—3 брачных полёта (Тряско, 1951), и считается, что это норма, а не исключение. На примере ос *Vespula* показано, что сперматозоиды разного происхождения в сперматеке маток смешаны, потому потомство от разных самцов равномерно распределено по датам появления (Ross, 1986; Goodisman et al. 2007; Saga et al., 2020). Полиандрия и полигиния (наличие нескольких маток в гнезде) неоднократно эволюционировали от наследственной моногамии у эусоциальных насекомых, что предполагает наличие факторов, благоприятствующих генетическому разнообразию внутри эусоциальной колонии (Hughes et al., 2008).

Существует несколько правдоподобных гипотез, объясняющих формирование и эволюцию множественного спаривания (Saga et al., 2020), но далее упомянуты только подтверждённые следствия такого поведения.

Генетическое разнообразие может быть полезным для колонии за счёт повышения устойчивости к болезням (Sherman et al., 1988), и это было подтверждено у шмелей *Bombus* (Baer, Schmid-Hempel, 1999), муравьёв-листорезов *Acromyrmex* (Hughes, Boomsma, 2004) и медоносных пчёл (Seeley, Tarpy, 2007), а в экспериментах доказано на осах *Vespula shidai* (Saga et al., 2020). Гетерогенность сообщества улучшает в нём разделение труда из-за генетически обусловленных различий в поведении и соответствующего расширения нормы реакции. У западного муравья-жнеца *Pogonomyrmex occidentalis* колонии с большим генетическим разнообразием имеют более высокие темпы роста (Cole, Wiernasz, 1999; Wiernasz et al., 2004), а период активной добычи пищи рабочими особями в течение суток расширяется из-за генетических вариаций поведения при кормодобывании (Wiernasz et al., 2008). Увеличение стабильности температуры в гнезде с увеличением генетического разнообразия было обнаружено в гнёздах медоносных пчёл (Jones et al., 2004) и муравьёв *Formica* (Schwander et al., 2005).

Возможно, что многократное спаривание матки смягчает потерю генетического разнообразия, известную как эффект основателя, во время интродукции и способствует заселению новых территорий — некоторые полиандрические эусоциальные перепончатокрылые печально известны как активные инвазивные

виды: азиатский шершень *Vespa velutina* (Kishi, Goka, 2017), пенсильванская оса *Vespula pensylvanica* (Hanna et al., 2014), китайская восковая пчела (восковая пчела) *Apis cerana* (Ding et al., 2017).

#### **5.4.2.3.5.5. Коммуникация внутри суперорганизма**

Эффективное сотрудничество у эусоциальных организмов основано в первую очередь на хемоощущении и в меньшей степени — на визуальной и тактильной коммуникации (Yan, Liebig, 2021). Для регуляции своих сообществ эусоциальные насекомые используют феромоны, вызывающие широкий спектр физиологических и поведенческих реакций. Основные из них — феромоны матки, половые, следовые и феромоны тревоги (Hölldobler, Wilson, 1990; Wyatt, 2014; Leonhardt et al., 2016).

Наиболее детально процесс коммуникации эусоциальных организмов изучен у медоносных пчёл. Пчёлы постоянно контактируют друг с другом и обмениваются кормом, благодаря чему по всем особям колонии распространяются выделяемые маткой феромоны (Карцев, 2022). Они способны передавать информацию между особями. Уникальным вариантом такой передачи являются танцы пчёл, впервые описанные Карлом Фришем ещё в 1927 году (Фриш, 1980), за эти исследования он был удостоен Нобелевской премии в 1973 году.

Коммуникация у млекопитающих существенно отличается от таковой у членистоногих. Социальный контроль у голых землекопов и дамарских пескороев является фактором, подавляющим размножение рабочих особей (Faulkes et al., 1990; Bennett et al., 2022); феромонное подавление размножения рабочих особей у этих видов не подтверждено, хотя и не исключается (Buffenstein et al., 2021).

#### **5.4.2.3.5.6. Формирование эусоциальности**

Вероятно, путь к эусоциальности включал комбинацию предпосылок, воздействия экологических и генетических факторов и не основывается на единой модели.

Изначально разделение функций между особями колонии носит факультативный характер, каждая рабочая особь находится в состоянии «перетягивания ка-

ната» между собой и колонией, частью которой является. По мере того как отбор на уровне колонии становится всё более приоритетным, индивидуальное выживание и воспроизводство теряют влияние на личную генетическую приспособленность рабочей особи, а выживание и воспроизводство колонии становятся всё более важными. Наконец, при полном формировании эусоциальности способность к воспроизводству рабочих внутри колонии прекращается, создавая окончательный суперорганизм (Reeve, Hölldobler, 2007; Hölldobler, Wilson, 2009; Wilson, Nowak, 2014).

Существует несколько гипотез происхождения эусоциальности, остановимся на трёх наиболее популярных.

**Гипотеза гаплодиплоидии.** На базе *социобиологической теории* сформировалось представление о связи гаплодиплоидии и эусоциальности (Hamilton, 1964; Wilson 1975). При такой системе определения пола если в оплодотворении участвовал один самец, то сёстры оказываются генетически ближе между собой ( $3/4$  генотипа идентичны), чем дочери со своими матерями (сходство генотипа  $1/2$ ) (Hamilton, 1964). Основа гипотезы — представление о том, что столь близкое родство между сёстрами, благодаря родственному отбору, увеличивает вероятность развития эусоциальных каст помощников. То есть альтруисты могут помогать родственникам иметь дополнительное потомство для распространения общих генов.

Однако хотя такая гипотеза работает для перепончатокрылых, она исключает диплоидные эусоциальные организмы, а при полиандрии даже в гаплодиплоидной системе определения пола показатель генетического сходства падает.

В настоящее время считается, что гаплодиплоидия не является ни необходимой, ни достаточной для эусоциальности. Некоторые эусоциальные виды, такие как термиты, жук-амброзия, креветки, упомянутые выше грызуны, не являются гаплодиплоидными, оба пола у них содержат по два комплекта хромосом. И наоборот, все пчёлы гаплодиплоидны, но не все эусоциальны, известны десятки тысяч видов перепончатокрылых с таким типом определения пола, у которых нет никаких признаков эусоциальности (Heimpel, De Broer, 2008).

Несмотря на указанные выше недостатки гипотезы гаплодиплоидии как условия для формирования эусоциальности, она по-прежнему сохраняет определённое значение, поскольку именно такой тип определения пола характерен для существенной доли эусоциальных видов (перепончатокрылые, трипсы). Предполагается, что гаплодиплоидия и, как следствие, высокая степень родства между сёстрами, способствовали развитию эусоциальности на начальных стадиях, это помогает объяснить обилие эусоциальных родов в отряде Hymenoptera (Danforth, 2002).

Особенностью системы гаплодиплоидии является то, что рецессивные летальные и вредные аллели будут быстро удаляться из популяции, поскольку они проявятся в фенотипах самцов и будут подвергнуты отбору вне зависимости от того, являются доминантными или рецессивными. Аналогична схема определения пола у некоторых трипсов (Katlav et al., 2020). Побочный, но очень необычный её результат: у самца (у пчёл это трутень) нет отца, и он не может иметь сыновей, но у него есть дедушка и он может иметь внуков.

**Гипотеза моногамии** предполагает, что ключевое условие становления эусоциальности — пожизненная моногамия, исключая беспорядочные половые связи при повторных спариваниях (Boomsma, 2007, 2009). Гипотеза применима как к гаплоидным, так и к диплоидным организмам, и в настоящее время является весьма популярной. Исследование 267 видов эусоциальных пчёл, ос и муравьёв показало, что спаривание с одним самцом, которое приводит к максимальному родству среди потомков, является наследственным для всех восьми изученных независимых эусоциальных линий. Спаривание с несколькими самцами в этих линиях всегда является производным от моногамного (Hughes et al., 2008).

У муравьёв, некоторых эусоциальных ос и пчёл в одном гнезде часто живут несколько маток (полигиния) (Keller, 1995); такой вариант социальной системы уменьшает родство между соседями по гнезду, но повторных спариваний у самок при этом не происходит, каждая матка несёт в себе запас спермы одного самца или реже нескольких самцов. То есть в полигинном сообществе сосу-

ществуют несколько многократно воспроизведенных генотипов, и оно не является собранием множества случайных разнообразных вариантов (Boomsma, 2007).

Необходимо отметить, что выводы о частоте встречаемости полиандрии у насекомых весьма различны, у видов с уже развитой эусоциальностью возможен переход от моногамии к полиандрии — вопрос обсуждается выше в подразделе о генетике суперорганизмов.

**Гипотеза происхождения эусоциальности через многоуровневый групповой отбор** (Nowak et al., 2010) — отбор, параллельно действующий на разных уровнях — отдельных генов, клеток, организмов, семей, видов.

Суперорганизм возникает только тогда, когда групповой отбор подавляет индивидуальный отбор внутри групп (Wilson, Sober, 1989). В силу общего естественного отбора в итоге выживают те организмы и группы, в которых многоуровневый отбор функционирует максимально согласованно, что увеличивает успех в размножении вида. Механизм формирования эусоциального сообщества состоит из пяти этапов (Nowak et al., 2010):

1) формирование групп, родственных или неродственных (в ситуациях, когда сотрудничество выгодно);

2) наличие предварительных адаптаций, стимулирующих формирование плотных групп, — это существование защищаемого и ценного для группы гнезда (его трудно построить), снабжение развивающихся особей пищей (родители делают запас для потомства);

3) появление мутаций, которые поддерживают сохранение группы, скорее всего, путём подавления поведения, ведущего к рассеиванию особей. Ключевой элемент в поддержании осёдлости — гнездо, вне которого выживание затруднено. У социальных насекомых некоторые гены у рабочих особей отключены, что привело, в частности, к происхождению бескрылых каст;

4) путём естественного отбора формируются коллективные адаптации, вызванные взаимодействием членов группы, например защита гнезда;

5) многоуровневый отбор приводит к изменениям в жизненном цикле колонии и к формированию специфических социальных структур.

Процесс формирования ускоряется за счёт близкого родства среди членов группы, но не является его причиной. Близкое родство часто следует за альтруизмом, но не предшествует ему (Уилсон, 2020).

Гипотеза вызвала активную дискуссию и подверглась серьёзной критике (Abbot et al., 2011).

#### **5.4.2.3.5.7. Предсказание эусоциальности**

Интересно и полезно рассмотреть удачную попытку предсказать наличие эусоциального вида в группе животных, где эусоциальность на тот момент не была известна.

В 1974 году энтомолог и теоретик эволюции Ричард Александер предположил, что родительская забота и возможность родительского воздействия на потомство были более мощными факторами в эволюции социального поведения, чем гаплодиплоидия, приводящая к генетической близости сестринских организмов (Alexander, 1974). У разных таксонов родительское поведение гораздо сильнее коррелирует с эусоциальностью, чем гаплодиплоидия (Andersson 1984; Alexander et al., 1991). Александер в своих лекциях в 12 экологических тезисах подробно описал модель гипотетического эусоциального позвоночного, не предполагая, что млекопитающее с такими характеристиками действительно существует (Braude, 1997). Основана модель на принципах эволюции социального поведения.

Оказалось, что это гипотетическое эусоциальное млекопитающее было «идеальным описанием» грызуна голого землекопа (Braude, 1997), но в то время ничего ещё не было известно о социальной системе этого вида. Последующие полевые и лабораторные наблюдения подтвердили, что землекопы на самом деле являются эусоциальными, как и предсказывала модель, другие её элементы также точны (Jarvis, 1981).

Этот случай демонстрирует пример предсказательной силы современной эволюционной теории. Необходимо подчеркнуть, что в указанной модели все требования и ограничения являются экологическими, какие-либо генетические ха-

рактеристики отсутствуют, за исключением изначального ограничения подтипом позвоночные.

#### **5.4.2.3.5.8. Роль суперорганизмов в экосистемах**

Эусоциальная организация оказалась весьма выигрышной с эволюционной точки зрения: по ориентировочной оценке, в настоящее время известно около 20 000 видов общественных насекомых (муравьёв, термитов, общественных пчёл и ос), что составляет всего около 2 % от всех известных видов насекомых, но на эти 2 % приходится три четверти биомассы насекомых (Уилсон, 2015).

Высокая численность эусоциальных видов не могла не сказаться на их роли в биоценозах — они создают новые устойчивые экологические ниши, являются очень важными для функционирования естественных экосистем, что влечёт за собой совместную эволюцию множества видов, входящих в эти системы. Классический пример — коэволюция покрытосеменных растений и их опылителей — пчёл и шмелей.

Эусоциальные организмы формируют устойчивые и иногда очень сложные симбиотические отношения с другими видами. Примером такой сложности являются насекомые, выращивающие грибы для использования в пищу: муравьи, термиты и жуки-амброзии (Mueller et al., 2005).

Муравьи выращивают грибы на субстрате из пережёванной листовой массы, в систему функционирования этой плантации у них также включены симбиотические бактерии. Муравьи культивируют их в особых микрополостях на своём теле, куда открываются каналы железистых клеток, формирующие для этого оптимальные условия. Разные виды бактерий фиксируют азот для плантации, другие являются биологическим средством борьбы с паразитическим грибом, который может уничтожать культивируемые грибы (Schultz, 1999; Currie et al., 2006).

Микробиом кишечника термитов является одним из самых сложных среди всех групп животных. Здесь обитают более 1000 видов бактерий, архей и жгутиков простейших, которые преобразуют целлюлозу и позволяют термитам использовать её в пищу (Hongoh, 2011; Brune, Dietrich, 2015).

Существуют противоречивые мнения по поводу того, насколько близок человек как вид к эусоциальным организмам. Не углубляясь в этот вопрос, можно констатировать, что, с одной стороны, человеческая цивилизация при отсутствии кастового биологического разделения основывается на повсеместном разделении функций между особями и группами, с другой — мы явно самый процветающий вид на планете.

## 5.5. Происхождение многоклеточных животных

Как правило, когда говорят и пишут о происхождении многоклеточных организмов, то максимальное внимание уделяют именно животным. Как следствие, в отношении этой группы можно анализировать не только её происхождение, но и историю создания и преобразования гипотез по этому поводу.

По многим аспектам формирования этой группы существует несколько вариантов мнений. Нынешнее состояние наших представлений выглядит примерно следующим образом.

- Одноклеточный предок Metazoa относился к заднежгутиковым Opisthokonta (линия голозои Holozoa) и был близок к современной группе воротничковые жгутиконосцы (хоанофлагелляты) Choanoflagellata. Однако родственные отношения хоанофлагеллят и близких к ним групп внутри Holozoa и особенности биологии гипотетического предка продолжают обсуждаться (см. 5.5.2).

- Ранние многоклеточные формы Metazoa — простейшие колонии, состоявшие из нескольких клеток, предположительно клонального происхождения. Это была либо форма, облигатно ведущая колониальный образ жизни (большинство гипотез), либо, что вероятнее, организм, в жизненном цикле которого присутствуют и одноклеточная, и колониальная формы (Захваткин, 1949).

- Происхождение Metazoa в настоящее время, как правило, считается монофилетическим (этот и следующие пункты — см. 5.5.3). Предположения о том, что животные — группа полифилетическая из двух или трёх линий — губки, кораллы и близкие к ним формы, и билатерии отдельно (Gould, 1989), молекулярным анализом не подтверждаются.



- Нет консенсуса в вопросе о том, какую группу метазоев считать древнейшей (Журавлёв, 2014). Кандидатуры — губки (Philippe et al., 2009; Feuda et al., 2017; Simion et al., 2017), гребневики *Stenophora* (Dunn et al., 2008; Ryan et al., 2013; Whelan et al., 2015; Малахов и др., 2019) и пластинчатые Placozoa (Signorovitch et al., 2007; Schierwater et al., 2009). Наиболее вероятны губки, наименее — пластинчатые, их положение в системе многоклеточных животных пока является неясным. Известно, что это одна из базальных групп, но их связь с другими группами обсуждается.

- Сформировано представление о том, какие гипотезы происхождения многоклеточных считаются маловероятными (но тем не менее и они не отвергнуты окончательно).

Нынешние представления нельзя считать окончательно устоявшимися, но они всё более детализируются.

### 5.5.1. Современные многоклеточные животные

Для лучшего понимания вопроса о предках Metazoa сначала вспомним общую картину положения этих форм на эволюционном древе\*.

**\*Терминологические пояснения.** Вместо названий привычных систематических категорий далее используется принятый в филогенетике термин «клада» — группа организмов, содержащая общего предка и всех его прямых потомков.

Metazoa, хоанофлагелляты *Choanoflagellata*, ихтиоспории *Ichthyosporea* и филастереи *Filasterea* входят в кладу Голозои *Holozoa* (Ruiz-Trillo et al., 2008; Torruella et al., 2015). Филогенетические связи этих групп пока трактуются весьма различно (Hehenberger et al., 2017; López-Escardó et al., 2019; Tikhonenkov et al., 2020b). Клада *Holozoa*, в свою очередь, входит в кладу Заднежгутиковые *Opisthokonta* (Adl et al., 2019).

Далее необходимо вспомнить общую картину системы современных Metazoa, иначе некоторые рассуждения следующих разделов могут быть непонятны. Система продолжает изменяться, но эти изменения не являются общепризнанными, и в данном разделе изложение основывается на популярном учебнике зоологии беспозвоночных (Вестхайде, Ригер, 2008).

На основе цитологических, гистологических и анатомических признаков Metazoa подразделяются на три достаточно хорошо обособленных уровня организации:

**Parazoa:** губки и пластинчатые (к последним относится трихоплакс *Trichoplax*). Отсутствуют зародышевые листки, ротовое отверстие и кишечник. Питание осуществляется только путём внутриклеточного пищеварения; полостное пищеварение отсутствует. Нет нервной системы и мускулатуры.

Положение пластинчатых в данной схеме обсуждается, их либо включают в Parazoa, либо полагается, что они занимают промежуточное положение между двумя уровнями, либо они считаются сестринской группой для Eumetazoa.

**Coelenterata** (кишечнополостные): стрекающие Cnidaria и гребневики. Их основные особенности: развитие происходит из двух зародышевых листков — энтодермы и эктодермы; доминирует радиальная симметрия, однако она может нарушаться у некоторых представителей; имеется только ротовое отверстие, анальное отверстие отсутствует; нервная система относится к диффузному (рассеянному) типу.

**Bilateria** (трёхслойные) — все остальные многоклеточные животные. Развиваются из трёх зародышевых листков: эктодермы, энтодермы и мезодермы. У всех трёхслойных доминирует билатеральная, или двусторонняя, симметрия. При таком типе симметрии через тело организма можно провести только одну плоскость симметрии. Большинство представителей данного отдела характеризуется наличием сквозного кишечника, заканчивающегося анальным отверстием, и нервной системы преимущественно стволового типа. Разделение на двухслойных животных и билатерий, вероятно, произошло в вендском периоде (Малахов, 2004).

Две последние группы объединяют под названием эуметазоа **Eumetazoa**. Подразделение Metazoa на Parazoa и Eumetazoa признают практически все исследователи, несмотря на разнообразие филогенетических моделей.

В состав Metazoa с недавнего времени включены слизистые споровики Мухозоа, паразитическая форма которых является плазмодием, то есть многоядерной клеткой. Раньше их относили к протистам, теперь филогенетический анализ 18S рибосомной ДНК подтвердил происхождение от многоклеточных

животных (Smothers et al., 1994). Их систематическое положение в составе Metazoa остаётся неясным, одна гипотеза, подтверждённая морфологией и филогенетическими построениями, помещает их в группу стрекающих; альтернативная гипотеза, подтверждённая данными рибосомной ДНК, определяет в качестве сестринского таксона по отношению к Bilateria (Evans et al., 2010). Таким образом, среди животных появилась группа, частично утратившая истинную многоклеточность.

В дальнейшем изложении нужно во избежание путаницы внятно различать, о каком таксоне идёт речь — о всех Metazoa или только о Eumetazoa.

В обновленном варианте классификации (Adl et al., 2019) в составе Metazoa как группы одинакового ранга, рассматриваются следующие: губки, пластинчатые, стрекающие, гребневики, билатерии.

### **5.5.2. Возможные одноклеточные предки Metazoa**

Учитывая, что нет окаменелостей ни одноклеточного предка, ни начальных этапов эволюции многоклеточных животных (и едва ли могут быть найдены), единственный путь понять, как проходил этот переход, — это изучить ближайших сохранившихся одноклеточных родственников животных и сравнить их с древнейшими группами метазоев.

Наиболее разработанная модель происхождения многоклеточных животных основана на общем предке с воротничковыми жгутиконосцами. Хоанофлагелляты — свободноживущие морские и пресноводные одноклеточные и колониальные жгутиконосцы, которые питаются бактериями. Их клетки обычно имеют один жгутик, окруженный воротничком из 30—40 микроворсинок. Движение жгутика перемещает свободно плавающих жгутиконосцев, создавая поток воды, направленный вдоль жгутика по направлению от клетки. Вода при этом поступает к воротничку, подтягивая туда бактерии и детрит (Lapage, 1925; Pettitt et al., 2002; King et al., 2008). Эта клеточная морфология и пищевое поведение есть у всех видов хоанофлагеллят.

Реконструкция филогенетических отношений между хоанофлагеллятами, губками и Eumetazoa предполагает, что последний общий предок животных и хоанофлагеллят напоминал современного жгутиконосца (Steenkamp et al., 2006; Carr et al., 2008; Nielsen, 2008). Молекулярные исследования подтвердили

родство этих систематических групп. Предполагается, что хоанофлагелляты являются ближайшей сестринской группой к Metazoa (Steenkamp et al., 2006; Carr et al., 2008; King et al., 2008; Ruiz-Trillo et al., 2008). Возможно, гипотетический одноклеточный предок сочетал в себе характеристики не только хоанофлагеллят, но и других голозоев (Sebé-Pedrós et al., 2017). Предполагается, что он мог образовывать простые колонии (Серавин, Гудков, 2003).

Первоначально представления о родстве опирались на сходство между жгутиконосцами и специализированными воротничковыми клетками (*хоаноцитами*) губок, что было отмечено ещё в XIX веке (James-Clark, 1867, цит. по: Brunet, King, 2017). Хотя устроены они все же не идентично хоанофлагеллятам (Mah et al., 2014), гомология воротничкового комплекса у животных и хоанофлагеллят выдержала молекулярный и биохимический анализы, подтвердившие, что воротничок состоит из гомологичных нитей цитоскелета как у хоанофлагеллят и губок, так и у других животных (обзор — Leadbeater, 2015; Brunet, King, 2017).

Ниже мы рассмотрим жизненные циклы нескольких групп и отдельных видов протистов, относящихся к кладе Holozoa. Для удобства дальнейшего сравнения они обозначены цифрами (1—5).

**Хоанофлагелляты (1).** Примером современного жгутиконосца, предположительно сходного с исходным предком многоклеточных, является колониеобразующий хоанофлагеллят *Salpingoeca rosetta* (рис. 5.26). В ответ на различные сигналы окружающей среды он может формировать по меньшей мере пять типов клеток, включая три одиночных варианта (медленно плавающие, быстро плавающие и сидячие клетки) и две колониальные формы (розетки и цепочки) (Dayel et al., 2011). Возможность формирования простых колоний очень важна с точки зрения происхождения животных (King, 2004). Клетки даже в одной и той же колонии хоанофлагеллятных розеток отличаются друг от друга по клеточной морфологии, что указывает на их способность к дифференцировке (Naumann, Burkhardt, 2019). Было показано, что колониальное клональное развитие *S. rosetta* включает дифференциальную регуляцию нескольких связанных с многоклеточностью генов (Fairclough et al., 2013).

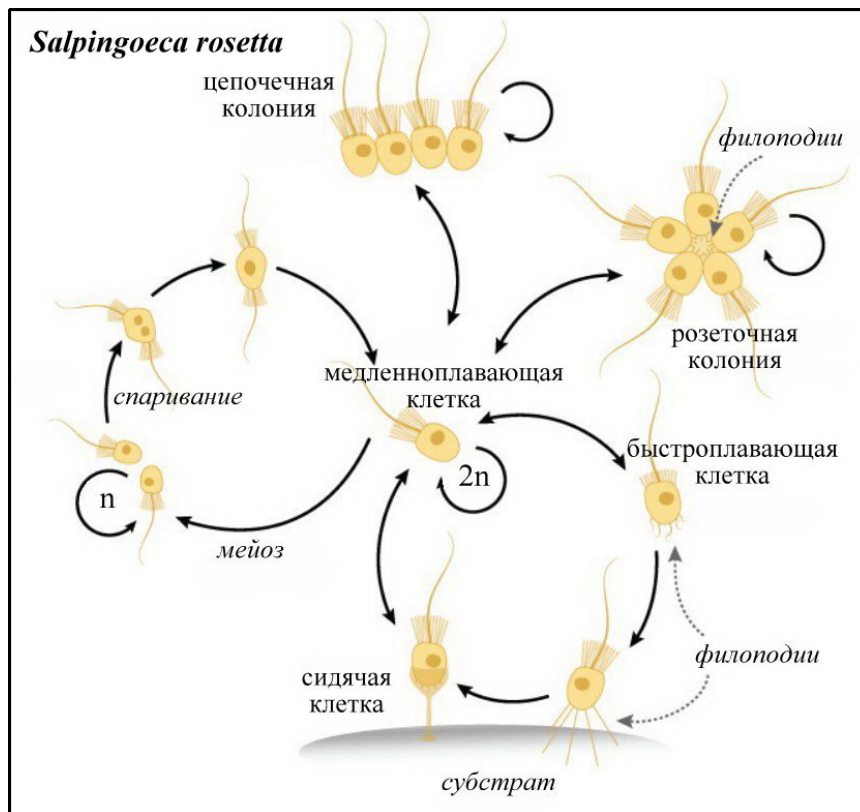


Рис. 5.26. Жизненный цикл хоанофлагеллята *Salpingoeca rosetta*. Стрелками показаны переходы между стадиями. Бесполой жизненный цикл (справа) включает одноклеточную сидячую стадию (микрофото — рис. 5.31, А), медленно и быстро плавающие одноклеточные формы и две клональные колониальные формы. Голодание запускает половой цикл (слева), в котором диплоидные клетки при помощи мейоза формируют анизогамные гаплоидные клетки (способные также к бесполому делению), которые спариваются. (Ros-Rocher et al., 2021). Лицензия CC BY 4.0; изменения – перевод текста на русский язык

Медленноплавающие одиночные клетки могут размножаться, оставаясь связанными через межклеточные мостики и внеклеточный матрикс, образуя цепочечные колонии, или в присутствии бактерий *Algoriphagus machipongonensis*, — колонии розеток с межклеточными мостиками, внеклеточным матриксом и *филоподиями* (тонкими цитоплазматическими выростами) (Dayel et al., 2011). Формирование колоний запускается выделяемыми бактериями веществами (Alegado et al., 2012).

Голодание запускает половой цикл, в ходе которого диплоидные клетки мейотически делятся, а образующиеся в результате гаплоидные клетки (которые также могут делиться бесполом путём) спариваются анизогамно (Levin, King, 2013).

Колониеобразующий хоанофлагеллят *Barroeca monosierra*, обнаруженный в солёном щелочном озере Моно (США), формирует более крупные колонии, до 120 мкм (у *S. rosetta* — 10–30 мкм). Предполагается, что *B. monosierra* способен, как и *S. rosetta*, чередовать одноклеточные и колониальные состояния. Просвет сферической колонии у этого вида заполнен внеклеточным матриксом и колонизирован различными бактериями, подобное взаимодействие между хоанофлагеллятами и бактериями обнаружено впервые (Hake et al., 2024).

Розетки хоанофлагеллят представляют собой заманчивый прототип первых стадий эволюции животных, благодаря их близкому филогенетическому родству и сходству как в ультраструктуре клеток, так и в способе развития (Brunet, King, 2017).

**Ихтиоспории (2).** Жизненный цикл ихтиоспории *Creolimax fragrantissima* сильно отличается от приведённого выше (рис. 5.27). Обитает он в пищеварительном тракте некоторых морских беспозвоночных. Одноядерные амёбоидные клетки этого вида расселяются до тех пор, пока не найдут место для поселения и образования цисты. Затем клетка растёт и подвергается нескольким циклам синхронного ядерного деления без промежуточного деления цитоплазмы. Образуется крупный сидячий ценоцит, ядра в котором располагаются по периферии вокруг большой центральной вакуоли. Далее существуют два варианта развития: либо внутри многоядерной клетки постепенно формируются одноядерные амёбоидные клетки следующего поколения, которые далее выходят из материнской клетки, либо они прекращают свою активность и покрываются оболочками, и эта стадия очень напоминает ранние зародыши насекомых (Marshall et al., 2008; Suga, Ruiz-Trillo, 2013).

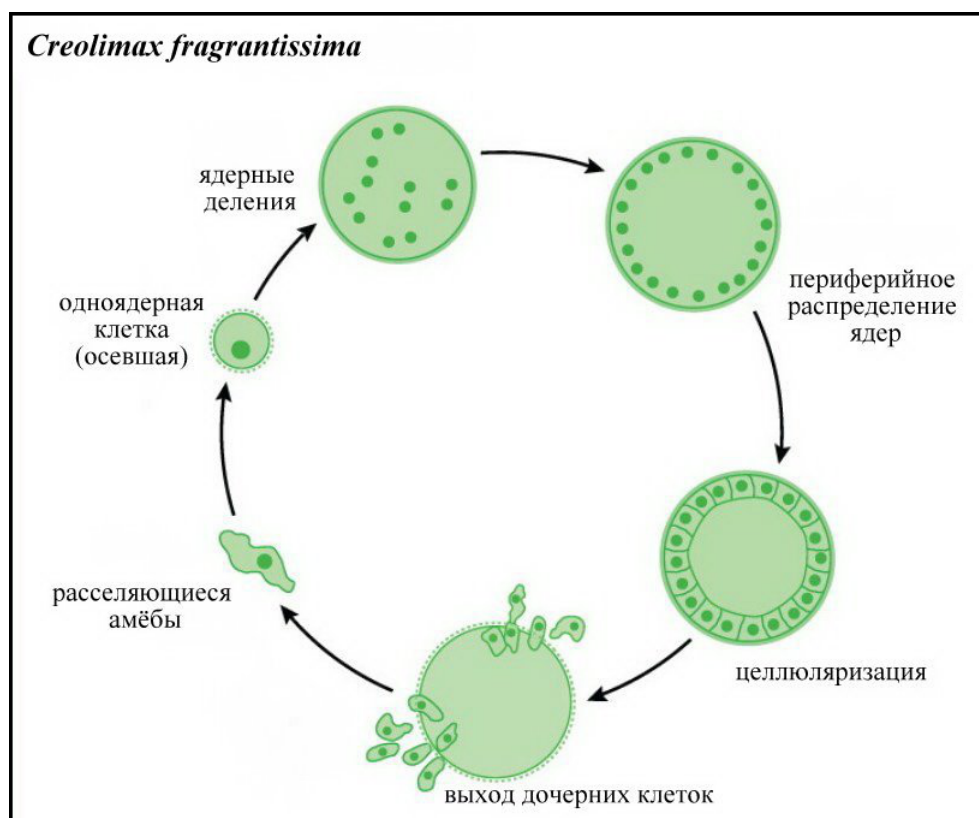


Рис. 5.27. Жизненный цикл иктиоспории креолимакс *Creolimax fragrantissima*.

Пояснения в тексте. По: Ros-Rocher et al., 2021. Лицензия CC BY 4.0;

изменения – перевод текста на русский язык

*Creolimax* использует сложную регуляцию генов, включая альтернативный сплайсинг, то есть он уже способен реализовывать сложные программы дифференцировки, специфичные для типа клеток, сходную с механизмом спецификации типа клеток животных (de Mendoza et al., 2015).

**Филастерей (3).** Жизненный цикл филастерей *Capsaspora owczarzaki* кардинально отличается от приведённых выше (рис. 5.28). Исходно это амёба, которая ползает по субстрату, растёт и выпускает филоподии. Далее клетки инцистируются для последующего расселения (Sebé-Pedrós et al., 2011). Существует альтернативный цикл: клетки прикрепляются друг к другу и формируют внеклеточный матрикс, образуя компактный агрегат, в котором клетки уже не несут филоподий. Активация генов, связанных с адгезией, происходит на стадии агрегации. Прямого контакта между клетками в агрегате нет. Это наблюдение представляет собой первый зарегистрированный случай агрегативной многоклеточности у близкого одноклеточного родственника Metazoa (Sebé-Pedrós

et al., 2013). Агрегация может запускаться химическими факторами — одновременным присутствием ионов кальция и липопротеинов низкой плотности (Ros-Rocher et al., 2023).

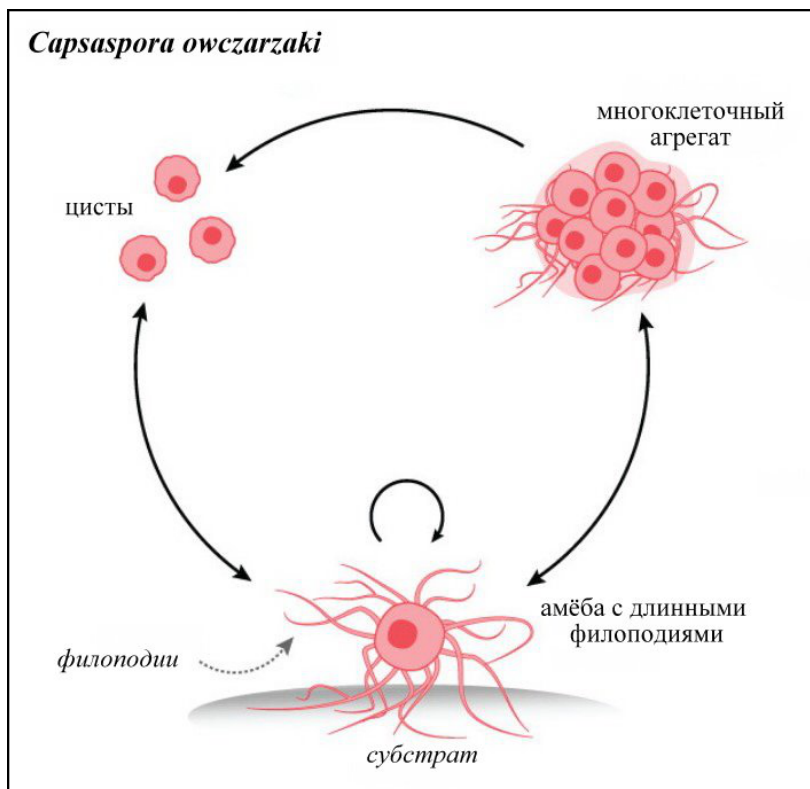


Рис. 5.28. Жизненный цикл филастереи *Capsaspora owczarzaki* (Ros-Rocher et al., 2021).

Лицензия CC BY 4.0; изменения – перевод текста на русский язык

Биология филастерей *Pigoraptor* (*P. vietnamica* и *P. chileana*) сходна с капсаспорами. Это плавающие жгутиконосцы, которые могут образовывать тонкие длинные филоподии. Способны прикрепляться к субстрату, могут формировать цисты. Питаются эукариотической добычей сходного или более крупного размера, при совместном питании образуют легко распадающиеся агрегаты. Соседние клетки агрегата могут частично сливаться (Hehenberger et al., 2017; Tikhonenkov et al., 2020a)

**Сиссомонас (4) *Syssomonas multiformis*** – это плавающий хищный протист, формирующий разнообразные типы клеток: жгутиконосные, амёбофлагеллятные, амёбоидные формы без жгутиков и сферические цисты. Он способен к образованию как клональной, так и агрегативной многоклеточной стадии. Скопле-



ния клеток разного происхождения формируются при питании крупной эукариотической добычей. Клетки клональной колонии могут образовывать многоядерный ценоцит. Все вышеописанные жизненные формы и клеточные изменения не представляют собой чётко определённых фаз жизненного цикла, а скорее являются временными обратимыми переходами клеток в культуре (Hehenberger et al., 2017; Tikhonenkov et al., 2020a). Филогенетические связи вида в кладах Pluriformea/Teretosporea окончательно не определены (Hehenberger et al., 2017; López-Escardó et al., 2019; Tikhonenkov et al., 2020a).

**Туникараптор (5) *Tunicaraptor unikontum*** – одноклеточный очень маленький и морфологически простой жгутиконосец с одним жгутиком и внешней оболочкой (текой) с длинными волосками, способный формировать филоподии. Напоминает сперматозоиды животных или зооспоры грибов. Питается эукариотическими жертвами, в передней части клетки расположена специализированная ротоподобная структура, связанная с питанием (рис. 5.29). Одиночные клетки могут образовывать временные агрегаты (из 3–6 клеток), агрегаты могут формироваться во время питания одной клеткой эукариотической жертвы.

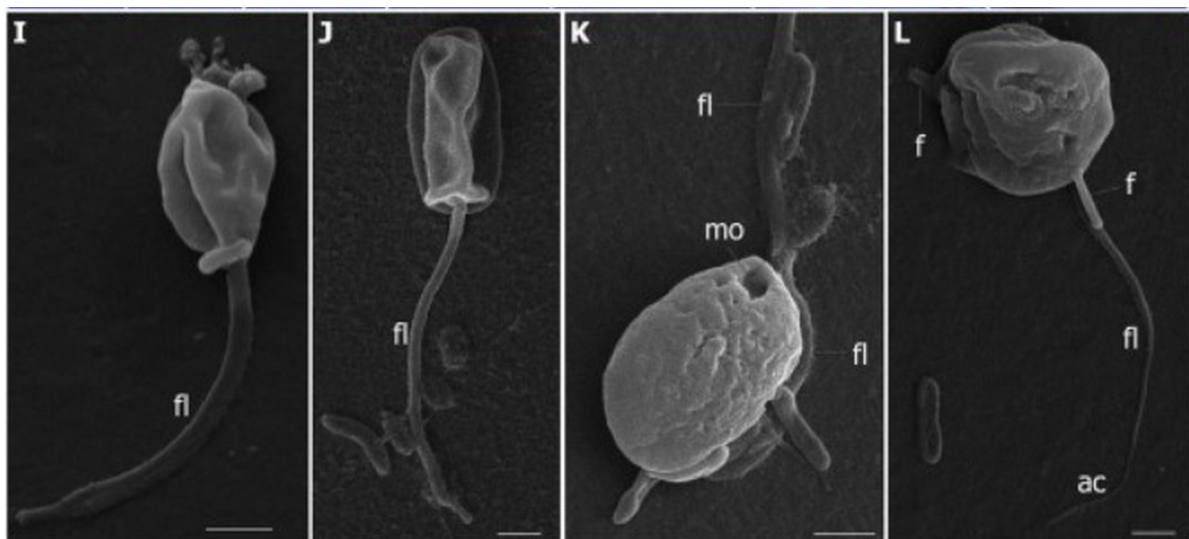


Рис. 5.29. Морфология *Tunicaraptor unikontum* (Tikhonenkov et al., 2020b)

Филогенетическое положение среди голозоев является пока неясным: *Tunicaraptor* может быть сестринским таксоном филастерий, либо он может оказаться близким к предковой форме всех голозоев. Обнаружение этого вида запутывает сложившиеся взгляды на раннюю филогению голозоев (Tikhonenkov et al., 2020b).

Для упомянутых выше организмов характерно наличие разнообразных одноклеточных и колониальных форм, то есть дифференцировка клеток во времени (от одной формы к другой). Переход между ними осуществляется в ответ на различные сигналы окружающей среды.

Сравнивая биологию описанных выше организмов (1—5), обнаруживаем разные, но частично перекрывающиеся стратегии формирования примитивной многоклеточности, такие как: клональные колонии (1), в том числе с включением в матрикс различных бактерий (1); целлюляризация и формирование синцитиального ценоцита (2); агрегативная колония с выраженным внеклеточным матриксом (3); клональная/агрегативная колония (с возможным факультативным формированием синцития в клональной колонии) (4) и трофические агрегативные сообщества (5). В первых трёх случаях уже показана активация разных генов у разных типов клеток. То есть среди родственных форм возможного предка Metazoa, как в лабораторном эксперименте, шел перебор возможных путей формирования многоклеточности, выбор между которыми осуществлялся через естественный отбор. У гипотетического предка возможен какой-либо из перечисленных вариантов образования колониальных форм или их сочетание.

Почти одновременное обнаружение нескольких новых форм Holozoa подчёркивает недостаточную изученность группы. Поскольку топология её филогенетических деревьев существенно зависит от таксономической выборки (Tikhonenkov et al., 2020b), то не исключено дальнейшее изменение представлений о родстве групп Holozoa.

Гены, которые обычно контролируют развитие многоклеточных животных, дифференцировку клеток, межклеточную адгезию и адгезию клетки к матриксу, передачу сигналов и регуляцию транскрипции, обнаружены у различных одноклеточных родственников Metazoa, содержащих в своих жизненных циклах стадию простых колоний. Это предполагает происхождение этих генетических программ в основании филогенетического древа заднежгутиковых организмов (Mikhailov et al., 2009; Алёшин, 2013; Sebé-Pedrós et al., 2017). Некоторые из таких генов позднее были утрачены в отдельных эволюционных линиях (Mikhailov et al., 2009).

Не обязательно первоначально эти гены были связаны именно с многоклеточностью. Как пример, белки кадгерина, участвующие в межклеточной адгезии у метазоев, у хоанофлагеллят располагаются на микроворсинках воротничка для кормления и, предположительно, участвуют в захвате добычи (Abedin, King, 2008).

Генные комплексы, существовавшие ещё до многоклеточных животных, приобрели новые морфогенетические функции благодаря изменению масштаба организмов и общих свойств и характеристик многоклеточности. Предполагается, что такие комплексы, действующие по отдельности и в сочетании друг с другом, составляют «язык шаблонов», способный генерировать планы тела и органов многоклеточных животных (Newman, Bhat, 2009).

### **5.5.3. Гипотезы происхождения многоклеточных животных**

Литература по начальным стадиям филогении Metazoa весьма обширна, наиболее подробный анализ гипотез опубликован А. В. Ивановым (1968). Более современные обзорные работы охватывают и гипотезы позднейшего времени (Willmer, 1990; Малахов, 2003; Mikhailov et al., 2009; Brunet, King, 2022), но концепции продолжают меняться и развиваться.

Поскольку проследить формирование многоклеточности по палеонтологической летописи не представляется возможным, то до появления широкомасштабного секвенирования геномов и сравнительной геномики источниками данных для построения гипотез были протистология, морфология и физиология беспозвоночных, эмбриология. Появление молекулярного анализа изменило некоторые представления, позволило точнее определять вертикальные связи между группами. Однако процесс перехода в деталях остаётся гипотетическим.

Уже давно сформировалось единое мнение, что Metazoa произошли от одноклеточных эукариотов, соответственно, гипотезы, предполагавшие самостоятельное происхождение Protozoa и Metazoa от доклеточных предков или от многоклеточных растений здесь не рассматриваются (анализ — Иванов, 1968).

Прочие гипотезы происхождения метазоа можно свести в четыре основные группы. В каждой из этих групп интересна не только центральная идея гипотезы, но и её обоснование на биологическом материале. Первые три считаются маловероятными, и тем не менее у них есть свои сторонники, в том числе совре-

менные. В учебных целях познание логики обоснования и построения гипотезы может оказаться даже более полезным, чем само знакомство с итоговой концепцией.

Гипотетический последний общий предок животных получил название «ур-метазой» (Urmetazoan), но термин не является общеупотребительным.

### 5.5.3.1. Агрегативная гипотеза

Агрегативная гипотеза предполагает, что исходно самостоятельные одноклеточные организмы могли собираться вместе и образовать многоклеточный агрегат (Reutterer, 1969; Серавин, Гудков, 2003, 2005).

Аналоги такого поведения известны у миксобактерий и клеточных слизевиков (см. 5.4.1.1) и являются частью их жизненного цикла.

Существуют и примеры полного слияния клеток протистов, вступивших в контакт, с образованием единой клетки. Слиться могут не только 2, но и 3—4 клетки. Некоторое время спустя образовавшийся организм распадается на то же число особей, сколько их участвовало в слиянии (Серавин, Гудков, 2003).

Известно агрегирование клеток диссоциированных искусственным путём целых организмов — у губок (Curtis, 1962; Лавров, Косевич, 2014), трихоплакса (Ruthmann, Terwelp, 1979) и книдарий (Кириллова и др., 2016), которое приводит на основе цитотаксиса в некоторых случаях к полному восстановлению животных. Показано, что при смешении клеток разных видов губок возможен весь спектр возможных результатов реагрегации — от полного обособления клеток разных видов до формирования агрегатов, в которых клетки двух видов были случайно перемешаны (Curtis, 1962). Клетки в процессе агрегации демонстрируют амёбоидную подвижность, а хоаноциты могут некоторое время двигаться за счёт биения жгутика (Лавров, Косевич, 2014). У пресноводной губки *Ephydatia fluviatilis* клетки в этом процессе проявляют не только видовую специфичность, но и индивидуальную: объединяются клетки, происходящие из одного клонального организма (Van de Vyver, 1975). Взаимное распознавание клеток осуществляется через хемотаксис. Однако это только лабораторные данные, а в природе развитие губок идёт исключительно клонально (Ereskovsky, 2010).

Хотя нам и известны указанные агрегативные колонии, однако такой вариант формирования многоклеточности считается тупиковым, не приводящим к созданию истинно многоклеточных организмов, и гипотезы о происхождении Metazoa путём агрегации имеют сравнительно мало сторонников. Тем не менее в подробном обзоре палеонтологических свидетельств ранней истории метазоа А. Ю. Журавлёв допускает возможность существования агрегативных многоклеточных среди вендобионтов (Журавлёв, 2014).

Способность клеток разных видов к агрегации, вероятно, имела важное значение для становления симбиотических отношений между одноклеточными организмами и примитивными Metazoa (например, у губок и кишечнополостных) (Вестхайде, Ригер, 2008).

### **5.5.3.2. Симбиотическая гипотеза**

Существует предположение, что многоклеточные животные могли произойти от симбиоза разных видов одноклеточных, каждый из которых далее играет в многоклеточном организме собственную роль. Со временем эти организмы, предположительно, могли стать настолько взаимозависимыми друг от друга, что их самостоятельное существование оказалось невозможным. В итоге их геномы должны были объединиться.

В качестве гипотезы рассматривается возможность происхождения губок из биоплёнок, содержащих бактерии и жгутиковых простейших (Wimpenny et al., 2000). У многих губок в межклеточном матриксе обитают прокариоты (бактерии и археи), а также эукариотические водоросли. Все исследованные к настоящему времени виды губок имеют симбиотические ассоциации с одним видом или большим количеством видов бактериальных симбионтов (Taylor et al., 2007). Плотность и относительная доля бактерий в общей биомассе губок различаются у разных видов. У некоторых губок до 60 % общей биомассы составляют ассоциированные бактерии. Предполагается, что свободные хоанофлагелляты жили в микробных биоплёнках. В ходе дальнейшей эволюции взаимосвязь между бактериями и жгутиконосцами усложнялась, что в конечном итоге гипотетически могло привести к ассоциации микробов и жгутиковых в форме примитивных форм губок (Wimpenny et al., 2000).

Однако непонятно, как может произойти полное слияние геномов разных организмов в один единый. У органоидов клетки, которые имеют симбиотическое происхождение, хотя частичная передача генов в ядро и отмечена, но полного слияния геномов не произошло, и воспроизводятся пластиды и митохондрии самостоятельно. Воспроизведение лишайников как примера симбиотических отношений двух-трёх организмов происходит самостоятельно каждым видом, и слияния геномов не отмечено; совместно они воспроизводятся только вегетативно.

### 5.5.3.3. Гипотеза целлюляризации

Была предложена в конце XIX века (Jhering, 1877, приводится по: Иванов, 1968). Далее её развивал Й. Хаджи (Hadži, 1944, 1953, 1963), и она была весьма популярна до 70-х годов XX века, существуя под разными названиями. Подробная история развития рассмотрена А. В. Ивановым (1968). Гипотеза предполагает, что одноклеточный организм с несколькими ядрами (древняя многоядерная инфузория без ядерного дуализма) мог бы создать внутренние мембранные перегородки, обособив каждое ядро. В качестве примера рассматривалось развитие яйца насекомых: в нём сначала происходит множественное деление ядра и образуется синцитий, и только потом идёт обособление отдельных клеток.

В роли древнейших многоклеточных в гипотезе рассматриваются формы, близкие к примитивным представителям современной группы бескишечных турбеллярий *Acoela*. Размер большинства представителей этой группы не превышает 2 мм (Рупперт и др., 2008). Появление электронной микроскопии позволило более детально анализировать строение их тела и на примере вида *Convoluta convoluta* было показано, что их тело состоит из клеток и не имеет синцитиальной или плазмодиальной организации (Pedersen, 1964), только центральная область тела заполнена многоядерной тканью, возникающей в результате слияния отдельных клеток (настоящий синцитий) (Вестхайде, Ригер, 2008).

Явление целлюляризации никогда не наблюдалось у инфузорий, различные одноклеточные многоядерные организмы мы знаем, но обособления ядер мембранами у них не происходит. Филогенетический анализ, основанный на мор-

фологических данных, генных последовательностях и особенностях развития большинства животных, противоречит синцитиальной теории и поддерживает колониальную теорию (Рупперт и др., 2008; Brunet, King, 2022).

Исследования жизненного цикла креолимакса (см. 5.5.2) выявили стадии развития, по мнению авторов статьи, близкие к концепции целлюляризации (Suga, Ruiz-Trillo, 2013). Многоядерный ценоцит формирует мембраны, обособляющие ядра, причём ядра делятся синхронно, точно так же как в раннем развитии многоклеточных (в указанной работе приведено видео процесса). По этому признаку ихтиоспории оказались более схожи с животными, чем хоанофлагелляты (Suga, Ruiz-Trillo, 2013). У колониальных воротничковых жгутиконосцев (у тех из них, у кого этот процесс изучен) такая синхронность отсутствует: клетки, образующие колонию, делятся там вразнобой.

#### **5.5.3.4. Колониальные теории**

К этой группе относятся наиболее распространённые и общепризнанные гипотезы. Многоклеточный организм в рамках этих представлений является потомком колониального организма, сформированного в результате клонального размножения единственной клетки.

Множество существующих гипотез принято подразделять на два основных направления, различающихся по предполагаемым предкам и преобразованиям (Иванов, 1968; Малахов и др., 2019).

##### **5.5.3.4.1. Гипотезы первичной мобильности**

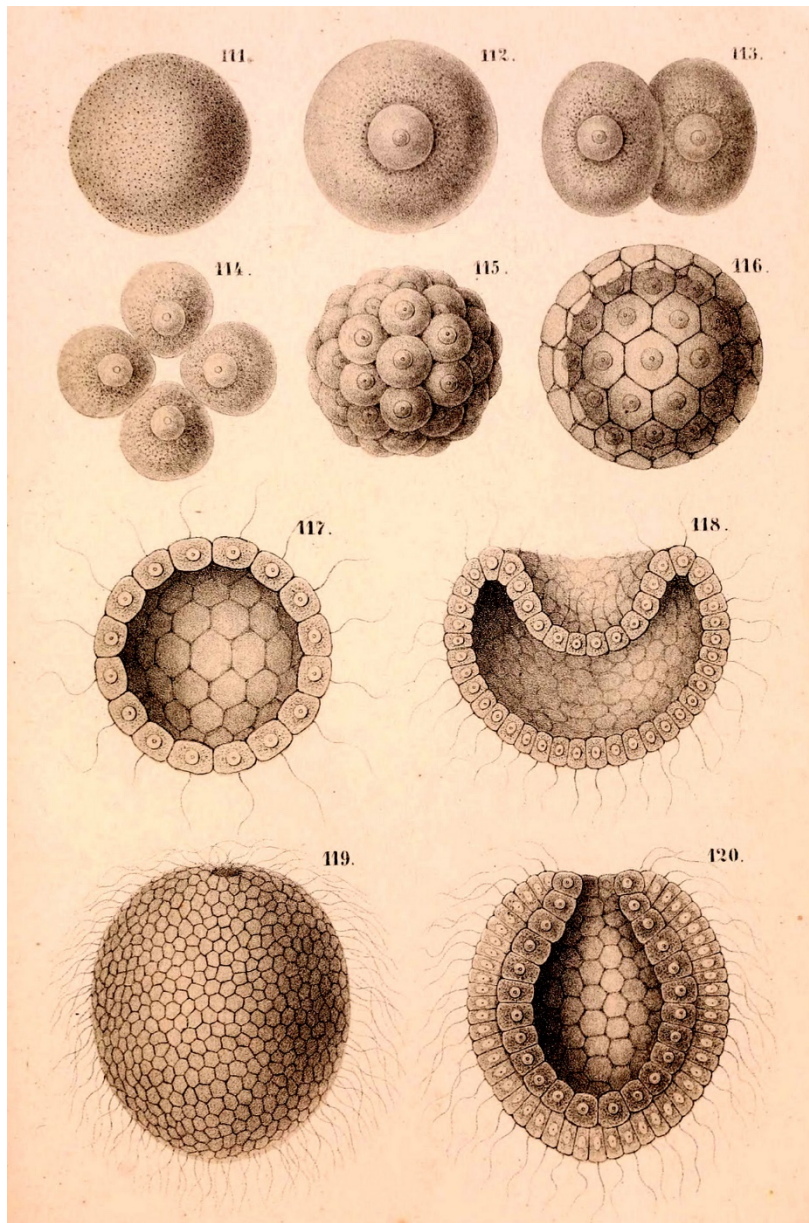
Представляют предка многоклеточных животных как колониальный организм с полостью внутри тела, ведущий подвижный, как правило, *нелагический* образ жизни. К этой группе представлений относятся гипотезы гастреи Геккеля (Haeckel, 1874), планулы Ланкестера (Lankester, 1877), фагоцителлы Мечникова (Metschnikoff, 1879), плакулы Бючли (Bütschli, 1884), билатогастреи Егерстена (Jägersten, 1955) и некоторые другие. Все эти концепции предполагают, что дифференцировка клеток появилась уже после возникновения многоклеточности.

Наиболее популярными и обоснованными из этой группы считаются гипотезы гастреи и фагоцителлы (Малахов и др., 2019), соответственно, далее ограничимся рассмотрением только этих двух вариантов.

**Гипотеза гастрей.** Автор — Эрнст Геккель (Haeckel, 1874, 1875, 1877). Основы гипотезы — идея о гомологии зародышевых листков у всех многоклеточных животных (Haeckel, 1872) и предположение о том, что начальные стадии их индивидуального развития кратко повторяют (рекапитулируют) соответствующие стадии эволюции Metazoa.

Геккель отметил, что яйцеклетки животных лишены жгутика, но часто обладают сократительной способностью, более того, у губок неоплодотворённые яйца представляют собой ползучие амёбоидные клетки (подтверждено Franzen, 1988; Ereskovsky, 2010). После оплодотворения зигота губки делится, давая начало шарообразной моруле, первоначально лишённой ресничек. Соответственно, он предположил, что и начальное формирование многоклеточных шло от одноклеточного амёбоидного организма (рис. 5.30) далее к колонии одинаковых амёбоидных клеток, потом — к морее (плотному шарообразному организму). В центре морееи накапливалось студенистое вещество, которое оттеснило клетки на периферию, так образовалась шарообразная свободно плавающая однослойная колония — бластезя, её клетки приобрели жгутики.





*Рис. 5.30.* Происхождение многоклеточных животных в соответствии с гипотезой гастрей Геккеля. 111—112 — одиночная амёбоидная клетка, похожая на яйцеклетку губок и свободноживущих амёб; 113—114 — клональное размножение клеток; 115—116 — морула; 117 — бласты; 118 — инвагинация стенки бласты; 119—120 — гастрей (Haeckel, 1877)

Впячивание стенки бласты внутрь (инвагинация) привело к возникновению двухслойного организма — гастрей. Она стала непосредственным предком многоклеточных животных, её аналог в онтогенезе многоклеточных — гастрюла. Геккель посчитал широкую распространённость этой эмбриональной стадии следом общего для всех животных эволюционного прошлого. Внешний слой клеток гастрей имел жгутики и выполнял локомоторные функции, а внутрен-

ний выстилал первичный кишечник и выполнял функцию пищеварения, которое предполагалось внутриволокнистым. Так, по гипотезе Геккеля, одновременно возникли первичный рот (*бластопор*) и закрытая первичная кишка. Гастрея на всех стадиях своего жизненного цикла плавала в толще воды, такой образ жизни называется голопелагическим, питалась она планктоном. Развитие Metazoa рассматривается как монофилетическое. Переход некоторых потомков к донному образу жизни — вторично приобретённый.

Геккель обнаружил и описал (Haeckel, 1870) загадочное существо — факультативно многоклеточную амёбу, которую назвал *Magosphaera planula* («шар фокусника») и которая, по его мнению, напоминала предка животных и подтверждала его гипотезу. Существо это повторно никогда больше не обнаруживали (Reynolds, Hülsman, 2008).

Гипотеза носит отчасти умозрительный характер и не объясняет причин инвагинации, но её роль в истории зоологии чрезвычайно велика, это была первая широко известная гипотеза происхождения многоклеточных животных.

В современных изложениях иногда предковую одноклеточную форму изображают со жгутиком и ошибочно приписывают авторство «жгутиковой гипотезы» происхождения многоклеточных Геккелю (см. ниже о гипотезе фагоцителлы) (Willmer, 1990; Brunet, King, 2017 и др.). Ошибка признана и исправлена, в частности, в фундаментальном издании «The Evolution of Multicellularity» (Brunet, King, 2022).

**Гипотеза фагоцителлы.** Автор — Илья Ильич Мечников (Metschnikoff, 1879, 1886). Концепция предполагает эволюцию многоклеточных животных от колониальных жгутиконосцев, основана на их сходстве с хоаноцитами губок и детальном изучении эмбрионального развития низших многоклеточных — губок и кишечнополостных (рис. 5.31). До Мечникова иногда губок рассматривали как специализированных хоанофлагеллят, а вовсе не животных (Brunet, King, 2022).

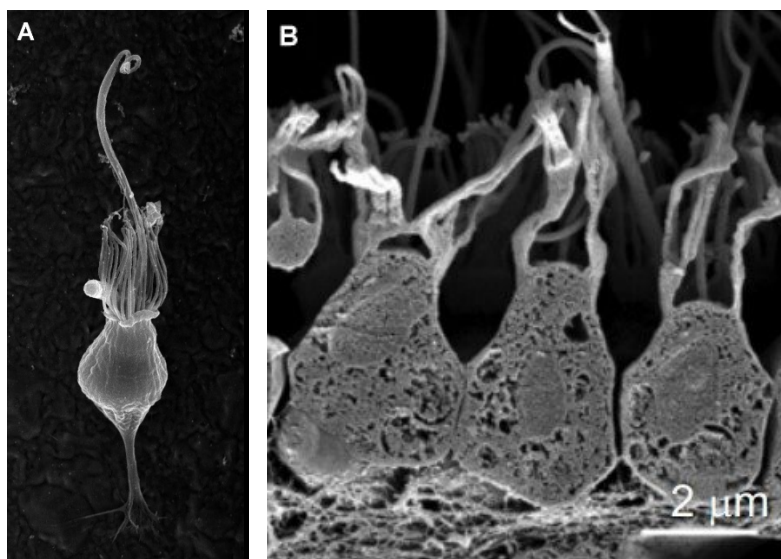


Рис. 5.31. А – жгутиконосец *Salpingoeca rosetta*, сканирующая электронная микрофотография прикрепленной формы (<http://www.dayel.com/choanoflagellates/>, Mark Dayel. Лицензия CC BY-SA 3.0); В – хоаноциты губок (по Leys, Hill, 2012)

Одноклеточный предок — жгутиконосец, формирующий свободно плавающую однослойную шаровидную колонию. Дальнейшее формирование круглой бластулы Мечников объясняет трёхмерным делением клеток. Он установил, что в процессе образования двухслойной стадии в них происходит не впячивание стенки, а в основном иммиграция — вползание отдельных клеток стенки бластулы в её полость. Может происходить также расслоение зародыша. Бластопор при этом не образуется.

Жгутиконосцы, которые питались путём фагоцитоза, после захвата пищевых частиц отдельными клетками теряли жгутики и обратно погружались внутрь колонии, формируя рыхлую внутреннюю массу клеток (рис. 5.32). Так себя ведут клетки губок, которые, получив пищу, превращаются в амёбоидные клетки и мигрируют в паренхиму. В дальнейшем такая временная дифференцировка стала постоянной: наружный жгутиковый слой обеспечивал движение, а клетки внутренней массы (фагоцитобласта) — переваривание пищевых частиц, которые они захватывали через поры между клетками наружного слоя. Этот примитивный процесс образования гастролы Мечников считал первичным, а инвагинацию — следствием сокращения и упрощения развития в процессе эволюции. Эта гипотетическая стадия получила название «фагоцителла».

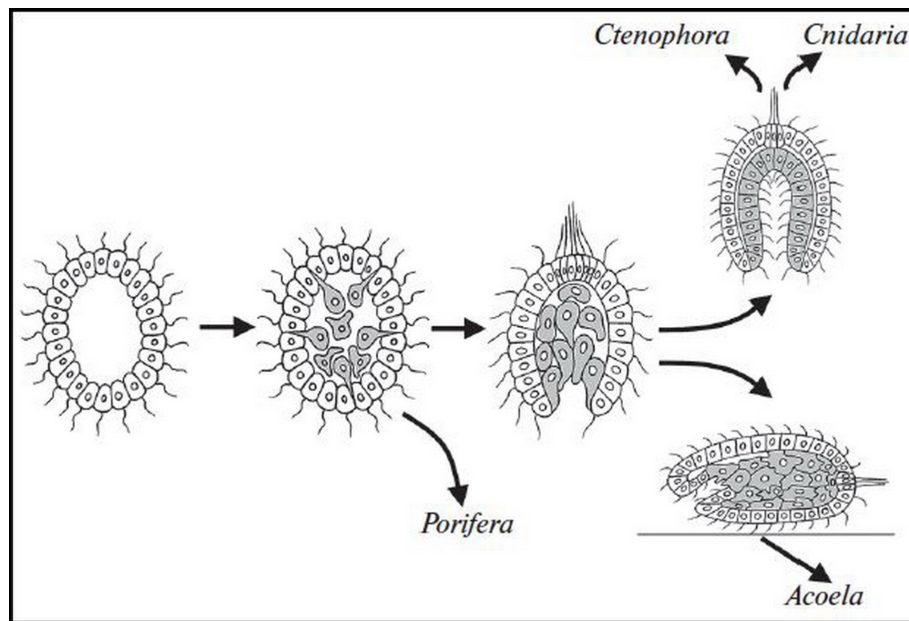


Рис. 5.32. Происхождение многоклеточных животных в соответствии с гипотезой фагоцителлы (Малахов и др., 2019)

Современные группы животных сформировались при переходе к жизни на дне. После появления рта, но до появления кишечника при переходе к ползанию возникли бескишечные турбеллярии. Рот у них сместился на брюхо, и они стали двустороннесимметричными. После появления кишечника часть потомков фагоцителлы перешли к сидячему образу жизни на дне — и дали начало кишечнополостным.

Гипотетический предок Metazoa, по мнению Мечникова, напоминал безротовую планулу гидроидных Hydrozoa. Однако она не может быть моделью самостоятельного организма, поскольку это не более чем короткоживущая личиночная стадия и отсутствие бластопора у неё объясняется отсутствием питания как такового.

Предполагается, что наиболее примитивная ныне существующая форма, напоминающая гипотетическую фагоцителлу — *Trichoplax* (тип Пластинчатые). Однако не исключено, что простота устройства трихоплакса может оказаться и следствием вторичной дегенерации. Его полностью прочитанный геном оказался сложнее, чем предполагалось, что указывает на вторичное упрощение этого организма (Srivastava et al., 2008).

Предложен несколько доработанный вариант схемы преобразований колониальной розетки хоанофлагеллят (Nielsen, 2008; 2023). Первоначально в этой ро-

зетке клетки расположены в виде сферы, окружающей общий внеклеточный матрикс. Следующая стадия, названная хоанобластеей, состояла из связанных межклеточными соединениями хоаноцитов и непитающихся клеток, образующих герметичную сферу. У развитой хоанобластеи амёбоидные клетки заселили внутреннее пространство колонии. Схема весьма напоминала раннюю фагоцителлу Мечникова, что отмечал и сам Нильсен (2008).

Гипотеза Мечникова проигрывает в популярности гипотезе Геккеля, но скорее по историческим причинам: личность Эрнста Геккеля неразрывно связана с началом развития дарвинизма, и он очень известен, а Мечников отошел от зоологии и эмбриологии и позднее был больше связан с иммунологией.

Мечников создал вполне правдоподобную гипотетическую картину эволюционного становления Metazoa и первых этапов их филогенетического развития. В дальнейшем было подтверждено широкое распространение иммиграции клеток при гастрюляции у организмов со спиральным дроблением (Иванова-Казас, 1959). Гипотеза объясняет множество эмбриологических и сравнительно-анатомических фактов, непонятных с точки зрения других гипотез (Иванов, 1968).

Анализ сравнительно-эмбриологических и молекулярно-биологических данных приводит к выводу о том, что у губок и Eumetazoa в раннем эмбриогенезе разошлись направления морфогенеза. У губок он привел к формированию водоносной системы как средства улавливания и доставки пищевых частиц в различные части животного. У эуметазоев морфогенез приобрел характер гастрюляции, в ходе которой формировались зародышевые листки и пищеварительная система (Дондуа, Костюченко, 2013). Разработан эволюционный сценарий, описывающий, как свободно плавающая непитающаяся личинка могла постепенно превратиться в плавающую питающуюся личинку (трохофору) (Nielsen, 2013). Взрослые стадии книдарий (сидячих) и билатерий (ползающих) в таком сценарии рассматриваются как более поздние дополнения к жизненному циклу (Nielsen, 2013).

#### **5.5.3.4.2. Гипотезы первичной седентарности**

Это вторая группа гипотез в рамках колониальной концепции происхождения многоклеточных, согласно которой первична не плавающая пелагическая

форма, а прикрепленная донная. Наиболее подробно разработана и популярна в этой группе **гипотеза синзооспоры** А. А. Захваткина (1949), известная также как «гипотеза интеграции жизненного цикла простейших в онтогенез многоклеточных».

В рамках этой гипотезы предполагается, что общий предок всех животных был прикреплен ко дну, и его жизненный цикл включал и донную стадию, и пелагическую в виде расселительных личинок — синзооспор. Способ питания — подгон ресничками потоков воды со взвешенными в них мелкими пищевыми частицами, губки так питаются до сих пор. Захваткин впервые предложил рассматривать эволюцию не особей, а жизненных циклов целиком. Согласно его гипотезе, многоклеточные произошли от колониальных заднежгутиковых протистов, которые вели прикрепленный образ жизни.

В жизненном цикле гипотетического предка одноклеточная материнская особь не делится сразу на две дочерние, а сначала избыточно растёт без деления, многократно увеличиваясь. Затем она приступает к серии *палинтомических делений* (между ними нет стадии роста), что напоминает дробление. Так образуются одноклеточные мелкие расселительные стадии — зооспоры. После оседания одиночной зооспоры на дно за счёт её деления формируется новая колония. На следующем эволюционном этапе жгутиковые зооспоры, образовавшиеся в результате палинтомического деления зиготы, не разъединялись, а формировали многоклеточную плавающую колонию — синзооспору. По мнению Захваткина, бластулообразные личинки, характерные для многих Metazoa, представляют собой не что иное, как синзооспоры. Как самостоятельный вид они никогда не существовали, а представляли собой личиночную непитающуюся пелагическую расселительную стадию, такая многоклеточная личинка имела больше шансов на выживание в сравнении с одноклеточными зооспорами. Синзооспора после прикрепления к субстрату сразу давала начало уже не одиночной особи, а колонии жгутиконосцев. В процессе эволюции у синзооспоры, предположительно, сформировалась *неотения* (способность размножаться на личиночной стадии) и утратилась взрослая сидячая стадия.

От такого жизненного цикла — один шаг до перехода к многоклеточности. Суть преобразования состояла в том, что палинтомические поколения клеток окончательно утратили свою самостоятельность одноклеточных индивидов и уже в рамках единого организма превратились в *бластомеры* — эмбриональные клетки. Таким образом, палинтомию можно считать средством перехода от индивидуальности одноклеточных к индивидуальности многоклеточных (Захваткин, 2008).

Исходя из современной версии гипотезы первичной седентарности предок Eumetazoa должен был обладать следующими чертами (Малахов и др., 2019):

- 1) это был двухслойный организм с прослойкой соединительной ткани, которая могла содержать клеточные элементы;
- 2) он вел пелагический образ жизни;
- 3) он обладал радиальной (осевой) симметрией, которая характерна для первично-пелагических организмов;
- 4) он имел ресничный способ *локомоции*;
- 5) он двигался *оральным полюсом* вперед.

Такой набор признаков предполагает, что исходной (базальной) группой Eumetazoa являются гребневики, которые, предположительно, утратили первичную бентосную фазу своего жизненного цикла. Это подразумевает неотеническое происхождение всех эуметазоев и исходный для них пелагический образ жизни (Mikhailov et al., 2009; Малахов и др., 2019).

Предложена схема, объединяющая идеи гипотез гастрюлы и синзооспоры, в рамках которой возникают две специализации — донные фильтраторы (губки) и планктонные организмы, которые утратили бентосную стадию (Mikhailov et al., 2009). Расшифровка преобразований приведена в подписи к рис. 5.33.

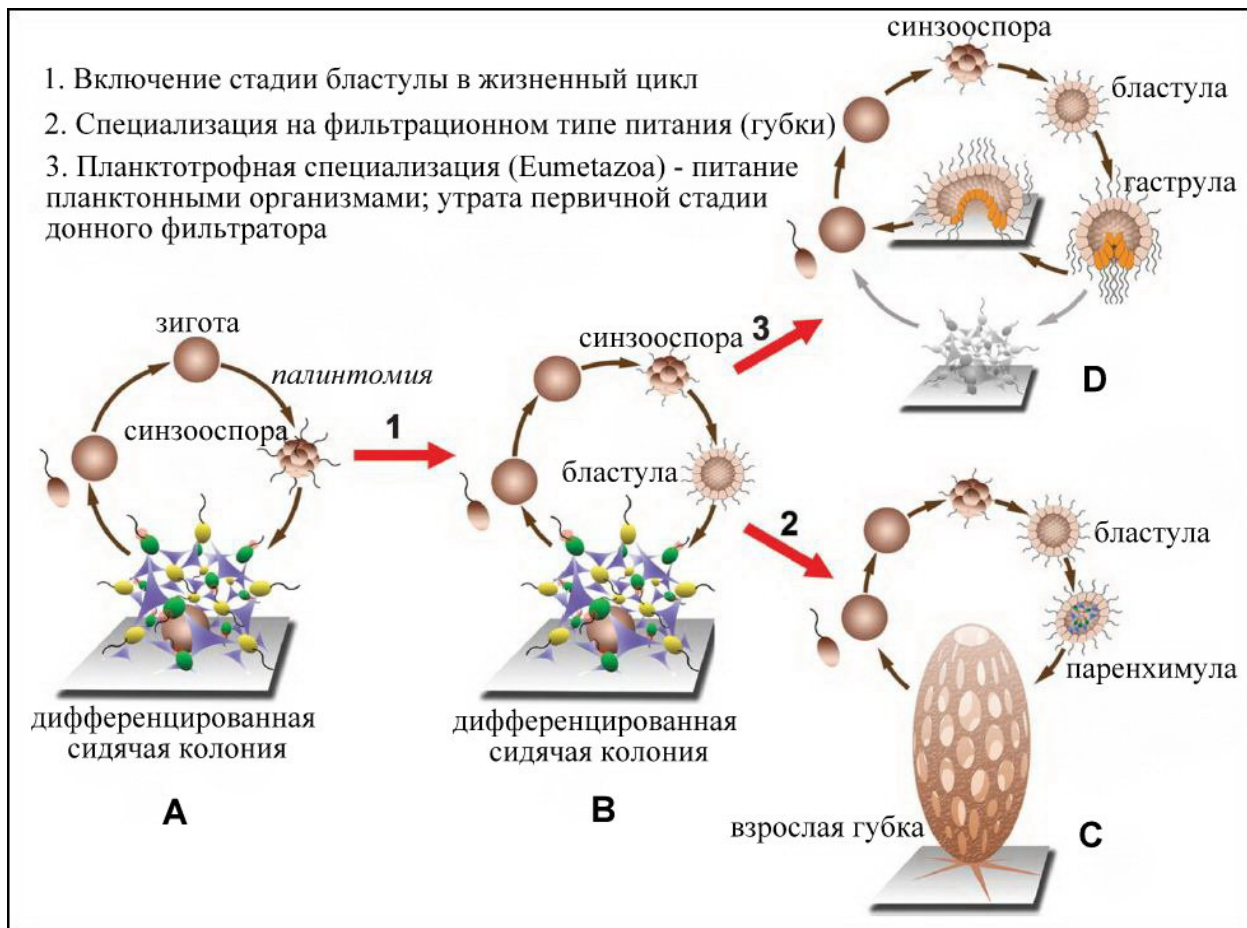


Рис. 5.33. Эволюционные сценарии формирования ранних метазоа:

А — древнейший предок со сложным жизненным циклом; В — появление более крупных личиночных стадий – многоклеточной синзооспоры и бластулы; С — развитие крупных лецитрофных (не питающихся и использующих запасы, полученные от материнского организма) личинок в эволюции губок – появление паренхимулы, несущей различные типы клеток взрослой губки; D — появление питающихся личинок в эволюции Eumetazoa.

Развитие первичного кишечника (окрашен в оранжевый цвет) как приспособления для поимки многоклеточной добычи. Переход к неотении и утрата сидячей фильтрационной стадии (По: Mikhailov et al, 2009, перевод надписей на русский с разрешения авторов)

Первоначальный вариант гипотезы синзооспоры (Захваткин, 1949) был расширен и дополнен генетическими данными (Mikhailov et al., 2009). В её рамках рассматривается не только происхождение многоклеточных животных, но и формирование дифференцированных типов клеток — как переход от временной к пространственной дифференцировке (Захваткин, 1949; Mikhailov et al., 2009; Sebé-Pedrós et al., 2017).



Эволюционное начало многоклеточности животных должно было также включать появление способности к формированию и регуляции дифференциальной активности генов, ведущей к различным типам клеток (de Mendoza et al., 2015). Гомологи многих генов многоклеточных, участвующих во взаимодействии и дифференцировке клеток, обнаружены в различных линиях одноклеточных организмов (см. 5.5.2), что позволяет отнести их происхождение ко временам ещё до появления Metazoa. Распределение этих генов по разным линиям весьма неоднородно и мозаично, что предполагает множественную потерю генов в большинстве линий (Suga et al., 2013; Richter et al., 2018). Можно предположить, что последний общий предок хоанозоидов обладал мозаикой черт, которые не были полностью реализованы ни у одного из его ныне живущих родственников или потомков.

Многие современные одноклеточные эукариоты могут переключаться между различными фенотипами клеток в течение своей жизни. Эти фенотипы, представленные в рамках одного вида, например амёбоидный и жгутиковый, являются собой не примеры кратковременной фенотипической пластичности, а стабильные типы клеток, подобные клеткам животных. Было высказано предположение, что эти различные типы клеток многоклеточного организма могут появиться просто путём избирательного включения или выключения транскрипции модулей, специфичных для клеточного типа, в соответствии с программой развития (Brunet, King, 2017). То есть метазои использовали ранее существовавшие механизмы для интеграции различных типов клеток, возникающих на разных стадиях жизненного цикла предков, в одно многоклеточное тело. Предположительно первые клетки животных могли переходить из одного состояния в несколько других подобно стволовым клеткам (Sogabe et al., 2019).

Примером организма, способного к переключению между разными фенотипами, является свободноживущая амёба *Naegleria gruberi*. Она обладает способностью формировать три типа клеток, резко различающихся по морфологии: амёбоидных, делящихся митозом, жгутиковых (неделяющихся) и покоящихся цист (Fulton, 1970). Переход от амёбоидной формы к жгутиковой у этого организма сопровождается формированием полного цитоскелета микротрубочек (Fulton, 1993). Генетический анализ показал сложность генома, наличие в нём

многочисленных интронов, сложность закодированного метаболизма. Предполагается, что этот вид способен к половому размножению (Fritz-Laylin et al., 2011). Преобразования этой неродственной хоанофлагеллятам и метазоям формы послужили основой для гипотезы Уилмера (Willmer, 1970), сходной с гипотезой Захваткина.

Таким образом, разрыв в структурной и генетической сложности, разделяющий многоклеточные и одноклеточные организмы, оказывается не столь поразительным, как следует из теории гастреи (Mikhailov et al., 2009). Получается, что уже в первых многоклеточных организмах работала привычная нам схема, когда в разных клетках с идентичным генотипом формировались разные фенотипы, то есть в разных клетках работали различные гены. Предполагается, что такая интеграция нескольких клеточных типов сформировала единый многоклеточный организм-фильтратор, исходный для всех Metazoa.

Ключевым моментом в происхождении Eumetazoa был переход от микрофагического питания, свойственного воротничковым жгутиконосцам и губкам, к макрофагии. Переход к хищничеству, овладению крупной (относительно самого хищника) добычей привело к появлению мускулатуры и нервной системы, то есть того, что отличает Eumetazoa от губок и хоанофлагеллят (Малахов, 2011).

Теория синзооспоры в современной форме становится всё более популярной. Сравнивая нынешнее состояние теорий гастреи, фагоцителлы и синзооспоры, создаётся впечатление, что мы движемся к их синтезу. Предложена модель максималистичного варианта жизненного цикла древнейшего представителя Metazoa (Brunet, King, 2022). Она включает несколько форм факультативной многоклеточности и сочетает в себе несколько дополнительных фенотипов, отмеченных у одноклеточных родственников животных. Максималистичный вариант — это предполагаемая сумма возможностей, в реальной истории мог быть реализован один или несколько сокращённых вариантов.

## **5.6. Проблема индивидуальности организма**

Наше обычное представление об индивидуальности организма близко соответствует лишь небольшому числу таксонов, хотя и прежде всего тем, с которыми мы наиболее хорошо знакомы (Buss, 1988). Однако при переходе от од-

ноклеточных живых организмов к многоклеточным возникает проблема определения индивидуальности организма: в каком случае нужно считать самостоятельным индивидуумом клетку, а в каком — единым индивидуумом является совокупность клеток?

Еще в начале XX века было предложено говорить о существовании индивидуальностей трёх последовательных уровней, или трёх рангов:

- 1) индивидов — клеток;
- 2) индивидов — многоклеточных организмов;
- 3) индивидов — кормусов, то есть высоко интегрированных колоний Metazoa (Hertwig, 1906, 1923 — цит. по Иванов, 1968).

Ключевыми характеристиками индивидуальности традиционно считаются: 1) генетическая однородность клеток; 2) генетическая уникальность; 3) физиологическое единство и автономия (Santelices, 1999).

Согласно определению Д. Халла (Hull, 1980, с. 336), индивидуумы — это «пространственно-временные локализованные сплоченные и непрерывные сущности (исторические сущности)», однако это определение не выделяет грань, переходя через которую, скопление скрепленных друг с другом клеток становится индивидуумом. Существует мнение, что совокупность генетически идентичных, но недифференцированных клеток не может быть индивидуальным организмом; следовательно, можно сказать, что индивидуальный многоклеточный организм развился только после клеточного разделения труда (Michod, 2005; Okasha, 2006).

Большинство биологов в практической деятельности неявно определяют отдельный организм как один геном в одном теле (Folse, Roughgarden, 2010). Это определение основано на физиологических и генетических критериях, но является проблематичным для очень разных биологических сущностей: агрегативных многоклеточных, в том числе химер (см. 5.4.1), ценобиев (см. 5.4.2.1), некоторых колониальных организмов (см. 5.4.2.2), лишайников (см. 5.4.2.3.2) — в этих случаях клетки могут различаться по геному и/или по автономности поведения. Неожиданно то, что многоклеточные магнитотактические прокариоты, в отличие от прочих бактерий и архей, демонстрируют очень

высокую степень единства, когда одиночная клетка вне многоклеточного организма не выживает (см. 5.4.2.3.1).

Еще одна проблема — у некоторых организмов различия между индивидуумом и группой являются неоднозначными. Так происходит при клональном размножении у представителей всех трёх доменов, когда потомки — это группа, но генотип у них близкий к идентичному; похожая ситуация в модулярных организмах (см. 5.4.2.3.4). В качестве пояснения: модулярное растение, такое, например, как клон тополей, состоит из множества взаимодействующих, но автономных модулей, и является не отдельным индивидуумом, а скорее группой связанных почти идентичных модулей. Гибель отдельных из них не означает генетической смерти всего клона, и это различие является непрерывно изменяющимся признаком. То есть можно сказать, что степень индивидуальности, которой обладают эти растения, постоянно меняется (Sackville Hamilton et al., 1987).

Проблема индивидуальности возникает и тогда, когда мы рассматриваем многоклеточный организм вместе с его симбионтами. К примеру, человек зависит от обитающих внутри него бактерий, численность которых многократно превышает количество наших собственных клеток, и все эти бактерии являются самостоятельными организмами. То есть организм-хозяин вроде бы и индивидуум, но зависящий от своих симбионтов/паразитов, а они — зависят от него, формируя с ним единую систему. Двойственность этой ситуации давно обращала на себя внимание исследователей, и было несколько попыток создать концепцию, которая бы отражала систему, состоящую из совокупности организма-хозяина и особей других видов, связанных с ним и живущих в нём и вокруг него. Хотя у этих концепций были разное назначение, но анализировали они одну и ту же систему. Привели эти попытки к совершенно разным результатам:

В. Н. Павловский (1937, с. 1392) определил, что «изучение паразитов не должно ограничиваться только одним фаунистическим направлением. Необходимо изучение всего паразитарного населения организма хозяина», и Павловский ввел понятие *паразитоценоз* — совокупность паразитов разных видов, населяющих особь организма-хозяина. Это понятие благополучно прижилось в паразитологии и экологии, стало основой для формирования отдельной науки под названием «паразитоценология». Паразитоценоз включает и эндо-, и экто-

паразитов организма-хозяина и учитывает их биоценотические связи и функционирование в составе биоценоза.

Немецкий биолог-теоретик А. Мейер-Абич ввел понятие *голобионт* (Meуer-Abich, 1943. — Приводится по: Baedke et al., 2020) как совокупность организма-хозяина и особей других видов, которые живут в нём и вокруг него. В 1940—60-х годах Мейер-Абич разработал всеобъемлющую теорию эволюционных изменений посредством «холобиоза». Она выглядит вполне современно, поскольку он предвосхитил многие элементы более поздней эндосимбиотической теории Маргулис (см. 4.2.1) и обращался к принципам сегодняшней эволюционной биологии развития (эво-дево) (Baedke et al., 2020), однако его работы сейчас забыты почти полностью.

Третья попытка формирования концепции принадлежит Линн Маргулис. Она независимо использовала термин «голобионт» в книге «Симбиоз как источник эволюционных инноваций» (Margulis, Fester, 1991) в смысле, аналогичном использованию Мейер-Абича, но именно её теперь обычно рассматривают как источник этой концепции.

В современном понимании голобионт — это совокупность тесно связанных видов, которые вместе образуют дискретную экологическую единицу, включающую в себя хозяйский организм, *виром*, *микробиом* и совокупность любых других организмов, которые тем или иным образом способствуют функционированию целого (Margulis, Fester, 1991; Gilbert, Tauber, 2016; Ugarelli et al., 2017). Голобионты отличаются от суперорганизмов; суперорганизмы состоят из множества особей одного и того же вида, и этот термин обычно применяется к эусоциальным животным. Колонию муравьёв описывают как суперорганизм, тогда как отдельный муравей и связанные с ним бактерии, грибы и т. д. являются голобионтом (Bordenstein, Theis, 2015).

Таким образом, к перечисленным выше трем рангам индивидуальностей, предположительно, нужно добавить ещё как минимум два:

индивидов — эусоциальных организмов (суперорганизмы);

индивидов-голобионтов.

Исходя из перечисленных сложностей было сформулировано мнение, что определение индивидуальности не должно основываться отдельно ни на фи-

зиологических, ни на генетических признаках, а скорее на их совокупности с учетом эволюции взаимодействия вида и среды его обитания (Santelices, 1999). Такой подход может быть использован на разных уровнях биологической организации.

Понятие «индивидуум» используется и в биологии, и в философии, желающим подробно ознакомиться с современными представлениями можно обратиться к Стэнфордской энциклопедии философии (доступна в Интернете с полноценным русским переводом). Разные стороны понятий «личность», «организм», «индивидуум» (в том числе физиологический и эволюционный) рассмотрены здесь в обзоре «Биологические индивидуальности» (Wilson, Barker, 2021). Иной, более популярный, вариант анализа близких вопросов, в котором больше биологии и меньше философии, представлен в книге Е. Н. Панова «Бегство от одиночества» (2001).

В рамках создания обобщённых представлений об этом вопросе представляется рациональным использовать точку зрения В. Н. Беклемишева (1964), согласно которой Metazoa отличаются от простейших скорее «характером своей многоклеточности», чем её наличием. Многоклеточный организм, прежде всего, характеризуется очень высокой степенью интеграции, которая делает его самостоятельной особью и которая превращает его клетки, утрачивающие свою индивидуальность, в части, подчиненные целому организму.

## **5.7. Очень краткий обзор ископаемых остатков многоклеточных организмов**

Если рассматривать не только собственно многоклеточные организмы, но и многоклеточные сообщества прокариотов, то первые их следы — строматолиты — характерные слоистые минеральные отложения, которые являются результатом жизнедеятельности бактериальных матов (см. 5.4.1.2) (рис. 5.34).



Рис. 5.34. Строматолит в разрезе. Кочабамба, Боливия (Didier Descouens, [https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/f/fd/Stromatolites\\_Cochabamba.jpg](https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/f/fd/Stromatolites_Cochabamba.jpg))

Максимальный возраст таких отложений — около 3,7 млрд лет (Garwood, 2012). Первоначально они формировались на шельфе, но не на самом мелководье, а под слоем воды, достаточным для защиты от ультрафиолетового излучения. Они продуцировали огромное количество органики и этим создали условия для формирования, питания и дальнейшего процветания сначала простейших эукариотов, а потом и первых многоклеточных организмов (Budd, Jensen, 2017).

Самые древние из обнаруженных на сегодняшний день организмов, достоверно идентифицированных как многоклеточные эукариоты, — это ископаемые красные водоросли *Bangiomorpha pubescens*, возраст около 1000 млн лет (Butterfield, 2000; Gibson et al., 2018). У них обнаружены дифференцированные опорные и репродуктивные клетки. Образование спор и гамет показывает, что они размножались половым путём, это является самым старым зарегистриро-

ванным таким явлением в летописи окаменелостей (Butterfield, 2000) (рис. 5.35).

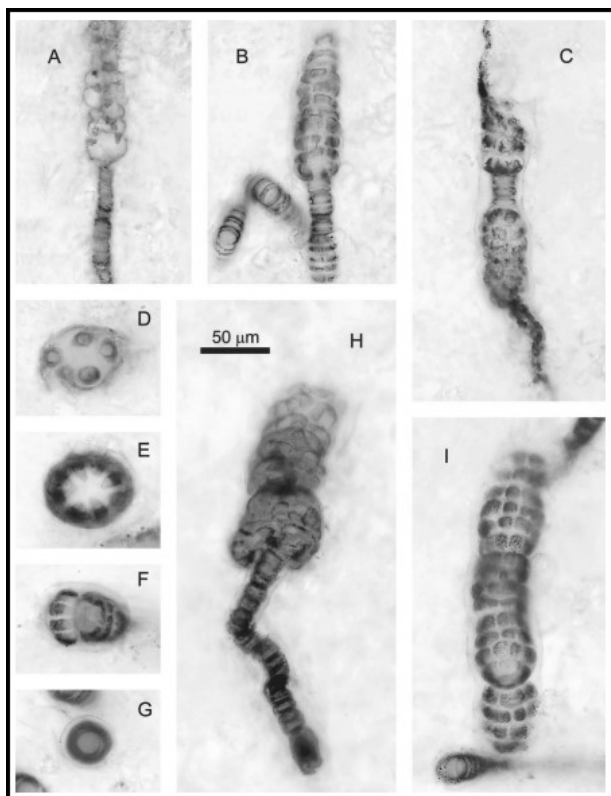


Рис. 5.35. Древнейший обнаруженный ископаемый представитель эукариотов — красная водоросль *Bangiomorpha pubescens* (Butterfield, 2000)

Древнейшая обнаруженная многоклеточная зелёная водоросль *Proterocladus antiquus* возрастом также около 1000 млн лет обнаружена в Северном Китае. Она представляет собой таллом с дифференцированными клетками и асимметричными ветвями (Tang et al., 2020).

Вероятно, древнейшие найденные грибы — это многоклеточные микрофоссилии с органическими стенками, сохранившиеся в сланцах Арктической Канады, возраст которых датируется примерно 1010—890 млн лет назад (Loron et al., 2019).

Существует целый ряд проблематичных окаменелостей, идентификация которых не ясна. Один из примеров — *Grypania spiralis*, иногда интерпретируемая в литературе как ранний эукариот, имеет возраст около 1,87 млрд лет (Nap, Runnegar, 1992). Грипания — это трубчатая, лентообразная окаменелость длиной до 10 мм, выглядит как тонкая чёрная спиралевидная углеродистая полос-



ной до 10 мм, выглядит как тонкая чёрная спиралевидная углеродистая полоска, сформированная сжатием горной породы, часто в виде пучков. Первоначально её отнесли к водорослям из-за большого размера и структурной жёсткости, но никаких конкретных эукариотических признаков у неё не найдено, и потом было признано (Knoll et al., 2006), что это, вероятно, нитевидная бактерия, но не эукариот. Возможно, это не один вид, а несколько близких (Agić, 2021).

Существуют и ещё более древние находки, идентификация которых именно как многоклеточных эукариотов подвергается сомнению. Остаётся спорным, представляют ли эти окаменелости истинные многоклеточные организмы или колонии, являются ли они эукариотами или прокариотами, и даже представляют ли они биологические или абиотические структуры. Наиболее древний из таких образцов — загадочный маленький грибообразный организм, названный *Diskagma buttonii* (0,3—1,8 мм) возрастом 2,2 млрд лет (Retallack et al., 2013). Находка непонятна, поскольку анализ с использованием нескольких генов, кодирующих белок, предполагает, что грибы возникли около 1,5 млрд лет назад (Heckman et al., 2001). Известны и более крупные объекты размером до 12 см, найденные в Габоне. По мнению описавших их авторов, это колониальные организмы, скорее всего, эукариоты. Их возраст оценивается в 2,1 млрд лет (Albani et al., 2010).

Первые многоклеточные организмы были мягкотелыми, без наружных или внутренних скелетов. Формировались они в условиях низкого содержания кислорода, и в настоящее время в таких зонах животные имеют малый размер, тонкое тело и, как правило, не содержат минерализованных элементов (Rhoads, Morse, 1971; Levin, 2003). Если клеточные стенки грибов и растений состоят из сравнительно прочных материалов, то клеточные мембраны животных являются гораздо более эфемерными и могут оставить след в палеонтологической летописи только в виде отпечатков, причём для этого необходимо совпадение множества условий. То есть шансы сохраниться в палеонтологической летописи для таких существ минимальны. Поэтому истоки эволюции Metazoa прослеживаются плохо, а приводимые датировки обнаруженных объектов не обязательно отражают начало периода их существования, возможно, это только вре-

мя, максимально благоприятное для сохранения таких отпечатков (Журавлёв, 2014; Sperling, Stockey, 2018).

Со времен вендского периода до нас дошли отпечатки многообразных бесскелетных существ («вендобиионты», «эдиакарская фауна»), которые встречаются в отложениях возрастом 579—543 млн лет (Martin et al., 2000; Laflamme et al., 2013) (рис. 5.36).

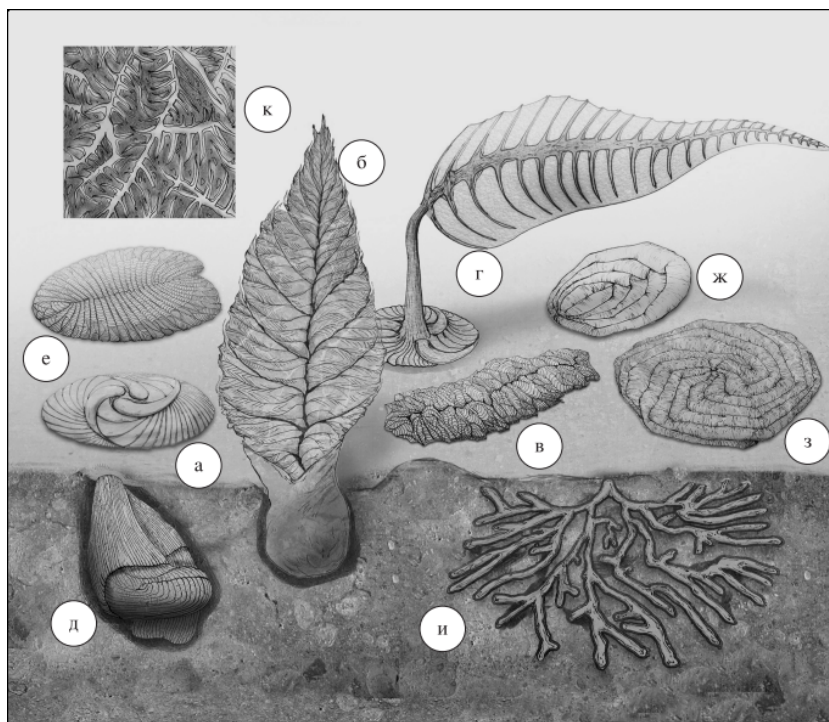


Рис. 5.36. Эдиакарские Vendobionta:

*а* — *Tribrachidium* (Triradialomorpha); *б, к* — *Beothukis* (Rangeomorpha); *в* — *Fractofusus* (Rangeomorpha); *з* — *Charniodiscus* (Arboreomorpha); *д* — *Pteridinium* (Petalonamae); *е* — *Dickinsonia* (Proarticulata); *ж* — *Paravendia* (Proarticulata); *з* — *Eoandromeda*; *и* — *Nilpenia*.

Реконструкции животных с изменениями даны по: Иванцов (2004); Сережникова (2007); Grazhdankin, Seilacher (2002); Brasier, Anticliffe (2008); Zhu et al. (2008); Brasier et al. (2012); Droser et al. (2014). ©Художник Всеволод Абрамов (Журавлёв, 2014)

Весьма вероятно, что не все они были животными. У них относительно мягкое тело без твёрдых частей, таких как наружный или внутренний скелет, они не были активно передвигающимися. По внешнему виду их сравнивают с тонкими надувными матрасами, обычно плоскими и наполненными жидкостью. В палеонтологической летописи от них сохраняются фактически только отпе-

чатки (рис. 5.37). Такова дикинсония *Dickinsonia*, химическим анализом подтверждено, что этот организм относился к животным (см. на реконструкции на рис. 5.36, е). Предположительно представляет собой одну из базальных ветвей животного царства наряду с трихоплаксом и губками (Bobrovskiy et al., 2018).

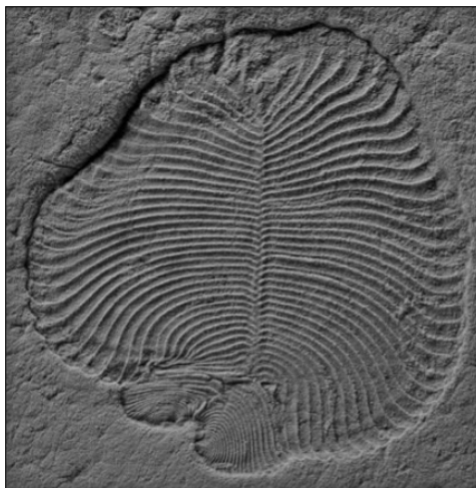


Рис. 5.37. Отпечаток дикинсонии (*Dickinsonia*) из эдиакарских отложений Белого моря в Архангельской области (Ivantsov et al., 2020)

Вендобионты (могли быть приспособлены к осмотрофному питанию в условиях океана, насыщенного растворённым, дисперсным и коллоидным органическим веществом, который продуцировали бактериальные маты (Журавлёв, 2014; Городилов, 2019). Эти предшественники Metazoa могли либо внедряться в мат или прилипнуть к нему, либо они как бы паслись на матах, сощипывая поверхностный слой без использования всей плёнки (Городилов, 2019).

У вендобионтов встречаются почти все формы симметрии, в том числе необычная — двухсторонняя со сдвигом. Их размер достигал одного метра (Федонкин, 1981, 1987; Соколов, 1997). До недавнего времени эти организмы считали древнейшими формами Metazoa, представителями разных типов многоклеточных животных, полностью вымерших и не оставивших потомков (Buss, Seilacher, 1994). В настоящее время большинство этих ископаемых либо объединяют в сестринскую группу по отношению к Metazoa, либо рассматривают как остатки разных полностью вымерших групп, им не родственных (Вестхайде, Ригер, 2008). Существует и предположение, что макроскопические вендобионты могли быть многоядерными одноклеточными организмами (Seilacher,

2007). Только отдельные формы вендобионтов сейчас считаются ранними Metazoa или даже Bilateria (Budd, Jensen, 2017).

В эдиакарских и даже более древних отложениях (1 млрд — 600 млн лет назад) обнаруживают также следы ходов, вероятно, проделанных в грунте многоклеточными животными (Вестхайде, Ригер, 2008). Предполагается, что по мере развития билатерий их роющее поведение уничтожило субстраты с преобладанием бактериальных матов, с которыми были связаны загадочные эдиакарские таксоны, что в дальнейшем и привело к их постепенному исчезновению (Budd, Jensen, 2017).

Период стремительного формообразования, охвативший конец эдиакарского — начало кембрийского периодов, явился событием, которому предшествовала сборка метазойного генома у предков многоклеточных Metazoa, длившаяся ориентировочно более миллиарда лет. Данные молекулярной филогенетики и модель молекулярных часов свидетельствуют о довендском происхождении первых многоклеточных животных, но в зависимости от методики анализа момент появления метазоа определяется в широких временных рамках — от 1500 до 700 млн лет назад (Федонкин, 2000).

В начале кембрийского периода (540 млн лет назад) сформировались организмы, обладавшие минеральными скелетами. Практически одновременно появилось подавляющее большинство типов животных из существующих сейчас на Земле (Valentine et al., 1999; Adoutte et al., 2000). Событие получило название «кембрийский взрыв», или «кембрийская скелетная революция». Продолжительность наиболее активного периода кембрийского взрыва — всего около 5 млн лет (Городилов, 2019).

Такой интенсивности формирования типов на Земле не было ни до, ни после. Необычно то, что при обширной представленности новых типов обнаружено очень скромное видовое разнообразие, что Стивен Гулд (Gould, 1989) назвал центральным парадоксом раннего периода эволюции многоклеточных.

Собственно, взрыв видового разнообразия животных произошел гораздо позднее — только в пермском периоде (250 млн лет назад). Палеонтологическая летопись показывает, что между членистоногими, онихофорами, тихоходками, приапулидами, волосатиками, объединяемыми ныне в единую ветвь эво-

люции, существовало множество переходных форм, обитавших в морской среде и вымерших ещё в раннем палеозое (Журавлёв, 2014) (рис. 5.38).

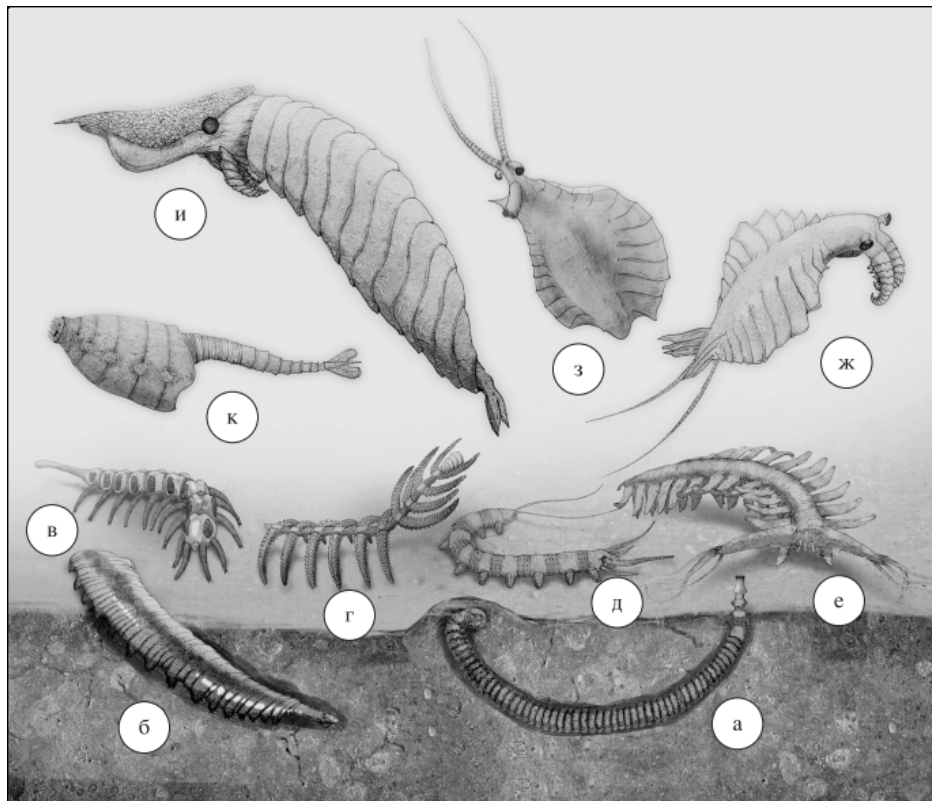


Рис. 5.38. Кембрийские Ecdysozoa:

*а* — палеосколецидный червь; (*б—е*) — ксенузии: *б* — *Mureropodia*, *в* — *Microdictyon*, *г* — *Diania*, *д* — *Antennacanthopodia*, *е* — *Pambdelurion*, (*ж—к*) — аномалокарииды: *ж* — *Amplectobelua*, *з* — *Nectocaris*, *и* — *Hurdia*, *к* — ветуликолия (*Vetulicola*).

Реконструкции животных с изменениями даны по Budd (1998); Hou et al. (1999); Aldridge et al. (2007); Daley et al. (2009); Smith, Caron (2010); Gámez Vintaned et al. (2011); Liu et al. (2011); Ou et al. (2011); Zhuravlev et al. (2011b); Ma et al. (2014).

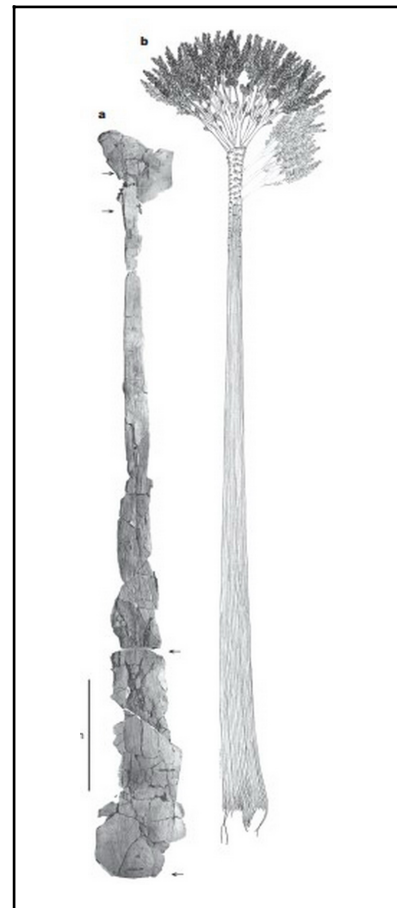
©Художник Всеволод Абрамов (Журавлёв, 2014)

Предполагается, что на сушу впервые вышли не многоклеточные водоросли, а одноклеточные (Stebbins, Hill, 1980). Приобретение хлоропластов, вероятно, возможно только на одноклеточной стадии, соответственно, каждый вариант первичного, вторичного и третичного симбиотического обретения хлоропластов (см. 4.5.2.11) мог дать начало отдельной линии формирования многоклеточных фотосинтезирующих организмов. Ближайшими современными родственниками высших растений (сестринской группой) оказались не харовые

водоросли Charophyceae, схожие с ними внешне, а сцеплянковые Zygothryxaceae (Puttick et al., 2018; Donoghue, Paps, 2020).

Древнейшие сосудистые растения, остатки которых мы знаем, имеют возраст около 450 млн лет (Steemans et al., 2009), старейшие известные древесные растения — это древовидные папоротниковидные возрастом 385—386 млн лет (Stein et al., 2007) (рис. 5.39).

*Рис. 5.39.* Ископаемые остатки и реконструкция гигантского древовидного папоротника (Stein et al., 2007)



Первые остатки покрытосеменных датируются юрским периодом, приблизительно 164 миллиона лет назад (Cui D. et al., 2022).

## **5.8. Основные пути повышения уровня организации у клеточных форм**

Повышение общего уровня организации или морфофизиологический прогресс по А. Н. Северцову (1925) характеризуется усложнением и дифференцировкой организации индивидуума, дифференцировкой и интенсификацией его функций. Эволюционное изменение видов совсем не обязательно связано именно с морфофизиологическим прогрессом, адаптация к локальным условиям чаще происходит без изменения общего уровня организации, возможны и регрессивные изменения.

Пути повышения уровня организации живых существ не сводятся к увеличению количества клеток в составе организма, а представлены различными альтернативными вариантами:

- у одноклеточных, в частности, это преобразования, связанные с компартиментализацией клетки, эндосимбиозом, полиплидизацией ядра и многоядерностью;
- у многоклеточных это дифференцировка отдельных клеток, дифференцировка клеток в составе истинных тканей, возможный путь (у некоторых грибов) — сочетание в одном организме клеток недифференцированных (гифы мицелия) и дифференцированных — в составе ложных тканей, образованных переплетёнными гифами мицелия (плодовые тела);
- у многоклеточных с истинными тканями существуют альтернативные варианты изменения организации, не ограниченные дифференцировкой клеток и тканей: 1) унитарное и модулярное строение организмов; 2) формирование эусоциального сообщества с дифференцировкой не только тканей организмов, но и морфологии и функций самих особей.

Необходимо учитывать, что некоторые организмы сочетают указанные в таблице характеристики (табл. 5.1), или они изменяются у них на разных стадиях жизненного цикла. Как пример такого разнообразия, можно ещё раз вспомнить грибы, разные таксоны которых представлены одноклеточными организмами, многообразными мицелиальными формами (плазмодиальными, ценоцитарными и септированными), многоклеточными организмами, формирующими ложные ткани в сочетании с мицелием.

Таблица 5.1

### Основные пути повышения организации клеточных форм

Форма	Характеристика/путь повышения уровня организации ↓		Повышение уровня организации → → →
Одноклеточный организм	Клетки без выделенного ядра	Одиночные клетки	
		Многовидовые агрегаты = экосистемы (биоплёнки, бактериальные маты)	
		Моновидовые агрегаты как часть жизненного цикла	
	Моноэнергидные одноклеточные	Одиночные клетки	
		Моновидовые агрегаты как часть жизненного цикла	
	Полиэнергидные одноклеточные	Полиплоидные одноядерные	
		Многоядерные одноклеточные с гомоморфными ядрами	
		Многоядерные одноклеточные с гетероморфными ядрами	

	Простейшая (формальная) многоклеточность	Отсутствуют межклеточные связи (ценобии, цепочки)
Колониальный одноклеточный организм	Клетки недифференцированные или слабо дифференцированные, соединены цитоплазматическими мостиками, в жизненном цикле есть одноклеточная стадия (классический вариант)	
	Клетки недифференцированные или слабо дифференцированные, в жизненном цикле отсутствует одноклеточная стадия, одиночные клетки нежизнеспособны (многоклеточные магнито-тактические прокариоты) — группа сочетает в себе признаки колониальных и многоклеточных организмов	
Многоклеточный организм	Многоклеточные с дифференцированными клетками, без выраженных тканей	
	Многоклеточные с дифференцированными клетками, объединёнными в ткани	
	Колониальный многоклеточный организм	= модулярный организм
	Суперорганизм (колония эусоциальных организмов)	

### Контрольные вопросы и задания

(для обдумывания и самопроверки)

1. Сформулируйте преимущества одноклеточных организмов в сравнении с многоклеточными.

2. Какие признаки разделяют формы из нескольких клеток (предположим, что количество клеток равно), которые мы относим к одноклеточным, колониальным одноклеточным и многоклеточным?

3. В каких условиях агрегативная многоклеточность может оказаться выигрышнее, чем клональная?

4. Опишите варианты условий, в которых естественный отбор мог бы способствовать возврату многоклеточных форм к одноклеточности.

5. Сформулируйте вероятный порядок преобразований, который мог привести к формированию дифференцированных клеток в многоклеточном организме.

6. Какие преимущества есть у модульных организмов по сравнению с унитарными формами?

7. Опишите механизмы формирования разных каст при идентичном геноме у эусоциальных организмов.



8. Объясните, почему у трутня нет отца и сыновей, но есть дедушка и могут быть внуки.

9. Почему суперорганизм является высшим уровнем организации? Каковы его преимущества по отношению к другим уровням организации многоклеточного организма?

10. Попробуйте себе доказать: сначала — что человек — это эусоциальный вид, а потом — обратное утверждение.

11. Попробуйте себе доказать: сначала — что голобионт — это индивидуум, а потом — что голобионт — это сообщество или экосистема.

12. Изучив таблицу 5.1, подберите примеры существующих и/или вымерших организмов, соответствующих основным уровням организации, перечисленным в таблице.

13. Каковы основные пробелы в научных представлениях о происхождении многоклеточных организмов?

### **Рекомендуемая литература к разделу 5**

*Барреси М. Д. Ф.* Биология развития / М. Д. Ф. Барреси, С. Ф. Гилберт ; пер. с англ. под ред. д-ра биол. наук А. В. Васильева. — Москва : Лаб. знаний, 2022. — 803 с.

*Вестхайде В.* Зоология беспозвоночных : в 2 т. / под ред. В. Вестхайде, Р. Ригера ; пер. с нем. под ред. А. В. Чесунова. — Москва : Т-во научных изданий КМК, 2018. — Т. 1. — 512 с. ; Т. 2. — С. 513—935.

*Городилов Ю. Н.* Об истоках феномена «Кембрийского взрыва» и о происхождении типов животных / Ю. Н. Городилов // Труды Зоологического института Российской академии наук. — 2019. — Приложение 7. — 124 с.

*Еськов К. Ю.* Удивительная палеонтология : история Земли и жизни на ней / К. Ю. Еськов. — Москва : Изд-во НЦ ЭНАС, 2007. — 311 с.

*Иванов А. В.* Происхождение многоклеточных животных : филогенет. очерки / АН СССР. Зоол. ин-т ; А. В. Иванов. — Ленинград : Наука. Ленингр. отд-ние, 1968. — 287 с.

*Марков М. В.* Популяционная экология растений / М. В. Марков. — Москва : Т-во науч. изданий КМК, 2012. — 387 с.

*Рупперт Э. Э.* Зоология беспозвоночных: функциональные и эволюционные аспекты : учебник для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлению «Биология» и биологическим специальностям : в 4 т. / Э. Э. Рупперт, Р. С. Фокс, Р. Д. Варне. — Москва : Академия, 2008.

*Herron M. et al.* The Evolution of Multicellularity / M. D. Herron, P. L. Conlin, W. C. Ratcliff (eds). — (S. 1.): CRC Press, 2022. — 400 p. — URL: <https://doi.org/10.1201/9780429351907> (дата обращения: 20.02.2024). — Текст: электронный.

## Глоссарий

*Абиогенез* — образование органических соединений без участия живых организмов; теория возникновения живых существ из веществ неорганической природы.

*Автокатализ* — катализ химической реакции одним из её продуктов или исходных веществ.

*Агрегативная многоклеточность* — многоклеточность, которая формируется путём агрегации свободноживущих одиночных клеток.

*Акинета* — клетка с толстой оболочкой и большим количеством питательных веществ, образуемая путём преобразования вегетативной клетки у цианобактерий; служит для переживания неблагоприятных условий и вегетативного размножения.

*Актиномицеты* — группа бактерий, некоторые из них образуют тонкий ветвящийся мицелий. Сходство с грибами не является следствием филогенетического родства.

*Аллели* — различные возможные структурные состояния одного и того же гена, расположенные в одинаковых участках (*локусах*) гомологичных хромосом; аллели одного гена различаются по своему проявлению в фенотипе. В диплоидном организме может быть два одинаковых аллеля одного гена, в этом случае организм называется гомозиготным, или два разных, тогда организм называют гетерозиготным по данному гену.

*Аллополиплоид* — гибридный организм, в клетках которого произошло объединение хромосомных наборов от двух разных видов.

*Амплификация* — процесс образования дополнительных копий участков хромосомной ДНК.

*Амфифильная молекула* — такая, которая обладает одновременно и гидрофильными, и гидрофобными свойствами: она содержит в своей структуре две части, одна из которых имеет высокое сродство к полярным растворителям (таким как вода), а другая часть — к неполярным растворителям (таким как углеводороды, сложные и простые эфиры).

*Анаболизм* (также пластический обмен, или ассимиляция) — совокупность химических процессов в организме, направленных на образование высокомолекулярных соединений — является одной из сторон обмена веществ в организме (противоположная сторона — катаболизм).

*Апоптоз* — форма запрограммированной клеточной смерти, происходящей в клетках многоклеточных организмов.

*Археи* (ед. ч. — *архея*) — одноклеточные микроорганизмы, не имеющие ядра, а также каких-либо мембранных органелл; домен живых организмов в трёхдоменной системе вместе с бактериями и эукариотами.

*Археи-метаногены* — археи, которые образуют метан как побочный продукт метаболизма в бескислородных условиях с использованием молекулярного водорода, ацетата или некоторых других веществ; являются облигатными анаэробами.

*Архей* — интервал геологического времени, охватывающий период от 4,0 до 2,5 млрд лет назад.

*Аттрактант* — собирательное название химических веществ, вызывающих у воспринимающих их организмов влечение к источнику запаха.

*Базальтовое стекло* — плотная горная порода ударного или вулканического происхождения, стекловатой или скрытокристаллической структуры, часто содержит рассеянные зародышевые кристаллики; шлакообразные разновидности богаты газовыми пустотами; молекулы воды легко вступают в реакцию с открытой, неупорядоченной структурой вулканического стекла, удаляя растворимые катионы.

*Бактериофаг*, или фаг, — вирус, заражающий бактериальные клетки.

*Батрахология* — раздел зоологии, изучающий земноводных.

*Бинарное* деление прокариотических клеток — процесс образования двух дочерних клеток из материнской: сначала реплицируется молекула ДНК, далее происходит разделение клетки — у грамотрицательных бактерий путём сокращения специальной органеллы (септального кольца) и формирования перетяжки между клетками, у грамположительных бактерий синтезируется поперечная

перегородка, которая потом расслаивается; механизм деления большинства архей аналогичен таковому у бактерий.

*Бластомеры* — клетки, возникающие из зиготы в ходе её дробления, образуют стенку бластулы; характерная особенность — отсутствие роста в период между делениями.

*Бластопор* — первичный рот, отверстие, через которое первичная кишка общается с внешней средой.

*Бораты* — минералы, содержащие бор и кислород, в частности, соли ортоборной кислоты  $H_3BO_3$ .

*Бутылочное горлышко* (эффект) — сокращение генетического разнообразия популяции вследствие прохождения периода критического уменьшения её численности, в дальнейшем восстановленной.

*Вектор* (в генетике и молекулярной биологии) — молекула нуклеиновой кислоты (обычно ДНК), используемая в генетической инженерии для передачи генетического материала внутрь клетки, в том числе в клетку живого многоклеточного организма. Используют для этого вирусы или плазмиды.

*Вирион* — вирусная частица, находящаяся вне клетки и предназначенная для переживания неблагоприятных условий.

*Вириод* — инфекционный агент, состоящий только из короткой кольцевой однонитевой РНК.

*Виром* — совокупность вирусов и бактериофагов, связанных с определённой экосистемой, организмом или *голубионтом*; часто используется в смысле «виром человека»; может быть описан и исследован, в частности, с помощью метагеномного секвенирования вирусных нуклеиновых кислот.

*Вирулентность* — степень способности данного инфекционного агента (штамма микроорганизма или вируса) вызывать заболевание или гибель организма, является мерой или степенью патогенности.

*Вирус-помощник* — вирус, который позволяет размножаться сателлиту, неспособному воспроизводиться без вируса-помощника.

*Внеклеточный матрикс* — внеклеточные структуры ткани или многоклеточного организма, состоящие из различных веществ.

*Восстановительная атмосфера* — атмосфера, в которой отсутствуют окислители (например, молекулярный кислород) и присутствуют восстановительные газы, такие как молекулярный водород и угарный газ; в восстановительной атмосфере атом углерода связан с четырьмя атомами водорода с образованием метана  $\text{CH}_4$  (восстановленная форма углерода). Восстановительная атмосфера более благоприятна, чем *окислительная*, для абиотического получения органических веществ.

*Вулканическое стекло* — магматическая порода, которая образуется при столь быстром охлаждении вулканической лавы, что кристаллизация минералов в ней почти не успевает произойти; часто содержит микрокристаллики, газовые пустоты, может поглощать необычно много воды.

*Гаметофит* — гаплоидная многоклеточная фаза в жизненном цикле высших растений и водорослей.

*Гаплодиплоидия* — система определения пола, при которой диплоидные самки развиваются из оплодотворённых яиц, а гаплоидные самцы — из неоплодотворённых.

*Генетическая рекомбинация* — процесс перераспределения генетического материала внутри хромосомы или между хромосомами при мейозе или митозе.

*Генная конверсия* — замена одной последовательности ДНК на гомологичную последовательность, так что последовательности становятся идентичными.

*Гетероциста* — дифференцированная клетка нитчатых цианобактерий, осуществляющая азотофиксацию.

*Гистоны* — белки, находящиеся в ядре эукариотической клетки и выполняющие две основные функции: участие в упаковке нитей ДНК и эпигенетическую регуляцию таких ядерных процессов, как транскрипция, репликация и репарация.

*Гифа* — нитевидное вегетативное образование у грибов, состоящее из многих клеток или содержащее множество ядер.

*Голобионт* (или холобионт) — совокупность тесно связанных видов, которые вместе образуют дискретную экологическую единицу, включающую в себя хо-

зыйский организм, *виром*, *микробиом* и любые другие организмы, которые тем или иным образом способствуют функционированию целого.

*Гомойотермные организмы* — животные (птицы и млекопитающие), которые поддерживают внутреннюю температуру тела на относительно постоянном уровне вне зависимости от температуры окружающей среды.

*Гомохиральность* (или *хиральная чистота*) — одинаковая *хиральность* молекул.

*Грамотрицательные* и *грамположительные* бактерии — две основные группы бактерий, которые подразделяются по структуре их клеточной стенки и её реакции на окрашивание по методу Грама; грамотрицательные при этом окрашиваются в красный или розовый цвет.

*Грамположительные* бактерии при окрашивании по методу Грама окрашиваются в сине-фиолетовый цвет.

*Граны* — стопки из *тилакоидов*, основные элементы внутренней структуры хлоропласта.

*Деист* — последователь религиозно-философского направления деизм, признающего существование Бога-Творца, но отрицающего большинство сверхъестественных и мистических явлений; согласно деизму, Бог, сотворив мир, не принимает в нём какого-либо участия и не вмешивается в закономерное течение его событий.

*Домен (надцарство)* (в биологической систематике) — самый верхний уровень (ранг) группировки организмов в системе, включающий в себя одно или несколько царств.

*Домен* (в структуре белка) — элемент третичной структуры белка, представляющий собой достаточно стабильную и независимую подструктуру белка, спонтанное сворачивание которой в трёхмерную структуру проходит независимо от остальных частей молекулы

*Дрейф генов* (или эффект Райта) — случайное (ненаправленное, неизбежное) изменение частот *аллелей* при смене поколений в небольшой полиморфной популяции.

*Зооид* — отдельная особь, входящая в состав колониального организма.

*Изомеры* — химические соединения, одинаковые по атомному составу и молекулярной массе, но различающиеся по строению или расположению атомов в пространстве и, вследствие этого, по свойствам.

*Ингибитор* — вещество, подавляющее или задерживающее течение физиологических и физико-химических (главным образом ферментативных) процессов.

*Индукция* (применительно к изменению жизненного цикла бактериофагов) — процесс выведения профага из *лизогенного цикла*, при этом меняется контроль транскрипции.

*Интрон* — участок ДНК, который не несёт информации о синтезе специфичного для этого гена продукта (белка), расположен между кодирующими участками; транскрибируется, но потом исключается из *транскрипта* во время *сплайсинга*, в зрелой РНК отсутствует.

*Интроны группы II* — *интроны*, способные обеспечивать реакцию ауто-*сплайсинга*, являются разновидностью *ретротранспозонов*, кодируют обратную транскриптазу.

*Инфраотряд* — ранг в иерархической зоологической классификации, ниже подотряда, но выше семейства.

*Каолин* — глина белого цвета, её общая химическая формула:  $Al_2O_3 \cdot 2SiO_2 \cdot 2H_2O$ .

*Капсид* — защитная оболочка вируса из белка.

*Капсомер* — структурная белковая субъединица *капсида*, которая формируется путём самосборки; каждый капсомер может состоять как из одного, так и нескольких белков.

*Каста* (в зоологии) — отчётливо обособленная по каким-либо морфологическим и поведенческим признакам группа особей в сообществе эусоциальных организмов.

*Карбоксисома* — микрокомпартмент в клетках бактерий (20-гранник в белковой мембране), содержащий фиксирующие углерод ферменты.

*Катаболизм* (также энергетический обмен, или диссимиляция) — процесс метаболического распада (деградации) сложных веществ на более простые или процесс окисления какого-либо вещества; высвобождающаяся энергия или



запасается в виде АТФ (универсального источника энергии всех биохимических процессов), или теряется через выделение тепла. Противоположный процесс — *анаболизм*.

*Катализ* — увеличение скорости или инициирование химической реакции в присутствии вещества (катализатора), который многократно вступает в промежуточное химическое взаимодействие с участниками реакции и восстанавливает свой химический состав после каждого цикла такого взаимодействия.

*Кислотная мацерация* — метод извлечения органических микрофоссилий из окружающей горной породы с использованием кислоты.

*Клеточная адгезия* — процесс, посредством которого клетки взаимодействуют и прикрепляются к соседним клеткам через специализированные молекулы.

*Кодон* (кодирующий тринуклеотид) — единица генетического кода, тройка нуклеотидных остатков (триплет) в ДНК или РНК, обычно кодирующая включение в молекулу белка одной аминокислоты. Последовательность кодонов в гене определяет последовательность аминокислот в белковой цепочке, кодируемой этим геном.

*Кокк (коккоидная форма)* — шаровидная или сферической формы неподвижная клетка с клеточной оболочкой и вакуолью растительного типа, без сократительных вакуолей, стигм, жгутиков; многие водоросли коккоидного строения образуют различные колонии.

*Комменсализм* — тип отношений, при котором совместное существование двух организмов полезно для одного из них (комменсала) и практически безразлично для другого (хозяина).

*Компартмент* — обособленная область в клетке (отсек, ячейка), как правило, окружённая билипидным слоем мембраны.

*Компартментализация* — разделение клетки на отсеки; характерно для эукариотов: отсеки (компартменты) у них покрыты оболочкой из бислоя липидов, в которых локализованы различные биохимические процессы; большинство органелл в эукариотической клетке являются компартментами (митохондрии, хлоропласты и др.); возможна пассивная компартментализация, которую обеспечивает адсорбирующая поверхность или поры горной породы.

*Конъюгация* (у бактерий) — процесс обмена генетическим материалом (хромосомным и плазмидным), осуществляемый при непосредственном контакте клеток донора и реципиента (перенос материала всегда однонаправленный).

*Кормус* — колониальный организм, сформированный путём вегетативного размножения; (в ботанике) — тело высших (сосудистых) растений или совокупность стеблей с листьями (без корней).

*Козволюция* — механизм взаимообусловленных изменений элементов, составляющих развивающуюся целостную систему, в биологии это могут быть: различные структуры внутри организма, взаимодействующие в его составе; виды, взаимодействующие в одной экосистеме; человеческое общество и биосфера, взаимодействующие в рамках одной планеты.

*Лигаза* — фермент, катализирующий соединение двух молекул с образованием новой химической связи (процесс называется *лигирование*; обычно при этом происходит отщепление (гидролиз) небольшой химической группы от одной из молекул).

*Лиганд* — химическое соединение, которое образует комплекс с биомолекулами (чаще с белками, иногда с ДНК) в рамках выполнения функций этих биомолекул.

*Лигирование* — это соединение фрагментов двух нуклеиновых кислот под действием фермента *лигазы*.

*Лизогенный цикл* — тип жизненного цикла бактериофагов, при котором фаг встраивает свой геном в геном бактерии и копируется при каждом делении клетки, то есть не убивает клетку-хозяина сразу, в отличие от литического цикла. При наступлении каких-то условий или спонтанно *профаг* переходит к *литическому циклу*, и клетка погибает.

*Литический цикл* — цикл воспроизведения вируса, заканчивающийся гибелью клетки-хозяина либо с выходом новой генерации вируса (продуктивная инфекция), либо на стадии транскрипции и трансляции (абортивная инфекция).

*Ложная ткань*, или *плектенхима*, — формирует плодовые тела грибов, образована сплетением гиф, клетки которых делятся только в одном направлении,

в отличие от настоящей ткани высших растений, клетки которой делятся во всех направлениях.

*Локомоция* — перемещение организма в среде, обусловленное его активными действиями.

*Лocus* — местоположение определённого гена (его *аллелей*) в хромосоме (местоположение на генетической, цитологической или физической карте хромосомы).

*Люнебургит* — минерал, химическая формула  $Mg_3[B_2(OH)_6](PO_4)_2 \cdot 5(H_2O)$ .

*Маточное молочко* — специальный корм, которым медоносные пчёлы кормят личинок рабочих особей трое суток, маточных личинок и пчелиных маток — на протяжении всей их жизни; вырабатывается маточное молочко у пчёл-кормилиц в верхнечелюстной железе.

*Матрикс* — см. *внеклеточный матрикс*.

*Матрицезависимая полимераза* — большинство ДНК-полимераз являются матрицезависимыми ферментами, то есть синтезирующими вторую комплементарную цепь по уже существующей.

*Метагеном* — совокупный набор генов организмов какого-нибудь сообщества.

*Метагеномика* — раздел молекулярной генетики, в котором изучается генетический материал, полученный из образцов окружающей среды; метагеномика изучает набор генов всех организмов, находящихся в образце среды, — *метагеном*.

*Метамер* (или *фитомер*) (в ботанике) — структурная единица побега, состоящая из междоузлия, узла, листа и пазушной почки.

*Метамерия* (или сегментация, членистость) (в биологии) — разделение тела организма на повторяющиеся вдоль продольной оси схожие между собой сегменты, так называемые *метамеры*.

*Метапопуляция* — термин происходит из экологии, где означает группу в большей или меньшей степени пространственно разделённых популяций одного и того же вида; введён Р. Левинсом (Levins, 1969) и определён как «попу-

ляция популяций» — обычно применяется к группам популяций в естественно или искусственно фрагментированной среде.

*Микология* — раздел биологии, наука о грибах и грибоподобных организмах; раньше входила в состав ботаники.

*Микробиом* (или микробиота, микрофлора) — сообщество микроорганизмов, населяющее конкретную среду обитания, обладающее отчётливыми физико-химическими свойствами, или совокупность генов микроорганизмов такого сообщества.

*Микрофоссилия* — ископаемые остатки целого или части организма, размер которых обычно составляет от 0,001 до 1 мм, а визуальное изучение требует использования световой или электронной микроскопии; наиболее распространённые формы — остатки протистов, микробные цисты, а также пыльца и споры сосудистых растений.

*Миксамёба* — лишённая плотной оболочки амёбоидная клетка миксомицетов, передвигающаяся с помощью псевдоподий.

*Многоклеточные магнитотактические прокариоты* — несистематическая группа прокариотных организмов, состоящих из 10—100 клеток, содержащих магнетосомы и проявляющих магнитотаксис; одиночная клетка вне организма не выживает.

*Мобилом* — совокупность вирусов, плазмид и других мобильных носителей наследственной информации, которые находятся в постоянном обмене с более стабильными хромосомами и служат переносчиками в горизонтальном переносе генов (ГПГ).

*Модулярный организм* — не имеет единого плана строения и состоит из повторяющихся модулей (единиц строения), такую организацию имеют в основном растения, грибы, из животных — губки, гидроиды, кораллы, мшанки, колониальные асцидии и др.

*Монтмориллонит* — глинистый минерал, относящийся к подклассу слоистых силикатов, обладает способностью к сильному набуханию благодаря своему строению и имеет ярко выраженные сорбционные свойства, является типичным продуктом выветривания алюмосиликатов.

*Морденит* — минерал из группы *цеолитов*.

*Мул* — гибрид между ослом и кобылой; гибрид между жеребцом и ослицей называется лошаком; самцы мулов и лошаков бесплодны, как и большинство самок.

*Мультигенное семейство* (или *семейство генов*) — набор структурно и функционально тесно взаимосвязанных генов, происходящих от одного предкового гена путём дупликаций или мутационного процесса.

*Мутуализм* — форма взаимовыгодного сосуществования (симбиоза), при которой ни один из партнёров не может существовать без другого.

*Нейтральная теория молекулярной эволюции* — теория, утверждающая, что подавляющее число мутаций на молекулярном уровне носит нейтральный по отношению к естественному отбору характер (Kimura, 1968); как следствие, значительная часть внутривидовой изменчивости (особенно в малых популяциях) объясняется не действием отбора, а случайным дрейфом мутантных аллелей, которые нейтральны или почти нейтральны; теория хорошо согласуется с фактом постоянной скорости закрепления мутаций на молекулярном уровне, что позволяет, к примеру, оценивать время расхождения видов («молекулярные часы»).

*Неотения* — способность размножаться на личиночной стадии.

*Нуклеотиды* (нуклеозидфосфаты) — группа органических соединений, сложные эфиры нуклеозидов и фосфорных кислот.

*Окислительная атмосфера* — атмосфера, в которой углерод связан двумя двойными связями с кислородом с образованием углекислого газа CO<sub>2</sub> (окисленная форма углерода); в сравнении с *восстановительной атмосферой* менее благоприятна для абиотического синтеза органических веществ.

*Олигомеризация гомологичных органов* — уменьшение числа органов, имеющих общее происхождение, в процессе эволюции животных.

*Онтогенез* — индивидуальное развитие организма, совокупность последовательных морфологических, физиологических и биохимических преобразований, которые проходит организм от оплодотворения (при половом размноже-

нии) или от момента отделения от материнской особи (при бесполом размножении) и до конца жизни.

*Оптические изомеры (энантиомеры)* — пара стереоизомеров, представляющих собой зеркальные отражения друг друга, имеющих одинаковые химические и физические свойства, кроме способности вращать плоскость поляризации плоскополяризованного света на одинаковую величину угла, но в противоположных направлениях. Это свойство энантиомеров получило название оптической активности (оптической изомерии, а сами вещества — оптических изомеров). Биологическая активность оптических изомеров при взаимодействии с хиральными компонентами организма, в частности белками, различна.

*Оральный полюс* — полюс организма, на котором возникает бластопор.

*Организм* — живое тело, обладающее совокупностью свойств, отличающих его от неживой материи, в том числе обменом веществ, способностью поддерживать стабильность своей организации и воспроизводить её в процессах размножения, с сохранением наследственных признаков в следующих поколениях; единица (особь) биологического вида.

*Осмотрочное питание* — питание без захвата твёрдых пищевых частиц, происходит путём перемещения растворённых органических соединений через мембрану клетки.

*Палинтомические деления клетки* — деления, между которыми нет промежуточной стадии роста.

*Пангеном* — совокупность всех генов рассматриваемой группы организмов (как правило, монофилетической); понятие пангенома традиционно применяется к видам бактерий и архей.

*Пептиды* — вещества, молекулы которых построены из двух и более остатков аминокислот, соединённых в цепь пептидными (амидными) связями; в зависимости от молекулярной массы условно разделяют на олигопептиды (обычно до 10—20 аминокислотных остатков), *полипептиды* (более 10—20), *белки* (обычно более 50 аминокислотных остатков).

*Перга* — пыльца, собранная пчёлами с цветков растений, сложенная и утрамбованная в соты, залитая сверху нектаром или мёдом и прошедшая процедуру ферментации в безвоздушной среде.

*Перинуклеарная область* — пространство между двумя липидными бислоями ядерной мембраны; составляет единый компартмент с полостью эндоплазматического ретикулума.

*Период полураспада знаний* (придуманный псевдонаучный термин) — количество времени, в течение которого половина знаний в определённой области устареет, будет заменена, или будет доказано их несоответствие действительности.

*Периплазматическое пространство* — обособленный компартмент клеток грамотрицательных бактерий, заключённый между плазматической и внешней мембранами; содержимое периплазматического пространства называется периплазмой.

*Пили* (или *фимбрии*) — нитевидные белковые структуры, расположенные на поверхности клеток многих бактерий; участвуют в передаче генетического материала между бактериальными клетками (конъюгация), прикреплении бактерий к субстрату и другим клеткам.

*Плаزمида* — генетический элемент, существующий исключительно или преимущественно вне хромосомы, который может реплицироваться автономно в подходящей клетке-хозяине.

*Плазмодесмы* — цитоплазматические мостики, которые пересекают клеточные стенки растительных клеток и некоторых клеток водорослей, обеспечивая транспорт и связь между ними.

*Плазмодиальный* — прилагательное от *плазмодий*; обычно используется в словосочетаниях «плазмодиальное тело», «плазмодиальное строение» и т. п.

*Плазмодий* — клетка со множеством ядер, не разделённых клеточными мембранами или клеточными стенками, образовавшаяся не путём слияния нескольких клеток, а путём деления ядра исходной одноядерной клетки.

*Пойкилотермные организмы* — животные с непостоянной внутренней температурой тела, меняющейся в зависимости от температуры внешней среды.

*Полиандрия* — форма полигамии, при которой самка спаривается с несколькими самцами.

*Полимераза* — фермент, который синтезирует длинные цепочки полимеров или нуклеиновых кислот. ДНК-полимераза и РНК-полимераза собирают молекулы ДНК и РНК соответственно путём копирования цепи ДНК-матрицы.

*Полимеризация* (химический процесс) — процесс образования высокомолекулярных веществ, при котором молекула полимера (макромолекула) образуется путём последовательного присоединения молекул низкомолекулярного вещества (мономера, олигомера) к активным центрам в растущей молекуле полимера; элементный состав (молекулярные формулы) мономера и полимера приблизительно одинаков.

*Полимеризация органоидов* — увеличение числа однотипных органоидов у одноклеточных (инфузорий, фораминифер, радиолярий и др.); одно из проявлений — формирование полиэнергидных (многоядерных) клеток.

*Полипептиды* — см. *пептиды*.

*Полифилетическое происхождение* — происхождение таксона организмов от разных предков; установление полифилетического происхождения данного таксона требует его разделения на соответствующее число монофилетических (естественных) групп.

*Полифилия* — см. полифилетическое происхождение.

*Полицитогенное бесполое размножение* — бесполое размножение, которое начинается с нескольких или с множества клеток родительского организма: у растений и грибов — вегетативное размножение, у лишайников — отделение пропагул, у животных — упорядоченное деление, почкование, лацерация, стробиляция и др.

*Порог ошибки* — критическое значение частоты мутаций, при превышении которого ошибки накапливаются и вскоре приводят к полной потере информации (катастрофа ошибок) при многократных циклах репликации; для существования вида требуется, чтобы частота ошибок (мутаций) была ниже порога ошибки.



*Прион* — белок с аномальной третичной структурой, являющийся инфекционным патогеном.

*Провирус* — ДНК ретровируса, встроенная в хромосому клетки-хозяина.

*Пропагула* — любая спора, циста, семя, плод или другая часть организма, естественно отделяющаяся от материнского организма и служащая для размножения и расселения.

*Протеом* — совокупность белков организма, производимых клеткой, тканью или организмом в определённый период времени; термин является производным от слова «протеин».

*Протрузии* — мембранные выросты у архей; могут быть разветвлёнными.

*Профаг* — вирусный геном, который реплицируется синхронно с ДНК клетки хозяина при делении клетки.

*Псевдоморфоза* — минеральное образование, внешняя форма которого не соответствует его составу и/или внутреннему строению, образуется в результате замещения первоначального минерала или биологического тела. К ним относятся минеральные тела несвойственной данному минералу правильной кристаллографической формы, зёрна горных пород, замещённые новообразованными минералами, а также окаменелые остатки флоры и фауны.

*Псевдоплазмодий* — скопление агрегированных клеток единого или различного происхождения, которое ведёт себя как единый организм.

*Редукционизм* — методологический принцип, согласно которому сложные явления могут быть полностью объяснены с помощью законов, свойственных явлениям более простым.

*Резистентность* — сопротивляемость (устойчивость, невосприимчивость) организма к воздействию различных факторов — инфекций, ядов, загрязнений, паразитов и т. п.; термин чаще используется применительно к микроорганизмам; в отношении человека и животных, как правило, используется термин «иммунитет».

*Репарация ДНК* — ферментативное восстановление первичной структуры ДНК в клетке после её нарушений при биосинтезе ДНК или при воздействии физическими/химическими мутагенами.

*Репликатор* — некая система, которая способна к репликации, то есть к размножению, раздвоению; неклоточный репликатор — молекула или комплекс молекул, способный к *репликации*.

*Репликация ДНК* — ферментативный синтез ДНК: на основе родительской молекулы создаются две дочерние, причём каждая вновь образованная молекула ДНК состоит из одной цепи исходной родительской молекулы и одной вновь синтезированной цепи.

*Репликация* по механизму катящегося кольца — процесс однонаправленной репликации кольцевой молекулы нуклеиновой кислоты, в ходе которого быстро синтезируются множественные копии молекул ДНК или РНК.

*Репликон* — участок ДНК, который содержит *ori-сайт* и способен к независимой репликации.

*Ретровирусы* — семейство РНК-содержащих вирусов, которые отличаются от прочих вирусов системой воспроизведения: вирусная РНК вместе с кодируемым вирусом ферментом обратной транскриптазой вводится в клетку, конвертируется здесь в молекулу двухцепочечной ДНК и включается в хромосому клетки-хозяина.

*Ретротранспозон* — транспозон, который сначала создаёт в качестве посредника для перемещения и копирования молекулу РНК, потом последовательность нуклеотидов этой РНК переводится во внехромосомную ДНК с помощью обратной транскриптазы, с последующим её встраиванием в геном.

*Рибозим-лигазы* — рибозимы, катализирующие *лигирование*.

*Рибозимы* (сокращение от «рибонуклеиновая кислота» и «энзим») (синонимы — ферментативная РНК или каталитическая РНК) — рибонуклеиновые кислоты, способные подобно белковым ферментам катализировать разнообразные химические реакции; природные рибозимы, как правило, связаны с белками, модулирующими их активность; искусственные рибозимы способны при определённых условиях катализировать собственную сборку.

*Ригидный* — негибкий, неспособный изменяться.

*Ризоиды* — нитевидные образования из одной или нескольких однорядных клеток, служат для прикрепления к субстрату и поглощения из него воды и пи-

тательных веществ; имеются у мхов, лишайников, некоторых водорослей и грибов.

*Риккетсии* — бактерии, паразитирующие в клетках членистоногих и теплокровных животных — в цитоплазме и ядре или только в цитоплазме; репродукция, за исключением одного вида, происходит исключительно в живых клетках; у человека вызывают острые лихорадочные заболевания, наиболее известное из которых — эпидемический сыпной тиф.

*РНК-катализируемая кросс-хиральная полимеризация РНК* — известный в экспериментах процесс, в котором РНК одной хиральности катализирует сборку РНК другой хиральности.

*Родственный отбор* — отбор, оперирующий совокупной приспособленностью группы особей как единицей отбора; или проще — отбор, направленный на сохранение признаков, благоприятствующих выживанию близких родичей данной особи; является специфическим видом группового отбора.

*Сайт* (в генетике и молекулярной биологии) — местоположение точковой (точечной) мутации в молекуле нуклеиновой кислоты; для двойной цепи ДНК это пара связанных нуклеотидов разных цепей, для одинарной нити ДНК или РНК — это один нуклеотид.

*Сателлиты* (в вирусологии) — небольшие молекулы нуклеиновых кислот, неспособные заражать хозяйские клетки без вируса-помощника, реплицируются на матрице собственной нуклеиновой кислоты с использованием фермента этого вируса-помощника.

*Секвенирование* биополимеров (белков и нуклеиновых кислот) — определение последовательности аминокислот (в белке) или нуклеотидов (в РНК и ДНК).

*Серотип* (или *серовар*) — группа бактерий или вирусов, или клеток (например, клеток крови человека), выделяемая на основе серологических методов (отчётливая вариация антигенной структуры внутри вида); не является таксономической категорией, позволяет систематизировать патогенные и условно-патогенные микроорганизмы.

*Синзооспора* — сформировавшаяся как результат нерасхождения зооспор бластулообразная колониальная расселительная личинка низших многоклеточных животных, которая далее, предположительно, приобрела способность размножаться на личиночной стадии.

*Синцитий* — 1) клетка со многими ядрами, образовавшаяся путём слияния нескольких клеток; 2) тип ткани у животных, растений и грибов с неполным разграничением клеток, при котором обособленные участки цитоплазмы с ядрами связаны между собой цитоплазматическими мостиками.

*Сифонное* (или *сифональное*) строение — неклеточное строение многоядерного слоевища.

*Сифоны* (в ботанике) — длинные цилиндрические клетки, расположенные вдоль центральной оси слоевища.

*Слоевище* — см. *таллом*.

*Социобиология* — междисциплинарная наука, которая пытается объяснить социальное поведение живых существ закономерностями популяционной биологии и эволюционной теории (Wilson, 1978); основана на предполагаемой ключевой роли *родственного отбора* в становлении таких форм социального поведения, как альтруизм, агрессия и забота о потомстве.

*Спаривание* (у дрожжей) — гаплоидные клетки способны сливаться с другими гаплоидными клетками противоположного типа спаривания (определяется генетически), образуя диплоидную клетку. Далее она может через мейоз давать начало четырем аскоспорам двух типов спаривания. И гаплоидная, и диплоидная формы способны размножаться почкованием.

*Спорофит* — диплоидная многоклеточная фаза в жизненном цикле растений, развивающаяся из оплодотворённой яйцеклетки или зиготы и производящая споры.

*Сплайсинг* — образование функционально активных молекул РНК из их предшественников путём удаления отдельных фрагментов и соединения последовательностей, сохраняющихся в «зрелой» молекуле.

*Стереоизомеры* — изомеры, имеющие одинаковое химическое строение, но различающиеся по пространственной конфигурации молекул. Подразделя-

ются на *оптические изомеры* (представляют собой зеркальные отражения друг друга) и *диастереомеры* (не являются зеркальными отражением друг друга).

*Стеро́лы* — класс природных органических соединений. Один из концов их молекулы обладает гидрофобными свойствами, а другой — гидрофильными, благодаря такой двойственности они являются неотъемлемым компонентом клеточных мембран. У представителей разных групп эукариотов преобладают разные стеролы: у грибов это эргостерол, у растений — фитостерол, а у животных — холестерин.

*Стоп-кодон* — тройка нуклеотидных остатков (триплет) в матричной РНК, кодирующая завершение сборки полипептидной цепи.

*Стратификация* — расслаивание, разделение среды на слои, различающиеся по химическому составу и другим характеристикам.

*Строматолиты* — ископаемые карбонатные (чаще известковые или доломитовые) слоистые осадочные образования, являющиеся результатом жизнедеятельности бактериальных матов.

*Сульфатредукция* (или сульфатное дыхание) — источник энергии для различных анаэробных бактерий и архей (сульфатредукторы) — окисление водорода, других неорганических или органических веществ в бескислородных условиях с использованием иона сульфата, конечный итог восстановления которого — сульфид; возраст древнейших ископаемых остатков сульфатредукторов оценивают в 3,5 млрд лет (Barton, Fauque, 2009).

*Суперкапсид* — внешняя оболочка сложных вирусов, расположенная поверх капсида; состоит из модифицированной клеточной мембраны (фосфолипидов и белков), включает вирусные гликопротеиды, выполняющие рецепторную функцию.

*Таллом*, или *слоевище*, — одноклеточное, многоклеточное или сифональное тело водорослей, грибов, лишайников, не дифференцированное на ткани и органы.

*Териология* — раздел зоологии, изучающий млекопитающих, термин применяется преимущественно в русскоязычной зоологической литературе; предложен был зоологом С. И. Огнёвым (1928).

*Тилакоиды* — ограниченные мембраной компартменты внутри хлоропластов и цианобактерий, в которых протекают светозависимые реакции фотосинтеза; у высших растений группируются в граны, которые представляют собой стопки сплюснутых и тесно прижатых друг к другу тилакоидов, имеющих форму дисков.

*Транскрипт* — молекула РНК, образующаяся в результате транскрипции (экспрессии соответствующего гена или участка ДНК); при *сплайсинге* из неё могут удаляться некодирующие участки.

*Транскрипция ДНК* — процесс биосинтеза РНК с использованием ДНК в качестве матрицы; первый этап реализации генетической информации в клетке.

*Трансляция ДНК* — осуществляемый рибосомой процесс синтеза белка из аминокислот на матрице информационной (матричной) РНК, второй этап реализации генетической информации в клетке.

*Транспозон* — специализированный сегмент ДНК, способный к перемещению и репликации в разных частях генома.

*Трахейды* — часть проводящей системы растения, обеспечивающая восходящий ток воды с растворёнными минеральными веществами; представляют собой пустые (лишённые ядер и протоплазмы) удлинённые мёртвые клетки с одревесневшими, неравномерно утолщёнными стенками, которые формируют трубчатую систему ксилемы.

*Трихом* — 1) (в ботанике) — нитчатая структура, вырост эпидермиса у растений; 2) (в бактериологии) — разветвлённая или неразветвлённая нить, состоящая из бактериальных клеток.

*Умеренный фаг* — бактериофаг, который интегрирует свой генетический материал в организм хозяина в виде плазмиды или в качестве профага.

*Упаривание* — метод отделения растворителя (частичного или полного) от растворённого вещества путём перегонки. В результате увеличивается концентрация раствора (при условии, что летучесть растворителя не оказывается близкой к летучести растворённого вещества).

*Фенотип* — совокупность всех внешних и внутренних признаков и свойств организма, сформировавшихся в процессе его онтогенеза; определяется геноти-

пом организма и конкретными условиями среды, в которых протекает развитие; у диплоидных гетерозиготных организмов в фенотипе проявляются доминантные гены, но подавляющее большинство фенотипических признаков у организмов обуславливается сложным взаимодействием продуктов многих генов.

*Феромоны* — собирательное название веществ — продуктов внешней секреции, выделяемых некоторыми видами животных и обеспечивающих коммуникацию между особями одного вида.

*Филогенез* — развитие жизни на Земле с момента её зарождения и до настоящего времени.

*Фимбрии* — см. *пили*.

*Флокуляция* (хлопьеобразование) — обратимая агрегация дрожжевых клеток.

*Фотодиссоциация* (или *фотолиз*) — расщепление одной или нескольких ковалентных связей в молекуле, происходящее в результате поглощения фотона; химическая реакция, при которой молекулы химических соединений разлагаются под действием фотонов.

*Фототрофия* — использование живыми существами света для получения энергии.

*Фрактальная геометрия* — это теория построения чего-либо на основе самоподобия: каждая мельчайшая часть структуры является подобной всей структуре в целом или же какой-либо более крупной части структуры.

*Химера* — организм, состоящий из генетически разнородных клеток.

*Химерная молекула* — гибридная полимерная молекула, состоящая из частей разной химической природы, например, из мономеров ДНК и РНК, из РНК разных типов, разных белковых частей, РНК и белковой части и т. п.

*Хиральность* — свойство молекулы не совмещаться в пространстве со своим зеркальным отражением, следствием хиральности является оптическая активность вещества — см. *стереоизомеры*.

*Хламидии* — бактерии, которые являются внутриклеточными паразитами, внедрившись в клетку, они питаются её содержимым и размножаются; устроены несколько проще типичных бактерий, не способны синтезировать АТФ;

у человека *Chlamydia trachomatis* вызывает заболевание хламидиоз, передающееся половым путём.

*Хлоросомы* — везикулы зелёных серных бактерий и нитчатых аноксигенных фототрофных бактерий, находящиеся в цитоплазме и связанные с клеточной мембраной, внутри находятся структуры, содержащие молекулы бактериохлорофиллов.

*Хоаноциты* — клетки губок, снабжённые жгутиком, окружённым воротничком микроворсинок, играют ключевую роль в фильтрационном питании губок.

*Холизм* — позиция в философии и науке, постулирующая необходимость учёта всех сторон рассматриваемого предмета, исходит из качественного своеобразия целого по отношению к его частям.

*Ценобий* — 1) (в микробиологии) — группа бактериальных клеток, остающихся после деления связанными между собой мостиками, индивидуумом не являются; 2) (в альгологии) — особая форма колоний зелёных водорослей, в которой объединены клетки только одной генерации, рост такого ценобия происходит за счёт увеличения размеров клеток, а не их числа, может рассматриваться как индивидуум.

*Ценоцит* — см. *плазмодий*.

*Цеолиты* — водные алюмосиликаты кальция и натрия сложного состава — большая группа близких по составу и свойствам микропористых минералов со стеклянным или перламутровым блеском, способных отдавать и вновь поглощать воду в зависимости от температуры и влажности, также способных к ионному обмену (могут избирательно выделять и вновь впитывать различные вещества, а также обменивать катионы).

*Цитозоль* — жидкое содержимое клетки, разделён на компартменты мембранами; органеллы в состав цитозоля не входят.

*Цитокинез* — деление тела эукариотической клетки.

*Чувство кворума* (QS) — способность бактерий к регуляции экспрессии генов в ответ на изменения плотности клеточной популяции.

*Эгоистичные генетические элементы* (эгоистичные гены, эгоистичная ДНК) — гены, которые могут распространяться в популяции независимо от их



влияния на приспособленность организма, то есть их основной функцией является обеспечение собственного воспроизведения независимо от остального генома.

*Экспрессия белка* — синтез белков в клетке под контролем определённых генов.

*Экспрессия гена* — процесс, в ходе которого наследственная информация из последовательности нуклеотидов ДНК преобразуется в функциональный продукт — РНК или белок; включает две стадии: транскрипцию (синтез РНК на матрице ДНК) и трансляцию (синтез белка на матрице РНК).

*Энантиомеры* — см. *стереоизомеры*.

*Эндемичное заболевание* (в эпидемиологии) — заболевание, которое присутствует в популяции постоянно или поддерживается на определённом уровне без занесения дополнительных источников инфекции в группу в результате передвижений особей или какими-либо аналогичными способами.

*Эндоцитобиоз* — развитие клеток микроорганизмов внутри клеток других организмов; в медицине — незавершённый фагоцитоз, при котором поглощенные микроорганизмы не подвергаются внутриклеточному перевариванию, а сохраняются или размножаются в фагоцитах.

*Эпигенетическая модификация экспрессии генов* — изменение процесса преобразования наследственной информации от гена к конечному продукту (РНК или белку) без внесения изменений в последовательности ДНК (в частности, через метилирование ДНК, которое является обратимым процессом); примером эпигенетических изменений в биологии эукариотов является процесс клеточной дифференцировки, при этом одни гены активируются, а экспрессия других подавляется.

*16S рибосомальная РНК* — один из трёх основных типов рРНК, образующих основу рибосом прокариот, находится в малой субъединице рибосомы; показатель S характеризует скорость оседания молекулы в центрифуге.

*De novo* — вновь, заново, с самого начала (например, синтез макромолекулы из максимально простых веществ).

*In vitro* (лат. «в стекле») — методика проведения экспериментов «в пробирке» — в искусственных условиях, вне организма или естественной среды. Антитеза — *in vivo* — проведение эксперимента «внутри живого организма» или «внутри живой клетки».

*Ori-сайт* — точка начала репликации ДНК

*S-фаза клеточного цикла* — часть интерфазы, расположенная между фазами  $G_1$  (рост клетки, синтез мРНК и белков) и  $G_2$  (интенсивные процессы биосинтеза, деление митохондрий и хлоропластов (у растений), увеличение энергетических запасов, начало образования веретена деления) — фаза клеточного цикла, в которой происходит репликация ДНК.

## Библиографические ссылки

*Абызов С. С. и др.*, 1988. Длительный анабиоз у спорообразующих бактерий в толще ледника Центральной Антарктиды / С. С. Абызов, Н. Ф. Кириллова, Т. В. Черкесова // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 6. С. 885—891.

*Агол В. И.*, 2009. Вирус — до или после клетки? // Проблемы происхождения жизни. М.: ПИН РАН. С. 31—40.

*Агол В. И.*, 1974. О системе вирусов // Успехи соврем. биологии. Т. 77. С. 9—29.

*Александров Э. Л., Седунов Ю. С.*, 1979. Человек и стратосферный озон. Л.: Гидрометеоиздат. 107 с.

*Александров Э. Л. и др.*, 1992. Озонный щит Земли и его изменения: монография / Э. Л. Александров, Ю. А. Израэль, И. Л. Кароль, А. Х. Хргиан. СПб.: Гидрометеоиздат. 288 с.

*Алёшин В. В.*, 2013. Филогения беспозвоночных в свете молекулярных данных: перспективы завершения филогенетики как науки // Соврем. проблемы биологической систематики. Тр. Зоол. ин-та РАН. Прил. 2 / под ред. акад. А. Ф. Алимова и С. Д. Степаньянц. СПб.; М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 9—38.

*Альбертс Б. и др.*, 2013. Молекулярная биология клетки: в 3 т. / Б. Альбертс, Д. Брей, Д. Льюис М. Рэфф [и др.]; пер. с англ. А. А. Светлова и О. В. Карловой; под ред. А. А. Миронова и Л. В. Мочаловой. М.: Регулярная и хаотическая динамика; Ижевск: Ин-т компьютер. исслед. 2764 с.

*Альтштейн А. Д.*, 1987. Происхождение генетической системы: гипотеза прогенов // Молекуляр. биология. Т. 21. С. 309—322.

*Альтштейн А. Д., Каверин Н. Н.*, 1980. О происхождении вирусных генетических систем // Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д. И. Менделеева. Т. 25. С. 383—390.

*Астафьева М. М.*, 2019. Ископаемые микроорганизмы архея // Палеонтол. журн. № 3, с. 15—26. <https://doi.org/10.1134/S0031031X19030048>

*Астафьева М. М. и др.*, 2011. Ископаемые бактерии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах / М. М. Астафьева, Л. М. Герасименко,

А. Р. Гептнер, Е. А. Жегалло [и др.] / науч. ред. А. Ю. Розанов, Г. Т. Ушатинская. М.: ПИН РАН. 172 с.

*Бабенко Л. М. и др.*, 2021. Ацилгомосеринлактоны как регуляторы урожайности и стрессоустойчивости сельскохозяйственных культур / Л. М. Бабенко, Е. А. Романенко, О. С. Юнгин, И. В. Косаковская // Сельскохозяйственная биология. Т. 56, № 1. С. 3—19. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2021.1.3rus>.

*Барреси М. Д. Ф., Гилберт С. Ф.*, 2022. Биология развития / пер. с англ. под ред. А. В. Васильева. М.: Лаб. знаний. 830 с.

*Бауэр Э. С.*, 1935. Теоретическая биология. Москва; Л.: Изд-во Всесоюз. ин-та эксперимент. медицины. 151 с.

*Беклемишев В. Н.*, 1950. К проблеме индивидуальности в биологии. Колонии у двусторонне-симметричных животных // Успехи соврем. биологии. Т. 29, вып. 1. С. 91—120.

*Беклемишев В. Н.*, 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных: в 2 т. / отв. ред. Л. А. Зенкевич. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Наука. Т. 1. 432 с.; Т. 2. 448 с.

*Белинцев Б. Н.*, 1991. Физические основы биологического формообразования. М.: Наука. 251 с.

*Белоусов Л. В.*, 2023. Витализм // Большая рос. энцикл.: науч.-образоват. портал. URL: <https://bigenc.ru/c/vitalizm-22ba01> (дата обращения: 13.11.2023).

*Белякова Г. А. и др.*, 2006. Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы / Г. А. Белякова, Ю. Т. Дьяков, К. Л. Тарасов // М.: Академия. 320 с.

*Берг Л. С.*, 1922. Номогенез, или Эволюция на основе закономерностей // Тр. Геогр. ин-та. Петербург. Т. 1. 306 с.

*Бернал Д.*, 1969. Возникновение жизни. М.: Мир. 391 с.

*Бигон М. и др.*, 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2 т. Т. 1 / М. Бигон, Д. Харпер, К. Таунсенд. М.: Мир. 667 с.

Биологический энциклопедический словарь, 1989 / гл. ред. М. С. Гиляров. 2-е изд., испр. М.: Совет. энцикл. 863 с.

*Бойченко М. Н. и др.*, 2019. Механизмы внутриклеточного паразитизма бактерий / М. Н. Бойченко, Е. О. Кравцова, В. В. Зверев // Журн. микробиологии,

эпидемиологии и иммунобиологии. Т. 96, № 5, С. 61—72.  
<https://doi.org/10.36233/0372-9311-2019-5-61-72>

Ботаника, 2007: учебник для вузов: в 4 т. / П. Зитте, Э. В. Вайлер, Й. В. Каде-  
райт, А. Брезински [и др.]; на основе учебника Э. Страсбургера; пер. с нем.  
Н. В. Хмелевской, К. Л. Тарасова, К. П. Глазуновой, А. П. Сухорукова. М.: Ака-  
демия. Т. 1. Клеточная биология. Анатомия. Морфология / под ред. А. К. Тимо-  
нина, В. В. Чуба. 368 с.

*Браун Т. А.*, 2011. Геномы. Руководство по молекулярной генетике. М.,  
Ижевск: Ин-т компьютерных исслед. 944 с.

*Брежестовский П. Д.*, 2015. «Мир РНК» — сверхмаловероятный сценарий  
происхождения и начальной эволюции жизни на Земле // Журн. эволюционной  
биохимии и физиологии. Т. 51. № 1. С. 64—74.

*Бухарин О. В. и др.*, 2005. Механизмы выживания бактерий = Mechanisms of  
survival in bacteria / О. В. Бухарин, А. Л. Гинцбург, Ю. М. Романова, Г. И. Эль-  
Регистан. М.: Медицина. 365 с.

*Вассер С. П. и др.*, 1989. Водоросли: справочник / С. П. Вассер, Н. В. Кондра-  
тьева, Н. П. Масюк, Г. М. Паламарь-Мордвинцева [и др.]. Киев: Наук. думка.  
608 с.

Везикулы, 2022 // Большая рос. энцикл.: науч.-образоват. портал. URL:  
<https://bigenc.ru/c/vezikuly-v-kletke-d0bd13/?v=6720800> (дата обращения  
21.01.2024).

*Вернадский В. И.*, 1926. Биосфера. Л.: Науч. хим.-технол. изд-во. 147 с.

*Вернадский В. И.*, 1978. Живое вещество (по рукописным работам начала  
20-х годов). М.: Наука, 1978. 358 с.

*Вернадский В. И.*, 1931. Об условиях появления жизни на земле // Изв. АН  
СССР. Сер. 7. Отделение математических и естественных наук. М.; Л. Вып. 5.  
С. 633—653.

*Веселовский И. Н.*, 1961. Аристарх Самосский — Коперник античного мира //  
Историко-астрономические исследования. Вып. VII. С. 11—70.

*Вестхайде В., Ризер Р.*, 2008. Зоология беспозвоночных: в 2 т. / пер. с нем.  
под ред. А. В. Чесунова. М.: Т-во науч. изд. КМК. Т. 1. 512 с.; Т. 2. 513—935 с.

*Виноградова К. Л.*, 1977. Класс сифоновые Siphonophyceae // Жизнь растений: в 6 т. / гл. ред. А. А. Федоров. М.: Просвещение. Т. 3. С. 297—308

*Волькенштейн М. В.*, 1965. Молекулы и жизнь. Введение в молекулярную биофизику. М.: Наука. 504 с.

*Галимов Э. М.*, 2017. Роль низкой светимости Солнца в истории биосферы // Геохимия. Т. 5. С. 381—401.

*Гарибова Л. В., Лекомцева С. Н.*, 2005. Основы микологии: морфология и систематика грибов и грибоподоб. организмов: учеб. пособие. М.: Т-во науч. изд. КМК. 220 с.

*Гигани О. Б., Гигани О. О.*, 2017. Плазмиды. М.: Русайнс. 154 с.

*Гиличинский Д. А. и др.*, 1996. Микробиология вечной мерзлоты / Д. А. Гиличинский, Е. А. Воробьева, В. С. Соина, Е. М. Ривкина // Материалы I конф. геокринологов России. М. Кн. 1. С. 174—185.

*Гольданский В. И., Кузьмин В. В.*, 1989. Спонтанное нарушение зеркальной симметрии в природе и происхождение жизни // Успехи физических наук. Т. 157, № 1. С. 3—50. <https://doi.org/10.3367/UFNr.0157.198901a.0003>

*Гордеева Т. Н. и др.*, 1971. Практический курс систематики растений / Т. Н. Гордеева, Ю. К. Круберг, В. В. Письякува. 2-е изд., перераб. М.: Просвещение. 319 с.

*Городилов Ю. Н.*, 2019. Об истоках феномена «Кембрийского взрыва» и о происхождении типов животных // Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб.: Зоологический ин-т РАН. Приложение № 7. 124 с.

*Гурия Г. Т.*, 2001. Судьба идей Н. В. Тимофеева-Ресовского об универсальной роли «принципа усилителя» в природе // Современ. проблемы радиобиологии, радиоэкологии и эволюции. Дубна: ОИЯИ. С. 313—325.

*Даванков В. А.*, 2021. Загадка атмосферного кислорода: фотосинтез или фотолит? // Журн. физической химии. Т. 95, № 10. С. 1445—1453. <https://doi.org/10.31857/S0044453721100046>

*Дарвин Ч. Р.*, 1937. Происхождение видов / пер. с 6-го англ. изд. К. А. Тимирязева, М. А. Мензбира, А. П. Павлова, И. А. Петровского; под ред. К. А. Тимирязева. М.; Л.: Гос. изд-во биол. и мед. лит. 763 с.

*Дитерт Р.*, 2016. Человеческий суперорганизм: как микробиом изменил наши представления о здоровом образе жизни / [пер. с англ. В. Свечникова]. М.: КоЛибри; Азбука-Аттикус. 415 с.

*Догель В. А.*, 1954. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 368 с.

*Догель В. А.*, 1936. Олигомеризация гомологичных органов как один из процессов эволюции животных организмов // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. Т. 15, № 3. С. 101—114.

*Домрачев Г. А. и др.*, 1993. Механохимически активированное разложение воды в жидкой фазе / Г. А. Домрачев, Ю. Л. Родыгин, Д. А. Селивановский // Докл. Акад. наук. Т. 329, № 2. С. 186—188.

*Домрачев Г. А. и др.*, 1995. Об одном из механизмов генерации пероксида водорода в океане / Г. А. Домрачев, Ю. Л. Родыгин, Д. А. Селивановский, П. А. Стунжас // Химия морей и океанов. М.: Наука. С. 169—177.

*Дондуа А. К., Костюченко Р. П.*, 2013. Об одной устаревшей традиции: существует ли гастрюляция у губок? // Онтогенез. Т. 44. С. 357—363.

*Доржиева Г. С. С. и др.*, 2007. Гидрохимическая характеристика и описание цианобактериальных матов источников Северного Прибайкалья / Г. С. С. Доржиева, З. М. Потапова, А. В. Брянская, Т. Г. Банзаракцаева [и др.] // Вестн. Бурят. гос. ун-та. № 3. С. 129—132.

*Дубинин Н. П.*, 1931. Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции // Журн. эксперимент. биологии. Т. 7, вып. 5—6. С. 463—479.

*Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д.*, 1932. Генетическое строение вида и его эволюция // Биол. журн. Т. 1, вып. 1—6. С. 52—95.

*Дудка И. А. и др.*, 1984. Словарь ботанических терминов / И. А. Дудка, С. П. Вассер, И. Н. Голубинский, Ю. Р. Шёляг-Сосонко [и др.]; под общ. ред. И. А. Дудки. Киев: Наукова думка. 307 с.

*Евреинова Т. Н.*, 1966. Концентрирование веществ и действие ферментов в коацерватах. М.: Наука. 228 с.

- Еськов Е. К.*, 2013. Биология пчёл: энциклопедический словарь-справочник. М.: Инфра-М. 387 с.
- Жолнин А. В.*, 2014. Общая химия: учебник / под ред. В. А. Попкова, А. В. Жолнина. М.: ГЭОТАР-Медиа. 400 с.
- Жукова Л. А.*, 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК Ланар. 224 с.
- Жукова Л. А., Комаров А. С.*, 1991. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок // Биол. науки. № 8. С. 51—66.
- Жукова Л. А., Комаров А. С.* 1990. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общей биологии. Т. 51, № 4. С. 450—461.
- Журавлев А. Ю.*, 2014. Ранняя история Metazoa — взгляд палеонтолога // Журн. общей биологии. Т. 75, № 6. С. 411—465.
- Заварзин Г. А.*, 1984. Бактерии и состав атмосферы. М.: Наука. 192 с.
- Заварзин Г. А.*, 2001. Становление биосферы // Вестн. РАН. Т. 71, № 11. С. 988—1001.
- Заварзин Г. А.*, 1997. Становление биосферы // Микробиология. Т. 66. С. 725—734.
- Захваткин А. А.*, 1949. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных: (Источники и пути формирования индивидуального развития многоклеточных). М.: Совет. наука. 396 с.
- Захваткин А. Ю.*, 2008. Преемственность поколений и их интеграция // Журн. общей биологии. Т. 69, № 4. С. 243—263.
- Зинченко А. И., Паруль В. А.*, 2005. Основы молекулярной биологии вирусов и антивирусной терапии: учеб. пособие. Минск: Высшая школа. 214 с.
- Иваницкий Г. Р.*, 2010. XXI век: что такое жизнь с точки зрения физики // Успехи физических наук. Т. 180, № 4. С. 337—369.  
<https://doi.org/10.3367/UFNr.0180.201004a.0337>
- Иванов А. В.*, 1968. Происхождение многоклеточных животных: филогенет. очерки / АН СССР. Зоол. ин-т. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. 287 с.



*Иванов А. В., Колчинский Э. И., 2000.* Пути и закономерности эволюции // Протисты = Protista: рук. по зоологии. СПб.: Наука. Ч. 1. С. 29—84.

*Иванова-Казас О. М., 1959.* К вопросу о происхождении и эволюции спирального дробления // Вестн. Ленингр. гос. ун-та. Сер. биол. № 9. С. 56—67.

*Иванцов А. Ю., 2004.* Новые проартикуляты из вендских отложений Архангельской области // Палеонтол. журн. № 3. С. 21—26.

*Ильина Т. С. и др., 2004.* Биоплёнки как способ существования бактерий в окружающей среде и организме хозяина: феномен, генетический контроль и системы регуляции их развития / Т. С. Ильина, Ю. М. Романова, А. Л. Гинцбург // Генетика. Т. 40. С. 1445—1456.

*Инге-Вечтомов С. Г., 2010.* Генетика с основами селекции: учебник для студентов высш. учеб. заведений. 2-е изд. СПб.: Изд-во Н-Л. 718 с.

*Инге-Вечтомов С. Г., 2014.* Парасексуальный процесс // Большая рос. энцикл. Москва. Т. 25. С. 313.

*Инге-Вечтомов С. Г., 2000.* Прионы дрожжей и центральная догма молекулярной биологии // Вестн. РАН. Т. 70, № 4. С. 299—306.

*Камзолкина О. В., Дунаевский Я. Е., 2015.* Биология грибной клетки: учеб. пособие. М.: Т-во науч. изд. КМК. 239 с.

*Карнов С. А., 2001.* Строение клетки протистов: учеб. пособие. СПб.: Тесса. 384 с.

*Карцев В. М., 2013.* Новая концепция жизни: общественные насекомые // Отеч. зап. Т. 56, № 5. С. 119—133.

*Карцев В. М., 2022.* Социальное и индивидуальное поведение пчёл // Пчела медоносная (*Apis mellifera*) в генетическом поле. Эколого-генетические характеристики / М. А. Монахова (ред.). М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 32—46.

*Кириллова А. О. и др., 2016.* Диссоциация — реагрегация клеток книдарий как экспериментальная система для изучения регуляции развития Metazoa / А. О. Кириллова, Ю. А. Краус, А. В. Марков // Журн. общей биологии. Т. 77, № 6. С. 442—455.

*Кирьянов Д. В., 2017.* Теория эволюции в православно-христианском религиозно-философском контексте // Исторические, философские, политические

и юридические науки, культурология и искусствоведение. Вопросы теории и практики. Т. 12, № 86: в 5 ч. Ч. 1. С. 109—113.

*Клаг У., Каммингс М. Р.*, 2009. Мир биологии и медицины: Основы генетики / пер. с англ. А. А. Лушниковой, С. М. Мусаткина. М.: Техносфера. 894 с.

Клетки по Льюину, 2016 / ред.: Л. Кассимерис, В. Р. Лингаппа, Д. Плоппер; пер. с англ. И. В. Филипповича. 2-е изд., испр. и доп. М.: Лаб. знаний. 1056 с.

*Козо-Полянский Б. М.*, 1924. Новый принцип биологии: очерк теории симбиогенеза. Л.; М.: Пучина. 147 с.

*Комлев Н. Г.*, 2006. Словарь иностранных слов. М.: Эксмо. 669 с.

Конвенция о биологическом разнообразии ООН, 1992. Электрон. версия. URL: [https://www.un.org/ru/documents/decl\\_conv/conventions/biodiv.shtml](https://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/biodiv.shtml) (дата обращения: 23.11.2023).

*Кондратьева Е. Н.*, 1996. Автотрофные прокариоты. М.: Изд-во Моск. ун-та. 302 с.

*Кондратьева Л. Г. и др.*, 2022. Происхождение генетического кода и трансляции в рамках современных концепций происхождения жизни / Л. Г. Кондратьева, М. С. Дьячкова, А. В. Гальченко // Биохимия. Т. 87, № 2. Р. 150—169. <https://doi.org/10.1134/S0006297922020079>

*Кордуэлл М.*, 1999. Психология. А—Я: словарь-справочник. М.: Гранд: Фаир-пресс. 440 с.

*Коровкин О. А.*, 2007. Анатомия и морфология высших растений: словарь терминов. М.: Дрофа. 268 с.

*Красильников А. П., Романовская Т. Р.*, 1999. Микробиологический словарь-справочник. 2-е изд., доп. и перераб. Минск: Асар. 399 с.

*Кребс Д. и др.*, 2017. Гены по Льюину / Д. Кребс, Э. Голдштейн, С. Килпатрик. 2-е изд., испр. и доп.; пер. с англ. под ред. Д. В. Ребрикова, Н. Ю. Усман. М.: Лаб. знаний. 919 с.

*Кривцов Н. И. и др.*, 2010. Пчеловодство / Н. И. Кривцов, Р. Б. Козин, В. И. Лебедев, В. И. Масленникова. СПб.: Лань. 447 с.

*Крылов В. Н.*, 2017. Лизогения // Большая рос. энцикл.: науч.-образоват. портал. Электрон. версия. URL: <https://old.bigenc.ru/biology/text/2173947> (дата обращения: 03.03.2024).

*Ксанфомалити Л. В.*, 2008. Марс (глава 6) / ред.-сост. В. Г. Сурдин // Солнечная система. М.: Физматлит. С. 199—205.

*Кунин Е. В.*, 2014. Логика случая = The logic of chance / Е. Кунин. М.: Центрполиграф. 526 с.

*Кунин Е., Штерн Б.*, 2023. Репликаторы: место жизни во Вселенной // Троицкий вариант — Наука. № 24 (392). С. 1—3. Электрон. версия. URL: <https://www.trv-science.ru/2023/11/replikatory-mesto-zhizni-vo-vseleenoj/> (дата обращения 05.02.2024).

*Курбатова Е. А., Козлова Н. С.*, 2007. Общая биология: конспект лекций. М.: Эксмо. 160 с.

*Лавров А. И., Косевич И. А.*, 2007. Реагрегация клеток губок: механизмы и динамика процесса // Онтогенез. Т. 45, № 4. С. 250—271.

*Ламарк Ж. Б.*, 1955. Избранные произведения: в 2 т. М.: Изд-во Акад. наук СССР. Т. 1. 968 с.

*Левченко В. Ф.*, 1955. Биосфера: этапы жизни (эволюция частей и целого). СПб.: ISVOE. 264 с.

*Левченко В. Ф.*, 1993. Модели в теории биологической эволюции: монография. СПб.: Наука. 384 с.

*Лейн Н.*, 2013. Лестница жизни: десять величайших изобретений эволюции. М.: АСТ; Corpus. 527 с.

*Ленинджер А. Л.*, 1985. Основы биохимии: в 3 т. / пер. с англ. В. В. Борисова [и др.]; под ред. В. А. Энгельгардта, Я. М. Варшавского. М.: Мир. Т. 1. 365 с.

*Лепешинская О. Б.*, 1934. К вопросу о новообразовании клеток в животном организме, 1. Образование клеток и кровяных островков из желточных шаров куриного эмбриона // Биол. журн. Т. 3, № 2. С. 233—254.

*Либберт Э. и др.*, 1982. Основы общей биологии / Гюнтер Э., Кемпфе Л., Либберт Э. [и др.]; под общ. ред. Э. Либберта. М.: Мир. 437 с.

*Лотова Л. И.*, 2001. Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС. 526 с.

*Любичев А. А.*, 1977. Редукционизм и развитие морфологии и систематики // Журн. общей биологии. Т. 38, № 2. С. 240—245.

*Мазинг В. В.*, 1972. Системы биоценотического уровня и их усложнение в эволюции // Развитие концепции структурных уровней. М.: Наука. С. 349—356.

*Майер Ф.*, 2005. Клеточная и субклеточная организация прокариот // Современная микробиология: Прокариоты: в 2 т. / Й. Ленгелер, Г. Древис, Г. Шлегель [и др.]. М.: Мир. Т. 1. С. 40—70.

*Малахов В. В.*, 2004. Новый взгляд на происхождение билатерий // Природа. № 6. С. 31—39.

*Малахов В. В.*, 2003. Основные этапы эволюции эукариотных организмов // Палеонтол. журн. Т. 6. С. 25—32.

*Малахов В. В.*, 2011. Современные представления о происхождении многоклеточных животных // Современ. проблемы эволюционной морфологии животных. СПб. С. 68—71.

*Малахов В. В. и др.*, 2019. Эволюция жизненных циклов Metazoa и происхождение пелагических личинок / В. В. Малахов, Е. В. Богомолова, Т. В. Кузьмина, Е. Н. Темерева // Онтогенез. Т. 5, № 6. С. 383—397. [doi.org/10.1134/S0475145019060041](https://doi.org/10.1134/S0475145019060041)

*Марков А.*, 2010. Рождение сложности: эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы. М.: Астрель: Corpus. 526 с.

*Марков А. В., Куликов А. М.*, 2005. Происхождение эукариот: выводы из анализа белковых гомологий в трех надцарствах живой природы // Палеонтол. журн. № 4. С. 3—18.

*Марков М. В.*, 2012. Популяционная экология растений. М.: Т-во науч. изд. КМК. 388 с.

*Марфенин Н. Н.*, 2016. Децентрализованный организм на примере колониальных гидроидов // Биосфера. Т. 8, № 3. С. 315—337.

*Марфенин Н. Н.*, 2008. Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. Т. 9. С. 147—161.

*Масюк Н. Н.*, 1993. Эволюционные аспекты морфологии эукариотических водорослей. Киев: Наукова думка. 232 с.

*Медников Б. М.*, 1982. Аксиомы биологии. *Biologia axiomatica*. М.: Знание. 136 с.

*Медников Б. М.*, 1984. Об основных принципах теоретической биологии // Журн. общей биологии. Т. 45, № 6. С. 723—731.

*Медников Б. М.*, 1989. Н. В. Тимофеев-Ресовский и аксиоматика теоретической биологии // Онтогенез, эволюция, биосфера. М.: Наука. С. 15—30.

*Медников Б. М.*, 2001. Н. В. Тимофеев-Ресовский и аксиоматика теоретической биологии // Современ. проблемы радиобиологии, радиоэкологии и эволюции. Дубна: ОИЯИ. С. 283—294.

*Меледина Т. В. и др.*, 2013. Физиологическое состояние дрожжей: учеб. пособие / Т. В. Меледина, С. Г. Давыденко, Л. М. Васильева. СПб.: НИУ ИТМО. 48 с. // Лань: электронно-библиотечная система. URL: <https://e.lanbook.com/book/71157> (дата обращения: 14.02.2024).

*Менишуткин В. В.*, 2010. Искусство моделирования (экология, физиология, эволюция). Петрозаводск; СПб. 416 с.

*Мережковский К. С.*, 1909. Теория двух плазм как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов // Учен. зап. Казан. ун-та. Т. 76. 102 с. URL: [https://viewer.rusneb.ru/ru/000199\\_000009\\_003759938?page=5&rotate=0&theme=white](https://viewer.rusneb.ru/ru/000199_000009_003759938?page=5&rotate=0&theme=white) (дата обращения: 14.02.2024).

*Меркулов И. П.*, 2010. Гипотеза / Ин-т философии РАН. Нац. обществ.-науч. фонд. 2-е изд., испр. и доп. // Новая филос. энцикл.: в 4 т. М.: Мысль. Т. 1. С. 528—529.

Микробиология пива, 2005. / Прист Ф. Дж., Й. Кэмпбелл (ред.); пер. с англ. под общ. ред. Т. В. Мелединой и Тыну Сойдла. СПб.: Профессия. 368 с.

*Михалевич В. И.*, 2000. Тип Foraminifera // Протисты = Protista: рук. по зоологии. Ч. 1. СПб.: Наука. С. 533—627.

Монахова М. А., Акимова Н. И., 2022. Репрограммирование генома в онтогенезе // Пчела медоносная (*Apis mellifera*) в генетическом поле. Эколого-генетические характеристики / под ред. М. А. Монаховой. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 101—114.

Моррис Д., 2001. Голая обезьяна. М.: Амфора. 272 с.

Мюллер Э., Лёффлер В., 1995. Микология / пер. с нем. К. Л. Тарасова. М.: Мир. 343 с.

Наточин Ю. В., 2005. Роль ионов натрия как стимула в эволюции клеток и многоклеточных животных // Палеонтол. журн. № 4. С. 19—24.

Наточин Ю. В., 2006. Физико-химические доминанты физиологической эволюции: от протоклетки к человеку // Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова. Т. 92, № 1. С. 57—72.

Наточин Ю. В., Ахмедов А. М., 2005. Физиологические и палеогеохимические аргументы новой гипотезы стимула эволюции эукариот и многоклеточных животных // Докл. Акад. наук. Т. 400. № 6. С. 836—839.

Нефедова Л. Н., Ким А. И., 2007. Эволюция от ретротранспозонов к ретровирусам: источник и происхождение гена env // Журн. общей биологии. Т. 68, № 6. С. 459—467.

Никитин В. И., 1995. Наследственность в литых сплавах. Самара: Самар. гос. техн. ун-т. 245 с.

Никитин М., 2016. Происхождение жизни: от туманности до клетки. М.: Альпина нон-фикшн. 540 с.

Никитин М. А., 2013. Происхождение мембран и мембранной биоэнергетики // Химия и жизнь. № 9. С. 26—29.

Никитин М., Штерн Б., 2024. Альтернативные формы жизни // Троицкий вариант — Наука. № 1 (395). С. 1—3. Электрон. версия. URL: <https://www.trv-science.ru/2024/01/alternativnyye-formy-zhizni/> (дата обращения 17.01.2024)

Никифоров А. И. и др., 2018. Исследования с использованием выделенной из водной среды ДНК: состояние и перспективы / А. И. Никифоров, Б. А. Гаврилов, Д. К. Круглова, Е. С. Посохова [и др.] // Успехи соврем. биологии. Т. 138, № 1. С. 18—30. <https://doi.org/10.7868/S0042132418010039>

Николаев Ю. А., Плакунов В. К., 2007. Биоплёнка — «город микробов» или аналог многоклеточного организма? // Микробиология. Т. 76, № 2. С. 149—163.

Николаев Ю. А. и др., 2000. Регуляция прилипания клеток *Pseudomonas fluorescens* к стеклу летучими соединениями, выделяемыми культурой / Ю. А. Николаев, Д. И. Проссер, Р. И. Виттли // Микробиология. Т. 69, № 3. С. 352—355.

Овчинников Ю. А., 1996. Биоорганическая химия. М.: Биоинформ. 703 с.

Одум Ю., 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.

Онищенко Г. Е., 2010. Липосомы // Большая рос. энцикл. Москва. Т. 17. С. 555.

Опарин А. И., 1924. Происхождение жизни. М.: Моск. рабочий. 71 с.

Опарин А. И., 1975. Теоретические и экспериментальные предпосылки экзобиологии. Глава 7 // Основы космической биологии и медицины. Т. 1. Космическое пространство как среда обитания. М.: Наука. С. 317—354.

Павловский Е. Н., 1937. Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам // Изв. АН СССР. Сер. биол. Т. 4. С. 1388—1422.

Панов Е. Н., 2001. Бегство от одиночества: индивидуальное и коллективное в природе и в человеческом обществе. М.: Лазурь. 637 с.

Пармон В. Н., 2005. Новое в теории появления жизни // Химия и жизнь. № 5. С. 11—15.

Патрушев Л. И., 2000. Экспрессия генов / Рос. акад. наук. Ин-т биоорганич. химии им. М. М. Шемякина и Ю. А. Овчинникова. М.: Наука. 526 с.

Печуркин Н. С., 2011. Энергетическая направленность развития жизни на планете Земля: (энергия и жизнь на Земле): монография / М-во образования и науки Рос. Федерации, Сибир. федер. ун-т, Ин-т биофизики СО РАН. 2-е изд., стер. Красноярск: СФУ. 404 с.

Пиневич А. В., 2006. Микробиология. Биология прокариотов: учебник: [в 3 т.] / С.-Петерб. гос. ун-т. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та. Том 1. 352 с.

Пиневич А. В., 2007. Микробиология. Биология прокариотов: учебник: [в 3 т.] / С.-Петерб. гос. ун-т. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та. Т. 2. 331 с.

*Пиневиц А. В.*, 2009. Микробиология. Биология прокариотов: учебник: [в 3 т.]. С.-Петербург. гос. ун-т. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та. Т. 3. 455 с.

*Пиневиц А. В. и др.*, 2020. Вирусология: учебник / А. В. Пиневиц, А. К. Сироткин, О. В. Гаврилова, А. А. Потехин; под ред. А. В. Пиневица. 2-е изд., доп. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та. 442 с.

*Полянский Ю. А.*, 1987. Подцарство простейшие или одноклеточные (Protozoa) // Жизнь животных: в 7 т. М.: Просвещение. Т. 1. С. 40—122.

*Порус В. Н.*, 2010. Демаркации проблема / Ин-т философии РАН. Нац. обществ.-науч. фонд. 2-е изд., испр. и доп. // Новая филос. энцикл.: в 4 т. М.: Мысль. Т. 1. С. 617—618.

*Порус В. Н.*, 2008. Истина // Большая рос. энцикл.: в 30 т. / науч.-ред. совет: Ю. С. Осипов (пред.) [и др.]. М.: Большая рос. энцикл. Т. 12. С. 97.

Происхождение жизни: наука и вера, 2010 / Нац. акад. наук (США), Ин-т медицины; пер. с англ. П. Н. Петрова. М.: Астрель. С. 95.

*Пучковский С. В.*, 1990. Микроэволюция как универсальный механизм эволюции биосистем: Селектогенез в иерархии биосистем // Журн. общей биологии. Т. 51, № 4. С. 462—468.

*Райков И. Б.*, 1967. Кариология простейших / АН СССР. Ин-т цитологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. 259 с.

*Райков И. Б.*, 1978. Ядро простейших: Морфология и эволюция. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. 327 с.

*Резвых П. В., Колчинский Э. И.*, 2010. Креационизм // Большая рос. энцикл. Москва. Т. 15. С. 661.

*Резникова Ж. И.*, 2005. Интеллект и язык животных и человека: основы когнитивной этологии. М.: Академкнига. 518 с.

*Рейвн П. и др.*, 1990. Современная ботаника: в 2 т. / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн пер. с англ. В. Н. Гладковой и др.; под ред. А. Л. Тахтаджяна. М.: Мир. Т. 1. 344 с.

*Реймерс Н. Ф.*, 1991. Популярный биологический словарь. М.: Наука. 544 с.



Реутов О. А., 2021. Органическая химия: в 4 ч. Ч. 2 / О. А. Реутов, А. Л. Курц, К. П. Бутин. 10-е изд., электрон. М.: Лаб. знаний. 626 с. URL: <https://ibooks.ru/bookshelf/385472/reading> (дата обращения: 28.10.2023).

Розанов А. Ю., 2004. Бактериальная палеонтология, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Современ. проблемы геологии / Ю. О. Гаврилов, М. Д. Хуторской (ред.) // Тр. Геол. ин-та РАН. М.: Наука. Вып. 565. С. 448—462.

Розенберг Г. С. и др., 2016. Общая и прикладная экология: учеб. пособие / Г. С. Розенберг, Ф. Н. Рянский, Н. В. Лазарева [и др.]. Самара; Тольятти: Изд-во Самар. гос. экон. ун-та. 452 с.

Руденко А. П., 1969. Теория саморазвития открытых каталитических систем. М.: Изд-во Моск. ун-та. 276 с.

Рупперт Э. Э. и др., 2008. Зоология беспозвоночных: Функциональные и эволюционные аспекты: учебник для студентов вузов: в 4 т. Т. 1. Протисты и низшие многоклеточные / Э. Э. Рупперт, Р. С. Фокс, Р. Д. Варне. М.: Академия: Филол. фак. СПбГУ. 496 с.

Сабинин Д. А., 1963. Физиология развития растений / АН СССР. Ин-т физиологии растений им. К. А. Тимирязева. М.: Изд-во Акад. наук СССР. 196 с.

Савиных Н. П., 1979. Побегообразование и взаимоотношения жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica* // Бюл. Моск. О-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 84, № 3. С. 92—105.

Сайфутдинова З. Н., 2022. Особенности биологии развития и размножения пчелы медоносной // Пчела медоносная (*Apis mellifera*) в генетическом поле. Эколого-генетические характеристики / М. А. Монахова (ред.). М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 22—31.

Самылина О. С., 2021. Современные микроорганизмы // Бактериальная палеонтология / А. Ю. Розанов (ред.). М.: РАН. С. 6—26.

Северин С. Е. и др., 2017. Биологическая химия: учебник / С. Е. Северин, Т. Л. Алейникова, Е. В. Осипов, С. А. Силаева. 3-е изд., испр. М.: Мед. информ. агентство. 496 с.

*Северцов А. Н.*, 1925. Главные направления эволюционного процесса: (Прогресс, регресс и адаптация). М.: Т-во А. В. Думнов и К°. 84 с.

*Северцов А. Н.*, 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР. 610 с.

*Северцов А. Н.*, 1921. Этюды по теории эволюции: индивидуальное развитие и эволюция / А. Н. Северцов. Берлин: Гос. изд-во РСФСР. 309 с.

*Серавин Л. Н.*, 1991. Основные этапы развития клеточной теории и место клетки среди живых систем // Цитология. Т. 33, № 12. С. 3—27.

*Серавин Л. Н.*, 1984. Простейшие. Что это такое? / отв. ред. Ю. И. Полянский; АН СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. 174 с.

*Серавин Л. Н.*, 2000. Пути эволюции протистов // Протисты = Protista: рук. по зоологии. Ч. 1. СПб.: Наука. С. 138—145.

*Серавин Л. Н., Гудков А. В.*, 2005. Амёбоидные свойства клеток в процессе раннего морфогенеза и природа возможного протозойного предка Metazoa // Журн. общей биологии. Т. 66, № 3. С. 212—223.

*Серавин Л. Н., Гудков А. В.*, 2003. Образование сложно устроенных организмов в результате контактного агрегативного поведения протистов // Зоол. журн. Т. 82, № 10. С. 1155—1167.

*Сережникова Е. А.*, 2007. *Palaeophragmodictya spinosa* sp. nov. — новый билатеральный седентарный организм из венда Юго-Восточного Беломорья // Палеонтол. журн. № 4. С. 16—24.

*Сизенцов А. Н. и др.*, 2012. Общая вирусология с основами таксономии вирусов позвоночных: учеб. пособие / А. Н. Сизенцов, А. О. Плотников, Е. А. Дроздова, Е. С. Алешина [и др.]; Оренбург. гос. ун-т. Оренбург: ОГУ. 624 с. Электрон. версия. URL: <http://elib.osu.ru/handle/123456789/10669> (дата обращения: 29.02.2024).

*Слесарев В. И.*, 2007. Химия. Основы химии живого: учебник для вузов. СПб.: Химиздат. 784 с.

Словарь русского языка: в 4 т. / РАН. Ин-т лингвист. исслед.; под ред. А. П. Евгеньевой. 4-е изд., стер. М.: Рус. язык; Полиграфресурсы, 1999. 2982 с.

*Соболева А. В.*, 2022. Вирус гепатита В // Большая рос. энцикл.: науч.-образоват. портал. URL: <https://bigenc.ru/c/virus-gepatita-b-a14f9a/?v=7824618> (дата обращения: 06.05.2024).

*Соколов Б. С.*, 2004. Биосфера: понятие, структура. Эволюция // Среди наук о Земле и жизни: избр. ст. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал ГЕО. С. 407—427.

*Соколов Б. С.*, 1997. Очерки становления венда. М.: КМК Sci. Press. 153 с.

*Сонина А. В. и др.*, 2021. Водоросли: учеб. электрон. пособие / А. В. Сонина, Г. С. Антипина, В. И. Андросова. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. URL: <http://elibrary.petrso.ru/books/53689> (дата обращения: 06.03.2024).

*Сормачева И. Д., Блинов А. Г.*, 2011. LTR-Ретротранспозоны растений // Вавиловский журн. генетики и селекции. Т. 15, № 2. С. 351—381.

*Спирин А. С.*, 2001. Биосинтез белков, мир РНК и происхождение жизни // Вестн. РАН. Т. 71, № 4. С. 320—328.

*Спирин А. С.*, 2009. Древний мир РНК // Проблемы происхождения жизни. М.: ПИН РАН. С. 43—55.

*Спирин А. С.*, 2019. Молекулярная биология. Рибосомы и биосинтез белка: учеб. пособие. М.: Лаб. знаний. 575 с.

*Стадничук И. Н., Кузнецов В. В.*, 2021. Эндосимбиотическое происхождение хлоропластов в эволюции растительной клетки // Физиология растений. Т. 68, № 1. С. 3—19. <https://doi.org/10.31857/S0015330321010176>

*Степанов В. М.*, 2005. Молекулярная биология. Структура и функции белков. М.: Изд-во Моск. ун-та; Наука. 336 с.

*Стругацкий А. Н, Стругацкий Б. Н.*, 1965. Понедельник начинается в субботу: сказка для научных работников младшего возраста. М.: Дет. лит. 224 с.

Структура и функционирование белков. Применение методов биоинформатики, 2014 = From protein structure to function with bioinformatics / [под рук. Даниэля Джона Ригдена]; пер. с англ. В. Н. Новоселецкого, Е. Д. Балицкой, Т. В. Науменковой; под. ред. В. Н. Новоселецкого. М.: URSS; Ленанд. 414 с.

*Сукачѳв В. Н.*, 1964. Биогеоценоз как выражение взаимодействия живой и неживой природы на поверхности Земли: соотношение понятий «биогеоценоз»,

«экосистема», «географический ландшафт» и «фация» // Основы лесной биогеоценологии / под ред. В. Н. Сукачёва, Н. В. Дылиса. М.: Наука. С. 5—49.

Сукачѳв В. Н., 1942. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботаника. № 1—3. С. 5—17.

Сукачѳв В. Н., 1947. Основы теории биогеоценологии. М.: Л. 305 с.

Тер-Аванесян М. Д., 2023. Прионы // Большая рос. энцикл.: науч.-образоват. портал. URL: <https://bigenc.ru/c/priony-23a311/?v=6040774> (дата обращения: 26.02.2024).

Тимофеев-Ресовский Н. В. 1980. Генетика, эволюция и теоретическая биология // Природа. № 9. С. 62—65.

Тимофеев-Ресовский Н. В., 1958. Микроэволюция, элементарные явления, материалы и факторы эволюционного процесса // Ботан. журн. Т. 43. С. 317—336.

Тимофеев-Ресовский Н. В., 1962. Некоторые проблемы радиационной биогеоценологии: докл. по опубл. работам, представленным для защиты учен. степ. д-ра биол. наук. Свердловск: АН СССР, Урал. фил., Ин-т биологии. 53 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., 1970. Структурные уровни биологических структур. Системный подход в экологии // Систем. исслед. / АН СССР. Ин-т истории естествознания и техники. М.: Наука. С. 80—136.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Ромпе Р. Р., 1959. О статистичности и принципе усилителя в биологии // Проблемы кибернетики. М.: Физматгиз. Вып. 2. С. 213—228.

Тимофеев-Ресовский Н. В. и др., 1981. Введение в молекулярную радиобиологию. Физико-химические основы / Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. В. Савич, М. И. Шальнов. М.: Медицина. 320 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В. и др., 1977. Краткий очерк теории эволюции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов, А. В. Яблоков. М.: Наука. 277 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В. и др., 1973. Очерк учения о популяции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. В. Яблоков, Н. В. Глотов. М.: Наука. 277 с.

Травень В. Ф., 2015а. Органическая химия: учеб. пособие для вузов: в 3 т. Т. 1. 4-е изд. М.: БИНОМ, Лаб. знаний. 368 с.

*Травень В. Ф.*, 2015б. Органическая химия: учеб. пособие для вузов: в 3 т. Т. 3. 4-е изд. М.: БИНОМ, Лаб. знаний. 391 с.

*Тряско В. В.*, 1951. Признаки осеменённости пчелиных маток // Пчеловодство. № 11. С. 25—31.

*Уайтхед А. Н.*, 1990. Избранные работы по философии. М.: Прогресс. 716 с.

*Уилсон Э. О.*, 2015. Смысл существования человека: куда мы идём и почему: новое понимание эволюции / пер. с англ. [О. Сивченко]. М.: Альпина нон-фикшн. 214 с.

*Уилсон Э. О.*, 2020. Эусоциальность. Люди, муравьи, голые землекопы и другие общественные животные. М.: Альпина нон-фикшн. 157 с.

*Уиттекер Р.*, 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 328 с.

*Фаминцын А. С.*, 1907. О роли симбиоза в эволюции организмов. СПб.: тип. Имп. Акад. наук. С. 1—14. (Зап. Акад. наук. 8 сер., по физ.-мат. отд-нию, Т. 20, № 3, Тр. ботан. лаб. Имп. акад. наук, № 9).

*Фаминцын А. С.*, 1912. О роли симбиоза в эволюции организмов // Изв. Имп. акад. наук. Т. 6, № 1. С. 51—68.

*Фаминцын А. С.*, 1891. О симбиозе водорослей с животными: читано в заседании Физ.-мат. отд-ния 13 февр. 1891 г. СПб.: Тип. Имп. акад. наук. 22 с. (Тр. Ботан. лаб. Имп. акад. наук. 1891. № 1). Электрон. копия. URL: <http://heritage.jbcc.ru/Book/10081031>.

*Федонкин М. А.*, 1981. Беломорская биота венда (Докембрийская бесскелетная фауна севера Русской платформы) // Тр. Геол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Вып. 342. 100 с.

*Федонкин М. А.*, 1987. Бесскелетная фауна венда и её место в эволюции Metazoa / отв. ред. Б. С. Соколов. М.: Наука. 172 с.

*Федонкин М. А.*, 2003. Сужение геохимического базиса жизни и эвкариотизация биосферы: причинная связь // Палеонтол. журн. № 6. С. 33—40.

*Федонкин М. А.*, 2000. Холодная заря животной жизни // Природа. № 9. С. 3—11.

*Фирсов Н. Н.*, 2006. Микробиология: словарь терминов. М.: Дрофа. 255 с.

*Фокин С. И.*, 2011. Бактериальные эндоцитобионты инфузорий (Ciliophora, Protista): биоразнообразие и взаимодействие с клеткой хозяина // Биосфера. № 2. С. 65—82. Электрон. версия. URL: <http://elibrary.ru/item.asp?id=16461472> (дата обращения: 04.04.2024).

*Фокин С. А.*, 2000. Тип Ciliophora Doflein, 1901 — Инфузории. Общая часть // Протисты = Protista: рук. по зоологии. СПб.: Наука. Ч. 2. С. 371—414.

*Фриш К.*, 1980. Из жизни пчёл / пер. с нем. Т. И. Губиной. М.: Мир. 214 с.

*Фролов А. О., Костыгов А. Ю.*, 2013. Простейшие, протисты и протоктисты в системе эукариот / Алимов А. Ф., Степаньянц С. Д. (ред.). Современные проблемы биологической систематики (Труды Зоологического инст. РАН), Прилож. Санкт-Петербург: Т-во науч. изд. КМК, Т. 317. С. 191—201. [https://www.zin.ru/Journals/trudyzin/doc/vol\\_317\\_s1/TZ\\_317\\_1\\_Supplement\\_Frolov.pdf](https://www.zin.ru/Journals/trudyzin/doc/vol_317_s1/TZ_317_1_Supplement_Frolov.pdf)

*Харари Ю. Н.*, 2016. Sapiens. Краткая история человечества / Ю. Н. Харари. М.: Синдбад. 520 с.

*Храмов А. В.*, 2019. Обезьяна и Адам. Может ли христианин быть эволюционистом? М.: Никая. 216 с.

*Храмов А. В.*, 2018. Притяжение противоположностей: рецепция теории эволюции в младоземельном креационизме // Вестн. ПСТГУ. Сер. I: Богословие. Философия. Религиоведение. Вып. 76. С. 59—76.

Христианство и теория эволюции: 4 взгляда на происхождение жизни, 2014 // Хорошие новости: христианский сайт. URL: <https://icocnews.ru/lessons/chetyre-hristianskih-vzglyada-na-evolyutsiyu.html> (дата обращения 15.12.2023).

*Хрянин А. А.*, 2020. Биоплёнки микроорганизмов: современ. представления // Антибиотики и химиотерапия. Т. 65, № 5—6. С. 70—77. <https://doi.org/10.37489/0235-2990-2020-65-5-6-70-77>

*Ченцов Ю. С.*, 1995. Общая цитология. 3-е изд. М.: МГУ. 384 с.

*Четвериков С. С.*, 1926. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперимент. биологии. Сер. А. М.; Л. Т. 2, вып. 1. С. 3—54.

*Четверин А. Б.*, 2009. Можно ли собрать клетку из её компонентов? // Проблемы происхождения жизни. М.: ПИН РАН. С. 9—27.

*Четверина Е. В., Четверин А. Б.*, 2008. Нанокolonии: обнаружение, клонирование и анализ индивидуальных молекул // Успехи биол. химии. Т. 48. С. 3—64. <https://doi.org/10.1134/s0006297908130014>

*Шанский Н. М., Боброва Т. А.*, 2004. Школьный этимологический словарь русского языка: происхождение слов. 7-е изд., стер. М.: Дрофа. 398 с.

*Шантарин В. Д., Земенкова М. Ю.*, 2016. Кинетические особенности механохимической диссоциации воды // Нефть и газ. № 6. С. 134—136.

*Шафранова Л. М.*, 1981. Ветвление растений: процесс и результат // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М.: Наука. С. 179—213.

*Шафранова Л. М.*, 1980. О метамерности и метамерах у растений // Журн. общей биологии. Т. 41, № 3. С. 437—447.

*Шестаков С. В.*, 2007. Как происходит и чем лимитируется горизонтальный перенос генов у бактерий // Экологическая генетика. Т. 5, № 2. С. 12—24.

*Шестаков С. В.*, 2017. Роль архей в происхождении эукариот // Экологическая генетика. Т. 15, № 4. С. 52—59. <https://doi.org/10.17816/ecogen15452-59>

*Швырев В. С.*, 2010. Теория // Новая филос. энцикл.: в 4 т. / Ин-т философии РАН. Нац. обществ.-науч. фонд. 2-е изд., испр. и доп. М.: Мысль. Т. 4. С. 42—45.

*Шишкинская Н. А.*, 2005. Словарь биологических терминов и понятий. Саратов: Лицей. 284 с.

*Шлеева М. О., Капрельяну А. С.*, 2023. Гипобиоз микобактерий: биохим. аспекты // Успехи биол. химии. Т. 63. С. 103—148.

*Шмальгаузен И. И.*, 1969. Проблемы дарвинизма. 2-е изд., перераб. и доп. Л.: Наука. 492 с.

*Шмид Р.*, 2014. Наглядная биотехнология и генетическая инженерия. М.: Бинном; Лаб. знаний. 324 с.

*Штерн Б. и др.*, 2019. Вероятность зарождения жизни / Б. Штерн, А. Марков, А. Мулкиджанян, Е. Кунин [и др.] // Троицкий вариант — Наука. № 6 (275).

С. 1—3. Электрон. версия. URL: <https://www.trv-science.ru/2019/03/veroyatnost-zarozhdeniya-zhizni> (дата обращения 13.12.2023).

*Энгельгардт В. А.*, 1969. Проблема жизни в современном естествознании // Коммунист. № 3. С. 83—95.

*Энгельс Ф.*, 1941. Диалектика природы / изд. подгот. В. К. Брушлинским; под рук. А. А. Максимова, В. М. Познера; под ред. М. Б. Митина. М.: ОГИЗ: Госполитиздат. 338 с.

*Яблоков А. В.*, 1987. Популяционная биология: учеб. пособие для студентов биол. специальностей вузов. М.: Высш. шк. 303 с.

*Яблоков А. В., Юсуфов А. Г.*, 2006. Эволюционное учение: учебник для биол. специальностей вузов. М.: Высш. шк. 310 с.

*Яблоков А. В. и др.*, 2016. Очерки биосферологии. 2. Биосфера как живая система. Об особенностях эволюционного процесса на биосферном уровне / А. В. Яблоков, В. Ф. Левченко, А. С. Керженцев // Философия и космология. Т. 17. С. 152—175.

*Ярыгин В. Н.*, 2023. Биология: учебник: в 2 т. / под ред. В. Н. Ярыгина. М.: ГЭОТАР-Медиа. Т. 1. 736 с.

*Abbas M. et al.*, 2021. A short peptide synthon for liquid-liquid phase separation / M. Abbas, W. P. Lipiński, K. K. Nakashima, W. T. S. Huck [et al.] // Nat. Chem. Vol. 13, № 11. P. 1046—1054. <https://doi.org/10.1038/s41557-021-00788-x>

*Abbot P. et al.*, 2011. Inclusive fitness theory and eusociality / P. Abbot, J. Abe, J. Alcock, S. Alizon [et al.] // Nature. Vol. 471, № 7339. P.E1—E10. <https://doi.org/10.1038/nature09831>

*Abedin M., King N.*, 2008. The premetazoan ancestry of cadherins // Science. Vol. 319, № 5865. P. 946—948. <https://doi.org/10.1126/science.1151084>

*Abergel C. et al.*, 2015. The rapidly expanding universe of giant viruses: mimivirus, pandoravirus, pithovirus and mollivirus / C. Abergel, M. Legendre, J. M. Claverie // FEMS Microbiol. Rev. Vol. 39, P. 779—796.

*Abrahamo J. S. et al.*, 2017. The analysis of translation-related gene set boosts debates around origin and evolution of mimiviruses / J. S. Abrahamo, R. Araujo, P. Col-



son, B. La Scola // PLOS Genet. Vol. 13, № 2: e1006532.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1006532>

*Abreu F. et al.*, 2013. Cell adhesion, multicellular morphology, and magnetosome distribution in the multicellular magnetotactic prokaryote *Candidatus Magnetoglobus multicellularis* / F. Abreu, K. T Silva, P. Leão, I. A. Guedeset // Microsc. Microanal. Vol. 19, № 3. P. 535—543. <https://doi.org/10.1017/S1431927613000329>

*Abreu F. et al.*, 2014. Deciphering unusual uncultured magnetotactic multicellular prokaryotes through genomics / F. Abreu, V. Morillo, F. F. Nascimento, C. Werneck [et al.] // ISME J. Vol. 8, № 5. P. 1055—1068. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.203>

*Adaikpoh B. I. et al.*, 2020. Myxobacterial Response to Methyljasmonate Exposure Indicates Contribution to Plant Recruitment of Micropredators / B. I. Adaikpoh, S. Akbar, H. Albataineh, S. K. Misra // Front. Microbiol. Vol. 11: 34. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00034>

*Adamala K., Szostak J. W.*, 2013. Nonenzymatic Template-Directed RNA Synthesis Inside Model Protocells // Science. Vol. 342. P. 1098—1100. <https://doi.org/10.1126/science.1241888>

*Aderem A., Underhill D. M.*, 1999. Mechanisms of phagocytosis in macrophages // Annu. Rev. Immunol. Vol. 17. P. 593—623. <https://doi.org/10.1146/annurev.immunol.17.1.593>

*Adl S. M. et al.*, 2019. Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes / S. M. Adl, D. Bass, C. E. Lane, J. Lukeš [et al.] // Journal of Eukaryotic Microbiology. Vol. 66, № 1. P. 4—119. <https://doi.org/10.1111/jeu.12691>

*Adoutte A. et al.*, 2000. The new animal phylogeny: Reliability and implications / A. Adoutte, G. Balavoine, N. Lartillot, O. Lespinet [et al.] // Proc. Natl. Acad. Sci. Vol. 97. P. 4453—4456. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.9.4453>

*Afonin K. A. et al.*, 2010. In vitro assembly of cubic RNA-based scaffolds designed in silico / K. Afonin, E. Bindewald, A. J. Yaghoubian, N. Voss [et al.] // Nat. Nanotechnol. Vol. 5, № 9. P. 676—682. <https://doi.org/10.1038/nnano.2010.160>

*Agafonov V. A. et al.*, 2021. Symbiogenesis as a driving force of evolution: the legacy of Boris Kozo-Polyansky / V. A. Agafonov, V. V. Negrobov, A. U. Igam-

berdiev // *Biosystems*. Vol. 199: 104302. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2020.104302>

*Agić H.*, 2021. Origin and early evolution of the eukaryotes: perspectives from the fossil record // *Prebiotic Chemistry and the Origin of Life. Advances in Astrobiology and Biogeophysics* / A. Neubeck, S. McMahon (eds.). Switzerland: Springer International, Cham. P. 255—289. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-81039-9\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-030-81039-9_11)

*Aithal A. et al.*, 2023. Metals in Prebiotic Catalysis: A Possible Evolutionary Pathway for the Emergence of Metalloproteins / A. Aithal, S. Dagar, S. Rajamani // *ACS Omega*. Vol. 8, № 6. P. 5197—5208. <https://doi.org/10.1021/acsomega.2c07635>

*Akkani W. A. et al.*, 2015. Horizontal gene flow from Eubacteria to Archaeobacteria and what it means for our understanding of eukaryogenesis / W. A. Akkani, K. Siu-Ting, C. J. Creevey, J. O. McInerney [et al.] // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* Vol. 370: 20140337. <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0337>

*Aktipis C. A. et al.*, 2015. Cancer across the tree of life: cooperation and cheating in multicellularity / C. A. Aktipis, A. M. Boddy, G. Jansen, U. Hibner [et al.] // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* Vol. 370, № 1673: 20140219. <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0219>

*Albani A. et al.*, 2010. Large colonial organisms with coordinated growth in oxygenated environments 2.1 Gyr ago / A. E. Albani, S. Bengtson, D. E. Canfield, A. Bekker [et al.] // *Nature*. Vol. 466, № 7302. P. 100—104. <https://doi.org/10.1038/nature09166>

*Alberti S. et al.*, 2019. Considerations and Challenges in Studying Liquid-Liquid Phase Separation and Biomolecular Condensates / S. Alberti, A. Gladfelter, T. Mittag // *Cell*. Vol. 176, № 3. P. 419—434. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2018.12.035>

*Alcott L. J. et al.*, 2019. Stepwise Earth oxygenation is an inherent property of global biogeochemical cycling / L. J. Alcott, B. J. W. Mills, S. W. Poulton // *Science*. Vol. 366, № 6471. P. 1333—1337. <https://doi.org/10.1126/science.aax6459>

*Aldridge R. J. et al.*, 2007. The systematics and phylogenetic relationships of vetulicolians / R. J. Aldridge, X. -G. Hou, D. J. Siveter, D. J. Siveter [et al.] // *Palaeontology*. Vol. 50, № 1. P. 131—168. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2006.00606.x>

*Alegado R. A. et al.*, 2012. A bacterial sulfonolipid triggers multicellular development in the closest living relatives of animals / R. A. Alegado, L. W. Brown, S. Cao, R. K. Dermencian [et al.] // *Elife*. Vol. 1: e00013. <https://doi.org/10.7554/eLife.00013>

*Alexander C. M. O. D. et al.*, 2007. The origin and evolution of chondrites recorded in the elemental and isotopic compositions of their macromolecular organic matter / C. M. O. D. Alexander, M. Fogel, H. Yabuta, G. D. Cody // *Geochim. Cosmochim. Acta*. Vol. 71, № 17. P. 4380—403. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2007.06.052>

*Alexander R. D.*, 1974. The Evolution of Social Behavior // *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 5, № 1. P. 325—383. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.05.110174.001545>

*Alexander R. D. et al.*, 1991. The evolution of eusociality / R. D. Alexander, B. Crespi, K. Noonan // *The Biology of the Naked Mole-Rat* / P. Sherman, J. Jarvis, R. D. Alexander (eds.). Princeton: Princeton University Press. P. 3—44.

*Allen J. F.*, 2017. The CoRR hypothesis for genes in organelles // *J. Theor. Biol.* Vol. 434. P. 50—57. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2017.04.008>

*Altstein A. D.*, 2015. The progene hypothesis: the nucleoprotein world and how life began // *Biol. Direct*. Vol. 10, № 67. P. 1—16. <https://doi.org/10.1186/s13062-015-0096-z>

*Ameta S. et al.*, 2023. Multispecies autocatalytic RNA reaction networks in coacervates / S. Ameta, M. Kumar, N. Chakraborty, Y. J. Matsubara [et al.] // *Commun Chem*. Vol. 6, № 1: 91. <https://doi.org/10.1038/s42004-023-00887-5>

*Anders E.*, 1989. Pre-biotic organic-matter from comets and asteroids // *Nature*. Vol. 342, № 6247. P. 255—257. <https://doi.org/10.1038/342255a0>

*Anderson D. J., Hetzer M. W.*, 2008. Shaping the endoplasmic reticulum into the nuclear envelope // *J. Cell. Sci.* Vol. 121, № 2. P. 137—142. <https://doi.org/10.1242/jcs.005777>

*Andersson M.*, 1984. The Evolution of Eusociality // *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 15, № 1. P. 165—189. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.001121>

Andersson S. G. et al., 1998. The genome sequence of *Rickettsia prowazekii* and the origin of mitochondria / S. G. Andersson, A. Zomorodipour, J. O. Andersson, T. Sicheritz-Pontén [et al.] // Nature. Vol. 396, № 6707. P. 133—140. <https://doi.org/10.1038/24094>

Anetzberger C. et al., 2009. Heterogeneity in quorum sensing-regulated bioluminescence of *Vibrio harveyi* / C. Anetzberger, T. Pirch, K. Jung // Mol. Microbiol. Vol. 73, № 2. P. 267—277. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.2009.06768.x>

Aoki S., 1977. *Colophina clematis* (Homoptera, Pemphigidae), an aphid species with “soldiers” // Kontyû. Vol. 45. P. 276—282.

Archibald J. M., 2015. Endosymbiosis and eukaryotic cell evolution // Curr. Biol. Vol. 25, № 19. P. R911—R921. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.07.055>

Archibald J. M., 2008. The eocyte hypothesis and the origin of eukaryotic cells // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. Vol. 105, № 51. P. 20049—20050. <https://doi.org/10.1073/pnas.0811118106>

Arndt N. T., Nisbet E. G., 2012. Processes on the young earth and the habitats of early life. Annu. Rev. Earth. Planet. Sci. Vol. 40. P. 521—549. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-042711-105316>

Arrhenius S., 1908. Worlds in the Making: The Evolution of the Universe. New York; London: Harper & Brothers. 229 p.

Asencot M., Lensky Y., 1976. The effect of sugars and juvenile hormone on the differentiation of the female honeybee larva (*Apis mellifera* L.) to queens // Life Sci. Vol. 18, № 7. P. 693—699. [https://doi.org/10.1016/0024-3205\(76\)90180-6](https://doi.org/10.1016/0024-3205(76)90180-6)

Ashur-Fabian O. et al., 2004. Evolution of p53 in hypoxia-stressed *Spalax* mimics human tumor mutation / O. Ashur-Fabian, A. Avivi, L. Trakhtenbrot, K. Adamsky [et al.] // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 101, № 33. P. 12236—12241. <https://doi.org/10.1073/pnas.0404998101>

Attwater J. et al., 2013. In-ice evolution of RNA polymerase ribozyme activity / J. Attwater, A. Wochner, P. Holliger // Nat. Chem. Vol. 5. P. 1011—1018. <https://doi.org/10.1038/nchem.1781>

*Aubin E. et al.*, 2021. Horizontal Gene Transfers in Plants / E. Aubin, M. El Baidouri, O. Panaud // *Life*. Vol. 11, № 8: 857. <https://doi.org/10.3390/life11080857>

*Auperin D. D. et al.*, 1984. Sequencing studies of pichinde arenavirus S RNA indicate a novel coding strategy, an ambisense viral S RNA / D. D. Auperin, V. Romanowski, M. Galinski, D. H. Bishop // *J. Virol.* Vol. 52, № 3. P. 897—904. <https://doi.org/10.1128/JVI.52.3.897-904.1984>

*Ayala F. J.*, 1999. Molecular clock mirages // *BioEssays*. Vol. 21, № 1. P. 71—75. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1521-1878\(199901\)21:1<71::aid-bies9>3.0.co;2-b](https://doi.org/10.1002/(sici)1521-1878(199901)21:1<71::aid-bies9>3.0.co;2-b)

*Ayarpadikannan S. et al.*, 2015. Transposable element-driven transcript diversification and its relevance to genetic disorders / S. Ayarpadikannan, H. E. Lee, K. Han, H. S. Kim // *Gene*. Vol. 558, № 2. P. 187—194. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2015.01.039>

*Baaske P. et al.*, 2007. Extreme accumulation of nucleotides in simulated hydrothermal pore systems / P. Baaske, F. M. Weinert, S. Duhr, K. H. Lemke // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Vol. 104, № 22. P. 9346—9351. <https://doi.org/10.1073/pnas.0609592104>

*Babajanyan S. G. et al.*, 2023. Coevolution of reproducers and replicators at the origin of life and the conditions for the origin of genomes / S. G. Babajanyan, Y. I. Wolf, A. Khachatryan, A. Allahverdyan [et al.] // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 120, № 14: e2301522120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2301522120>

*Bada J. L.*, 2013. New insights into prebiotic chemistry from Stanley Miller's spark discharge experiments // *Chemical Society Reviews*. Vol. 42, № 5. P. 2186—2196. <https://doi.org/10.1039/c3cs35433d>

*Baedke J. et al.*, 2020. The holobiont concept before Margulis / J. Baedke, A. Fábregas-Tejeda, A. Nieves Delgado // *J. Exp. Zool. B. Mol. Dev. Evol.* Vol. 334, № 3. P. 149—155. <https://doi.org/10.1002/jez.b.22931>

*Baer B., Schmid-Hempel P.*, 1999. Experimental variation in polyandry affects parasite loads and fitness in a bumble-bee // *Nature*. Vol. 397, № 6715. P. 151—154. <https://doi.org/10.1038/16451>

*Baer C. F. et al.*, 2007. Mutation rate variation in multicellular eukaryotes: causes and consequences / C. F. Baer, M. M. Miyamoto, D. R. Denver // *Nat. Rev. Genet.* Vol. 8, № 8. P. 619—631. <https://doi.org/10.1038/nrg2158>

*Baggs E. M.*, 2008. A review of stable isotope techniques for N<sub>2</sub>O source partitioning in soils: Recent progress, remaining challenges and future considerations // *Rapid. Commun. Mass Spectrom.* Vol. 22. P. 1664—1672. <https://doi.org/10.1002/rcm.3456>

*Bains W., Schulze-Makuch D.*, 2015. Mechanisms of Evolutionary Innovation Point to Genetic Control Logic as the Key Difference Between Prokaryotes and Eukaryotes // *J. Mol. Evol.* Vol. 81, № 1—2. P. 34—53. <https://doi.org/10.1007/s00239-015-9688-6>

*Ball S. G. et al.*, 2013. Metabolic effectors secreted by bacterial pathogens: essential facilitators of plastid endosymbiosis? / S. G. Ball, A. Subtil, D. Bhattacharya, A. Moustafa [et al.] // *Plant Cell.* Vol. 25, № 1. P. 7—21. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.101329>

*Baltimore D.*, 1971. Expression of animal virus genomes // *Bacteriol. Rev.* Vol. 35, № 3. P. 235—241. <https://doi.org/10.1128/br.35.3.235-241.1971>

*Baluška F., Lyons S.*, 2018. Symbiotic Origin of Eukaryotic Nucleus: From Cell Body to Neo-Energide // *Concepts in Cell Biology — History and Evolution. Plant Cell Monographs* / V. Sahi, F. Baluška F. (eds.). Springer, Cham. Vol. 23. P. 39—66. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-69944-8\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-319-69944-8_3)

*Banack S. A. et al.*, 2012. Cyanobacteria Produce N-(2-Aminoethyl)Glycine, a Backbone for Peptide Nucleic Acids Which May Have Been the First Genetic Molecules for Life on Earth / S. A. Banack, J. S. Metcalf, L. Jiang, D. Craighead [et al.] // *PLOS One.* Vol. 7, № 11: e49043. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049043>

*Banfalvi G.*, 2021. Prebiotic Pathway from Ribose to RNA Formation // *Int. J. Mol. Sci.* Vol. 22, № 8: 3857. <https://doi.org/10.3390/ijms22083857>

*Bansho Y. et al.*, 2012. Importance of parasite RNA species repression for prolonged translation-coupled RNA self-replication / Y. Bansho, N. Ichihashi, Y. Kazuta, T. Matsuura [et al.] // *Chem. Biol.* Vol. 19, № 4. P. 478—487. <https://doi.org/10.1016/j.chembiol.2012.01.019>

*Baross J. A., Hoffman S. E.*, 1985. Submarine hydrothermal vents and associated gradient environments as sites for the origin and evolution of life // *Origins Life Evol. Biosphere*. Vol. 15. P. 327—345. <https://doi.org/10.1007/BF01808177>

*Bartel D. P., Szostak J. W.*, 1993. Isolation of new ribozymes from a large pool of random sequences // *Science*. Vol. 261, № 5127. P. 1411—1418. <https://doi.org/10.1126/science.7690155>

*Barton L. L., Fauque G. D.*, 2009. Biochemistry, physiology and biotechnology of sulfate-reducing bacteria // *Advances in Applied Microbiology*. Vol. 68. P. 41—98. [https://doi.org/10.1016/s0065-2164\(09\)01202-7](https://doi.org/10.1016/s0065-2164(09)01202-7)

*Bashton M, Chothia C.*, 2007. The generation of new protein functions by the combination of domains. *Structure*. Vol. 15, № 1. P. 85—99. <https://doi.org/10.1016/j.str.2006.11.009>

*Bassler B. L.*, 2002. Small talk. Cell-to-cell communication in bacteria // *Cell*. Vol. 109, № 4. P. 421—424. [https://doi.org/10.1016/s0092-8674\(02\)00749-3](https://doi.org/10.1016/s0092-8674(02)00749-3)

*Batra S. W. T.*, 1966. Nests and social behavior of halictine bees of India (Hymenoptera: Halictidae) // *Indian J. Entomol*. Vol. 28. P. 375—393. [https://digitalcommons.usu.edu/bee\\_lab\\_ba/105](https://digitalcommons.usu.edu/bee_lab_ba/105)

*Baum D. A.*, 2015. A comparison of autogenous theories for the origin of eukaryotic cells // *Am. J. Bot.* Vol. 102, № 12. P. 1954—1965. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500196>

*Baum D. A., Baum B.*, 2014. An inside-out origin for the eukaryotic cell // *BMC Biol*. Vol. 12: 76. <https://doi.org/10.1186/s12915-014-0076-2>

*Bazylinski D. A., Frankel R. B.*, 2004. Magnetosome formation in prokaryotes // *Nat. Rev. Microbiol*. Vol. 2, № 3. P. 217—230. <https://doi.org/10.1038/nrmicro842>

*Bazylinski D. A., Frankel R. B.*, 2004. Magnetosome formation in prokaryotes / D. A. Bazylinski, R. B. Frankel // *Nat. Rev. Microbiol*. Vol. 2, № 3. P. 217—230. <https://doi.org/10.1038/nrmicro842>

*Becker S. et al.*, 2016. A high-yielding, strictly regioselective prebiotic purine nucleoside formation pathway / S. Becker, I. Thoma, A. Deutsch, T. Gehrke [et al.] // *Science*. Vol. 352, № 6287. P. 833—836. <https://doi.org/10.1126/science.aad2808>

*Becker S. et al.*, 2018a. Non-canonical nucleosides and chemistry of the emergence of life / S. Becker, C. Schneider, A. Crisp, T. Carell // Nature Communications. Vol. 9, № 1. P. 1—4. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07222-w>

*Becker S. et al.*, 2018b. Wet-dry cycles enable the parallel origin of canonical and non-canonical nucleosides by continuous synthesis / S. Becker, C. Schneider, H. Okamura, A. Crisp [et al.] // Nat. Commun. Vol. 9. № 1: 163. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02639-1>

*Becker S. et al.*, 2019. Unified prebiotically plausible synthesis of pyrimidine and purine RNA ribonucleotides / S. Becker, J. Feldmann, S. Wiedemann, H. Okamura [et al.] // Science (New York, N. Y.). Vol. 366, № 6461. P. 76—82. <https://doi.org/10.1126/science.aax2747>

*Behe M. J.*, 1996. Darwin's Black Box: The Biochemical Challenge to Evolution. New York: The Free Press. 307 p.

*Bell E. A. et al.*, 2015. Potentially biogenic carbon preserved in a 4.1 billion-year-old zircon / E. A. Bell, P. Boehnke, T. M. Harrison, W. L. Mao // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 112, № 47. P. 14518—14521. <https://doi.org/10.1073/pnas.1517557112>

*Bell P. J. L.*, 2022. Eukaryogenesis: The Rise of an Emergent Superorganism // Front Microbiol. Vol. 13: 858064. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.858064>

*Bell P. J. L.*, 2020. Evidence supporting a viral origin of the eukaryotic nucleus // Virus Res. Vol. 289: 198168. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2020.198168>

*Bell P. J. L.*, 2001. Viral eukaryogenesis: Was the ancestor of the nucleus a complex DNA virus? // Journal of Molecular Evolution. Vol. 53, № 3. P. 251—256. <https://doi.org/10.1007/s002390010215>

*Beltran L. C. et al.*, 2023. Archaeal DNA-import apparatus is homologous to bacterial conjugation machinery / L. C. Beltran, V. Cvirkaite-Krupovic, J. Miller, F. Wang [et al.] // Nat. Commun. Vol. 14, № 1: 666. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-36349-8>

*Bendich A. J.*, 1987. Why do chloroplasts and mitochondria contain so many copies of their genome? // Bioessays. Vol. 6, № 6. P. 279—282. <https://doi.org/10.1002/bies.950060608>



*Benítez M. et al.*, 2018. Dynamical Patterning Modules, Biogeneric Materials, and the Evolution of Multicellular Plants / M. Benítez, V. Hernández-Hernández, S. A. Newman, K. J. Niklas // *Front Plant Sci.* Vol. 9: 871. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00871>

*Benner S. A.*, 2023. Rethinking nucleic acids from their origins to their applications. *Philos Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* Vol. 378, № 1871: 20220027. <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0027>

*Benner S. A., Kim H-J.*, 2015. The case for a Martian origin for Earth life // *Instruments, methods, and missions for astrobiology XVII.* Vol. 9606: 96060C. <https://doi.org/10.1117/12.2192890>

*Benner S. A. et al.*, 1989. Modern metabolism as a palimpsest of the RNA world / S. A. Benner, A. D. Ellington, A. Tauer // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* Vol. 86, № 18. P. 7054—7058. <https://doi.org/10.1073/pnas.86.18.7054>

*Benner S. A. et al.*, 2019. Prebiotic Chemistry that Could Not Not Have Happened / S. A. Benner, H. J. Kim, E. Biondi // *Life (Basel).* Vol. 9, № 4: 84. <https://doi.org/10.3390/life9040084>

*Benner S. A. et al.*, 2020. When did life likely emerge on Earth in an RNA-first process? / S. A. Benner, E. A. Bell, E. Biondi, R. Brassler [et al.] // *ChemSystemsChem.* Vol. 2, № 2: e1900035. <https://doi.org/10.1002/syst.201900035>

*Bennett N. C. et al.*, 2022. Socially Induced Infertility in Naked and Damaraland Mole-Rats: A Tale of Two Mechanisms of Social Suppression / N. C. Bennett, C. G. Faulkes, C. Voigt // *Animals (Basel).* Vol. 12, № 21: 3039. <https://doi.org/10.3390/ani12213039>

*Bergey D. H. et al.*, 1923. *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology* / D. H. Bergey, F. C. Harrison, R. S. Breed, B. W. Hammer [et al.] (eds.). 1st ed. Baltimore: The Williams & Wilkins Co. 442 p.

*Bernal J. D.*, 1961. The origin of life on the shores of the ocean: physical and chemical conditions determining the first appearance of biological processes / Sears M. (ed) // *Oceanography.* American Association for the Advancement of Science. Vol. 67. P. 95—118.

*Bernal J. D.*, 1951. *The Physical basis of Life.* Routledge and Paul. 80 p.

*Bernhardt H. S.*, 2012. The RNA world hypothesis: the worst theory of the early evolution of life (except for all the others)<sup>a</sup> // *Biol. Direct.* Vol. 7: 23. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-7-23>

*Bernstein H., Bernstein C.*, 2017. Sexual Communication in Archaea, the Precursor to Eukaryotic Meiosis // *Biocommunication of Archaea* / G. Witzany (eds.). Springer, Cham. P. 103—117. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-65536-9\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-319-65536-9_7)

*Betts H. C. et al.*, 2018. Integrated genomic and fossil evidence illuminates life's early evolution and eukaryote origin / H. C. Betts, M. N. Puttick, J. W. Clark, T. A. Williams [et al.] // *Nat. Ecol. Evol.* Vol. 2, № 10. P. 1556—1562. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0644-x>

*Bhowmik S, Krishnamurthy R.*, 2019. The role of sugar-backbone heterogeneity and chimeras in the simultaneous emergence of RNA and DNA // *Nat. Chem.* Vol. 11, № 11. P. 1009—1018. <https://doi.org/10.1038/s41557-019-0322-x>

*Bi E. F., Lutkenhaus J.*, 1991. FtsZ ring structure associated with division in *Escherichia coli* // *Nature.* Vol. 354, № 6349. P. 161—164. <https://doi.org/10.1038/354161a0>

*Biondi E. et al.*, 2017. Opal adsorbs and stabilizes RNA—a hierarchy of prebiotic silica minerals / E. Biondi, L. Howell, S. A. Benner // *Synlett.* Vol. 28, № 1. P. 84—88. <https://doi.org/10.1055/s-0036-1589718>

*Bird A.*, 2007. Perceptions of epigenetics // *Nature.* Vol. 447, № 7143. P. 396—398. <https://doi.org/10.1038/nature05913>

*Birky C. W.*, 1995. Uniparental inheritance of mitochondrial and chloroplast genes: mechanisms and evolution // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* Vol. 92, № 25. P. 11331—11338. <https://doi.org/10.1073/pnas.92.25.11331>

*Bjerrum C. J., Canfield D. E.*, 2002. Ocean productivity before about 1.9 Gyr ago limited by phosphorus adsorption onto iron oxides // *Nature.* Vol. 417, № 6885. P. 159—162. <https://doi.org/10.1038/417159a>

*Black R. A, Blosser M. C.*, 2016. A Self-Assembled Aggregate Composed of a Fatty Acid Membrane and the Building Blocks of Biological Polymers Provides a First Step in the Emergence of Protocells // *Life (Basel).* Vol. 6, № 3: 33. <https://doi.org/10.3390/life6030033>

*Blackstone N. W.*, 2013. Why did eukaryotes evolve only once? Genetic and energetic aspects of conflict and conflict mediation // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* Vol. 368, № 1622: 20120266. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0266>

*Blakemore R.*, 1975. Magnetotactic bacteria // *Science*. Vol. 190, № 4212. P. 377—379. <https://doi.org/10.1126/science.170679>

*Bobrovskiy I. et al.*, 2018. Ancient steroids establish the Ediacaran fossil *Dickinsonia* as one of the earliest animals / I. Bobrovskiy, J. M. Hope, A. Ivantsov, B. J. Nettersheim [et al.] // *Science*. Vol. 361, № 6408. P. 1246—1249. <https://doi.org/10.1126/science.aat7228>

*Boehnke P., Harrison T. M.*, 2016. Illusory Late Heavy Bombardments // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 113, № 39. P. 10802—10806. <https://doi.org/10.1073/pnas.1611535113>

*Boeke J. D.*, 2003. The Unusual Phylogenetic Distribution of Retrotransposons: A Hypothesis // *Genome Res.* Vol. 13, № 9. P. 1975—1983. <https://doi.org/10.1101/gr.1392003>

*Boeynaems S. et al.*, 2018. Protein Phase Separation: A New Phase in Cell Biology / S. Boeynaems, S. Alberti, N. L. Fawzi, T. Mittag [et al.] // *Trends Cell Biol.* Vol. 28, № 6. P. 420—435. <https://doi.org/10.1016/j.tcb.2018.02.004>

*Bohr N.*, 1933. Light and life // *Nature*. Vol. 308. P. 456—459. <https://doi.org/10.1038/131457a0>

*Bokov K., Steinberg S. V.*, 2009. A hierarchical model for evolution of 23S ribosomal RNA // *Nature*. Vol. 457, № 7232. P. 977—980. <https://doi.org/10.1038/nature07749>

*Bond D. P. G., Grasby S. E.*, 2017. On the causes of mass extinctions // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* Vol. 478. P. 3—29. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.11.005>

*Bonner J. T.*, 1974. *On Development: The Biology of Form* / J. T. Bonner. Boston: Harvard University Press. 282 p.

*Bonner J. T.*, 2013. *Randomness in evolution* // Princeton: Princeton University Press. 123 p.

*Bonner J. T.*, 1998. The origins of multicellularity // Integrative Biology: Issues, News, and Reviews. Vol. 1, № 1. P. 27—36. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1520-6602\(1998\)1:1<27::aid-inbi4>3.0.co;2-6](https://doi.org/10.1002/(sici)1520-6602(1998)1:1<27::aid-inbi4>3.0.co;2-6)

*Bonner J. T.*, 2009. The Social Amoebae: The Biology of Cellular Slime Molds // Princeton (NJ): Princeton University Press. 152 p.

*Boomsma J. J.*, 2007. Kin selection versus sexual selection: why the ends do not meet // Curr. Biol. Vol. 17, № 16: R673—R683. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.06.033>

*Boomsma J. J.*, 2009. Lifetime monogamy and the evolution of eusociality // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. Vol. 364, № 1533. P. 3191—3207. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0101>

*Bordenstein S. R., Theis K. R.*, 2015. Host Biology in Light of the Microbiome: Ten Principles of Holobionts and Hologenomes // PLOS Biology. Vol. 13, № 8: e1002226. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002226>

*Borsenberger V. et al.*, 2004. Exploratory studies to investigate a linked prebiotic origin of RNA and coded peptides / V. Borsenberger, M. A. Crowe, J. Lehbauer, J. Raftery [et al.] // Chem. Biodivers. Vol. 1, № 2. P. 203—246. <https://doi.org/10.1002/cbdv.200490020>

*Bourke A. F. G.*, 2011. Principles of social evolution. Oxford University Press. 280 p.

*Boutlerow A.*, 1861. Faits pour servir à l'histoire des dérivés méthyléniques // Bulletin de la Société chimique de Paris: magazine. P. 84—90.

*Bowman J. C. et al.*, 2020. Root of the Tree: The Significance, Evolution, and Origins of the Ribosome / J. C. Bowman, A. S. Petrov, M. Frenkel-Pinter, P. I. Penev [et al.] // Chem Rev. Vol. 120, № 11. P. 4848—4878. <https://doi.org/10.1021/acs.chemrev.9b00742>

*Bowman J. C. et al.*, 2015. The ribosome challenge to the RNA world / J. C. Bowman, N. V. Hud, L. D. Williams // J. Mol. Evol. 2015. Vol. 80, № 3—4. P. 143—161. <https://doi.org/10.1007/s00239-015-9669-9>

*Bozdag G. O. et al.*, 2024. Chapter 5: Major Biological Innovations in the History of Life on Earth / G. O. Bozdag, N. Szeinbaum, P. L. Conlin, K. Chen [et al.] // *Astrobiology*. Vol. 24, № S1. P. S107—S123. <https://doi.org/10.1089/ast.2021.0119>

*Brandes N., Linial M.*, 2019. Giant Viruses-Big Surprises. *Viruses*. Vol. 11, № 5: 404. <https://doi.org/10.3390/v11050404>

*Brasier M. D., Antcliffe J. B.*, 2008. Dickinsonia from Ediacara: A new look at morphology and body construction // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* Vol. 270, № 3—4. P. 311—323. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.07.018>

*Brasier M. D. et al.*, 2012. The architecture of Ediacaran fronds / M. D. Brasier, J. B. Antcliffe, A. G. Liu // *Palaeontology*. Vol. 55, № 5. P. 1105—1124. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2012.01164.x>

*Bratanis E. et al.*, 2020. Biotechnological Potential of Bdellovibrio and Like Organisms and Their Secreted Enzymes / E. Bratanis, T. Andersson, R. Lood, E. Bukowska-Faniband // *Front. Microbiol.* Vol. 11: 662. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00662>

*Braude S.*, 1997. The predictive power of evolutionary biology and the discovery of eusociality in the naked mole-rat // *Reports of the National Center for Science Education*. Vol. 17, № 4. P. 12—15.

*Breitbart M., Rohwer F.*, 2005. Here a virus, there a virus, everywhere the same virus? // *Trends Microbiol.* Vol. 13, № 6. P. 278—284. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2005.04.003>

*Breslow R.*, 2011. The origin of homochirality in amino acids and sugars on prebiotic earth // *Tetrahedron Letters*. Vol. 52, is. 32. P. 4228—4232. <https://doi.org/10.1016/j.tetlet.2011.06.002>

*Breslow R., Cheng Z. L.*, 2010. L-amino acids catalyze the formation of an excess of D-glyceraldehyde, and thus of other D sugars, under credible prebiotic conditions // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 107, № 13. P. 5723—5725. <https://doi.org/10.1073/pnas.1001639107>

*Breslow R., Levine M. S.*, 2006. Amplification of enantiomeric concentrations under credible prebiotic conditions // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Vol. 103, № 35. P. 12979—12980. <https://doi.org/10.1073/pnas.0605863103>

*Bresnahan W. A., Shenk T., 2000. A subset of viral transcripts packaged within human cytomegalovirus particles // Science. Vol. 288, № 5475. P. 2373—2376. <https://doi.org/10.1126/science.288.5475.2373>*

*Brian M. V., 1979. Caste differentiation and division of labor // Social Insects/ H. R. Hermann (ed.). New York: Academic Press. Vol. 1. P. 121—222.*

*Briones C. et al., 2009. The dawn of the RNA World: Toward functional complexity through ligation of random RNA oligomers / C. Briones, M. Stich, S. Manrubia // RNA. Vol. 15. P. 743—749. <https://doi.org/10.1261/rna.1488609>*

*Brocks J. J. et al., 2023. Lost world of complex life and the late rise of the eukaryotic crown / J. J. Brocks, B. J. Nettersheim, P. Adam, P. Schaeffer // Nature. Vol. 618, № 7966. P. 767—773. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06170-w>*

*Brocks J. J. et al., 2017. The rise of algae in Cryogenian oceans and the emergence of animals / J. J. Brocks, A. J. M. Jarrett, E. Sirantoine, C. Hallmann [et al.] // Nature. Vol. 548, № 7669. P. 578—581. <https://doi.org/10.1038/nature23457>*

*Brown A. M. et al., 2011. Purine biosynthesis in archaea: variations on a theme / A. M. Brown, S. L. Hoopes, R. H. White, C. A. Sarisky // Biol. Direct. Vol. 14, № 6: 63. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-6-63>*

*Brown G. G., Finnegan P. M., 1989. RNA plasmids // Int. Rev. Cytol. Vol. 117. P. 1—56. [https://doi.org/10.1016/s0074-7696\(08\)61333-9](https://doi.org/10.1016/s0074-7696(08)61333-9)*

*Brucato J.R., Fornaro T., 2019. Role of Mineral Surfaces in Prebiotic Processes and Space-Like Conditions // Biosignatures for Astrobiology. Advances in Astrobiology and Biogeophysics / Cavalazzi, B., Westall, F. (eds.). Springer, Cham. P. 183—204. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-96175-0\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-319-96175-0_9)*

*Brueckner J., Martin W. F., 2020. Bacterial Genes Outnumber Archaeal Genes in Eukaryotic Genomes // Genome Biol. Evol. Vol. 12, № 4. P. 282—292. <https://doi.org/10.1093/gbe/evaa047>*

*Brune A., Dietrich C., 2015. The gut microbiota of termites: digesting the diversity in the light of ecology and evolution // Annu. Rev. Microbiol. Vol. 69. P. 145—166. <https://doi.org/10.1146/annurev-micro-092412-155715>*

*Brunet T., King N.*, 2017. The origin of animal multicellularity and cell differentiation // *Developmental Cell*. Vol. 43, № 2. P. 124—140. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2017.09.016>

*Brunet T., King N.*, 2022. The Single-Celled Ancestors of Animals // *The Evolution of Multicellularity* / M. D. Herron, P. L. Conlin, W. C. Ratcliff (eds.). CRC Press. P. 251—278. <https://doi.org/10.1201/9780429351907-17>

*Bruns T. D. et al.*, 1992. Evolutionary relationships within the fungi: analyses of nuclear small subunit rRNA sequences / T. D. Bruns, R. Vilgalys, S. M. Barns, D. Gonzalez [et al.] // *Mol. Phylogenet. Evol.* Vol. 1, № 3. P. 231—241. [https://doi.org/10.1016/1055-7903\(92\)90020-h](https://doi.org/10.1016/1055-7903(92)90020-h)

*Bruzos A. L. et al.*, 2023. Somatic evolution of marine transmissible leukemias in the common cockle, *Cerastoderma edule* / A. L. Bruzos, M. Santamarina, D. García-Souto, S. Diaz [et al.] // *Nat. Cancer*. Vol. 4, № 11. P. 1575—1591. <https://doi.org/10.1038/s43018-023-00641-9>

*Budd G. E.*, 1998. Arthropod body-plan evolution in the Cambrian with an example of anomalocaridid muscle // *Lethaia*. Vol. 31, № 2. P. 197—210. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1998.tb00508.x>

*Budd G. E., Jensen S.*, 2000. A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla // *Biological Reviews*. Vol. 75, № 2. P. 253—295. <https://doi.org/10.1017/s000632310000548x>

*Budd G. E., Jensen S.*, 2017. The origin of the animals and a 'Savannah' hypothesis for early bilaterian evolution // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* Vol. 92, № 1. P. 446—473. <https://doi.org/10.1111/brv.12239>

*Buffenstein R. et al.*, 2021. The naked truth: a comprehensive clarification and classification of current “myths” in naked mole-rat biology / R. Buffenstein, V. Amoroso, B. Andziak, S. Avdieiev [et al.] // *Biological Reviews*. Vol. 97, № 1. P. 115—140. <https://doi.org/10.1111/brv.12791>

*Bulzu P. A. et al.*, 2019. Casting light on Asgardarchaeota metabolism in a sunlit microoxic niche / P. A. Bulzu, A. Ş. Andrei, M. M. Salcher, M. Mehrshad [et al.] // *Nat. Microbiol.* Vol. 4. P. 1129—1137. <https://doi.org/10.1038/s41564-019-0404-y>

*Burda H. et al.*, 2000. Are naked and common mole-rats eusocial and if so, why? / H. Burda, R. L. Honeycutt, S. Begall, O. Locker-Grütjen [et al.] // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol. 47. P. 293—303. <https://doi.org/10.1007/s002650050669>

*Buss L. W.*, 1988. *The Evolution of Individuality* // Princeton: Princeton University Press. 222 p.

*Buss L. W., Seilacher A.*, 1994. The Phylum Vendobionta: A Sister Group of the Eumetazoa? // *Paleobiology*. Vol. 20, № 1. P. 1—4. <https://doi.org/10.1017/S0094837300011088>

*Bütschli O.*, 1884. Bemerkungen zur Gastraea-Theorie // *Morphol. Jahrb.* Vol. 9. P. 415—427.

*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*. Vol. 26, № 3. P. 386—404. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2000\)026<0386:BPNGNS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2000)026<0386:BPNGNS>2.0.CO;2)

*Butterfield N. J.*, 2005. Probable proterozoic fungi // *Paleobiology*. Vol. 31, № 1. P. 165—182. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2005\)031<0165:ppf>2.0.co;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2005)031<0165:ppf>2.0.co;2)

*Caforio A. et al.*, 2018. Converting *Escherichia coli* into an archaeobacterium with a hybrid heterochiral membrane / A. Caforio, M. F. Siliakus, M. Exterkate, S. Jain [et al.] // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 115, № 14. P. 3704—3709. <https://doi.org/10.1073/pnas.1721604115>

*Cairns J.*, 1975. Mutation selection and the natural history of cancer // *Nature*. Vol. 255, № 5505. P. 197—200. <https://doi.org/10.1038/255197a0>

*Camprubi E. et al.*, 2022. Do Soluble Phosphates Direct the Formose Reaction towards Pentose Sugars? / E. Camprubi, S. A. Harrison, S. F. Jordan, J. Bonnel [et al.] // *Astrobiology*. Vol. 22, № 8. P. 981—991. <http://doi.org/10.1089/ast.2021.0125>

*Canfield D. E.*, 1998. A new model for Proterozoic ocean chemistry // *Nature*. Vol. 396. P. 450—453. <https://doi.org/10.1038/24839>

*Canguilhem G.*, 1952. *La connaissance de la vie. Science et pensée* / G. Canguilhem. Paris: Librairie Hachette. 224 p.



*Cardona T. et al.*, 2019. Early Archean origin of Photosystem II / T. Cardona, P. Sánchez-Baracaldo, A. W. Rutherford, A. W. D. Larkum // *Geobiology*. Vol. 17, № 2. P. 127—150. <https://doi.org/10.1111/gbi.12322>

*Carr M. et al.*, 2008. Molecular phylogeny of choanoflagellates, the sister group to Metazoa / M. Carr, B. S. Leadbeater, R. Hassan, M. Nelson [et al.] // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 105, № 43. P. 16641—16646. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801667105>

*Carell T. et al.*, 2012. Structure and function of noncanonical nucleobases / T. Carell, C. Brandmayr, A. Hienzsch, M. Müller [et al.] // *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.* Vol. 51, № 29. P. 7110—7131. <https://doi.org/10.1002/anie.201201193>

*Casado J.*, 2021. A Review of the Neoproterozoic Global Glaciations and a Biotic Cause of Them // *Earth Syst. Environ.* Vol. 5. P. 811—824. <https://doi.org/10.1007/s41748-021-00258-x>

*Cavalier-Smith T.*, 1987. Eukaryotes with no mitochondria // *Nature*. Vol. 326, № 6111. P. 332—333. <https://doi.org/10.1038/326332a0>

*Cavalier-Smith T.*, 2010. Origin of the cell nucleus, mitosis and sex: roles of intracellular coevolution // *Biol. Direct*. Vol. 5: 7. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-5-7>

*Cavalier-Smith T.*, 1987. The origin of eukaryotic and archaebacterial cells // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* Vol. 503. P. 17—54. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1987.tb40596.x>

*Cavalier-Smith T.*, 2002. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* Vol. 52, № 2. P. 297—354. <https://doi.org/10.1099/00207713-52-2-297>

*Cech T. R.*, 2012. The RNA worlds in context // *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* Vol. 4, № 7: a006742. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a006742>

*Cenci U. et al.*, 2016. Was the Chlamydial Adaptive Strategy to Tryptophan Starvation an Early Determinant of Plastid Endosymbiosis? / U. Cenci, M. Ducatez, D. Kadouche, C. Colleoni [et al.] // *Front. Cell Infect. Microbiol.* Vol. 6: 67. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2016.00067>

*Ceulemans H. et al.*, 2006. Approaches to defining the ancestral eukaryotic protein complexome / H. Ceulemans, L. Beke, M. Bollen // *Bioessays*. Vol. 28, № 3. P. 316—324. <https://doi.org/10.1002/bies.20373>

*Chagnot C. et al.*, 2013. Proteinaceous determinants of surface colonization in bacteria: bacterial adhesion and biofilm formation from a protein secretion perspective / C. Chagnot, M. A. Zorgani, T. Astruc, M. Desvaux // *Frontiers in Microbiology*. Vol. 4: 303. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00303>

*Chale R. S. et al.*, 2019. Transmissible Cancers and Immune Downregulation in Tasmanian Devil (*Sarcophilus harrisii*) and Canine Populations / R. S. Chale, N. Ghiam, S. A. McNamara, J. J. Jimenez // *Comp. Med.* Vol. 69, № 4. P. 291—298. <https://doi.org/10.30802/AALAS-CM-18-000129>

*Chalvet F. et al.*, 1999. Proviral amplification of the gypsy endogenous retrovirus of *Drosophila melanogaster* involves env-independent invasion of the female germline / F. Chalvet, L. Teyssset, C. Terzian, N. Prud'homme [et al.] // *EMBO J.* Vol. 18, № 9. P. 2659—2669. <https://doi.org/10.1093/emboj/18.9.2659>

*Chang A., Dutch R. E.*, 2012. Paramyxovirus fusion and entry: multiple paths to a common end // *Viruses*. Vol. 4, № 4. P. 613—636. <https://doi.org/10.3390/v4040613>

*Charlebois R. L., Doolittle W. F.*, 2004. Computing prokaryotic gene ubiquity: rescuing the core from extinction // *Genome Res.* Vol. 14, № 12. P. 2469—2477. <https://doi.org/10.1101/gr.3024704>

*Chatterjee S. et al.*, 2020. Transition of a solitary to a biofilm community life style in bacteria: a survival strategy with division of labour / S. Chatterjee, B. Samal, P. Singh, B. B. Pradhan [et al.] // *Int. J. Dev. Biol.* Vol. 64, № 4—6. P. 259—265. <https://doi.org/10.1387/ijdb.190176sc>

*Chatton E.*, 1925. *Pansporella perplexa*, réflexions sur la biologie et la phylogenese des Protozoaires // *Annales des Sciences Naturelles. Zoologie et Biologie Animale*. Vol. 8. P. 6—84.

*Chen I., Dubnau D.*, 2004. DNA uptake during natural transformation // *Nature Rev. Microbiol.* Vol. 2. P. 241—249. <https://doi.org/10.1038/nrmicro844>

*Chen Y. R. et al.*, 2015. A novel species of ellipsoidal multicellular magnetotactic prokaryotes from Lake Yuehu in China / Y. R. Chen, R. Zhang, H. J. Du, H. M. Pan [et al.] // *Environ. Microbiol.* Vol. 17, № 3. P. 637—647. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12480>

*Chen Y. R. et al.*, 2016. Novel species and expanded distribution of ellipsoidal multicellular magnetotactic prokaryotes / Y. R. Chen, W. Y. Zhang, K. Zhou, H. M. Pan [et al.] // *Environ. Microbiol. Rep.* Vol. 8. P. 218—226. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12371>

*Chetverin A. B. et al.*, 1991. On the nature of spontaneous RNA synthesis by Q beta replicase / A. B. Chetverin, H. V. Chetverina, A. V. Munishkin // *Journal of molecular biology.* Vol. 222, № 1. P. 3—9. [https://doi.org/10.1016/0022-2836\(91\)90729-p](https://doi.org/10.1016/0022-2836(91)90729-p)

*Chetverina H. V. et al.*, 1999. Spontaneous rearrangements in RNA sequences / H. V. Chetverina, A. A. Demidenko, V. I. Ugarov, A. B. Chetverin // *FEBS Letters.* Vol. 450. P. 89—94. [https://doi.org/10.1016/s0014-5793\(99\)00469-x](https://doi.org/10.1016/s0014-5793(99)00469-x)

*Chimileski S. et al.*, 2014. Biofilms formed by the archaeon *Haloferax volcanii* exhibit cellular differentiation and social motility, and facilitate horizontal gene transfer / S. Chimileski, M. J. Franklin, R. T. Papke // *BMC Biol.* P. 12: 65. <https://doi.org/10.1186/s12915-014-0065-5>

*Chin J. W. et al.*, 2003. An expanded eukaryotic genetic code / J. W. Chin, T. A. Cropp, J. C. Anderson, M. Mukherji [et al.] // *Science.* Vol. 301, № 5635. P. 964—967. <https://doi.org/10.1126/science.1084772>

*Chisholm R. L., Firtel R. A.*, 2004. Insights into morphogenesis from a simple developmental system // *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* Vol. 5, № 7. P. 531—541. <https://doi.org/10.1038/nrm1427>

*Chivian D. et al.*, 2008. Environmental genomics reveals a single-species ecosystem deep within Earth / D. Chivian, E. L. Brodie, E. J. Alm, D. E. Culley [et al.] // *Science.* Vol. 322, № 5899. P. 275—278. <https://doi.org/10.1126/science.1155495>

*Chothia C. et al.*, 2003. Evolution of the protein repertoire / C. Chothia, J. Gough, C. Vogel, S. A. Teichmann // *Science.* Vol. 300, № 5626. P. 1701—1703. <https://doi.org/10.1126/science.1085371>

*Chugunov A. et al.*, 2014. Liquid but Durable: Molecular Dynamics Simulations Explain the Unique Properties of Archaeal-Like Membranes / A. Chugunov, P. Volynsky, N. Krylov, I. Boldyrev [et al.] // *Sci. Rep.* Vol. 4: 7462. <https://doi.org/10.1038/srep07462>

*Chyba C., Sagan C.*, 1992. Endogenous production, exogenous delivery and impact-shock synthesis of organic molecules: an inventory for the origins of life // *Nature*. Vol. 355. P. 125—132. <https://doi.org/10.1038/355125a0>

*Ciccarelli F. D. et al.*, 2006. Toward automatic reconstruction of a highly resolved tree of life / F. D. Ciccarelli, T. Doerks, C. von Mering, C. J. Creevey [et al.] // *Science*. Vol. 311, № 5765. P. 1283—1287. <https://doi.org/10.1126/science.1123061>

*Claessen D. et al.*, 2014. Bacterial solutions to multicellularity: a tale of biofilms, filaments and fruiting bodies / D. Claessen, D. E. Rozen, O. P. Kuipers, L. Søgaard-Andersen [et al.] // *Nature Reviews. Microbiology*. Vol. 12, № 2. P. 115—124. <https://doi.org/10.1038/nrmicro3178>

*Clapham M. E., Renne P. R.*, 2019. Flood Basalts and Mass Extinctions // *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*. Vol. 47, № 1. P. 275—303. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-053018-060136>

*Claverie J. M.*, 2006. Viruses take center stage in cellular evolution // *Genome Biol.* Vol. 7, № 6: 110. <https://doi.org/10.1186/gb-2006-7-6-110>

*Cleaves H. J.*, 2012. Prebiotic Chemistry: What We Know, What We Don't // *Evolution: Education and Outreach*. Vol. 5. P. 342—360. <https://doi.org/10.1007/s12052-012-0443-9>

*Cleaves H. J.*, 2010. The origin of the biologically coded amino acids // *J. Theor. Biol.* Vol. 263. P. 490—498. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2009.12.014>

*Cleaves H. J. et al.*, 2008. A reassessment of prebiotic organic synthesis in neutral planetary atmospheres / H. J. Cleaves, J. H. Chalmers, A. Lazcano, S. L. Miller [et al.] // *Origins of life and evolution of the biosphere: the journal of the International Society for the Study of the Origin of Life*. Vol. 38, № 2. P. 105—115. <https://doi.org/10.1007/s11084-007-9120-3>

*Cleaves H. J. et al.*, 2019. One Among Millions: The Chemical Space of Nucleic Acid-Like Molecules / H. J. Cleaves, C. Butch, P. B. Burger, J. Goodwin [et al.] //

J. Chem. Inf. Model. Vol. 59, № 10. P. 4266—4277.

<https://doi.org/10.1021/acs.jcim.9b00632>

*Cleland C. E., Chyba C.*, 2002. Defining “life” / C. E. Cleland, C. Chyba // *Origins Life Evol. Biosph.* 2002. Vol. 32. P. 387—393.

<https://doi.org/10.1023/a:1020503324273>

*Coates J. C. et al.*, 2015. Understanding “green” multicellularity: do seaweeds hold the key? / J. C. Coates, Umm-E-Aiman, B. Charrier // *Front. Plant Sci.* Vol. 5: 737.

<https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00737>

*Cocquyt E. et al.*, 2010. Evolution and cytological diversification of the green seaweeds (Ulvophyceae) / E. Cocquyt, H. Verbruggen, F. Leliaert, O. De Clerck // *Mol. Biol. Evol.* Vol. 27, № 9. P. 2052—2061. <https://doi.org/10.1093/molbev/msq091>

*Coffey L. L. et al.*, 2011. Arbovirus high fidelity variant loses fitness in mosquitoes and mice / L. L. Coffey, Y. Beeharry, A. V. Bordería, H. Blanc [et al.] // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* Vol. 108, № 38. P. 16038—16043.

<https://doi.org/10.1073/pnas.1111650108>

*Cohan F. M., Koepel A. F.*, 2008. The origins of ecological diversity in prokaryotes // *Curr. Biol.* Vol. 18, № 21. P. R1024—R1034.

<https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.09.014>

*Cohn F.*, 1875. Untersuchungen über Bakterien, II. Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Vol. 1. P. 141—207.

*Cole B. J., Wiernasz D. C.*, 1999. The selective advantage of low relatedness // *Science.* Vol. 285, № 5429. P. 891—893. <https://doi.org/10.1126/science.285.5429.891>

*Cole D. B. et al.*, 2022. Atmospheric Oxygen Abundance, Marine Nutrient Availability, and Organic Carbon Fluxes to the Seafloor / D. B. Cole, K. Ozaki, K. C. T. Reinhard // *Global Biogeochemical Cycles.* Vol. 36, № 1: e2021GB007052. <https://doi.org/10.1029/2021GB007052>

*Collins L., Penny D.*, 2005. Complex spliceosomal organization ancestral to extant eukaryotes // *Mol. Biol. Evol.* Vol. 22, № 4. P. 1053—1066. <https://doi.org/10.1093/molbev/msi091>

*Colson P. et al.*, 2012. Reclassification of giant viruses composing a fourth domain of life in the new order Megavirales / P. Colson, X. de Lamballerie, G. Fournous,

D. Raoult // Intervirology. Vol. 55, № 5. P. 321—332. <https://doi.org/10.1159/000336562>

*Conway J. R.*, 1986. The Biology of Honey Ants // The American Biology Teacher. Vol. 48, № 6. P. 335—343.

*Cooney D. B. et al.*, 2022. A PDE Model for Protocell Evolution and the Origin of Chromosomes via Multilevel Selection / D. B. Cooney, F. W. Rossine, D. H. Morris // Bull. Math. Biol. Vol. 84, № 10: 109. <https://doi.org/10.1007/s11538-022-01062-y>

*Copeland H. F.*, 1938. The kingdoms of organisms // Quart. Rev. Biol. Vol. 13, № 4. P. 383—420. <https://doi.org/10.1086/394568>

*Corno G., Jurgens K.*, 2006. Direct and indirect effects of protist predation on population size structure of a bacterial strain with high phenotypic plasticity // Appl. Environ. Microbiol. Vol. 72, № 1. P. 78—86. <https://doi.org/10.1128/AEM.72.1.78-86.2006>

*Corona M. et al.*, 2016. Molecular mechanisms of phenotypic plasticity in social insects / M. Corona, R. Libbrecht, D. E. Wheeler // Curr. Opin. Insect. Sci. Vol. 13. P. 55—60. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.12.003>

*Costa E. et al.*, 2006. Why is metabolic labour divided in nitrification? / E. Costa, J. Perez, J. U. Kreet // Trends Microbiol. Vol. 14, № 5. P. 213—219. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2006.03.006>

*Costerton J. W. et al.*, 1978. How bacteria stick / J. W. Costerton, G. G. Geesey, K. J. Cheng // Sci. Amer. Vol. 238, № 1. P. 86—95. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0178-86>

*Cousins C. R. et al.*, 2013. Glaciovolcanic hydrothermal environments in Iceland and implications for their detection on Mars / C. R. Cousins, I. A. Crawford, J. L. Carrivick, M. Gunn [et al.] // Journal of Volcanology and Geothermal Research. Vol. 256. P. 61—77. <https://doi.org/10.1016/j.jvolgeores.2013.02.009>

*Crapitto A. J. et al.*, 2022. A consensus view of the proteome of the last universal common ancestor / A. J. Crapitto, A. Campbell, A. J. Harris, A. D. Goldman // Ecol. Evol. Vol. 12, № 6: e8930. <https://doi.org/10.1002/ece3.8930>

*Crespi B. J.*, 1992. Eusociality in Australian gall thrips // Nature. Vol. 359, № 6397. P. 724—726. <https://doi.org/10.1038/359724a0>

*Crespi B. J., Yanega D.*, 1995. The definition of eusociality // Behavioral Ecology. Vol. 6, № 1. P. 109—115. <https://doi.org/10.1093/beheco/6.1.109>

*Crick F. H.*, 1970. Central Dogma of Molecular Biology // Nature. Vol. 227, № 5258. P. 561—563. <https://doi.org/10.1038/227561a0>

*Crick F. H.*, 1958. On Protein Synthesis // Symposia of the Society for Experimental Biology, Number XII: The Biological Replication of Macromolecules / F. K. Sanders (ed). Cambridge: Cambridge University Press. P. 138—163.

*Crick F. H. et al.*, 1976. A speculation on the origin of protein synthesis / F. H. Crick, S. Brenner, A. Klug, G. Pieczenik // Orig. Life. Vol. 7, № 4. P. 389—397. <https://doi.org/10.1007/BF00927934>

*Crick F. H., Orgel L. E.*, 1973. Directed panspermia // Icarus. Vol. 19, № 3. P. 341—346. [https://doi.org/10.1016/0019-1035\(73\)90110-3](https://doi.org/10.1016/0019-1035(73)90110-3)

*Cronin J. R., Pizzarello S.*, 1997. Enantiomeric excesses in meteoritic amino acids // Science. Vol. 275, № 5302. P. 951—955. <https://doi.org/10.1126/science.275.5302.951>

*Crowe S. A. et al.*, 2013. Atmospheric oxygenation three billion years ago / S. A. Crowe, L. N. Døssing, N. J. Beukes, M. Bau [et al.] // Nature. Vol. 501, № 7468. P. 535—538. <https://doi.org/10.1038/nature12426>

*Csurös M., Miklós I.*, 2009. Streamlining and large ancestral genomes in Archaea inferred with a phylogenetic birth-and-death model // Mol. Biol. Evol. Vol. 26, № 9. P. 2087—2095. <https://doi.org/10.1093/molbev/msp123>

*Cueto-Díaz E. J. et al.*, 2023. A New Approach in Prebiotic Chemistry Studies: Proline Sorption Triggered by Mineral Surfaces Analysed Using XPS / E. J. Cueto-Díaz, S. Gálvez-Martínez, M. Colin-García, E. Mateo-Martí // Life. Vol. № 13: 908. <https://doi.org/10.3390/life13040908>

*Cui D. et al.*, 2022. A Jurassic flower bud from China / D. Cui, J. Hou, P. Yin, X. Wang. London: Geological Society, Special Publications. Vol. 521, № 1: SP521-2021-122. <https://doi.org/10.1144/sp521-2021-122>

*Cui K. et al.*, 2022. A Novel Isolate of Spherical Multicellular Magnetotactic Prokaryotes Has Two Magnetosome Gene Clusters and Synthesizes Both Magnetite

and Greigite Crystals / K. Cui, H. Pan, J. Chen, J. Liu [et al.] // *Microorganisms*. № 10 (5): 925. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10050925>

*Currie C. R. et al.*, 2006. Coevolved crypts and exocrine glands support mutualistic bacteria in fungus-growing ants / C. R. Currie, M. Poulsen, J. Mendenhall, J. J. Boomsma [et al.] // *Science*. Vol. 311, № 5757. P. 81—83. <https://doi.org/10.1126/science.1119744>

*Curtis A. S. G.*, 1962. Pattern and mechanism in the reaggregation of sponges // *Nature*. Vol. 196, № 4851. P. 245—248. <https://doi.org/10.1038/196245a0>

*D'Angelo M. A. et al.*, 2006. Nuclear pores form de novo from both sides of the nuclear envelope / M. A. D'Angelo, D. J. Anderson, E. Richard, M. W. Hetzer // *Science*. Vol. 312, № 5772. P. 440—443. <https://doi.org/10.1126/science.1124196>

*Da Cunha V. et al.*, 2017. Lokiarchaea are close relatives of Euryarchaeota, not bridging the gap between prokaryotes and eukaryotes / V. Da Cunha, M. Gaia, D. Gadelle, A. Nasir [et al.] // *PLoS Genet*. Vol. 13, № 6: e1006810. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1006810>

*Dacks J. B. et al.*, 2009. Evolution of specificity in the eukaryotic endomembrane system / J. B. Dacks, A. A. Peden, M. C. Field // *Int. J. Biochem. Cell. Biol.* Vol. 41, № 2. P. 330—340. <https://doi.org/10.1016/j.biocel.2008.08.041>

*Dacks J. B. et al.*, 2016. The changing view of eukaryogenesis — fossils, cells, lineages and how they all come together / J. B. Dacks, M. C. Field, R. Buick, L. Eme // *J. Cell. Sci.* Vol. 129, № 20. P. 3695—3703. <https://doi.org/10.1242/jcs.178566>

*Dagan T. et al.*, 2013. Genomes of Stigonematalean cyanobacteria (subsection V) and the evolution of oxygenic photosynthesis from prokaryotes to plastids / T. Dagan, M. Roettger, K. Stucken, G. Landan [et al.] // *Genome Biol. Evol.* Vol. 5, № 1. P. 31—44. <https://doi.org/10.1093/gbe/evs117>

*Dagan T. et al.*, 2008. Modular networks and cumulative impact of lateral transfer in prokaryote genome evolution / T. Dagan, Y. Artzy-Randrup, W. Martin // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 105, № 29. P. 10039—10044. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800679105>

*Daley A. C. et al.*, 2009. The Burgess Shale anomalocaridid *Hurdia* and its significance for early euarthropod evolution / A. C. Daley, G. E. Budd, J. B. Caron,



G. D. Edgecombe [et al.] // *Science*. Vol. 323, № 5921. P. 1597—1600.  
<https://doi.org/10.1126/science.1169514>

*Damsté J. S. et al.*, 2002. Crenarchaeol: the characteristic core glycerol dibiphytanyl glycerol tetraether membrane lipid of cosmopolitan pelagic crenarchaeota / J. S. Damsté, S. Schouten, E. C. Hopmans, A. C. van Duin // *Journal of Lipid Research*. Vol. 43, № 10. P. 1641—1651. <https://doi.org/10.1194/jlr.M200148-JLR200>

*Danforth B. N.*, 2002. Evolution of sociality in a primitively eusocial lineage of bees // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 99, № 1. P. 286—290.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.012387999>

*Darch S. E. et al.*, 2012. Density-dependent fitness benefits in quorum-sensing bacterial populations / S. E. Darch, S. A. West, K. Winzer, S. P. Diggle // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 109, № 21. P. 8259—8263.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1118131109>

*Darwin C.*, 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* (1st ed.). London: John Murray. 502 p.

*Dashiff A. et al.*, 2011. Predation of human pathogens by the predatory bacteria *Micavibrio aeruginosavorus* and *Bdellovibrio bacteriovorus* / A. Dashiff, R. A. Junka, M. Libera, D. E. Kadouri // *Journal of Applied Microbiology*. Vol. 110, № 2. P. 431—444. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2010.04900.x>

*Daubenmire R. F.*, 1936. The Use of the Terms Coenocyte and Syncytium in Biology // *Science*. Vol. 84, № 2189. P. 533—534. <https://doi.org/10.1126/science.84.2189.533>

*Dauvillier A.*, 1965. *The photochemical origin of life*. New York: Academic Press. 193 p.

*Dauvillier A., Desguins E.*, 1942. *La genèse de la vie, phase de l'évolution chimique*. Paris: Herman. 127 p.

*Davidov Y., Jurkevitch E.*, 2009. Predation between prokaryotes and the origin of eukaryotes // *Bioessays*. Vol. 31, № 7. P. 748—757.  
<https://doi.org/10.1002/bies.200900018>

*Davies D. G. et al.*, 1998. The involvement of cell-to-cell signals in the development of a bacterial biofilm / D. G. Davies, M. R. Parsek, J. P. Pearson, B. H. Iglewski [et al.] // *Science*. Vol. 280, № 5361. P. 295—298. <https://doi.org/10.1126/science.280.5361.295>

*Davín A. A. et al.*, 2020. Zombi: a phylogenetic simulator of trees, genomes and sequences that accounts for dead lineages / A. A. Davín, T. Tricou, E. Tannier, D. M. de Vienne [et al.] // *Bioinformatics*. Vol. 36, № 4. P. 1286—1288. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btz710>

*Dayel M. J. et al.*, 2011. Cell differentiation and morphogenesis in the colony-forming choanoflagellate *Salpingoeca rosetta* / M. J. Dayel, R. A. Alegado, S. R. Fairclough, T. C. Levin [et al.] // *Dev. Biol.* Vol. 357, № 1. P. 73—82. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2011.06.003>

*Dayton P. K. et al.*, 1974. Biological accommodation in the Benthic Community at McMurdo Sound, Antarctica / P. K. Dayton, G. A. Robilliard, R. T. Paine, L. B. Dayton // *Ecological Monographs*. Vol. 44. P. 105—128. <https://doi.org/10.2307/1942321>

*de Duve C.*, 1991. *Blueprint for a Cell: The Nature and Origin of Life*. Carolina Biological Supply Co. 275 p.

*de Mendoza A. et al.*, 2015. Complex transcriptional regulation and independent evolution of fungal-like traits in a relative of animals / A. de Mendoza, H. Suga, J. Permanyer, M. Irimia [et al.] // *Elife*. Vol. 4: e08904. <https://doi.org/10.7554/eLife.08904>

*de Roos A. D.*, 2006. The origin of the eukaryotic cell based on conservation of existing interfaces // *Artif. Life*. Vol. 12, № 4. P. 513—523. <https://doi.org/10.1162/artl.2006.12.4.513>

*de Vera J. P. et al.*, 2019. Limits of Life and the Habitability of Mars: The ESA Space Experiment BIOMEX on the ISS / J. P. de Vera, M. Alawi, T. Backhaus, M. Baqué [et al.] // *Astrobiology*. Vol. 19, № 2. P. 145—157. <https://doi.org/10.1089/ast.2018.1897>

*Deamer D.*, 2016. Membranes and the Origin of Life: A Century of Conjecture // *J. Mol. Evol.* Vol. 83, № 5—6. P. 159—168. <https://doi.org/10.1007/s00239-016-9770-8>

*Deamer D. W.*, 1997. The first living systems: a bioenergetic perspective // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* Vol. 61, № 2. P. 239—261. <https://doi.org/10.1128/mnbr.61.2.239-261.1997>

*Deatherage B. L., Cookson B. T.*, 2012. Membrane vesicle release in bacteria, eukaryotes, and archaea: a conserved yet underappreciated aspect of microbial life // *Infect. Immun.* Vol. 80, № 6. P. 1948—1957. <https://doi.org/10.1128/IAI.06014-11>

*Del Pozo J. L. et al.*, 2008. Bioelectric effect and bacterial biofilms. A systematic review / J. L. Del Pozo, M. S. Rouse, R. Patel // *Int. J. Artif. Organs.* Vol. 31, № 9. P. 786—795. <https://doi.org/10.1177/039139880803100906>

*DeLong E. F. et al.*, 1993. Multiple evolutionary origins of magnetotaxis in bacteria / E. F. DeLong, R. B. Frankel, D. A. Bazylinski // *Science.* Vol. 259, № 5096. P. 803—806. <https://doi.org/10.1126/science.259.5096.803>

*Demoulin C. F. et al.*, 2024. Oldest thylakoids in fossil cells directly evidence oxygenic photosynthesis / C. F. Demoulin, Y. J. Lara, A. Lambion, E. J. Javaux // *Nature.* Vol. 625, № 7995. P. 529—534. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06896-7>

*Deschamps P. et al.*, 2008. The relocation of starch metabolism to chloroplasts: when, why and how / P. Deschamps, I. Haferkamp, C. d'Hulst, H. E. Neuhaus [et al.] // *Trends Plant. Sci.* Vol. 13, № 11. P. 574—582. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.08.009>

*Desnues C. et al.*, 2012. Sputnik, a virophage infecting the viral domain of life / C. Desnues, M. Boyer, D. Raoult // *Adv. Virus Res.* Vol. 82. P. 63—89. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394621-8.00013-3>

*Devos D. et al.*, 2004. Components of coated vesicles and nuclear pore complexes share a common molecular architecture / D. Devos, S. Dokudovskaya, F. Alber, R. Williams et al. // *PLoS Biology.* Vol. 2, № 12: e380. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020380>

*Diaz Arenas C. et al.*, 2021. Ribozyme Mutagenic Evolution: Mechanisms of Survival / C. Diaz Arenas, A. Ardaševa, J. Miller, A. S. Mikheyev [et al.] / *Orig Life Evol Biosph.* Vol. 51, № 4. P. 321—339. <https://doi.org/10.1007/s11084-021-09617-0>

*Dibrova D. V. et al.*, 2012. Comparative analysis of lipid biosynthesis in archaea, bacteria and eukaryotes: What was the structure of the first membrane lipids? /

D. V. Dibrova, K. S. Makarova, M. Y. Galperin, E. V. Koonin [et al.] // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) Bioenergetics*. Vol. 1817: S154. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2012.06.404>

*Diener T. O.*, 1981. Are viroids escaped introns? // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 78, № 8. P. 5014—5015. <https://doi.org/10.1073/pnas.78.8.5014>

*Diener T. O.*, 1989. Circular RNAs: relics of precellular evolution? // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. Vol. 86, № 23. P. 9370—9374. <https://doi.org/10.1073/pnas.86.23.9370>

*Diener T. O., Raymer W. B.*, 1967. Potato spindle tuber virus: a plant virus with properties of a free nucleic acid. *Science*. Vol. 158, № 3799. P. 378—381. <https://doi.org/10.1126/science.158.3799.378>

*Dieterich C., Sommer R. J.*, 2009. How to become a parasite — lessons from the genomes of nematodes. // *Trends Genet.* Vol. 25, № 5. P. 203—209. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2009.03.006>

*Ding G. et al.*, 2017. Extreme polyandry aids the establishment of invasive populations of a social insect / G. Ding, H. Xu, D. P. Oldroyd, R. S. Gloag // *Heredity (Edinb)*. Vol. 119, № 5. P. 381—387. <https://doi.org/10.1038/hdy.2017.49>

*Dobson C. M.*, 2001. The structural basis of protein folding and its links with human disease // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* Vol. 356, № 1406. P. 133—145. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0758>

*Dobzhansky T.*, 1973. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution // *American Biology Teacher*. Vol. 35. P. 125—129.

*Dogiel V. A.*, 1929. Polymerisation als ein Princip der progressiven Entwicklung bei Protozoen // *Biologisches Zentralblatt*. Vol. 49. P. 451—469.

*Donoghue P., Paps J.*, 2020. Plant evolution: assembling land plants // *Current Biology*. Vol. 30, № 2: PR81—R83. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.11.084>

*Doolittle W. F.*, 2020. Evolution: Two domains of life or three? // *Current Biology*. Vol. 30, № 4. P. R177—R179. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.01.010>

*Doolittle W. F.*, 1999. Phylogenetic classification and the universal tree // *Science*. Vol. 284, № 5423. P. 2124—2129. <https://doi.org/10.1126/science.284.5423.2124>

*Doolittle W. F.*, 1998. You are what you eat: a gene transfer ratchet could account for bacterial genes in eukaryotic nuclear genomes // Trends Genet. Vol. 14, № 8. P. 307—311. [https://doi.org/10.1016/s0168-9525\(98\)01494-2](https://doi.org/10.1016/s0168-9525(98)01494-2)

*Douglas A. E.*, 2014. Symbiosis as a general principle in eukaryotic evolution // Cold Spring Harb. Perspect. Biol. Vol. 6, № 2: a016113. <https://doi.org/10.1101/csh-perspect.a016113>

*Dressaire E. et al.*, 2016. Mushrooms use convectively created airflows to disperse their spores / E. Dressaire, L. Yamada, B. Song, M. Roper // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 113, № 11. P. 2833—2838. <https://doi.org/10.1073/pnas.1509612113>

*Droser M. L. et al.*, 2014. A new Ediacaran fossil with a novel sediment displacive life habit / M. L. Droser, J. G. Gehling, M. E. Dzaugis, M. J. Kennedy [et al.] // J. Paleont. Vol. 88, № 1. P. 145—151. <https://doi.org/10.1666/12-158>

*Duffy J. E. et al.*, 2000. Multiple origins of eusociality among sponge-dwelling shrimps (*Synalpheus*) / J. E. Duffy, C. L. Morrison, R. Ríos // Evolution. Vol. 54, № 2. P. 503—516. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00053.x>

*Dufresne A. et al.*, 2003. Genome sequence of the cyanobacterium *Prochlorococcus marinus* SS120, a nearly minimal oxyphototrophic genome / A. Dufresne, M. Salanoubat, F. Partensky, F. Artiguenave [et al.] // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 100, № 17. P. 10020—10025. <https://doi.org/10.1073/pnas.1733211100>

*Dunham P. et al.*, 1983. Stimulus-response coupling in sponge cell aggregation: Evidence for calcium as an intracellular messenger / P. Dunham, C. Anderson, A. M. Rich, G. Weissmann // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 80, № 15. P. 4756—4760. <https://doi.org/10.1073/pnas.80.15.4756>

*Dunn C. W. et al.*, 2008. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life / C. W. Dunn, A. Hejnol, D. Q. Matus, K. Pang K [et al.] // Nature. Vol. 452, № 7188. P. 745—749. <https://doi.org/10.1038/nature06614>

*Dworkin J. P. et al.*, 2003. The roads to and from the RNA world / J. P. Dworkin, A. Lazcano, S. L. Miller // J. Theor. Biol. Vol. 222, № 1. P. 127—134. [https://doi.org/10.1016/s0022-5193\(03\)00020-1](https://doi.org/10.1016/s0022-5193(03)00020-1)

*Dyke C.*, 1988. The Evolutionary Dynamics of Complex Systems. New York: Oxford University Press. 161 p.

*Egholm M. et al.*, 1993. PNA hybridizes to complementary oligonucleotides obeying the Watson-Crick hydrogen-bonding rules / M. Egholm, O. Buchard, L. Christensen, C. Behrens [et al.] // *Nature*. Vol. 365, № 6446. P. 566—568. <https://doi.org/10.1038/365566a0>

*Ehrenfreund P. et al.*, 2006. Experimentally tracing the key steps in the origin of life: the aromatic world / P. Ehrenfreund, S. Rasmussen, J. Cleaves, L. Chen // *Astrobiology*. Vol. 6, № 3. P. 490—520. <https://doi.org/10.1089/ast.2006.6.490>

*Eigen M.*, 1971. Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules / M. Eigen // *Naturwissenschaften*. Vol. 58, № 10. P. 465—523. <https://doi.org/10.1007/BF00623322> [Изд. на рус.: Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. М.: Мир, 1973. 214 с.]

*Eigen M.*, 1993. The origin of genetic information: viruses as models // *Gene*. Vol. 135, № 1—2. P. 37—47. [https://doi.org/10.1016/0378-1119\(93\)90047-7](https://doi.org/10.1016/0378-1119(93)90047-7)

*Eigen M., Schuster P.*, 1982. Stages of emerging life — Five principles of early organization // *Journal of Molecular Evolution*. Vol. 19, № 1. P. 47—61. <https://doi.org/10.1007/BF02100223>

*Eigen M., Schuster P.*, 1977. The hypercycle. A principle of natural self-organization. Part A: Emergence of the hypercycle // *Naturwissenschaften*. Vol. 64, № 11. P. 541—565. <https://doi.org/10.1007/BF00450633>

*Eigen M., Schuster P.*, 1979. The Hypercycle: A Principle of Natural Self-Organization // Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 92 p. [Изд. на рус.: Эйген М., Шустер П. Гиперцикл. Принципы самоорганизации макромолекул. М.: Мир, 1982. 270 с.]

*Eisenreich W. et al.*, 2021. Persistence of Intracellular Bacterial Pathogens-With a Focus on the Metabolic Perspective / W. Eisenreich, T. Rudel, J. Heesemann, W. Goebel // *Front. Cell. Infect. Microbiol.* Vol. 10: 615450. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2020.615450>

*Embley T. M., Hirt R. P.*, 1998. Early branching eukaryotes? // *Curr. Opin. Genet. Dev.* Vol. 8, № 6. P. 624—629. [https://doi.org/10.1016/s0959-437x\(98\)80029-4](https://doi.org/10.1016/s0959-437x(98)80029-4)

*Eme L. et al.*, 2017. Archaea and the origin of eukaryotes / L. Eme, A. Spang, J. Lombard, C. W. Stairs [et al.] // Nature Reviews. Microbiology. Vol. 15, № 12. P. 711—723. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.133>

*Eme L. et al.*, 2023. Inference and reconstruction of the heimdallarchaeial ancestry of eukaryotes / L. Eme, D. Tamarit, E. F. Caceres, C. W. Stairs [et al.] // Nature. Vol. 618, № 7967. P. 992—999. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06186-2>

*Eme L. et al.*, 2014. On the age of eukaryotes: evaluating evidence from fossils and molecular clocks / L. Eme, S. C. Sharpe, M. W. Brown, A. J. Roger // Cold Spring Harb. Perspect. Biol. Vol. 6, № 8: a016139. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a016139>

*Emmeche C.*, 1998. Defining life as a semiotic phenomenon / C. Emmeche // Cybernetics & Human Knowing. Vol. 5, № 1. P. 3—7.

*Engebrecht J. et al.*, 1983. Bacterial bioluminescence: isolation and genetic analysis of functions from *Vibrio fischeri* / J. Engebrecht, K. Nealson, M. Silverman // Cell. Vol. 32, № 3. P. 773—781. [https://doi.org/10.1016/0092-8674\(83\)90063-6](https://doi.org/10.1016/0092-8674(83)90063-6)

*Engel M. S.*, 2011. Family-group names for termites (Isoptera), redux // Zookeys. Vol. 148. P. 171—184. <https://doi.org/10.3897/zookeys.148.1682>

*Epstein B. et al.*, 2016. Rapid evolutionary response to a transmissible cancer in Tasmanian devils / B. Epstein, M. Jones, R. Hamede, S. Hendricks [et al.] // Nat. Commun. Vol. 7: 12684. <https://doi.org/10.1038/ncomms12684>

*Erdmann W., Kaczmarek L.*, 2017. Tardigrades in Space Research — Past and Future // Orig. Life Evol. Biosph. Vol. 47. P. 545—553. <https://doi.org/10.1007/s11084-016-9522-1>

*Ereskovsky A. V.*, 2010. The Comparative Embryology of Sponges (Springer Science & Business Media). 388 p. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-8575-7>

*Ernst R.E. et al.*, 2020. Influence of large igneous provinces / R. E. Ernst, D. P. G. Bond, S. H. Zhang // Geologic Time Scale / F. M. Gradstein, J. G. Ogg, M. D. Schmitz, G. M. Ogg (eds.). Oxford: Elsevier. P. 345—356. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-824360-2.00012-7>

*Eschenmoser A.*, 1999. Chemical etiology of nucleic acid structure // Science. Vol. 284. P. 2118—2124. <https://doi.org/10.1126/science.284.5423.2118>

*Evans D. J.*, 2008. Viral Receptors // Encyclopedia of Virology, vol. 5 / B. W. J. Mahy, M. H. V. Van Regenmortel (eds.) // Academic Press. P. 319—324. <https://doi.org/10.1016/b978-012374410-4.00531-8>

*Evans N. M. et al.*, 2010. The phylogenetic position of Myxozoa: exploring conflicting signals in phylogenomic and ribosomal data sets / N. M. Evans, M. T. Holder, M. S. Barbeitos, B. Okamura [et al.] // Molecular Biology and Evolution. Vol. 27, № 12. P. 2733—2746. <https://doi.org/10.1093/molbev/msq159>

*Facchinelli F. et al.*, 2013. Chlamydia, cyanobiont, or host: who was on top in the ménage à trois? / F. Facchinelli, C. Colleoni, S. G. Ball, A. P. Weber [et al.] // Trends Plant Sci. Vol. 18, № 12. P. 673—679. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.09.006>

*Fairclough S. R. et al.*, 2013. Premetazoan genome evolution and the regulation of cell differentiation in the choanoflagellate *Salpingoeca rosetta* / S. R. Fairclough, Z. Chen, E. Kramer, Q. Zeng [et al.] // Genome Biol. Vol. 14, № 2: R15. <https://doi.org/10.1186/gb-2013-14-2-r15>

*Famintzin A.*, 1889. Beitrag zur Symbiose von Algen und Thieren: (lu le 17 janvier 1889). St.-Petersbourg: Imprimerie de l'Académie impériale des sciences. Vol. 36, № 16. 36 p.

*Famintzin A. S., Baranetzky O. V.*, 1867. Zur Entwicklungsgeschichte der Goniidien und Zoosporenbildung der Flechten // Mémoires de l'Académie imp. des sciences de St.-Petersbourg. 7 serié. V. 11. № 9.

*Fan Q. et al.*, 1995. Stability against temperature and external agents of vesicles composed of archael bolaform lipids and egg PC / Q. Fan, A. Relini, D. Cassinadri, A. Gambacorta [et al.] // Biochim. Biophys. Acta. Vol. 1240, № 1. P. 83—88. [https://doi.org/10.1016/0005-2736\(95\)00157-x](https://doi.org/10.1016/0005-2736(95)00157-x)

*Farina M. et al.*, 1983. Ultrastructure of a magnetotactic microorganism / M. Farina, H. L. D. Barros, D. Motta, S. Esquivel [et al.] // Biol. Cell. Vol. 48. P. 85—88.

*Farquhar J. et al.*, 2000. Atmospheric influence of Earth's earliest sulfur cycle / J. Farquhar, H. Bao, M. Thiemens // Science. Vol. 289, № 5480. P. 756—759. <https://doi.org/10.1126/science.289.5480.756>

*Faulkes C. G. et al.*, 1990. Social suppression of ovarian cyclicity in captive and wild colonies of naked mole-rats, *Heterocephalus glaber* / C. G. Faulkes, D. H. Ab-



bott, J. U. Jarvis // *Journal of Reproduction and Fertility*. Vol. 88, № 2. P. 559—568.  
<https://doi.org/10.1530/jrf.0.0880559>

*Fedonkin M. A.*, 2003. The origin of the Metazoa in the light of the Proterozoic fossil record // *Paleontological Research*. Vol. 7, №. 1. P. 9—41.  
<https://doi.org/10.2517/prpsj.7.9>

*Feil E. J. et al.*, 2000. Estimating recombinational parameters in *Streptococcus pneumoniae* from multilocus sequence typing data / E. L. Feil, J. Maynard Smith, M. C. Enright, B. G. Spratt // *Genetics*. Vol. 154, № 4. P. 1439—1450.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/154.4.1439>

*Ferris J. P. et al.*, 1996. Synthesis of long prebiotic oligomers on mineral surfaces / J. P. Ferris, A. R. Jr. Hill, R. Liu, L. E. Orgel // *Nature*. Vol. 381, № 6577. P. 59—61.  
<https://doi.org/10.1038/381059a0>

*Ferus M. et al.*, 2017. Formation of nucleobases in a Miller-Urey reducing atmosphere / M. Ferus, F. Pietrucci, A. M. Saitta, A. Knížek [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. Vol. 114, № 17. P. 4306—4311. <https://doi.org/10.1073/pnas.1700010114>

*Feuda R. et al.*, 2017. Improved Modeling of Compositional Heterogeneity Supports Sponges as Sister to All Other Animals / R. Feuda, M. Dohrmann, W. Pett, H. Philippe [et al.] // *Curr. Biol*. Vol. 27, № 24. P. 3864—3870.E4.  
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.11.008>

*Field M. C. et al.*, 2014. Enriching the pore: splendid complexity from humble origins / M. C. Field, L. Koreny, M. P. Rout // *Traffic*. Vol. 15, № 2. P. 141—156.  
<https://doi.org/10.1111/tra.12141>

*Fine J. L., Pearlman R. E.*, 2023. On the origin of life: an RNA-focused synthesis and narrative // *RNA*. Vol. 29, № 8. P. 1085—1098.  
<https://doi.org/10.1261/rna.079598.123>

*Fisher R. A. et al.*, 2017. Persistent bacterial infections and persister cells / R. A. Fisher, B. Gollan, S. Helaine // *Nat. Rev. Microbiol*. Vol. 15, № 8. P. 453—464. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.42>

*Fletcher D. A., Mullins R. D.*, 2010. Cell mechanics and the cytoskeleton // *Nature*. Vol. 463, № 7280. P. 485—492. <https://doi.org/10.1038/nature08908>

*Fletcher D. J. C., Ross K. G., 1985. Regulation of reproduction in eusocial Hymenoptera // Annu. Rev. Entomol. Vol. 30, 319—343. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.30.010185.001535>*

*Flores R. et al., 2014. Viroids: survivors from the RNA world? / R. Flores, S. Gago-Zachert, P. Serra, R. Sanjuán [et al.] // Annual Rev. Microbiol. Vol. 68. P. 395—414. <https://doi.org/10.1146/annurev-micro-091313-103416>*

*Folse H. J., Roughgarden J., 2010. What is an individual organism? A multilevel selection perspective // Q. Rev. Biol. Vol. 85, № 4. P. 447—472. <https://doi.org/10.1086/656905>*

*Fontana W., Buss L. W., 1994. What would be conserved if “the tape were played twice”? // Proceedings of the National Academy of Sciences. Vol. 91. P. 757—761. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.2.757>*

*Foret S. et al., 2012. DNA methylation dynamics, metabolic fluxes, gene splicing, and alternative phenotypes in honey bees / S. Foret, R. Kucharski, M. Pellegrini, S. Feng [et al.] // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 109. № 13. P. 4968—4973. <https://doi.org/10.1073/pnas.1202392109>*

*Forterre P., 2002. The origin of DNA genomes and DNA replication proteins // Curr. Opin. Microbiol. Vol. 5, № 5. P. 525—532. [https://doi.org/10.1016/s1369-5274\(02\)00360-0](https://doi.org/10.1016/s1369-5274(02)00360-0)*

*Forterre P., 2006a. Three RNA cells for ribosomal lineages and three DNA viruses to replicate their genomes: a hypothesis for the origin of cellular domain // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 103, № 10. P. 3669—3674. <https://doi.org/10.1073/pnas.0510333103>*

*Forterre P., 2006b. The origin of viruses and their possible roles in major evolutionary transitions // Virus Res. Vol. 117, № 1. P. 5—16. <https://doi.org/10.1016/j.virus-res.2006.01.010>*

*Forterre P., 1995. Thermoreduction, a hypothesis for the origin of prokaryotes // C. R. Acad. Sci. III. Vol. 318. P. 415—422.*

*Forterre P., 2005. The two ages of the RNA world, and the transition to the DNA world: a story of viruses and cells // Biochimie. Vol. 87, № 9—10. P. 793—803. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2005.03.015>*

*Forterre P., Krupovic M., 2012. The Origin of Virions and Virocells: The Escape Hypothesis Revisited in Viruses // Essential Agents of Life / G. Witzany (ed). Netherlands: Springer. P. 43—60. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-4899-6\\_3](https://doi.org/10.1007/978-94-007-4899-6_3)*

*Forterre P., Philippe H., 1999. Where is the root of the universal tree of life? // BioEssays. Vol. 21, № 10. P. 871—879. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1521-1878\(199910\)21:10<871::AID-BIES10>3.0.CO;2-Q](https://doi.org/10.1002/(SICI)1521-1878(199910)21:10<871::AID-BIES10>3.0.CO;2-Q)*

*Forterre P. et al., 2004. Origin and Evolution of DNA and DNA Replication Machineries / P. Forterre, J. Filée, H. Myllykallio // The Genetic Code and the Origin of Life / L. Ribas de Pouplana L (ed). New York: Springer. P. 145—168.*

*Fournier G. P., Alm E. J., 2015. Ancestral Reconstruction of a Pre-LUCA Aminoacyl-tRNA Synthetase Ancestor Supports the Late Addition of Trp to the Genetic Code // J. Mol. Evol. Vol. 80. P. 171—185. <https://doi.org/10.1007/s00239-015-9672-1>*

*Fox N. K. et al., 2014. SCOPe: Structural Classification of Proteins-extended, integrating SCOP and ASTRAL data and classification of new structures / N. K. Fox, S. E. Brenner, J. M. Chandonia // Nucleic Acids Research. Vol. 42, № D1. P. D304—D309. <https://doi.org/10.1093/nar/gkt1240>*

*Fox S. W., 1965. Simulated natural experiments in spontaneous organization of morphological units from proteinoid // The Origins of Prebiological Systems / S. W. Fox (ed). New York: Academic Press. P. 361—373.*

*Fox S. W., Dose K., 1977. Molecular Evolution and the Origin of Life / J. Lawrence Fox (ed.). (Revised ed.). New York: Marcel Dekker. 359 p.*

*Fox S., Harada K., 1958. Thermal Copolymerization of Amino Acids to a Product Resembling Protein // Science. New Series. Vol. 128, № 3333. P. 1214. <https://doi.org/10.1126/science.128.3333.1214>*

*Fox S. W., Windsor C. R., 1970. Synthesis of amino acids by the heating of formaldehyde and ammonia // Science. Vol. 170, № 3961. P. 984—986. <https://doi.org/10.1126/science.170.3961.984>*

*Frank J. A., Feschotte C., 2017. Co-option of endogenous viral sequences for host cell function // Curr. Opin. Virol. Vol. 25. P. 81—89. <https://doi.org/10.1016/j.coviro.2017.07.021>*

Frank S. A., 2003. Perspective: repression of competition and the evolution of co-operation // *Evolution*. Vol. 57, № 4. P. 693—705. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00283.x>

Frankel R. B. et al., 1997. Magneto-aerotaxis in marine coccoid bacteria / R. B. Frankel, D. A. Bazylinski, M. S. Johnson, B. L. Taylor // *Biophys. J.* Vol. 73. P. 994—1000. [https://doi.org/10.1016/S0006-3495\(97\)78132-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3495(97)78132-3)

Franzen W., 1988. Oogenesis and larval development of *Scypha ciliata* (Porifera, Calcarea) // *Zoomorphology*. Vol. 107, № 6. P. 349—357. <https://doi.org/10.1007/BF00312218>

Frei R. et al., 2016. Oxidative elemental cycling under the low O<sub>2</sub> Eoarchean atmosphere / R. Frei, S. A. Crowe, M. Bau, A. Polat // *Sci Rep*. Vol. 6: 21058. <https://doi.org/10.1038/srep21058>

Fricker M. D. et al., 2017. The Mycelium as a Network / M. D. Fricker, L. L. M. Heaton, N. S. Jones, L. Boddy // *Microbiol. Spectr.* Vol. 5, № 3: 10.1128/microbiolspec.FUNK-0033-2017. <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.FUNK-0033-2017>

Fritz-Laylin L. K. et al., 2011. The *Naegleria* genome: a free-living microbial eukaryote lends unique insights into core eukaryotic cell biology / L. K. Fritz-Laylin, M. L. Ginger, C. Walsh, S. C. Dawson // *Res. Microbiol.* Vol. 162, № 6. P. 607—618. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2011.03.003>

Fröls S., 2013. Archaeal biofilms: widespread and complex // *Biochem. Soc. Trans.* Vol. 41, № 1. P. 393—398. <https://doi.org/10.1042/BST20120304>

Fry W. G., 1976. Taxonomy, the individual and the sponge // *Biol. and Syst. Colon. Organ. Proc. Intern. Symp. Durham*. Larwood, G. and Rosen, B. R. (eds.). Academic Press, 1979. P. 39—80.

Fuentes I. et al., 2014. Horizontal genome transfer as asexual path to the formation of new species / I. Fuentes, S. Stegemann, H. Golczyk, D. Karcher [et al.] // *Nature*. Vol. 511, № 7508. P. 232—235. <https://doi.org/10.1038/nature13291>

Fuerst J. A., 2005. Intracellular compartmentation in planctomycetes // *Annu. Rev. Microbiol.* Vol. 59. P. 299—328. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.59.030804.121258>

*Fuerst J. A., Sagulenko E., 2012. Keys to eukaryality: planctomycetes and ancestral evolution of cellular complexity // Front Microbiol. Vol. 3: 167. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00167>*

*Fuerst J. A., Sagulenko E., 2013. Nested bacterial boxes: nuclear and other intracellular compartments in planctomycetes // J. Mol. Microbiol. Biotechnol. Vol. 23, № 1—2. P. 95—103. <https://doi.org/10.1159/000346544>*

*Fulton C., 1970. Amebo-flagellates as research partners: the laboratory biology of *Naegleria* and *Tetramitus* // Methods Cell Physiol. Vol. 4. P. 341—476.*

*Fulton C., 1993. *Naegleria* : A Research Partner For Cell and Developmental Biology 1 // Journal of Eukaryotic Microbiology. Vol. 40. №. 4. P. 520—532.*

*Fuqua W. C. et al., 2001. Regulation of gene expression by cell-cell communication: Acyl-homoserine lactone quorum sensing / W. C. Fuqua, M. R. Parsek, E. R. Greenberg // Ann. Rev. Genet. Vol. 35. P. 4439—4468. <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.35.102401.090913>*

*Fuqua W. C. et al., 1994. Quorum sensing in bacteria: the LuxR-LuxI family of cell density-responsive transcriptional regulators / / W. C. Fuqua, S. C. Winans, E. R. Greenberg // J. Bacteriol. Vol. 176, № 2. P. 269—275. <https://doi.org/10.1128/jb.176.2.269-275.1994>*

*Furukawa Y. et al., 2013. Selective Stabilization of Ribose by Borate / Y. Furukawa, M. Horiuchi, T. Kakegawa // Orig. Life Evol. Biosph. Vol. 43. P. 353—361. <https://doi.org/10.1007/s11084-013-9350-5>*

*Furusawa C., Kaneko K., 2002. Origin of multicellular organisms as an inevitable consequence of dynamical systems // Anat. Rec. Vol. 268, № 3. P. 327—342. <https://doi.org/10.1002/ar.10164>*

*Gabalón T., 2021. Origin and Early Evolution of the Eukaryotic Cell // Annu. Rev. Microbiol. Vol. 75. P. 631—647. <https://doi.org/10.1146/annurev-micro-090817-062213>*

*Gabalón T., 2018. Relative timing of mitochondrial endosymbiosis and the “pre-mitochondrial symbioses” hypothesis // IUBMB life. Vol. 70, № 12. P. 1188—1196. <https://doi.org/10.1002/iub.1950>*

*Gabalón T., Huynen M. A.*, 2004. Shaping the mitochondrial proteome // *Biochim. Biophys. Acta*. Vol. 1659, № 2—3. P. 212—220. <https://doi.org/10.1016/j.bbabbio.2004.07.011>

*Gabriel M. L.*, 1960. Primitive genetic mechanisms and the origin of chromosomes // *The American Naturalist*. Vol. 94, № 877. P. 257—269. <https://doi.org/10.1086/282127>

*Gago S. et al.*, 2009. Extremely high mutation rate of a hammerhead viroid / S. Gago, S. F. Elena, R. Flores, R. Sanjuán // *Science*. Vol. 323, № 5919. P. 1308. <https://doi.org/10.1126/science.1169202>

*Gámez Vintaned J. A. et al.*, 2011. A new early Cambrian lobopod-bearing animal (Murero, Spain) and the problem of the ecdysozoan early diversification / J. A. Gámez Vintaned, E. Liñán, A. Yu. Zhuravlev // *Evolutionary biology — concepts, biodiversity, macroevolution and genome evolution* / ed. Pontarotti P. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. P. 193—219. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-20763-1\\_12](https://doi.org/10.1007/978-3-642-20763-1_12)

*Ganino C., Arndt N. T.*, 2009. Climate changes caused by degassing of sediments during the emplacement of large igneous provinces // *Geology*. Vol. 37. P. 323—326. <https://doi.org/10.1130/G25325A.1>

*Gánti T.*, 1971. *Az élet princípiuma*. Budapest: Gondolat. 227 p.

*Garrels R. M., Perry E. A.*, 1974. Cycling of carbon, sulfur, and oxygen through geologic time // *The sea*. Vol. 5. P. 303—336.

*Garrison W. M. et al.*, 1951. Reduction of carbon dioxide in aqueous solutions by ionizing radiation / W. M. Garrison, D. C. Morrison, J. G. Hamilton, A. A. Benson [et al.] // *Science*. Vol. 114, № 2964. P. 416—418. <https://doi.org/10.1126/science.114.2964.416>

*Garst A. D. et al.*, 2011. Riboswitches: structures and mechanisms / A. D. Garst, A. L. Edwards, R. T. Batey // *Cold Spring Harbor perspectives in biology*. Vol. 3, № 6: a003533. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a003533>

*Garvin D. et al.*, 1975. Reaction rate data for the stratosphere: how good are they now / D. Garvin, R. F. Hampson, M. J. Kurylo // *Proc. Fourth Conf. CIAP*. P. 391—397.

Garwood R. J., 2012. Patterns in Palaeontology: The first 3 billion years of evolution // Palaeontology Online. Vol. 2, № 11. P. 1—14.

Gavette J. V. et al., 2016. RNA—DNA chimeras in the context of an RNA world transition to an RNA/DNA world / J. V. Gavette, M. Stoop, N. V. Hud, R. Krishnamurthy // Angewandte Chemie International Edition. Vol. 55, № 42. P. 13204—13209. <https://doi.org/10.1002/anie.201607919>

Gayon J., 2010. Defining Life: Synthesis and Conclusions / J. Gayon // Origins of Life and Evolution of Biospheres. Vol. 40, № 2. P. 231—244. <https://doi.org/10.1007/s11084-010-9204-3>

Geary C. et al., 2014. A single-stranded architecture for cotranscriptional folding of RNA nanostructures / C. Geary, P. W. Rothmund, E. S. Andersen // Science. Vol. 345, № 6198. P. 799—804. <https://doi.org/10.1126/science.1253920>

Geissen M. et al., 2007. Understanding the natural variability of prion diseases / M. Geissen, S. Krasemann, J. Matschke, M. Glatzel // Vaccine Geissen. Elsevier. Vol. 25, № 30. P. 5631—5636. <https://doi.org/10.1016/j.vaccine.2007.02.041>.

Georgiades K, Raoult D., 2011. The rhizome of *Reclinomonas americana*, *Homo sapiens*, *Pediculus humanus* and *Saccharomyces cerevisiae* mitochondria // Biol. Direct. Vol. 6: 55. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-6-55>

Georgiev G. P., 1984. Mobile genetic elements in animal cells and their biological significance // Eur. J. Biochem. Vol. 145, № 2. P. 203—220. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1984.tb08541.x>

Gerstein M., Hegyi H., 1998. Comparing genomes in terms of protein structure: surveys of a finite parts list // FEMS Microbiol. Rev. Vol. 22, № 4. P. 277—304. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.1998.tb00371.x>

Geyer P. K. et al., 1986. On the molecular mechanism of gypsyinduced mutations at the yellow locus of *Drosophila melanogaster* / P. K. Geyer, C. Spana, V. G. Corces // EMBO J. Vol. 5, № 10. P. 2657—2662. <https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1986.tb04548.x>

Ghigo E. et al., 2008. Ameobal pathogen mimivirus infects macrophages through phagocytosis. / E. Ghigo, J. Kartenbeck, P. Lien, L. Pelkmans [et al.] // PLoS Pathog. Vol. 4, № 6: e1000087. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1000087>

*Ghiselin M. T.*, 1974. A radical solution to the species problem // Systematic Zoology. Vol. 23. P. 536—544.

*Giannone R. J. et al.*, 2011. Proteomic characterization of cellular and molecular processes that enable the *Nanoarchaeum equitans*-*Ignicoccus hospitalis* relationship / R. J. Giannone, H. Huber, T. Karpinets, T. Heimerl [et al.] // PLoS ONE. Vol. 6, № 8: e22942. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022942>

*Gibbs S. P.*, 1981. The chloroplast of some algal groups may evolved from endosymbiotic eukaryotic algae // Ann. N. Y. Acad. Sci. Vol. 361. P. 193—208. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1981.tb46519.x>

*Gibson D. G. et al.*, 2010. Creation of a bacterial cell controlled by a chemically synthesized genome / D. Gibson, J. Glass, C. Lartigue, V. N. Noskov [et al.] // Science. Vol. 329, № 5987. P. 52—56. <https://doi.org/10.1126/science.1190719>

*Gibson T. M. et al.*, 2018. Precise age of *Bangiomorpha pubescens* dates the origin of eukaryotic photosynthesis / T. M. Gibson, P. M. Shih, V. M. Cumming, W. W. Fischer [et al.] // Geology. Vol. 46, № 2. P. 135—138. <https://doi.org/10.1130/G39829.1>

*Gilbert C. et al.*, 2010. A role for host-parasite interactions in the horizontal transfer of transposons across phyla / C. Gilbert, S. Schaack, J. K. Pace, P. J. Brindley [et al.] // Nature. Vol. 464, № 7293. P. 1347—1350. <https://doi.org/10.1038/nature08939>

*Gilbert S. F., Tauber A. I.*, 2016. Rethinking individuality: the dialectics of the holobiont // Biol. Philos. Vol. 31, № 6. P. 839—853. <https://doi.org/10.1007/s10539-016-9541-3>

*Gilbert W.*, 1986. Origin of life: The RNA world // Nature. Vol. 319, № 6055. P. 618—618. <https://doi.org/10.1038/319618a0>

*Gilbert W., de Souza S. J.*, 1999. Introns and the RNA World // The RNA World, 2nd ed. / R. F. Gesteland, T. R. Cech, J. F. Atkins (eds.). New York: Cold Spring Harbor Lab. Press. P. 221—231.

*Glasby G. P.*, 2006. Abiogenic origin of hydrocarbons: a historical overview // Resource Geology. Vol. 56, № 1. P. 85—98. <https://doi.org/10.1111/j.1751-3928.2006.tb00271.x>



Goff L. J., Coleman A. W., 1995. Fate of Parasite and Host Organelle DNA during Cellular Transformation of Red Algae by Their Parasites // *Plant Cell*. Vol. 7, № 11. P. 1899—1911. <https://doi.org/10.1105/tpc.7.11.1899>

Golden J. W., Yoon H. S., 2003. Heterocyst development in *Anabaena* // *Curr. Opin. Microbiol.* Vol. 6, № 6. P. 557—563. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2003.10.004>

Gomez-Valero L., Buchrieser C., 2019. Intracellular parasitism, the driving force of evolution of *Legionella pneumophila* and the genus *Legionella* / L. Gomez-Valero, C. Buchrieser // *Genes & Immunity*. Vol. 20, № 5. P. 394—402. <https://doi.org/10.1038/s41435-019-0074-z>

Goodisman M. A. D. et al., 2007. The significance of multiple mating in the social wasp *Vespula maculifrons* / M. A. D. Goodisman, J. L. Kovacs, E. A. Hoffman // *Evolution*. Vol. 61, № 9. P. 2260—2267. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00175.x>

Goossens K. V. et al., 2015. Molecular mechanism of flocculation self-recognition in yeast and its role in mating and survival / K. V. Goossens, F. S. Ielasi, I. Nookaew, I. Stals [et al.] // *mBio*. Vol. 6, № 2: e00427-15. <https://doi.org/10.1128/mBio.00427-15>

Görtz H.-D., 1996. Symbiosis in Ciliates // *Cells as a organisms* / K. Hausmann, C. Bradbury (eds.). — Stuttgart, New York: Gustav Fischer. P. 441—462.

Gould G. W., Dring G. J., 1979. On a possible relationship between bacterial endospore formation and the origin of eukaryotic cells // *J. Theor. Biol.* Vol. 81, № 1. P. 47—53. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(79\)90079-1](https://doi.org/10.1016/0022-5193(79)90079-1)

Gould S. B. et al., 2016. Bacterial Vesicle Secretion and the Evolutionary Origin of the Eukaryotic Endomembrane System / S. B. Gould, S. G. Garg, W. F. Martin // *Trends Microbiol.* Vol. 24, № 7. P. 525—534. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2016.03.005>

Gould S. J., 1996. *Full House: The Spread of Excellence from Plato to Darwin*. New York: Harmony Press. 244 p.

Gould S. J., 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press of Harvard University Press. 520 p.

*Gould S. J.*, 1994. The evolution of life on the earth // *Sci. Am.* Vol. 271, № 4. P. 84—91. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican1094-84>

*Gould S. J.*, 1989. *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. New York: W.W. Norton. 352 p.

*Gould S. J., Eldredge N.*, 1993. Punctuated equilibrium comes of age // *Nature*. Vol. 366. P. 223—227. <https://doi.org/10.1038/366223a0>

*Govindarajan S. et al.*, 1999. Estimating the total number of protein folds / S. Govindarajan, R. Recabarren, R. A. Goldstein // *Proteins*. Vol. 35, № 4. P. 408—414. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0134\(19990601\)35:4<408::AID-PROT4>3.0.CO;2-A](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0134(19990601)35:4<408::AID-PROT4>3.0.CO;2-A)

*Grandbastien M. A.*, 2008. Retrotransposons of plants // *Encyclopedia of Virology*. 3rd ed. Oxford, UK: Elsevier. Vol. 5. P. 428—436.

*Gray M. W.*, 2012. Mitochondrial evolution // *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* Vol. 4, № 9: a011403. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a011403>

*Gray M. W.*, 2014. The pre-endosymbiont hypothesis: a new perspective on the origin and evolution of mitochondria // *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* Vol. 6, № 3: a016097. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a016097>

*Grazhdankin D., Seilacher A.*, 2002. Underground Vendobionta from Namibia // *Palaeontology*. Vol. 45, № 1. P. 57—78. <https://doi.org/10.1111/1475-4983.00227>

*Greenberg M. et al.*, 2005. Observation of magnetoreceptive behavior in a multicellular magnetotactic prokaryote in higher than geomagnetic fields / M. Greenberg, K. Canter, I. Mahler, A. Tornheim // *Biophys. J.* Vol. 88, № 2. P. 1496—1499. <https://doi.org/10.1529/biophysj.104.047068>

*Greijer A. E. et al.*, 2000. Human cytomegalovirus virions differentially incorporate viral and host cell RNA during the assembly process / A. E. Greijer, C. A. J. Dekkers, J. M. Middeldorp // *J. Virol.* Vol. 74, № 19. P. 9078—9082. <https://doi.org/10.1128/jvi.74.19.9078-9082.2000>

*Griesemer J.*, 2001. The Units of Evolutionary Transition // *Selection*. Vol. 1, № 1—3. P. 67—80. <https://doi.org/10.1556/select.1.2000.1-3.7>

*Griffin A. S.*, 2008. Naked mole-rat // *Curr. Biol.* Vol. 18, № 18: R844-845. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.07.054>

*Griffith F.*, 1928. The Significance of Pneumococcal Types // *J. Hygiene (Lond.)*. Vol. 27, № 2. P. 113—159. <https://doi.org/10.1017/s0022172400031879>

*Gristina A. G.*, 1994. Biofilms and chronic bacterial infections // *Clin. Microbiol. Newslett.* Vol. 16, № 22. P. 171—176. [https://doi.org/10.1016/0196-4399\(94\)90037-X](https://doi.org/10.1016/0196-4399(94)90037-X)

*Grochau-Wright Z. I. et al.*, 2017. Genetic basis for soma is present in undifferentiated volvocine green algae / Z. I. Grochau-Wright, E. R. Hanschen, P. J. Ferris, T. Hamaji [et al.] // *J. Evol. Biol.* Vol. 30, № 6. P. 1205—1218. <https://doi.org/10.1111/jeb.13100>

*Groff P. A., Kaplan D. R.*, 1988. The relation of root systems to shoot systems in vascular plants // *The Botanical Review.* Vol. 54. P. 387—422. <https://doi.org/10.1007/BF02858417>

*Grosberg R. K.*, 1988. The evolution of allorecognition specificity in clonal invertebrates // *The Quarterly Review of Biology.* Vol. 63, № 4. P. 377—412. <https://doi.org/10.1086/416026>

*Grosberg R. K., Strathmann R. R.*, 2007. The evolution of multicellularity: A minor major transition? // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* Vol. 38. P. 621—654. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102403.114735>

*Grosberg R. K. et al.*, 1996. The evolutionary genetics of allorecognition in the colonial hydrozoan *Hydractinia symbiolongicarpus* / R. K. Grosberg, D. R. Levitan, B. B. Cameron // *Evolution.* Vol. 50, № 6. P. 2221—2240. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1996.tb03612.x>

*Gross J., Bhattacharya D.*, 2010. Uniting sex and eukaryote origins in an emerging oxygenic world // *Biol Direct.* Vol. 5: 53. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-5-53>

*Gruber A.*, 2019. What's in a name? How organelles of endosymbiotic origin can be distinguished from endosymbionts // *Microb. Cell.* Vol. 6, № 2. P. 123—133. <https://doi.org/10.15698/mic2019.02.668>

*Guglielmini J. et al.*, 2022. Viral origin of eukaryotic type IIA DNA topoisomerases / J. Guglielmini, M. Gaia, V. Da Cunha, A. Criscuolo et al. // *Virus Evol.* Vol. 8, № 2: veac097. <https://doi.org/10.1093/ve/veac097>

*Guigas G. et al.*, 2007. The degree of macromolecular crowding in the cytoplasm and nucleoplasm of mammalian cells is conserved / G. Guigas, C. Kalla, M. Weiss //

FEBS Lett. Vol. 581, № 26. P. 5094—5098. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2007.09.054>

*Guiler E. R.*, 1970. Observations on the Tasmanian devil, *Sarcophilus harrisii* II. Reproduction, Breeding and Growth of Pouch Young // Australian Journal of Zoology. Vol. 18, № 1. P. 63—70. <https://doi.org/10.1071/ZO9700063>

*Gulik P. van der et al.*, 2009. The first peptides: the evolutionary transition between prebiotic amino acids and early proteins / P. van der Gulik, S. Massar, D. Gilis, H. Buhrman [et al.] // J. Theor. Biol. Vol. 261. P. 531—539. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2009.09.004>

*Gunning P. W. et al.*, 2015. The evolution of compositionally and functionally distinct actin filaments / P. W. Gunning, U. Ghoshdastider, S. Whitaker, D. Popp // J. Cell Sci. Vol. 128, № 11. P. 2009—2019. <https://doi.org/10.1242/jcs.165563>

*Gupta R. S.*, 1998. Protein Phylogenies and Signature Sequences: A Reappraisal of Evolutionary Relationships among Archaeobacteria, Eubacteria, and Eukaryotes // Microbiology and Molecular Biology Reviews. Vol. 62. № 4. P. 1435—1491. <https://doi.org/10.1128/MMBR.62.4.1435-1491.1998>

*Guseva E. et al.*, 2017. Foldamer hypothesis for the growth and sequence differentiation of prebiotic polymers / E. Guseva, R. N. Zuckermann, K. A. Dill // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 114, № 36: E7460-E7468. <https://doi.org/10.1073/pnas.1620179114>

*Hadži J.*, 1953. An attempt to reconstruct the system of animal classification // Syst. Zool. Vol. 2, № 4. P. 145—154. <https://doi.org/10.2307/sysbio/2.4.145>

*Hadzi J.*, 1963. The Evolution of the Metazoa. Oxford; London; New York-Paris: Pergamon Press. 499 p.

*Hadži J.*, 1944. Turbelarijska Teorija Knidarijev (Turbellarien-Theorie Der Knidarier), Ljubljana: Slovenska akad. zn. in umet. P. 238.

*Haeckel E.*, 1870. Biologische Studien. Erstes Heft: Studien über Moneren und andere Protisten. Leipzig, Engelmann. P. 1—184. URL: <https://books.google.ru/books?id=hGtTAAAcAAJ&printsec=front-cover&hl=ru#v=onepage&q&f=false>

*Haeckel E.*, 1874. Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter // Jen. Zeitschr. Naturw. Vol. 8. P. 1—55.

*Haeckel E.*, 1875. Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere // Jen. Zeitschr. Naturw. Vol. 9. P. 402—508.

*Haeckel E.*, 1877. Die Physemarien (Haliphysema und Gastrophysema), Gastraeaden der Gegenwart // Jen. Zeitschr. Naturw. Vol. 11. P. 1—98. URL: <https://www.biodiversitylibrary.org/page/28985918>

*Haeckel E.*, 1866. Generelle morphologie der organismen. Allgemeine grundzüge der organischen formen-wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte descendenztheorie. Berlin: Georg Reimer. 462 p. URL: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/52177#page/642/mode/1up>

*Haeckel E. H.*, 1879. The Evolution of Man: A Popular Exposition of the Principal Points of Human. New York: Appleton. 544 p.

*Haeckel E.*, 1880. The History of Creation, or the Development of the Earth and its Inhabitants by the Action of Natural Causes, Vol. II. New York: D. Appleton & Co. 412 p. URL: <https://www.gutenberg.org/files/40473/40473-h/40473-h.htm#plxv>.

*Haeckel E.*, 1872. Monographie der Kalkschwämme. Bd. 1. Genereller Theil. Biologie der Kalkschwämme. Berlin: Georg Reimer. 485 p. URL: <https://archive.org/details/diekalkschwmmee00haecgoog/page/n28/mode/2up>

*Hake K. H. et al.*, 2024. A large colonial choanoflagellate from Mono Lake harbors live bacteria / K. H. Hake, P. T. West, K. McDonald, D. Laundon [et al.] // mBio. Vol. 15, № 9: e0162324. <https://doi.org/10.1128/mbio.01623-24>

*Haldane J. B. S.*, 1929. Origin of life. Ration // Rationalist Annual. Vol. 148. P. 3—10.

*Hamerly T. et al.*, 2015. Untargeted metabolomics studies employing NMR and LC-MS reveal metabolic coupling between *Nanoarchaeum equitans* and its archaeal host *Ignicoccus hospitalis* / T. Hamerly, D. P. Tripet, M. Tigges, R. J. Giannone [et al.] // Metabolomics. Vol. 11, № 4. P. 895—907. <https://doi.org/10.1007/s11306-014-0747-6>

*Hamilton W. D.*, 1964. The genetical evolution of social behaviour I, II // *J. Theor. Biol.* Vol.7. P. 1—52. I: [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90038-4); II: [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90039-6](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90039-6)

*Hammerschmidt K. et al.*, 2021. The Order of Trait Emergence in the Evolution of Cyanobacterial Multicellularity / K. Hammerschmidt, G. Landan, K. T. F. Domingues, J. Alcorta [et al.] // *Genome Biol. Evol.* Vol. 13, № 2: evaa249. <https://doi.org/10.1093/gbe/evaa249>

*Han M. J. et al.*, 2014. A New Group of Eukaryotic DNA Transposons without Target Site Duplications / M. J. Han, H. E. Xu, H. H. Zhang, C. Feschotte [et al.] // *Genome Biol. Evol.* Vol. 6, № 7. P. 1748—1757. <https://doi.org/10.1093/gbe/evu140>

*Han T. M., Runnegar B.*, 1992. Megascopic eukaryotic algae from the 2.1-billion-year-old neogauee iron-formation, Michigan / T. M. Han, B. Runnegar // *Science*. Vol. 257, № 5067. P. 232—235. <https://doi.org/10.1126/science.1631544>

*Hanford M. J., Peeples T. L.*, 2002. Archaeal tetraether lipids: unique structures and applications // *Appl. Biochem. Biotechnol.* Vol. 97, № 1. P. 45—62. <https://doi.org/10.1385/ABAB:97:1:45>

*Hanna C. et al.*, 2014. Colony social structure in native and invasive populations of the social wasp *Vespula pensylvanica* / C. Hanna, E. D. Cook, A. R. Thompson, L. E. Dare [et al.] // *Biol. Invasions*. Vol. 16. P. 283—294. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0517-9>

*Hanschen E. R. et al.*, 2017. Individuality and the major evolutionary transitions / E. R. Hanschen, D. R. Davison, Z. I. Grochau-Wright, R. E. Michod // *Landscapes of Collectivity in the Life Sciences* / Gissis S. B., Lamm E., Shavit A. (eds.). Cambridge, MA: The MIT Press. P. 255—268.

*Hansma H. G.*, 2022. DNA and the origins of life in micaceous clay // *Biophysical Journal*. Vol. 121, № 24. P. 4867—4873. <https://doi.org/10.1016/j.bpj.2022.08.032>

*Hansmann S., Martin W.*, 2000. Phylogeny of 33 ribosomal and six other proteins encoded in an ancient gene cluster that is conserved across prokaryotic genomes: influence of excluding poorly alignable sites from analysis // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* Vol. 50, № 4. P. 1655—1663. <https://doi.org/10.1099/00207713-50-4-1655>

*Hardisty D. S. et al.*, 2014. An iodine record of Paleoproterozoic surface ocean oxygenation / D. S. Hardisty, Z. Lu, N. J. Planavsky, A. Bekker // *Geology*. Vol. 42, № 7. P. 619—622. <https://doi.org/10.1130/G35439.1>

*Harms A. et al.*, 2016. Mechanisms of bacterial persistence during stress and antibiotic exposure / A. Harms, E. Maisonneuve, K. Gerdes // *Science*. Vol. 354, № 6318: aaf4268. <https://doi.org/10.1126/science.aaf4268>

*Harper J. L.*, 1977. Population biology of plants. London; New York: Academic Press. 892 p.

*Harper J. L. et al.*, 1986. The Growth and form of modular organisms: Proceedings of a Royal Society discussion meeting, held on 27 and 28 June 1985 / J. L. Harper, B. R. Rosen, J. White (eds.) // *Phil. Trans. Royal. Soc. London. Ser. B*. Vol. 13, № 1159. 250 p.

*Harris S. D.*, 2011. Hyphal morphogenesis: an evolutionary perspective // *Fungal Biol*. Vol. 115, № 6. P. 475—484. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2011.02.002>

*Hart S. F. M. et al.*, 2023. Centuries of genome instability and evolution in soft-shell clam, *Mya arenaria*, bivalve transmissible neoplasia / S. F. M. Hart, M. A. Yonemitsu, R. M. Giersch, F. E. S. Garrett [et al.] // *Nat. Cancer*. Vol. 4, № 11. P. 1561—1574. <https://doi.org/10.1038/s43018-023-00643-7>

*Harvell C. D.*, 1990. The ecology and evolution of inducible defences // *Q. Rev. Biol*. Vol. 65, № 3. P. 323—340. <https://doi.org/10.1086/416841>

*Harvell C. D.*, 1994. The evolution of polymorphism in colonial invertebrates and social insects. *Q. Rev. Biol*. Vol. 69. P. 155—185. <https://doi.org/10.1086/418538>

*Hawgood B. J.*, 2003. Francesco Redi (1626—1697): Tuscan philosopher, physician and poet // *J. Med. Biogr*. Vol. 11, № 1. P. 28—34. <https://doi.org/10.1177/096777200301100108>

*Haydak M. H.*, 1943. Larval food and development of castes in the honeybee // *J. Econ. Entomol*. Vol. 36, № 5. P. 778—792.

*Hazen R. M., Sverjensky D. A.*, 2010. Mineral surfaces, geochemical complexities, and the origins of life // *Cold Spring Harb. Perspect. Biol*. Vol. 2, № 5: a002162. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a002162>

He Y. W., Zhang L. H., 2008. Quorum sensing and virulence regulation in *Xanthomonas campestris* // FEMS Microbiol. Rev. Vol. 32, № 5. P. 842—857. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2008.00120.x>

Heaton L. L. M. et al., 2020. A mechanistic explanation of the transition to simple multicellularity in fungi / L. L. M. Heaton, N. S. Jones, M. D. Fricker // Nat. Commun. Vol. 11, № 1: 2594. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16072-4>

Heckman D. S. et al., 2001. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants / D. S. Heckman, D. M. Geiser, B. R. Eidell, R. L. Stauffer N. L. [et al.] // Science. Vol. 293, № 5532. P. 1129—1133. <https://doi.org/10.1126/science.1061457>

Hehenberger E. et al., 2017. Novel freshwater predators reshape holozoan phylogeny and reveal the presence of a two-component signalling system in the ancestor of animals / E. Hehenberger, D. V. Tikhonenkov, M. Kolisko, J. del Campo [et al.] // Curr. Biol. Vol. 27, № 13: 2043-2050.e6. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.06.006>

Heimerl T. et al., 2017. A Complex Endomembrane System in the Archaeon *Ignicoccus hospitalis* Tapped by *Nanoarchaeum equitans* / T. Heimerl, J. Flechsler, C. Pickl, V. Heinz [et al.] // Front. Microbiol. Vol. 8: 1072. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01072>

Heimpel G. E., de Boer J. G., 2008. Sex determination in the hymenoptera // Annu. Rev. Entomol. Vol. 53. P. 209—230. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093441>

Hein J. E. et al., 2011. A route to enantiopure RNA precursors from nearly racemic starting materials / J. E. Hein, E. Tse, D. G. Blackmond // Nat. Chem. Vol. 3, № 9. P. 704—706. <https://doi.org/10.1038/nchem.1108>

Henderson's Dictionary of Biology, 2008 / E. Lawrence (ed). 14th ed. Pearson Education Limited. 777 p.

Henneman B., Dame R. T., 2015. Archaeal histones: dynamic and versatile genome architects // AIMS Microbiol. Vol. 1. P. 72—81. <https://doi.org/10.3934/microbiol.2015.1.72>

Hennet R. J. et al., 1992. Abiotic synthesis of amino acids under hydrothermal conditions and the origin of life: a perpetual phenomenon? / R. J. Hennet, N. G. Holm,



M. H. Engel // Naturwissenschaften. Vol. 79. P. 361—365.  
<https://doi.org/10.1007/BF01140180>

*Hernández-Hernández V. et al.*, 2012. Dynamical patterning modules in plant development and evolution / V. Hernández-Hernández, K. J. Niklas, S. A. Newman, M. Benítez // Int. J. Dev. Biol. Vol. 56, № 9. P. 661—674.  
<https://doi.org/10.1387/ijdb.120027mb>

*Herron M. D.*, 2021. What are the major transitions? // Biology & Philosophy. Vol. 36. P. 1—19. <https://doi.org/10.1007/s10539-020-09773-z>

*Herron M. D., Michod R. E.*, 2008. Evolution of complexity in the volvocine algae: transitions in individuality through Darwin's eye // Evolution Int. J. Org. Evolution. Vol. 62, № 2. P. 436—451. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00304.x>

*Herron M., Nedelcu A.*, 2015. Volvocine Algae: From Simple to Complex Multicellularity // Evolutionary Transitions to Multicellular Life. Advances in Marine Genomics, vol. 2 / I. Ruiz-Trillo, A. Nedelcu (eds.). Dordrecht: Springer. P. 129—152. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-9642-2\\_7](https://doi.org/10.1007/978-94-017-9642-2_7)

*Herron M. D. et al.*, 2013. Cellular differentiation and individuality in the 'minor' multicellular taxa / M. D. Herron, A. Rashidi, D. E. Shelton, W. W. Driscoll // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. Vol. 88, № 4. P. 844—861. <https://doi.org/10.1111/brv.12031>

*Herron M. D. et al.*, 2019. De novo origins of multicellularity in response to predation / M. D. Herron, J. M. Borin, J. C. Boswell, J. Walker [et al.] // Sci. Rep. Vol. 9, № 1: 2328. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39558-8>

*Hertwig O.*, 1923. Allgemeine Biologie. Aufl. 6 und 7. Fischer. 822 p.

*Hertwig O.*, 1906. Allgemeine Biologie. Jena: Fischer. 649 p.

*Heylighen F.*, 1995. (Meta)systems as constraints on variation – a classification and natural history of metasystem transitions // World Future. Vol. 45. P. 59—85. <https://doi.org/10.1080/02604027.1995.9972554>

*Hiebert L. S. et al.*, 2021. Coloniality, clonality, and modularity in animals: The elephant in the room / L. S. Hiebert, C. Simpson, S. Tiozzo // J. Exp. Zool. B. Mol. Dev. Evol. Vol. 336, № 3. P. 198—211. <https://doi.org/10.1002/jez.b.22944>

*Hirao I. et al.*, 2006. An unnatural hydrophobic base pair system: site-specific incorporation of nucleotide analogs into DNA and RNA / I. Hirao, M. Kimoto, T. Mitsui, T. Fujiwara [et al.] // *Nature Methods*. Vol. 3, № 9. P. 729—735. <https://doi.org/10.1038/nmeth915>

*Hjort K. et al.*, 2010. Diversity and reductive evolution of mitochondria among microbial eukaryotes / K. Hjort, A. V. Goldberg, A. D. Tsaoasis, R. P. Hirt García [et al.] // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* Vol. 365, № 1541. P. 713—727. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0224>

*Hoehler T. M., Jørgensen B. B.*, 2013. Microbial life under extreme energy limitation // *Nat. Rev. Microbiol.* Vol. 11, № 2. P. 83—94. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2939>

*Hoffman P. F. et al.*, 1998. A Neoproterozoic snowball Earth / P. F. Hoffman, A. J. Kaufman, G. P. Halverson, D. F. Schrag // *Science*. Vol. 281, № 5381. P. 1342—1346. <https://doi.org/10.1126/science.281.5381.1342>

*Holland H. D.*, 2006. The oxygenation of the atmosphere and oceans // *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. Vol. 361, № 1470. P. 903—915. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1838>

*Holland H. D.*, 2002. Volcanic gases, black smokers, and the Great Oxidation Event // *Geochim. Cosmochim. Acta*. Vol. 66. P. 3811—3826. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(02\)00950-X](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(02)00950-X)

*Hölldobler B., Wilson E. O.*, 1990. *The ants*. Cambridge, MA: Belknap Press. 732 p.

*Hölldobler B., Wilson E. O.*, 2009. *The Superorganism: The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies*. New York: WW Norton. 522 p.

*Holmes E.*, 2005. On being the right size // *Nat. Genet.* Vol. 37. P. 923—924. <https://doi.org/10.1038/ng0905-923>

Honeybee Genome Sequencing Consortium. Insights into social insects from the genome of the honeybee *Apis mellifera*, 2006 // *Nature*. Vol. 443. № 7114. P. 931—949. <https://doi.org/10.1038/nature05260>

*Hong F. et al.*, 2017. DNA origami: Scaffolds for creating higher order structures / F. Hong, F. Zhang, Y. Liu, H. Yan // *Chem. Rev.* Vol. 117. P. 12584—12640. <https://doi.org/10.1021/acs.chemrev.6b00825>

*Hongoh Y.*, 2011. Toward the functional analysis of uncultivable, symbiotic microorganisms in the termite gut // *Cell. Mol. Life Sci.* Vol. 68, № 8. P. 1311—1325. <https://doi.org/10.1007/s00018-011-0648-z>

*Höök M. et al.*, 2010. Development of oil formation theories and their importance for peak oil / M. Höök, U. Bardi, L. Feng, X. Pang // *Marine and Petroleum Geology.* Vol. 27, № 10. P. 1995—2004. <https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2010.06.005>

*Hordijk W. et al.*, 2011. Required levels of catalysis for emergence of autocatalytic sets in models of chemical reaction systems / W. Hordijk, S. A. Kauffman, M. Steel // *Int. J. Mol. Sci.* Vol. 12, № 5. P. 3085—3101. <https://doi.org/10.3390/ijms12053085>

*Horn M.*, 2008. Chlamydiae as symbionts in eukaryotes // *Annu. Rev. Microbiol.* Vol. 62. P. 113—131. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.62.081307.162818>

*Horneck G.*, 2006. Bacterial Spores Survive Simulated Meteorite Impact / G. Horneck // *Biological Processes Associated with Impact Events* / C. Cockell, I. Gilmour, C. Koeberl (eds.). *Impact Studies.* Berlin, Heidelberg: Springer. P. 41—53. [https://doi.org/10.1007/3-540-25736-5\\_3](https://doi.org/10.1007/3-540-25736-5_3)

*Horneck G.*, 1993. Responses of *Bacillus subtilis* spores to space environment: results from experiments in space / G. Horneck // *Origins of life and evolution of the biosphere: the journal of the International Society for the Study of the Origin of Life.* Vol. 23, № 1. P. 37—52. <https://doi.org/10.1007/BF01581989>

*Horneck G. et al.*, 2001. Bacterial spores survive simulated meteorite impact / G. Horneck, D. Stöffler, U. Eschweiler, U. Hornemann // *Icarus.* Vol. 149, № 1. P. 285—290. <https://doi.org/10.1006/ICAR.2000.6543>

*Horneck G. et al.*, 1994. Long-term survival of bacterial spores in space / G. Horneck, H. Bucker, G. Reitz // *Advances in space research: the official journal of the Committee on Space Research (COSPAR).* Vol. 14, № 10. P. 41—45. [https://doi.org/10.1016/0273-1177\(94\)90448-0](https://doi.org/10.1016/0273-1177(94)90448-0)

*Horneck G. et al.*, 2008. Microbial rock inhabitants survive hypervelocity impacts on Mars-like host planets: first phase of lithopanspermia experimentally tested /

G. Horneck, D. Stöffler, S. Ott, U. Hornemann [et al.] // *Astrobiology*. Vol. 8, № 1. P. 17—44. <https://doi.org/10.1089/ast.2007.0134>

*Hoshika S. et al.*, 2019. Hachimoji DNA and RNA: A genetic system with eight building blocks / S. Hoshika, N. A. Leal, M. J. Kim, M. S. Kim [et al.] // *Science*. Vol. 363, №. 6429. P. 884—887. <https://doi.org/10.1126/science.aat0971>

*Hou X. et al.*, 1999. The Chengjiang Fauna. Exceptionally well-preserved animals from 530 million years ago / X. Hou, J. Bergström, H. Wang, X. H. Feng [et al.]. Yunnan Sci. Tech. Press. 170 p.

*Hubbard T. J. P. et al.*, 1997. SCOP: a Structural Classification of Proteins database / T. J. P. Hubbard, A. G. Murzin, S. E. Brenner, C. Chothia // *Nucleic Acids Research*. Vol. 25, № 1. P. 236—239. <https://doi.org/10.1093/nar/25.1.236>

*Huber C., Wächtershäuser G.*, 2006. alpha-Hydroxy and alpha-amino acids under possible Hadean, volcanic origin-of-life conditions // *Science*. Vol. 314, № 5799. P. 630—632. <https://doi.org/10.1126/science.1130895>

*Hud N.V. et al.*, 2013. The origin of RNA and ‘my grandfather's axe’ / N. V. Hud, B. J. Cafferty, R. Krishnamurthy, L. D. Williams // *Chem. Biol*. Vol. 20. P. 466—474. <https://doi.org/10.1016/j.chembiol.2013.03.012>

*Hudder A. et al.*, 2003. Organization of mammalian cytoplasm / A. Hudder, L. Nathanson, M. P. Deutscher // *Mol. Cell. Biol*. Vol. 23, № 24. P. 9318—9326. <https://doi.org/10.1128/MCB.23.24.9318-9326.2003>

*Hug L. A. et al.*, 2016. A new view of the tree of life / L. A. Hug, B. J. Baker, K. Anantharaman, C. T. Brown [et al.] // *Nat. Microbiol*. Vol. 1: 16048. <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2016.48>

*Hughes W. O., Boomsma J. J.*, 2004. Genetic diversity and disease resistance in leaf-cutting ant societies. // *Evolution*. Vol. 58, № 6. P. 1251—1260. <https://doi.org/10.1554/03-546>

*Hughes W. O. et al.*, 2008. Ancestral monogamy shows kin selection is key to the evolution of eusociality / W. O. Hughes, B. P. Oldroyd, M. Beekman, F. L. Ratnieks // *Science*. Vol. 320, № 5880. P. 1213—1216. <https://doi.org/10.1126/science.1156108>

*Hughes W. O. et al.*, 2008. Multiple paternity or multiple queens: two routes to greater intracolony genetic diversity in the eusocial Hymenoptera / W. O. Hughes, F. L. Ratnieks, B. P. Oldroyd // *J. Evol. Biol.* Vol. 21, № 4. P. 1090—1095. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01532.x>

*Hull D. L.*, 1978. A matter of individuality // *Philosophy of Science.* Vol. 45. P. 335—360.

*Hull D. L.*, 1980. Individuality and selection // *Annual Review of Ecology and Systematics.* Vol. 11. P. 311—332. <https://doi.org/10.1146/ANNUREV.EC.11.110180.001523>

*Hunter T.*, 2007. The age of crosstalk: phosphorylation, ubiquitination, and beyond // *Mol. Cell.* Vol. 28, № 5. P. 730—738. <https://doi.org/10.1016/j.molcel.2007.11.019>

*Hutchison C. A. et al.*, 2016. Design and synthesis of a minimal bacterial genome / C. A. Hutchison, R. Y. Chuang, V. N. Noskov, N. Assad-Garcia [et al.] // *Science.* Vol. 351, № 6280: aad6253. <https://doi.org/10.1126/science.aad6253>

*Hutchison E. A. et al.*, 2014. Sporulation in Bacteria: Beyond the Standard Model / E. A. Hutchison, D. A. Miller, E. R. Angert // *Microbiol. Spectr.* Vol. 5, № 2: 2:10.1128/microbiolspec.tbs-0013-2012. <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.tbs-0013-2012>

*Hyde W. T. et al.*, 2000. Neoproterozoic 'snowball Earth' simulations with a coupled climate/ice-sheet model / W. T. Hyde, T. J. Crowley, S. K. Baum, W. R. Peltier // *Nature.* Vol. 405, № 6785. P. 425—429. <https://doi.org/10.1038/35013005>

*Ichihashi N. et al.*, 2013. Darwinian evolution in a translation-coupled RNA replication system within a cell-like compartment / N. Ichihashi, K. Usui, Y. Kazuta, T. Sunami [et al.] // *Nature communications.* Vol. 4, № 1: 2494. <https://doi.org/10.1038/ncomms3494>

*Ihara T. et al.*, 1984. Novel coding strategy (ambisense genomic RNA) revealed by sequence analyses of Punta Toro Phlebovirus S RNA / T. Ihara, H. Akashi, D. H. L. Bishop // *Virology.* Vol. 136, № 2. P. 293—306. [https://doi.org/10.1016/0042-6822\(84\)90166-1](https://doi.org/10.1016/0042-6822(84)90166-1)

*Imachi H. et al.*, 2022. Cultivation of previously uncultured microorganisms with a continuous-flow down-flow hanging sponge (DHS) bioreactor, using a syntrophic

archaeon culture obtained from deep marine sediment as a case study / H. Imachi, M. K. Nobu, M. Miyazaki, E. Tasumi [et al.] // Nat. Protoc. Vol. 17. P. 2784—2814. <https://doi.org/10.1038/s41596-022-00735-1>

*Imachi H. et al.*, 2020. Isolation of an archaeon at the prokaryote-eukaryote interface / H. Imachi, M. K. Nobu, N. Nakahara, Y. Morono // Nature. Vol. 577, № 7791. P. 519—525. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1916-6>

*Ing B.*, 1999. The myxomycetes of Britain and Ireland: an identification handbook. Slough, England: Richmond Pub. Co. 374 p.

*Ionescu D., Bizic M.*, 2019. Giant bacteria // eLS. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd. P. 1—10. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0020371.pub2>

*Islas-Morales P. F. et al.*, 2023. Ultrastructural and proteomic evidence for the presence of a putative nucleolus in an Archaeon / P. F. Islas-Morales, A. Cárdenas, M. J. Mosqueira, L. F. Jiménez-García [et al.] // Front. Microbiol. Vol. 14: 1075071. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1075071>

*Ivantsov A. et al.*, 2020. Intravital damage to the body of *Dickinsonia* (Metazoa of the late Ediacaran) / A. Ivantsov, M. Zakrevskaya, A. Nagovitsyn, A. Krasnova // Journal of Paleontology. Vol. 94, № 6. P. 1019—1033. <https://doi.org/10.1017/jpa.2020.65>

*Iwami S. et al.*, 2012. Identifying viral parameters from in vitro cell cultures / S. Iwami, K. Sato, R. J. De Boer, K. Aihara [et al.] // Front. Microbiol. Vol. 3: 319. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00319>

*Jackson J. B. C., Coates, A. G.*, 1986. Life Cycles and Evolution of Clonal (Modular) Animals // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 313, № 1159. P. 7—22. <https://doi.org/10.1098/rstb.1986.0022>

*Jägersten G.*, 1955. On the early phylogeny of the Metazoa. The Bi-laterogastraea-theory // Zool. Bidr. Uppsala. Vol. 30. P. 321—354.

*Jahn U. et al.*, 2008. *Nanoarchaeum equitans* and *Ignicoccus hospitalis* : new insights into a unique, intimate association of two Archaea / U. Jahn, M. Gallenberger, W. Paper, B. Junglas [et al.] // J. Bacteriol. Vol. 190. P. 1743—1750. <https://doi.org/10.1128/JB.01731-07>

Jain S., Krishna S., 1998. Autocatalytic sets and the growth of complexity in an evolutionary model // *Phys. Rev. Lett.* Vol. 81, № 25: 5684. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.81.5684>

Jalasvuori M. et al., 2015. Chasing the Origin of Viruses: Capsid-Forming Genes as a Life-Saving Preadaptation within a Community of Early Replicators / M. Jalasvuori, S. Mattila, V. Hoikkala // *PLoS One*. Vol. 10, № 5: e0126094. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126094>

James-Clark H., 1867. Conclusive proofs of the animality of the ciliate sponges, and of their affinities with the Infusoria flagellate // *Annals and Magazine of Natural History*. Vol. 19, № 109. P. 13—18. <https://doi.org/10.1080/00222936708679703>

Jarvis J. U., 1981. Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies // *Science*. Vol. 212, № 4494. P. 571—573. <https://doi.org/10.1126/science.7209555>

Jarvis J. U. M., 1991. 13. Reproduction of Naked Mole-Rats // *The Biology of the Naked Mole-Rat* / P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis, R. D. Alexander (eds.). Princeton: Princeton University Press. P. 384—425. <https://doi.org/10.1515/9781400887132-016>

Jarvis J. U. M., Bennett N. C., 1993. Eusociality has evolved independently in two genera of bathyergid mole-rats — but occurs in no other subterranean mammal // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol. 33, № 4. P. 253—260. <https://doi.org/10.1007/BF02027122>

Jarvis J. U. et al., 1994. Mammalian eusociality: a family affair / J. U. Jarvis, M. J. O'Riain, N. C. Bennett, P. W. Sherman // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 9, № 2. P. 47—51. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90267-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90267-4)

Javaux E. J., 2019. Challenges in evidencing the earliest traces of life // *Nature*. Vol. 572. P. 451—460. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1436-4>

Jayaraman R., 2008. Bacterial persistence: some new insights into an old phenomenon // *J. Biosci.* Vol. 33, № 5. P. 795—805. <https://doi.org/10.1007/s12038-008-0099-3>

Jefferson K. K., 2004. What drives bacteria to produce a biofilm? // *FEMS Microbiol. Lett.* Vol. 236, № 2. P. 163—173. <https://doi.org/10.1016/j.femsle.2004.06.005>

*Jékely G.*, 2007. Origin of phagotrophic eukaryotes as social cheaters in microbial biofilms // *Biol. Direct.* Vol. 2: 3. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-2-3>

*Jékely G.*, 2008. Origin of the nucleus and Ran-dependent transport to safeguard ribosome biogenesis in a chimeric cell // *Biol. Direct.* Vol. 3: 31. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-3-31>

*Jerome C. A. et al.*, 2022. Catalytic Synthesis of Polyribonucleic Acid on Prebiotic Rock Glasses / C. A. Jerome, H. J. Kim, S. J. Mojzsis, S. A. Benner [et al.] // *Astrobiology.* Vol. 22, № 6. P. 629—636. <https://doi.org/10.1089/ast.2022.0027>

*Jhering H.*, 1877. *Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken.* Leipzig. 290 p. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/47221#page/3/mode/1up>

*Jia T. Z. et al.*, 2014. Rapid RNA exchange in aqueous two-phase system and coacervate droplets / N. Z. Jia, C. Hentrich, J. W. Szostak // *Orig. Life Evol. Biosph.* Vol. 44, № 1. P. 1—12. <https://doi.org/10.1007/s11084-014-9355-8>

*Jiménez-García L. F. et al.*, 2008. Identification of nucleoli in the early branching protist giardia duodenalis / L. F. Jiménez-García, G. Zavala, B. Chávez-Munguía, M. P. del Ramos-Godínez // *Int. J. Parasitol.* Vol. 38, № 11. P. 1297—1304. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2008.04.012>

*Jin L. et al.*, 2018. Fatty acid/phospholipid blended membranes: a potential intermediate state in protocellular evolution / L. Jin, N. P. Kamat, S. Jena, J. W. Szostak // *Small.* Vol. 14, № 15: 1704077. <https://doi.org/10.1002/smll.201704077>

*Jobdeedamrong A. et al.*, 2023. Assembly of biomimetic microreactors using caged-coacervate droplets / A. Jobdeedamrong, S. Cao, I. Harley, D. Crespy [et al.] // *Nanoscale.* Vol. 15, № 6. P. 2561—2566. <https://doi.org/10.1039/d2nr05101j>

*Johansson J. et al.*, 2002. An RNA thermosensor controls expression of virulence genes in *Listeria monocytogenes* / J. Johansson, P. Mandin, A. Renzoni, C. Chiaruttini [et al.] // *Cell.* Vol. 110, № 5. P. 551—561. [https://doi.org/10.1016/s0092-8674\(02\)00905-4](https://doi.org/10.1016/s0092-8674(02)00905-4)

*Johnson A. P. et al.*, 2008. The Miller volcanic spark discharge experiment / A. P. Johnson, H. J. Cleaves, J. P. Dworkin, D. P. Glavin [et al.] // *Science (New York, N. Y.).* Vol. 322, № 5900. P. 404. <https://doi.org/10.1126/science.1161527>



*Jokura K. et al.*, 2024. Rapid physiological integration of fused ctenophores / K. Jokura, T. Anttonen, M. Rodriguez-Santiago, O. M. Arenas // *Curr. Biol.* Vol. 34, № 19. P. R889—R890. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2024.07.084>

*Jones J. C. et al.*, 2004. Honey bee nest thermoregulation: diversity promotes stability / J. C. Jones, M. R. Myerscough, S. Graham, B. P. Oldroyd // *Science*. Vol. 305, № 5682. P. 402—404. <https://doi.org/10.1126/science.1096340>

*Jørgensen S. E.*, 2012. *Introduction to Systems Ecology*. Florida: Boca Raton: CRC Press. 320 p. eBook. <https://doi.org/10.1201/b11877>

*Joyce G. F.*, 2012. Bit by bit: the Darwinian basis of life // *PLoS biology*. Vol. 10, № 5: e1001323. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001323>

*Joyce G. F.*, 1994. Introduction / G. F. Joyce // *Origins of Life: the Central Concepts* / D. W. Deamer, G. R. Fleischaker (edgilberts.). Boston: Jones & Bartlett. P. xi—xii.

*Joyce G. F.*, 2002. The antiquity of RNA-based evolution // *Nature*. Vol. 418. №. 6894. P. 214—221. <https://doi.org/10.1038/418214a>

*Joyce G. F., Szostak J. W.*, 2018. Protocells and RNA Self-Replication // *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* Vol. 10, № 9: a034801. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a034801>

*Joyce G. F. et al.*, 1984. Chiral selection in poly(C)-directed synthesis of oligo(G) / G. F. Joyce, G. M. Visser, C. A. van Boeckel, J. H. van Boom [et al.] // *Nature*. Vol. 310, № 5978. P. 602—604. <https://doi.org/10.1038/310602a0>

*Joyce G. F. et al.*, 1987. The case for an ancestral genetic system involving simple analogues of the nucleotides / G. F. Joyce, A. W. Schwartz, S. L. Miller, L. E. Orgel // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 84, № 13. P. 4398—4402. <https://doi.org/10.1073/pnas.84.13.4398>

*Kaas R. S. et al.*, 2012. Estimating variation within the genes and inferring the phylogeny of 186 sequenced diverse *Escherichia coli* genomes / R. S. Kaas, C. Friis, D. W. Ussery, F. M. Aarestrup // *BMC Genomics*. Vol. 13: 577. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-13-577>

*Kaiser D.*, 2001. Building a multicellular organism. *Annu. Rev. Genet.* Vol. 35. P. 103—123. <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.35.102401.090145>

*Kanavarioti A. et al.*, 2001. Eutectic phases in ice facilitate nonenzymatic nucleic acid synthesis / A. Kanavarioti, P. A. Monnard, D. W. Deamer // *Astrobiology*. Vol. 1, № 3. P. 271—281. <https://doi.org/10.1089/15311070152757465>

*Kandler O.*, 1993. Cell wall biochemistry and three-domain concept of life // *Systematics and Applied Microbiology*. Vol. 16, № 4. P. 501—509. [https://doi.org/10.1016/S0723-2020\(11\)80319-X](https://doi.org/10.1016/S0723-2020(11)80319-X)

*Kandler O., König H.*, 1998. Cell wall polymers in Archaea (Archaeobacteria) // *Cellular and Molecular Life Sciences*. Vol. 54, № 4. P. 305—308. <https://doi.org/10.1007/s000180050156>

*Kaneko K.*, 2002. Kinetic origin of heredity in a replicating system with a catalytic network // *J. Biol. Phys.* Vol. 28, № 4. P. 781—792. <https://doi.org/10.1023/A:1021211410988>

*Kapheim K. M. et al.*, 2015. Social evolution. Genomic signatures of evolutionary transitions from solitary to group living / K. M. Kapheim, H. Pan, C. Li, S. L. Salzberg, D. Puiu [et al.] // *Science*. Vol. 348, № 6239. P. 1139—1143. <https://doi.org/10.1126/science.aaa4788>

*Kapitonov V. V., Jurka J.*, 2008. A universal classification of eukaryotic transposable elements implemented in Repbase // *Nat. Rev. Genet.* Vol. 9, № 5. P. 411—414. <https://doi.org/10.1038/nrg2165-c1>

*Karnkowska A. et al.*, 2016. A Eukaryote without a Mitochondrial Organelle / A. Karnkowska, V. Vacek, Z. Zubáčová, S. C. Treitli [et al.] // *Current Biology*. Vol. 26, № 10. P. 1274—1284. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.03.053>

*Kasbohm J. et al.*, 2021. Radiometric Constraints on the Timing, Tempo, and Effects of Large Igneous Province Emplacement / J. Kasbohm, B. Schoene, S. Burgess // *Large Igneous Provinces: A Driver of Global Environmental and Biotic Changes*. Geophysical Monograph Series. Vol. 255. P. 27—82. <https://doi.org/10.1002/9781119507444.ch2>

*Kasting J. F.*, 1993. Earth's early atmosphere // *Science*. Vol. 259, № 5097. P. 920—926. <https://doi.org/10.1126/science.11536547>

*Katlav A. et al.*, 2020. Egg size-mediated sex allocation and mating-regulated reproductive investment in a haplodiploid thrips species / A. Katlav, J. M. Cook,

M. Riegler // Functional Ecology. Vol. 35, № 2. P. 485—498.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.13724>

*Katsarou K. et al.*, 2015. Infectious long non-coding RNAs / K. Katsarou, A. L. N. Rao, M. Tsagris, K. Kalantidis // Biochimie. Vol. 117. P. 37—47.  
<https://doi.org/10.1016/j.biochi.2015.05.005>

*Kauffman S.*, 1986. Autocatalytic sets of proteins // Journal of Theoretical Biology. Vol. 119. P. 1—24. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(86\)80047-9](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(86)80047-9)

*Kauffman S. A.*, 1993. The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution. Oxford University Press. 709 p.

*Kawai J. et al.*, 2019. Hydroxymethanesulfonate from volcanic sulfur dioxide. A mineral reservoir for formaldehyde in prebiotic chemistry / J. Kawai, D. C. McLendon, H. J. Kim, S. A. Benner // Astrobiology. Vol. 19. P. 506—516.  
<https://doi.org/10.1089/ast.2017.1800>

*Kazakov S. A. et al.*, 2006. Ligation of the hairpin ribozyme in cis induced by freezing and dehydration / S. A. Kazakov, S. V. Balatskaya, B. H. Johnston // RNA. Vol. 12, № 3. P. 446—456. <https://doi.org/10.1261/rna.2123506>

*Keeling P. J.*, 2010. The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 365. P. 729—748. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0103>

*Keeling P. J.*, 2014. The impact of history on our perception of evolutionary events: endosymbiosis and the origin of eukaryotic complexity // Cold Spring Harb. Perspect. Biol. Vol. 6, № 2: a016196. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a016196>

*Keim C. N. et al.*, 2004a. Cell organization and ultrastructure of a magnetotactic multicellular organism / C. N. Keim, F. Abreu, U. Lins, H. Lins de Barros [et al.] // J. Struct. Biol. Vol. 145, № 3. P. 254—262. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2003.10.022>

*Keim C. N. et al.*, 2004b. Multicellular life cycle of magnetotactic prokaryotes / C. N. Keim, J. L. Martins, F. Abreu, A. S. Rosado [et al.] // FEMS Microbiol. Lett. 2004. Vol. 240, № 2. P. 203—208. <https://doi.org/10.1016/j.femsle.2004.09.035>

*Keim C. N. et al.*, 2006. Structure, Behavior, Ecology and Diversity of Multicellular Magnetotactic Prokaryotes / C. Keim, J. Lopes Martins, H. Lins de Barros, U. Lins [et al.] // Magnetoreception and Magnetosomes in Bacteria. Microbiology

Monographs. Vol. 3 / D. Schüler (eds.). Berlin, Heidelberg: Springer. P. 103—132.  
[https://doi.org/10.1007/7171\\_040](https://doi.org/10.1007/7171_040)

*Keller L.*, 1995. Social life: the paradox of multiple-queen colonies // Trends Ecol. Evol. Vol. 10, № 9. P. 355—360. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(00\)89133-8](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(00)89133-8)

*Kelley D. S. et al.*, 2001. An off-axis hydrothermal vent field near the Mid-Atlantic Ridge at 30 degrees N / D. S. Kelley, J. A. Karson, D. K. Blackman, G. L. Früh-Green [et al.] // Nature. Vol. 412, № 6843. P. 145—149.  
<https://doi.org/10.1038/35084000>

*Kelly K.*, 1994. Out of control: the new biology of machines, social systems and the economic world. Boston: Addison-Wesley. 521 p.

*Kent D. S., Simpson, J. A.*, 1992. Eusociality in the beetle *Austroplatypus incompertus* (Coleoptera: Curculionidae) // Naturwissenschaften. Vol. 79, № 2. P. 86—87.  
<https://doi.org/10.1007/BF01131810>

*Kessin R.*, 2000. Cooperation can be dangerous // Nature. Vol. 408. P. 917—919.  
<https://doi.org/10.1038/35050184>

*Khare A.*, 2009. Cheater-resistance is not futile / A. Khare, L. A. Santorelli, J. E. Strassmann, D. C. Queller [et al.] // Nature. Vol. 461, № 7266. P. 980—982.  
<https://doi.org/10.1038/nature08472>

*Kim H. J., Benner S. A.*, 2020. Abiotic synthesis of nucleoside 5'-triphosphates with nickel borate and cyclic trimetaphosphate (CTMP) // Astrobiology. Vol. 21. P. 298—306. <https://doi.org/10.1089/ast.2020.2264>

*Kim K. M., Caetano-Anollés G.*, 2012. The evolutionary history of protein fold families and proteomes confirms that the archaeal ancestor is more ancient than the ancestors of other superkingdoms // BMC Evol. Biol. Vol. 12: 13.  
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-13>

*Kim H. J., Kim J.*, 2019. A prebiotic synthesis of canonical pyrimidine and purine ribonucleotides // Astrobiology. Vol. 19. P. 669—674.  
<https://doi.org/10.1089/ast.2018.1935>

*Kim H. J. et al.*, 2016. Evaporite borate-containing mineral ensembles make phosphate available and regiospecifically phosphorylate ribonucleosides: borate as a multifaceted problem solver in prebiotic chemistry / H. J. Kim, Y. Furukawa,

T. Kakegawa, A. Bitá [et al.] // *Angew. Chem.* Vol. 55. P. 15816—15820.  
<https://doi.org/10.1002/ange.201608001>

*Kim H. J. et al.*, 2011. Synthesis of carbohydrates in mineral-guided prebiotic cycles / H. J. Kim, A. Ricardo, H. I. Illangkoon, M. J. Kim [et al.] // *J. Am. Chem. Soc.* Vol. 133. P. 9457—9468. <https://doi.org/10.1021/ja201769f>

*Kim J. S. et al.*, 2018. Viable but non-culturable and persistence describe the same bacterial stress state / J. S. Kim, N. Chowdhury, R. Yamasaki, T. K. Wood // *Environ. Microbiol.* Vol. 20, № 6. P. 2038—2048. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14075>

*Kimura M.*, 1968. Evolutionary rate at the molecular level // *Nature*. Vol. 217, № 5129. P. 624—626. <https://doi.org/10.1038/217624a0>

*Kin K., Schaap P.*, 2021. Evolution of Multicellular Complexity in The Dictyostelid Social Amoebas // *Genes*. Vol. 12, № 4: 487.  
<https://doi.org/10.3390/genes12040487>

*King N.*, 2004. The unicellular ancestry of animal development // *Dev. Cell*. Vol. 7, № 3. P. 313—325. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2004.08.010>

*King N. et al.*, 2008. The genome of the choanoflagellate *Monosiga brevicollis* and the origin of metazoans / N. King, M. J. Westbrook, S. L. Young, A. Kuo [et al.] // *Nature*. Vol. 451, № 7180. P. 783—788. <https://doi.org/10.1038/nature06617>

*Kirschvink J. L. Kopp R. E.*, 2008. Paleoproterozoic icehouses and the evolution of oxygen mediating enzymes: the case for a late origin of Photosystem-II // *Phil. Trans. R. Soc. B*. Vol. 363, № 1504. P. 2755—2765. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0024>

*Kishi S., Goka K.*, 2017. Review of the invasive yellow-legged hornet, *Vespa velutina nigrithorax* (Hymenoptera: Vespidae), in Japan and its possible chemical control // *Appl. Entomol. Zool.* Vol. 52. P. 361—368. <https://doi.org/10.1007/s13355-017-0506-z>

*Kitano H., Oda K.*, 2006. Self-extending symbiosis: a mechanism for increasing robustness through evolution // *Biol. Theory*. Vol. 1. P. 61—66.  
<https://doi.org/10.1162/BIOT.2006.1.1.61>

*Kluyver A. J., Donker H. J. L.*, 1926. Die Einheit in der Biochemie // *Chem. Zelle Gewebe*. Vol. 13. P. 134—190.

*Knoll A. H.*, 2011. The Multiple Origins of Complex Multicellularity // Annual Review of Earth and Planetary Sciences. Vol. 39. P. 217—239. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.031208.100209>

*Knoll A. H., Barghoorn E. S.*, 1977. Archaean microfossils showing cell division from the Swaziland System of South Africa // Science. Vol. 198, № 4315. P. 396—398. <https://doi.org/10.1126/science.198.4315.396>

*Knoll A. H., Hewitt D.*, 2011. Phylogenetic, Functional, and Geological Perspectives on Complex Multicellularity // The Major Transitions Revisited / K. Sterelny, B. Calcott (eds.). Vienna Ser. Theor. Biol., Cambridge, MA: MIT Press. P. 251—570. <https://doi.org/10.7551/mitpress/9780262015240.003.0013>

*Knoll A. H. et al.*, 2006. Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans / A. H. Knoll, E. J. Javaux, D. Hewitt, P. Cohen // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. Vol. 361, № 1470. P. 1023—1038. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1843>

*Koga Y.*, 2014. From promiscuity to the lipid divide: on the evolution of distinct membranes in Archaea and Bacteria // J. Mol. Evol. Vol. 78, № 3—4. P. 234—242. <https://doi.org/10.1007/s00239-014-9613-4>

*Koga Y., Morii H.*, 2005. Recent advances in structural research on ether lipids from archaea including comparative and physiological aspects // Biosci. Biotechnol. Biochem. Vol. 69, № 11. P. 2019—2034. <https://doi.org/10.1271/bbb.69.2019>

*Koga S. et al.*, 2011. Peptide-nucleotide microdroplets as a step towards a membrane-free protocell model / S. Koga, D. S. Williams, A. W. Perriman, S. Mann // Nat. Chem. Vol. 3, № 9. P. 720—724. <https://doi.org/10.1038/nchem.1110>

*Kompanichenko V.*, 2004. Systemic approach to the origin of life // Frontier Perspectives. Vol. 13. P. 22—40.

*Kool E. T. et al.*, 2000. Mimicking the structure and function of DNA: insights into DNA stability and replication / E. T. Kool, J. C. Morales, K. M. Guckian // Angewandte Chemie International Edition. Vol. 39, № 6. P. 990—1009. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1521-3773\(20000317\)39:6<990::aid-anie990>3.0.co;2-0](https://doi.org/10.1002/(sici)1521-3773(20000317)39:6<990::aid-anie990>3.0.co;2-0)

*Koonin E. V.*, 2007. An RNA-making reactor for the origin of life // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 104, № 22. P. 9105—9106. <https://doi.org/10.1073/pnas.0702699104>

*Koonin E. V.*, 2010a. The Incredible Expanding Ancestor of Eukaryotes // *Cell*. Vol. 140, № 5. P. 606—608. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2010.02.022>

*Koonin E. V.*, 2010b. The origin and early evolution of eukaryotes in the light of phylogenomics // *Genome Biol.* Vol. 11: 209. <https://doi.org/10.1186/gb-2010-11-5-209>

*Koonin E. V. et al.*, 2020. Global Organization and Proposed Megataxonomy of the Virus World / E. V. Koonin, V. V. Dolja, M. Krupovic, A. Varsani [et al.] // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* Vol. 84, № 2: e00061-19. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00061-19>

*Koonin E. V.*, 2015. Origin of eukaryotes from within archaea, archaeal eukaryome and bursts of gene gain: eukaryogenesis just made easier? // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* Vol. 370, № 1678: 20140333. <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0333>

*Koonin E. V.*, 2016. Viruses and mobile elements as drivers of evolutionary transitions // *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* Vol. 371, № 1701: 20150442. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0442>

*Koonin E. V., Dolja V. V.*, 2014. Virus world as an evolutionary network of viruses and capsidless selfish elements / E. V. Koonin, V. V. Dolja // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* Vol. 78, № 2. P. 278—303. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00049-13>

*Koonin E. V., Martin W. F.*, 2005. On the origin of genomes and cells within inorganic compartments // *Trends in Genetics.* Vol. 21, № 12. P. 647—654. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2005.09.006>

*Koonin E. V., Wolf Y. I.*, 2008. Genomics of bacteria and archaea: the emerging dynamic view of the prokaryotic world // *Nucleic Acids Res.* Vol. 36, № 21. P. 6688—6719. <https://doi.org/10.1093/nar/gkn668>

*Koonin E. V., Yutin N.*, 2014. The dispersed archaeal eukaryome and the complex archaeal ancestor of eukaryotes / E. V. Koonin, N. Yutin // *Cold Spring Harb. Perspect Biol.* Vol. 6: a016188. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a016188>

*Koonin E. V. et al.*, 2001. Horizontal gene transfer in prokaryotes. Quantification and classification / E. V. Koonin, K. S. Makarova, L. Arvind // *Annu. Rev. Microbiol.* Vol. 55. P. 709—742. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.55.1.709>

*Koonin E. V. et al.*, 2017. Inevitability of the emergence and persistence of genetic parasites caused by evolutionary instability of parasite-free states / E. V. Koonin, Y. I. Wolf, M. Katsnelson // *Biol. Direct.* Vol. 12, № 1. P. 31. <https://doi.org/10.1186/s13062-017-0202-5>

*Koonin E. V. et al.*, 2006. The ancient Virus World and evolution of cells / E. V. Koonin, T. G. Senkevich, V. V. Dolja // *Biol. Direct.* Vol. 1: 29. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-1-29>

*Koonin E. V. et al.*, 2021. The Baltimore Classification of Viruses 50 Years Later: How Does It Stand in the Light of Virus Evolution? / E. V. Koonin, M. Krupovic, V. I. Agol // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* Vol. 85, № 3: e0005321. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00053-21>

*Koonin E. V. et al.*, 2022. The logic of virus evolution / E. V. Koonin, V. V. Dolja, M. Krupovic // *Cell Host & Microbe.* Vol. 30, № 7. P. 917—929. <https://doi.org/10.1016/j.chom.2022.06.008>

*Kopp R. E. et al.*, 2005. The Paleoproterozoic snowball Earth: a climate disaster triggered by the evolution of oxygenic photosynthesis / R. E. Kopp, J. L. Kirschvink, I. A. Hilburn, C. Z. Nash // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* Vol. 102, № 32. P. 11131—11136. <https://doi.org/10.1073/pnas.0504878102>

*Kostrikina N. A. et al.*, 1991. Cytological peculiarities of some extremely halophilic soil archaeobacteria / N. A. Kostrikina, I. S. Zvyagintseva, V. I. Duda // *Arch. Microbiol.* Vol. 156. P. 344—349. <https://doi.org/10.1007/BF00248708>

*Kozo-Polyansky B. M.*, 1924. The new principle of biology: an essay on the theory of symbiogenesis. Leningrad; Moscow: Puchina. [English ed.: Symbiogenesis, a new principle of evolution. Harvard University Press, 2010. 240 p.]

*Krause A. J. et al.*, 2022. Extreme variability in atmospheric oxygen levels in the late Precambrian / A. J. Krause, B. J. W. Mills, A. S. Merdith, T. M. Lenton [et al.] // *Sci. Adv.* Vol. 8, № 41: eabm8191. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abm8191>

*Krishnamurthy R. et al.*, 1996. Pyranosyl-RNA: base pairing between homochiral oligonucleotide strands of opposite sense of chirality / R. Krishnamurthy, S. Pitsch, M. Minton, C. Miculka [et al.] // *Angew. Chem. Int. Ed.* Vol. 35. P. 1537—1541. <https://doi.org/10.1002/anie.199615371>



*Krishnamurthy R. et al.*, 2000. Regioselective  $\alpha$ -phosphorylation of aldoses in aqueous solution / R. Krishnamurthy, S. Guntha, A. Eschenmoser // *Angew. Chem. Int. Ed.* Vol. 39. P. 2281—2285. [https://doi.org/10.1002/1521-3773\(20000703\)39:13<2281::AID-ANIE2281>3.0.CO;2-2](https://doi.org/10.1002/1521-3773(20000703)39:13<2281::AID-ANIE2281>3.0.CO;2-2)

*Krupovic M., Koonin E. V.*, 2017. Multiple origins of viral capsid proteins from cellular ancestors // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* Vol. 114, № 12. P. E2401—E2410. <https://doi.org/10.1073/pnas.1621061114>

*Krupovic M. et al.*, 2019. Origin of viruses: primordial replicators recruiting capsids from hosts / M. Krupovic, V. V. Dolja, E. V. Koonin // *Nat. Rev. Microbiol.* Vol. 17. P. 449—458. <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0205-6>

*Krupovic M. et al.*, 2020. The LUCA and its complex virome / M. Krupovic, V. V. Dolja, E. V. Koonin // *Nat. Rev. Microbiol.* Vol. 18. P. 661—670. <https://doi.org/10.1038/s41579-020-0408-x>

*Krupovic M. et al.*, 2023. The virome of the last eukaryotic common ancestor and eukaryogenesis / M. Krupovic, V. V. Dolja, E. V. Koonin // *Nat. Microbiol.* Vol. 8. P. 1008—1017. <https://doi.org/10.1038/s41564-023-01378-y>

*Ku C. et al.*, 2015. Endosymbiotic origin and differential loss of eukaryotic genes / C. Ku, S. Nelson-Sathi, M. Roettger, F. L. SoUSA // *Nature.* Vol. 524, № 7566. P. 427—432. <https://doi.org/10.1038/nature14963>

*Kucharski R. et al.*, 2008. Nutritional control of reproductive status in honeybees via DNA methylation / R. Kucharski, J. Maleszka, S. Foret, R. Maleszka // *Science.* Vol. 319, № 5871. P. 1827—1830. <https://doi.org/10.1126/science.1153069>

*Kües U.*, 2000. Life history and developmental processes in the basidiomycete *Coprinus cinereus* // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* Vol. 64, № 2. P. 316—353. <https://doi.org/10.1128/MMBR.64.2.316-353.2000>

*Kumar K. et al.*, 2010. Cyanobacterial heterocysts / K. Kumar, R. A. Mella-Herrera, J. W. Golden // *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* Vol. 2, № 4: a000315. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a000315>

*Kumar S. et al.*, 2022. TimeTree 5: An Expanded Resource for Species Divergence Times / S. Kumar, M. Suleski, J. M. Craig, A. E. Kasprowitz [et al.] // *Molecular*

Biology and Evolution. Vol. 39, № 8: msac174. <https://doi.org/10.1093/mol-bev/msac174>

*Kump L. R.*, 2008. The rise of atmospheric oxygen // Nature. Vol. 451, № 7176. P. 277—278. <https://doi.org/10.1038/nature06587>

*Kun A. et al.*, 2005. Real ribozymes suggest a relaxed error threshold / A. Kun, M. Santos, M. E. Szathmáry // Nat. Genet. Vol. 37, № 9. P. 1008—1011. <https://doi.org/10.1038/ng1621>

*Kundu N. et al.*, 2020. Dynamics of the vesicles composed of fatty acids and other amphiphile mixtures: unveiling the role of fatty acids as a model protocell membrane / N. Kundu, D. Mondal, N. Sarkar // Biophys. Rev. Vol. 12, № 5. P. 1117—1131. <https://doi.org/10.1007/s12551-020-00753-x>

*Kurland C. G.*, 2010. The RNA dreamtime: modern cells feature proteins that might have supported a prebiotic polypeptide world but nothing indicates that RNA world ever was // Bioessays. Vol. 32, № 10. P. 866—871. <https://doi.org/10.1002/bies.201000058>

*Kurland C. G.*, 2005. What tangled web: barriers to rampant horizontal gene transfer // Bioessays. Vol. 27, № 7. P. 741—747. <https://doi.org/10.1002/bies.20258>

*Kurland C. G. et al.*, 2006. Genomics and the irreducible nature of eukaryote cells / C. G. Kurland, L. J. Collins, D. Penny // Science. Vol. 312, № 5776. P. 1011—1014. <https://doi.org/10.1126/science.1121674>

*Kuzdal-Fick J. J. et al.*, 2007. Exploiting new terrain: an advantage to sociality in the slime mold *Dictyostelium discoideum* / J. J. Kuzdal-Fick, K. R. Foster, D. C. Queller, J. E. Strassmann // Behav. Ecol. Vol. 18. № 2. P. 433—437. <https://doi.org/10.1093/beheco/arl102>

*Kwok S.*, 2009. Delivery of complex organic compounds from planetary nebulae to the solar system // Int. J. Astrobiol. Vol. 8. P. 161—167. <https://doi.org/10.1017/S1473550409004492>

*La Scola B. et al.*, 2008. The virophage as a unique parasite of the giant mimivirus / B. La Scola, C. Desnues, I. Pagnier, C. Robert [et al.] // Nature. Vol. 455, № 7209. P. 100—104. <https://doi.org/10.1038/nature07218>

*Laflamme M. et al.*, 2013. The end of the Ediacara biota: Extinction, biotic replacement, or Cheshire Cat? / M. Laflamme, S. A. F. Darroch, S. M. Tweedt, K. J. Peterson [et al.] // *Gondwana Res.* Vol. 23. № 2. P. 558—573. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2012.11.004>

*Lake J. A. et al.*, 1984. Eocytes: a new ribosome structure indicates a kingdom with a close relationship to eukaryotes / J. A. Lake, E. Henderson, M. Oakes, M. V. Clark // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* Vol. 81, № 12. P. 3786—3790. <https://doi.org/10.1073/pnas.81.12.3786>

*Lake J. A.*, 2015. Eukaryotic origins // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* Vol. 370, № 1678. P. 1—5. <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0321>

*Lakkireddy K. et al.*, 2011. Proteins expressed during hyphal aggregation for fruiting body formation in basidiomycetes / K. Lakkireddy, M. Navarro-Gonzalez, R. Velagapudi. U. Kües // *Proceedings of the 7th International Conference on Mushroom Biology and Mushroom Products (ICMBMP7).* P. 82—94.

*Lalonde S. V., Konhauser K. O.*, 2015. Benthic perspective on Earth's oldest evidence for oxygenic photosynthesis // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* Vol. 112, № 4. P. 995—1000. <https://doi.org/10.1073/pnas.1415718112>

*Laloux G.*, 2020. Shedding Light on the Cell Biology of the Predatory Bacterium *Bdellovibrio bacteriovorus* // *Front. Microbiol.* Vol. 10: 3136. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.03136>

*Lambert C. et al.*, 2016. Interrupting peptidoglycan deacetylation during *Bdellovibrio* predator-prey interaction prevents ultimate destruction of prey wall, liberating bacterial-ghosts / C. Lambert, T. Lerner, N. Bui, H. Somers [et al.] // *Sci. Rep.* Vol. 6: 26010. <https://doi.org/10.1038/srep26010>

*Lambowitz A. M., Zimmerly S.*, 2011. Group II introns: mobile ribozymes that invade DNA // *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* Vol. 3, № 8: a003616. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a003616>

*Lampson B. C. et al.*, 1989. Reverse transcriptase with concomitant ribonuclease H activity in the cell-free synthesis of branched RNA-linked msDNA of *Myxococcus xanthus* / B. C. Lampson, M. Inouye, S. Inouye // *Cell.* Vol. 56, № 4. P. 701—707. [https://doi.org/10.1016/0092-8674\(89\)90592-8](https://doi.org/10.1016/0092-8674(89)90592-8)

*Lamza Ł.*, 2023. Diversity of 'simple' multicellular eukaryotes: 45 independent cases and six types of multicellularity // *Biol Rev Camb Philos Soc.* Vol. 98, № 6. P. 2188—2209. <https://doi.org/10.1111/brv.13001>

*Lancet D. et al.*, 2018. Systems protobiology: origin of life in lipid catalytic networks / D. Lancet, R. Zidovetzki, O. Markovitch // *J. R. Soc. Interface.* Vol. 15, № 144: 20180159. <https://doi.org/10.1098/rsif.2018.0159>

*Lander E. S. et al.*, 2001. Initial sequencing and analysis of the human genome / E. S. Lander, L. M. Linton, B. Birren, C. Nusbaum [et al.] // *Nature.* Vol. 409, № 6822. P. 860—921. <https://doi.org/10.1038/35057062>

*Lane N., Martin W.*, 2010. The energetics of genome complexity // *Nature.* Vol. 467, № 7318. P. 929—934. <https://doi.org/10.1038/nature09486>

*Lankester E. R.*, 1877. Notes on the Embryology and classification of the Animal kingdom: comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germ-layers // *Quartely Journal of Microscopical Science (N. S.).* № 68. P. 399—454. <https://archive.org/details/lankester-1877-quarterlyjournal-171877lond/page/402/mode/2up>

*Lapage G.*, 1925. Notes on the choanoflagellate, *Codosiga botrytis*, Ehrbg // *Journal of Cell Science.* Vol. 2. № 275. P. 471—508. <https://jcs.biologists.org/content/s2-69/275/471.full.pdf>

*Larsen A. C. et al.*, 2016. A general strategy for expanding polymerase function by droplet microfluidics / A. C. Larsen, M. R. Dunn, A. Hatch, S. P. Sau [et al.] // *Nat. Commun.* Vol. 7: 11235. <https://doi.org/10.1038/ncomms11235>

*Larsen B. B. et al.*, 2017. Inordinate Fondness Multiplied and Redistributed: the Number of Species on Earth and the New Pie of Life / B. B. Larsen, E. C. Miller, M. K. Rhodes, J. J. Wiens // *The Quarterly Review of Biology.* Vol. 92, № 3. P. 229—265. <https://doi.org/10.1086/693564>

*Lauterborn R.*, 1895. Protozoenstudien II. *Paulinella chromatophora* nov. gen., nov. spec., ein beschalter Rhizopode des Süßwassers mit blaugrunen chromatophorenartigen Einschlüssen // *Z. Wiss. Zool.* Vol. 59. P. 537—544.

*Laval-Peuto M.*, 1991. Endosymbiosis in the Protozoa — Session Summary // *Protozoa and Their Role in Marine Processes* / P. C. Reid, C. M. Turley, P. H. Burkill

(eds.). NATO ASI Series, Vol 25. Berlin, Heidelberg: Springer. P. 143—160.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-642-73181-5\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-642-73181-5_11)

*Lazcano A.*, 2010. Historical development of origins of life // Perspectives in Biology: The Origins of Life / ed. by D.W. Deamer and J. Szostak. NY: Cold Spring Harbor Press, Cold Spring Harbor. P. 1—16.

*Lazcano A., Alexandr I.*, 2016. Oparin and the Origin of Life: A Historical Reassessment of the Heterotrophic Theory // Journal of Molecular Evolution. Vol. 83. P. 214—222. <https://doi.org/10.1007/s00239-016-9773-5>

*Lazcano A., Peretó J.*, 2017. On the origin of mitosing cells: A historical appraisal of Lynn Margulis endosymbiotic theory // J. Theor. Biol. Vol. 434. P. 80—87. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2017.06.036>

*Lazcano A, Peretó J.*, 2021. Prokaryotic symbiotic consortia and the origin of nucleated cells: A critical review of Lynn Margulis hypothesis // Biosystems. Vol. 204: 104408. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2021.104408>

*Le Vay K., Mutschler H.*, 2019. The difficult case of an RNA only origin of life // Emerg. Top. Life Sci. Vol. 3, № 5. P. 469—475. <https://doi.org/10.1042/etls20190024>

*Leadbeater B. S.*, 2015. The Choanoflagellates: Evolution, Biology, and Ecology // Cambridge, U. K.: Cambridge University Press, 315p.

*Lebeaux D. et al.*, 2014. Biofilm-related infections: bridging the gap between clinical management and fundamental aspects of recalcitrance toward antibiotics / D. Lebeaux, J. M. Ghigo, C. Beloin // Microbiol. Mol. Biol. Rev. Vol. 78, № 3. P. 510—543. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00013-14>

*Lecher P. et al.*, 1997. Expression of the *Drosophila* retrovirus gypsy as ultrastructurally detectable particles in the ovaries of flies carrying a permissive flamenco allele / P. Lecher, A. Bucheton, A. Péliesson // J. Gen. Virol. Vol. 78, № 9. P. 2379—2388. <https://doi.org/10.1099/0022-1317-78-9-2379>

*Lederberg J.*, 1952. Cell genetics and hereditary symbiosis // Physiol. Rev. Vol. 32, № 4. P. 403—430. <https://doi.org/10.1152/physrev.1952.32.4.403>

*Lederberg J., Tatum E. L.*, 1946. Gene recombination in *Escherichia coli* // Nature. Vol. 158, № 4016. P. 558. <https://doi.org/10.1038/158558a0>

*Lee B. D. et al.*, 2023. Mining metatranscriptomes reveals a vast world of viroid-like circular RNAs / B. D. Lee, U. Neri, S. Roux // *Cell*. Vol. 186, № 3. P. 646—661. E4. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2022.12.039>

*Lefevre C. T. et al.*, 2010. Nonmagnetotactic multicellular prokaryotes from low-saline, nonmarine aquatic environments and their unusual negative phototactic behavior / C. T. Lefevre, F. Abreu, U. Lins, D. A. Bazylinski // *Appl. Environ. Microbiol.* Vol. 76, № 10. P. 3220—3227. <https://doi.org/10.1128/AEM.00408-10>

*Leger M. M. et al.*, 2018. Demystifying Eukaryote Lateral Gene Transfer (Response to Martin 2017 DOI: 10.1002/bies.201700115) / M. M. Leger, L. Eme, C. W. Stairs, A. J. Roger // *Bioessays*. Vol. 40, № 5: e1700242. <https://doi.org/10.1002/bies.201700242>

*Leitereg T. J. et al.*, 1971. Chemical and sensory data supporting the difference between the odors of the enantiomeric carvones / T. J. Leitereg, D. G. Guadagni, J. Harris, T. R. Mon [et al.] // *J. Agric. Food Chem.* Vol. 19, № 4. P. 785—787. <https://doi.org/10.1021/jf60176a035>

*Leman L. et al.*, 2004. Carbonyl sulfide-mediated prebiotic formation of peptides / L. Leman, L. Orgel, M. R. Ghadiri // *Science*. Vol. 306, № 5694. P. 283—286. <https://doi.org/10.1126/science.1102722>

*Leonhardt S. D. et al.*, 2016. Ecology and Evolution of Communication in Social Insects / S. D. Leonhardt, F. Menzel, V. Nehring, T. Schmitt // *Cell*. Vol. 164, № 6. P. 1277—1287. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.01.035>

*Leontyev D.V. et al.*, 2019. Towards a phylogenetic classification of the Myxomycetes / D. V. Leontyev, M. Schnittler, S. Stephenson, Y. K. Novozhilov [et al.] // *Phytotaxa*. Vol. 399, № 3. P. 209—238. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.399.3.5>

*Levin L. A.*, 2003. Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia // *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* Vol. 41. P. 1—45.

*Levin T. C., King N.*, 2013. Evidence for sex and recombination in the choanoflagellate *Salpingoeca rosetta* // *Curr. Biol.* Vol. 23, № 21. P. 2176—2180. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.08.061>

*Levins R. A.*, 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // *Bulletin of the Entomological Society of America*. Vol. 15, № 3. P. 237—240. <https://doi.org/10.1093/besa/15.3.237>

*Levy M., Miller S. L.*, 1998. The stability of the RNA bases: implications for the origin of life // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 95, № 14. P. 7933—7938. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.14.7933>

*Levy M. et al.*, 2000. Prebiotic synthesis of adenine and amino acids under Europa-like conditions / M. Levy, S. L. Miller, K. L. F. Brinton, J. L. Bada // *Icarus*. Vol. 145, № 2. P. 609—613. <https://doi.org/10.1006/icar.2000.6365>

*Lew R. R.*, 2011. How does a hypha grow? The biophysics of pressurized growth in fungi // *Nat. Rev. Microbiol.* Vol. 9, № 7. P. 509—518. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2591>

*Lewis K.*, 2010. Persister cells // *Annu. Rev. Microbiol.* Vol. 64. P. 357—372. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.112408.134306>

*Lewis K.*, 2007. Persister cells, dormancy and infectious disease // *Nat. Rev. Microbiol.* Vol. 5, № 1. P. 48—56. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1557>

*Leys S. P., Hill A.*, 2012. The physiology and molecular biology of sponge tissues // *Adv. Mar. Biol.* Vol. 62. P. 1—56. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394283-8.00001-1>

*Lhee D. et al.*, 2019. Evolutionary dynamics of the chromatophore genome in three photosynthetic *Paulinella* species / D. Lhee, J. S. Ha, S. Kim, M. G. Park [et al.] // *Sci. Rep.* Vol. 9, № 1: 2560. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-38621-8>

*Li J. et al.*, 2010. Darwinian evolution of prions in cell culture / J. Li, S. Browning, S. P. Mahal, A. M. Oelschlegel [et al.] // *Science*. Vol. 327, № 5967. P. 869—872. <https://doi.org/10.1126/science.1183218>

*Li C. et al.*, 2015. Marine redox conditions in the middle Proterozoic Ocean 11 Origin and Early Evolution of the Eukaryotes: Perspectives from the Fossil Record 287 and isotopic constraints on authigenic carbonate formation: insights from the Chuanlinggou formation, Yanshan Basin, North China / C. Li, N. J. Planavsky, G. D. Love, C. T. Reinhard [et al.] // *Geochim. Cosmochim. Acta*. Vol. 150. P. 90—105. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2014.12.005>

*Li L. et al.*, 2014. The importance of the viable but non-culturable state in human bacterial pathogens / L. Li, N. Mendis, H. Trigui, J. D. Oliver // *Front. Microbiol.* Vol. 5: 258. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00258>

*Libby E., Ratcliff W. C.*, 2014. Evolution. Ratcheting the evolution of multicellularity // *Science*. Vol. 346, № 6208. P. 426—427. <https://doi.org/10.1126/science.1262053>

*Li-Byarlay H.*, 2016. The Function of DNA Methylation Marks in Social Insects // *Front. Ecol. Evol., Sec. Social Evolution*. Vol. 4: 57. <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00057>

*Lichius A. et al.*, 2012. Importance of MAP kinases during protoperithecial morphogenesis in *Neurospora crassa* / A. Lichius, K. M. Lord, C. E. Jeffree, R. Oborny [et al.] // *PLoS One*. Vol. 7, № 8: e42565. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042565>

*Lin W. et al.*, 2018. Genomic expansion of magnetotactic bacteria reveals an early common origin of magnetotaxis with lineage-specific evolution / W. Lin, W. Zhang, X. Zhao, A. P. Roberts [et al.] // *ISME J*. Vol. 12. № 6. P. 1508—1519. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0098-9>

*Lin W. et al.*, 2017. Origin of microbial biomineralization and magnetotaxis during the Archean / W. Lin, G. A. Paterson, Q. Zhu, Y. Wang [et al.] // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 114, № 9. P. 2171—2176. <https://doi.org/10.1073/pnas.1614654114>

*Lincoln T. A., Joyce G. F.*, 2009. Self-sustained replication of an RNA enzyme // *Science* (New York, N.Y.). Vol. 323, № 5918. P. 1229—1232. <https://doi.org/10.1126/science.1167856>

*Lindsey C. R. et al.*, 2021. Phylotranscriptomics points to multiple independent origins of multicellularity and cellular differentiation in the volvocine algae / C. R. Lindsey, F. Rosenzweig, M. D. Herron // *BMC Biol.* Vol. 19, № 1: 182. <https://doi.org/10.1186/s12915-021-01087-0>

*Linksvayer T. A.*, 2010. Subsociality and the Evolution of Eusociality // *Encyclopedia of Animal Behavior*, volume 3 / M. D. Breed, J. Moore J. (eds.). Oxford: Academic Press. P. 661—666. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-045337-8.00359-4>



*Liu J. et al.*, 2011. An armoured Cambrian lobopodian from China with arthropod-like appendages / J. Liu, M. Steiner, J. A. Dunlop, H. Keupp [et al.] // *Nature*. Vol. 470, № 7335. P. 526—530. <https://doi.org/10.1038/nature09704>

*Liu R., Orgel L. E.*, 1997. Efficient oligomerization of negatively-charged  $\beta$ -amino acids at  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$  // *Journal of the American Chemical Society*. Vol. 119. P. 4791—4792. <https://doi.org/10.1021/Ja9702529>

*Liu Y. et al.*, 2021. Expanded diversity of Asgard archaea and their relationships with eukaryotes / Y. Liu, K. S. Makarova, W. C. Huang, Y. I. Wolf [et al.] // *Nature*. Vol. 593, № 7860. P. 553—557. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03494-3>

*Liu L. et al.*, 2008. Gene-environment interactions and epigenetic basis of human diseases / L. Liu, Y. Li, T. O. Tollefsbol // *Curr. Issues Mol. Biol.* Vol. 10, № 1—2. P. 25—36. <https://doi.org/10.21775/cimb.010.025>

*Liu Y. J. et al.*, 2006. Loss of the flagellum happened only once in the fungal lineage: phylogenetic structure of kingdom fungi inferred from RNA polymerase II subunit genes / Y. J. Liu, M. C. Hodson, B. D. Hall // *BMC Evol. Biol.* Vol. 6:74. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-6-74>

*Loftie-Eaton W. et al.*, 2016. Evolutionary Paths That Expand Plasmid Host-Range: Implications for Spread of Antibiotic Resistance / W. Loftie-Eaton, H. Yano, S. Burleigh, R. S. Simmons [et al.] // *Molecular Biology And Evolution*. Vol. 33, № 4. P. 885—897. <https://doi.org/10.1093/molbev/msv339>

*Lombard J. et al.*, 2012. The early evolution of lipid membranes and the three domains of life / J. Lombard, P. López-García, D. Moreira // *Nat. Rev. Microbiol.* Vol. 10, № 7. P. 507—515. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2815>

*Long X. et al.*, 2020. Descent of Bacteria and Eukarya From an Archaeal Root of Life / X. Long, H. Xue, J. T. Wong // *Evol. Bioinform. Online*. Vol. 16: 1176934320908267. <https://doi.org/10.1177/1176934320908267>

*López-Escardó D. et al.*, 2019. Reconstruction of protein domain evolution using single-cell amplified genomes of uncultured choanoflagellates sheds light on the origin of animals / D. López-Escardó, X. Grau-Bové, A. Guillaumet-Adkins, M. Gut [et al.] // *Phil. Trans. R. Soc. B*. Vol. 374. № 1786: 20190088. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0088>

*López-García P., Moreira D., 2019. Eukaryogenesis, a syntrophy affair // Nat. Microbiol. Vol. 4, № 7. P. 1068—1070. <https://doi.org/10.1038/s41564-019-0495-5>*

*López-García P., Moreira D., 1999. Metabolic symbiosis at the origin of eukaryotes // Trends Biochem. Sci. Vol. 24, № 3. P. 88—93. [https://doi.org/10.1016/s0968-0004\(98\)01342-5](https://doi.org/10.1016/s0968-0004(98)01342-5)*

*López-García P., Moreira D., 2015. Open Questions on the Origin of Eukaryotes // Trends Ecol. Evol. Vol. 30, № 11. P. 697—708. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.09.005>*

*López-García P., Moreira D., 2006. Selective forces for the origin of the eukaryotic nucleus // Bioessays. Vol. 28, № 5. P. 525—533. <https://doi.org/10.1002/bies.20413>*

*López-García P., Moreira D., 2023. The symbiotic origin of the eukaryotic cell // C. R. Biol. Vol. 346. P. 55—73. <https://doi.org/10.5802/crbio.118>*

*López-García P., Moreira D., 2020. The Syntrophy hypothesis for the origin of eukaryotes revisited // Nat. Microbiol. Vol. 5, № 5. P. 655—667. <https://doi.org/10.1038/s41564-020-0710-4>*

*López-García P. et al., 2017. Symbiosis in eukaryotic evolution / P. López-García, L. Eme, D. Moreira // J. Theor. Biol. Vol. 434. P. 20—33. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2017.02.031>*

*Lord K. M., Read N. D., 2011. Perithecium morphogenesis in *Sordaria macrospora* // Fungal Genet. Biol. Vol. 48, № 4. P. 388—399. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2010.11.009>*

*Loron C. C. et al., 2019. Early fungi from the Proterozoic era in Arctic Canada / C. C. Loron, C. François, R. H. Rainbird, E. C. Turner [et al.] // Nature. Vol. 570, № 7760. P. 232—235. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1217-0>*

*Lovelock J. E., 1972. Gaia as seen through the atmosphere // Atmospheric Environment. Vol. 6, № 8. P. 579—580. [https://doi.org/10.1016/0004-6981\(72\)90076-5](https://doi.org/10.1016/0004-6981(72)90076-5)*

*Lovelock J. E., 1983. Gaia as Seen Through the Atmosphere // Biomineralization and Biological Metal Accumulation / P. Westbroek, E. F. de Jong (eds.). Dordrecht: D. Reidel Publishing Company. P. 15—25. [https://doi.org/10.1007/978-94-009-7944-4\\_2](https://doi.org/10.1007/978-94-009-7944-4_2)*

Lovelock J. E., Margulis L., 1974. Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the Gaia hypothesis // *Tellus. Series A*. Stockholm: International Meteorological Institute. Vol. 26 (1—2). P. 2—10.

Lowe C. U. et al., 1963. Synthesis of complex organic compounds from simple precursors: formation of amino-acids, amino-acid polymers, fatty acids and purines from ammonium cyanide / C. U. Lowe, M. W. Rees, R. Markham // *Nature*. Vol. 199. P. 219—222. <https://doi.org/10.1038/199219a0>

Lu T., Spruijt E., 2020. Multiphase Complex Coacervate Droplets // *Am. Chem. Soc.* Vol. 142, № 6. P. 2905—2914. <https://doi.org/10.1021/jacs.9b11468>

Lu Z. et al., 2014. Photochemistry. Evidence for direct molecular oxygen production in CO<sub>2</sub> photodissociation / Z. Lu, Y. C. Chang, Q. Z. Yin, C. Y. Ng [et al.] // *Science (New York, N. Y.)*. Vol. 346, № 6205. P. 61—64. <https://doi.org/10.1126/science.1257156>

Lukjancenko O. et al., 2010. Comparison of 61 sequenced *Escherichia coli* genomes / O. Lukjancenko, T. M. Wassenaar, D. W. Ussery // *Microbial Ecology*. Vol. 60, № 4. P. 708—720. <https://doi.org/10.1007/s00248-010-9717-3>

Lunine J. I., 2006. Physical conditions on the early Earth // *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. Vol. 361, № 1474. P. 1721—1731. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1900>

Lutzoni F. et al., 2004. Assembling the fungal tree of life: progress, classification, and evolution of subcellular traits / F. Lutzoni, F. Kauff, C. J. Cox, D. McLaughlin [et al.] // *Am. J. Bot.* Vol. 91, № 10. P. 1446—1480. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.10.1446>

Lwoff A., 1957. The concept of virus // *J. Gen. Microbiol.* Vol. 17, № 2. P. 239—253. <https://doi.org/10.1099/00221287-17-2-239>

Lyko F. et al., 2010. The honey bee epigenomes: differential methylation of brain DNA in queens and workers / F. Lyko, S. Foret, R. Kucharski, S. Wolf [et al.] // *PLoS Biol.* Vol. 8, № 11: e1000506. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000506>

Lynn D. H., 2017. Ciliophora // *Handbook of the Protists* / J. Archibald, A. Simpson, C. Slamovits (eds.). Springer, Cham. P. 679—730. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-28149-0\\_23](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28149-0_23)

*Lyons N. A., Kolter R.*, 2015. On The Evolution of Bacterial Multicellularity // Current opinion in microbiology. Vol. 24. P. 21—28.

<https://doi.org/10.1016/j.mib.2014.12.007>

*Lyons T.W. et al.*, 2014. The rise of oxygen in Earth's early ocean and atmosphere / T. W. Lyons, C. T. Reinhard, N. J. Planavsky // Nature. Vol. 506. P. 307—315.

<https://doi.org/10.1038/nature13068>

*Ma W. et al.*, 2013. Circularity and self-cleavage as a strategy for the emergence of a chromosome in the RNA-based protocell / W. Ma, C. Yu, W. Zhang // Biol. Direct.

Vol. 8. № 21. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-8-21>

*Ma X. et al.*, 2014. The morphology and phylogenetic position of the Cambrian lobopodian *Diania cactiformis* / X. Ma, G. D. Edgecombe, D. A. Legg, X. Hou // J. Syst. Palaeontol. Vol. 12, № 4. P. 445—457.

<https://doi.org/10.1080/14772019.2013.770418>

*Macallum A. B.*, 1926. The paleochemistry of the body fluids and tissues // Physiol. Rev. Vol. 6. P. 316—357.

*MacEwan D. M. C.*, 1962. Interlamellar reactions of clays and other substances // Clays and Clay Minerals. Proc. 9th Conf. New York: Pergamon Press P. 431—443.

*Madigan M. T. et al.*, 2017. Brock Biology of Microorganisms, Global Edition / M. T. Madigan, K. S. Bender, D. H. Buckley, W. M. Sattley [et al.]. Pearson Education. 1064 p.

*Mah J. L. et al.*, 2014. Choanoflagellate and choanocyte collar-flagellar systems and the assumption of homology / J. L. Mah, K. K. Christensen-Dalsgaard, S. P. Leys // Evol. Dev. Vol. 16, № 1. P. 25—37. <https://doi.org/10.1111/ede.12060>

*Makałowski W. et al.*, 2019. Transposable Elements: Classification, Identification, and Their Use As a Tool For Comparative Genomics / W. Makałowski, V. Gotea, A. Pande, I. Makałowska // Methods Mol. Biol. Vol. 1910. P. 177—207.

[https://doi.org/10.1007/978-1-4939-9074-0\\_6](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-9074-0_6)

*Makarova K. S. et al.*, 2005. Ancestral paralogs and pseudoparalogs and their role in the emergence of the eukaryotic cell / K. S. Makarova, Y. I. Wolf, S. L. Mekhedov, B. G. Mirkin [et al.] // Nucleic Acids Res. Vol. 33, № 14. P. 4626—4638.

<https://doi.org/10.1093/nar/gki775>

*Makarova K. S. et al.*, 2010. Evolution of diverse cell division and vesicle formation systems in Archaea / K. S. Makarova, N. Yutin, S. D. Bell, E. V. Koonin // Nat. Rev. Microbiol. Vol. 8, № 10. P. 731—741. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2406>

*Malyshev D. A., Romesberg F. E.*, 2015. The expanded genetic alphabet // *Ange wandte Chemie International Edition*. T. 54. №. 41. P. 11930—11944. <https://doi.org/10.1002/anie.201502890>

*Manov I. et al.*, 2013. Pronounced cancer resistance in a subterranean rodent, the blind mole-rat, *Spalax* : in vivo and in vitro evidence / I. Manov, M. Hirsh, T. C. Iancu, A. Malik [et al.] // BMC Biol. Vol. 11: 91. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-11-91>

*Mans B. J. et al.*, 2004. Comparative genomics, evolution and origins of the nuclear envelope and nuclear pore complex / B. J. Mans, V. Anantharaman, L. Aravind, E. V. Koonin // Cell Cycle. Vol. 3, № 12. P. 1612—1637. <https://doi.org/10.4161/cc.3.12.1316>.

*Mansy S. S. et al.*, 2008. Template-directed synthesis of a genetic polymer in a model protocell / S. S. Mansy, J. P. Schrum, M. Krishnamurthy, S. Tobé [et al.] // Nature. Vol. 454, № 7200. P. 122—125. <https://doi.org/10.1038/nature07018>

*Marchi S. et al.*, 2014. Widespread mixing and burial of Earth's Hadean crust by asteroid impacts / S. Marchi, W. F. Bottke, L. T. Elkins-Tanton, M. Bierhaus [et al.] // Nature. Vol. 511, № 7511. P. 578—582. <https://doi.org/10.1038/nature13539>

*Maréchal E.*, 2018. Primary Endosymbiosis: Emergence of the Primary Chloroplast and the Chromatophore, Two Independent Events // *Methods in Molecular Biology*. Humana. Vol. 1829. P. 3—16. [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8654-5\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8654-5_1)

*Marenco K. N., Bottjer D. J.*, 2007. Ecosystem engineering in the fossil record: Early examples from the Cambrian Period // *Ecosystem Engineers*. Theoretical Ecology Series. Amsterdam, Boston: Academic Press. P. 163—184. [https://doi.org/10.1016/S1875-306X\(07\)80010-4](https://doi.org/10.1016/S1875-306X(07)80010-4)

*Margulis L.*, 1970. Origin of Eukaryotic Cells: Evidence and Research Implications for a Theory of the Origin and Evolution of Microbial, Plant, and Animal Cells on the Precambrian Earth. Yale University Press. 349 p.

*Margulis L.*, 1981. Symbiosis in cell evolution: Life and its environment on the early earth. W. H. Freeman. 419 p.

*Margulis L.*, 1998. Symbiotic Planet: A New Look at Evolution. New York: Basic Books/Perseus. 147 p.

*Margulis L., Bermudes D.*, 1985. Symbiosis as a mechanism of evolution: status of cell symbiosis theory // Symbiosis. Vol. 1. P. 101—124.

*Margulis L., Fester R.*, 1991. Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation. Cambridge, MA: MIT Press. 454 p.

*Margulis L., Sagan D.*, 1986. Microcosmos: Four Billion Years of Microbial Evolution. California: University of California Press. 301 p.

*Mariscal C.*, 2021. Life // The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Winter 2021 ed.) / E. N. Zalta (ed.). URL: <https://plato.stanford.edu/archives/win2021/entries/life/> (date of usage: 23.11.2023).

*Markov A. V., Kaznacheev I. S.*, 2016. Evolutionary consequences of polyploidy in prokaryotes and the origin of mitosis and meiosis // Biol. Direct. Vol. 11: 28. <https://doi.org/10.1186/s13062-016-0131-8>

*Márquez-Zacarías P. et al.*, 2021. Why have aggregative multicellular organisms stayed simple? / P. Márquez-Zacarías, P. L. Conlin, K. Tong, J. T. Pentz [et al.] // Current Genetics. Vol. 67, № 6. P. 871—876. <https://doi.org/10.1007/s00294-021-01193-0>

*Marshall W. L.*, 1994. Hydrothermal synthesis of amino acids // Geochimica et Cosmochimica Acta. Vol. 58. P. 2099—2106. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(94\)90288-7](https://doi.org/10.1016/0016-7037(94)90288-7)

*Marshall W. L. et al.*, 2008. Multiple isolations of a culturable, motile Ichthyosporean (Mesomycetozoa, Opisthokonta), *Creolimax fragrantissima* n. gen., n. sp., from marine invertebrate digestive tracts / W. L. Marshall, G. Celio, D. J. McLaughlin, M. L. Berbee // Protist. Vol. 159, № 3. P. 415—433. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2008.03.003>

*Martijn J., Ettema T. J.*, 2013. From archaeon to eukaryote: the evolutionary dark ages of the eukaryotic cell // Biochem. Soc. Trans. Vol. 41, № 1. P. 451—457. <https://doi.org/10.1042/BST20120292>

*Martijn J. et al.*, 2018. Deep mitochondrial origin outside the sampled alphaproteobacteria / J. Martijn, J. Vosseberg, L. Guy, P. Offre et al // *Nature*. Vol. 557, № 7703. P. 101—105. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0059-5>

*Martin M. W. et al.*, 2000. Age of Neoproterozoic bilaterian body and trace fossils, White Sea, Russia: Implications for metazoan evolution / M. W. Martin, D. V. Grazhdankin, S. A. Bowring, D. A. D. Evans [et al.] // *Science*. Vol. 288, № 5467. P. 841—845. <https://doi.org/10.1126/science.288.5467.841>

*Martin W.*, 1999. A briefly argued case that mitochondria and plastids are descendants of endosymbionts, but that the nuclear compartment is not // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. Vol. 266, № 1426. P. 1387—1395. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0792>

*Martin W.*, 2005. Archaeobacteria (Archaea) and the origin of the eukaryotic nucleus // *Curr. Opin. Microbiol.* Vol. 8, № 6. P. 630—637. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2005.10.004>

*Martin W. F. et al.*, 2015. Endosymbiotic theories for eukaryote origin / W. F. Martin, S. Garg, V. Zimorski // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* Vol. 370, № 1678: 20140330. <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0330>

*Martin W. F. et al.*, 2016. Energy for two: New archaeal lineages and the origin of mitochondria / W. F. Martin, S. Neukirchen, V. Zimorski, S. B. Gould [et al.] // *Bioessays*. Vol. 38, № 9. P. 850—856. <https://doi.org/10.1002/bies.201600089>

*Martin W. F. et al.*, 2017. The physiology of phagocytosis in the context of mitochondrial origin / W. F. Martin, A. G. M. Tielens, M. Mentel, S. G. Garg [et al.] // *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. Vol. 81, № 3: e00008-17. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00008-17>

*Martin W., Müller M.*, 1998. The hydrogen hypothesis for the first eukaryote // *Nature*. Vol. 392, № 6671. P. 37—41. <https://doi.org/10.1038/32096>

*Martin W., Russell M. J.*, 2006. On the origin of biochemistry at an alkaline hydrothermal vent // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* Vol. 362, № 1486. P. 1887—1925. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1881>

*Martin W., Russell M. J.*, 2003. On the origins of cells: a hypothesis for the evolutionary transitions from abiotic geochemistry to chemoautotrophic prokaryotes, and

from prokaryotes to nucleated cells // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* Vol. 358, № 1429. P. 59—85. <https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1183>

*Martin W., 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.* Vol. 32, № 1. P. 1—18. <https://doi.org/10.1007/s002940050241>

*Masel J. et al.*, 1999. Quantifying the kinetic parameters of prion replication / J. Masel, V. A. A. Jansen, M. A. Nowak // *Biophysical Chemistry.* Vol. 77, № 2—3. P. 139—152. [https://doi.org/10.1016/S0301-4622\(99\)00016-2](https://doi.org/10.1016/S0301-4622(99)00016-2)

*Mathis C. et al.*, 2017. Prebiotic RNA Network Formation: A Taxonomy of Molecular Cooperation / C. Mathis, S. N. Ramprasad, S. I. Walker, N. Lehman // *Life (Basel).* Vol. 7, № 4: 38. <https://doi.org/10.3390/life7040038>

*Mayer W. E. et al.*, 2011. Horizontal gene transfer of microbial cellulases into nematode genomes is associated with functional assimilation and gene turnover / W. E. Mayer, L. N. Schuster, G. Bartelmes, C. Dieterich [et al.] // *BMC Evol. Biol.* Vol. 11, № 13. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-13>

*Maynard Smith J., Szathmáry E.*, 1995. *The Major Transitions in Evolution* / J. Maynard Smith, E. Szathmáry. Oxford, UK: Freeman. 346 p.

*Mayo M.A. et al.*, 2005. Satellites / M. A. Mayo, M. J. Leibowitz, P. Palukaitis, K.-B. G. Scholthof [et al.] // VIIIth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. *Virus Taxonomy* / C. M. Fauquet, M. A. Mayo, J. Maniloff, U. Desseberger, L. A. Ball (eds.). London: Elsevier / Academic Press. P. 1163—1169.

*Mayr E.*, 1998. Two empires or three? // *PNAS.* Vol. 95, № 17. P. 9720—9723. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.17.9720>

*McCallum H.*, 2012. Disease and the dynamics of extinction // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* Vol. 367, № 1604. P. 2828—2839. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0224>

*McCollom T. M.*, 2013. Miller-Urey and Beyond: What Have We Learned About Prebiotic Organic Synthesis Reactions in the Past 60 Years? // *Annual Review of Earth and Planetary Sciences.* Vol. 41, № 1. P. 207—229. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-040610-133457>



*McConnell M. J. et al.*, 2013. Mosaic copy number variation in human neurons / M. J. McConnell, M. R. Lindberg, K. J. Brennand, J. C. Piper [et al.] // *Science*. Vol. 342, № 6158. P. 632—637. <https://doi.org/10.1126/science.1243472>

*McDougald D. et al.*, 2011. Should we stay or should we go: mechanisms and ecological consequences for biofilm dispersal / D. McDougald, S. A. Rice, N. Barraud, P. D. Steinberg [et al.] // *Nat. Rev. Microbiol.* Vol. 10, № 1. P. 39—50. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2695>

*McFadden G. I.*, 1999. Plastids and protein targeting // *J. Eukaryot. Microbiol.* Vol. 46 № 4. P. 339—346. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1999.tb04613.x>

*McShea D., Simpson C.*, 2011. The miscellaneous transitions in evolution // *The Major Transitions in Evolution Revisited* / eds. K. Sterelny, and B. Calcott. Cambridge, MA: MIT Press. P. 19—34.

*Meggers E., Zhang L.*, 2010. Synthesis and properties of the simplified nucleic acid glycol nucleic acid // *Acc. Chem. Res.* Vol. 43, № 8. P. 1092—1102. <https://doi.org/10.1021/ar900292q>

*Meierhenrich U. J. et al.*, 2010. On the origin of primitive cells: from nutrient intake to elongation of encapsulated nucleotides / U. J. Meierhenrich, J. J. Filippi, C. Meinert, P. Vierling [et al.] // *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.* Vol. 49, № 22. P. 3738—3750. <https://doi.org/10.1002/anie.200905465>

*Meinert C. et al.*, 2012. N-(2-Aminoethyl)glycine and Amino Acids from Interstellar Ice Analogues / C. Meinert, J.-J. Filippi, P. Marcellus, L. S. d'Hendecourt [et al.] // *ChemPlusChem*. Vol. 77, № 3. P. 186—191. <https://doi.org/10.1002/cplu.201100048>

*Mentel M., Martin W.*, 2008. Energy metabolism among eukaryotic anaerobes in light of Proterozoic ocean chemistry // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* Vol. 363, № 1504. P. 2717—2729. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0031>

*Mercer J., Helenius A.*, 2009. Virus entry by micropinocytosis // *Nat. Cel. Biol.* Vol. 11, № 5. P. 510—520. <https://doi.org/10.1038/ncb0509-510>

*Mereschkowsky C.*, 1905. Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche // *Biol. Centralbl.* Vol. 25. P. 593—604.

Meteoritical Bulletin Database / The Meteoritical Society. International Society for Meteoritics and Planetary Science.

<https://www.lpi.usra.edu/meteor/metbull.php?sea=&sfor=names&stype=contains&lrc=50&categ=Martian+meteorites&srt=> (дата обращения 12.12.2023).

*Metschnikoff E.*, 1886. Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitiv-Organen. Wien. P. 1—159. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/27274#page/9/mode/1up>

*Metschnikoff E.*, 1879. Spongiologische Studien // Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 32. P. 349—387. <https://pasteur.hal.science/pasteur-00538544>

*Metzger M. J. et al.*, 2015. Horizontal transmission of clonal cancer cells causes leukemia in soft-shell clams / M. J. Metzger, C. Reinisch, J. Sherry, S. P. Goff // Cell. Vol. 161, № 2. P. 255—263. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2015.02.042>

*Meyer C. et al.*, 2011. Shock experiments in support of the lithopanspermia theory: the influence of host rock composition, temperature, and shock pressure on the survival rate of endolithic and epilithic microorganisms / C. Meyer, J. Fritz, M. Misgaiski, D. Stöffler [et al.] // Meteorit. Planet. Sci. Vol. 46. P. 701—718. <https://doi.org/10.1111/j.1945-5100.2011.01184.x>

*Meyer-Abich A.*, 1943. Beiträge zur Theorie der Evolution der Organismen. I. Das typologische Grundgesetz und seine Folgerungen für Phylogenie und Entwicklungsphysiologie [Contributions to the evolutionary theory of organisms: I. The basic typological law and its implications for phylogeny and developmental physiology] // Acta Biotheoretica. Vol. 7, № 1—2. P. 1—80. <https://doi.org/10.1007/bf01603792>

*Meysman F. J. et al.*, 2006. Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea / F. J. Meysman, J. J. Middelburg, C. H. Heip // Trends Ecol. Evol. Vol. 21, № 12. P. 688—695. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.08.002>

*Miao L. et al.*, 2019. New record of organic-walled, morphologically distinct microfossils from the late Paleoproterozoic Changcheng Group in the Yanshan Range, North China / L. Miao, M. Moczyłowska, S. Zhu, M. Zhu // Precambrian Res. Vol. 321. P. 172—198. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2018.11.019>

*Michener C. D.*, 1969. Comparative Social Behavior of Bees // Annual Review of Entomology. Vol. 14, № 1. P. 299—342. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.14.010169.001503>

*Michener C. D.*, 1974. The Social Behavior of the Bees: A Comparative Study. Cambridge, USA: Belknap Press of Harvard University Press, Publ. 404 p.

*Michod R. E.*, 2011. Evolutionary transitions in individuality: multicellularity and sex // The Major Transitions in Evolution Revisited / B. Calcott, K. Sterelny (eds.). Cambridge: MA: MIT Press. P. 167—197.

*Michod R. E.*, 2005. On the transfer of fitness from the cell to the multicellular organism // Biol. Philos. Vol. 20. P. 967—987. <https://doi.org/10.1007/s10539-005-9018-2>

*Michod R. E., Roze D.*, 1997. Transitions in individuality // Proc.: Biol. Sci. Vol. 264. P. 853—857. <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0119>

*Mickol R. L., Kral N. F.*, 2017. Low Pressure Tolerance by Methanogens in an Aqueous Environment: Implications for Subsurface Life on Mars / R. L. Mickol, N. F. Kral // Origins of Life Evol. Biosph. Vol. 47, № 4. P. 511—532. <https://doi.org/10.1007/s11084-016-9519-9>

*Mikhailov K.V. et al.*, 2009. The origin of Metazoa: a transition from temporal to spatial cell differentiation / K. V. Mikhailov, A. V. Konstantinova, M. A. Nikitin, P. V. Troshin // Bioessays. Vol. 31, № 7. P. 758—768. <https://doi.org/10.1002/bies.200800214>

*Mikhailovsky G. E., Gordon R.*, 2021. LUCA to LECA, the Lucacene: A model for the gigayear delay from the first prokaryote to eukaryogenesis // Biosystems. Vol. 205: 104415. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2021.104415>

*Mikhailovsky G., Gordon R.*, 2020. Shuffling type of biological evolution based on horizontal gene transfer and the biosphere gene pool hypothesis // Biosystems. Vol. 193—194: 104131. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2020.104131>

*Mikhailovsky G. E., Gordon R.*, 2018. Symbiosis: Why Was the Transition from Microbial Prokaryotes to Eukaryotic Organisms a Cosmic Gigayear Event? // Habitability of the Universe Before Earth / R. Gordon, A. Sharov (eds.). Academic Press. P. 355—405. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811940-2.00016-2>

*Miller M. B, Bassler B. L.*, 2001. Quorum sensing in bacteria // Annual Review of Microbiology. Vol. 55. P. 165—199. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.55.1.165>

*Miller S. L.*, 1953. A Production of Amino Acids Under Possible Primitive Earth Conditions // *Science*. Vol. 117, № 3046. P. 528—529. <https://doi.org/10.1126/science.117.3046.528>

*Miller S. L.*, 1955. Production of some organic compounds under possible primitive earth conditions // *Journal of the American Chemical Society*. Vol. 77, №. 9. P. 2351—2361. <https://doi.org/10.1021/ja01614a001>

*Miller S. L.*, 1957. The mechanism of synthesis of amino acids by electric discharges // *Biochimica et biophysica acta*. Vol. 23, № 3. P. 480—489. [https://doi.org/10.1016/0006-3002\(57\)90366-9](https://doi.org/10.1016/0006-3002(57)90366-9)

*Miller S. L., Urey H. C.*, 1959. Organic compound synthesis on the primitive Earth // *Science*. Vol. 130, № 3370. P. 245—251. <https://doi.org/10.1126/science.130.3370.245>

*Millman A. et al.*, 2020. Bacterial Retrons Function In Anti-Phage Defense / A. Millman, A. Bernheim, A. Stokar-Avihail, T. Fedorenko [et al.] // *Cell*. Vol. 183, № 6. P. 1551—1561. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2020.09.065>

*Mills D. B.*, 2020. The origin of phagocytosis in Earth history // *Interface focus*. Vol. 10, № 4: 20200019. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2020.0019>

*Mills D. B. et al.*, 2014. Oxygen requirements of the earliest animals / D. B. Mills, L. M. Ward, C. Jones, B. Sweeten [et al.] // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 111, № 11. P. 4168—4172. <https://doi.org/10.1073/pnas.1400547111>

*Mills D. R. et al.*, 1967. An extracellular Darwinian experiment with a self-duplicating nucleic acid molecule / D. R. Mills, R. L. Peterson, S. Spiegelman // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 58, № 1. P. 217—224. <https://doi.org/10.1073/pnas.58.1.217>

*Miyakawa, S. et al.*, 2002a. The Cold Origin of Life: A. Implications Based On The Hydrolytic Stabilities Of Hydrogen Cyanide And Formamide / S. Miyakawa, J. H. Cleaves, S. L. Miller // *Orig. Life Evol. Biosph*. Vol. 32. P. 195—208. <https://doi.org/10.1023/A:1016514305984>

*Miyakawa, S. et al.*, 2002b. The Cold Origin of Life: B. Implications Based on Pyrimidines and Purines Produced From Frozen Ammonium Cyanide Solutions /

S. Miyakawa, J. H. Cleaves, S. L. Miller // Orig. Life Evol. Biosph. Vol. 32. P. 209—218. <https://doi.org/10.1023/A:1019514022822>

*Moger-Reischer R. Z. et al.*, 2023. Evolution of a minimal cell [published correction appears in Nature / R. Z. Moger-Reischer, J. L. Glass, K. S. Wise, L. Sun [et al.] // Nature. Vol. 620, № 7972. P. 122—127. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06288-x>

*Momany M.*, 2002. Polarity in filamentous fungi: establishment, maintenance and new axes // Current Opinion in Microbiology. Vol. 5. P. 580—585. [https://doi.org/10.1016/s1369-5274\(02\)00368-5](https://doi.org/10.1016/s1369-5274(02)00368-5)

*Monds R. D., O'Toole G. A.*, 2009. The developmental model of microbial biofilms: ten years of a paradigm up for review // Trends Microbiol. Vol. 17, № 2. P. 73—87. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2008.11.001>

*Money N. P.*, 2016. Fungal Cell Biology and Development // The Fungi (Third Edition) / S. C. Watkinson, L. Boddy, N. P. Money (eds.). Elsevier Ltd. P. 37—66. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-382034-1.00002-5>

*Moody E. R. R. et al.*, 2024. The nature of the last universal common ancestor and its impact on the early Earth system / E. R. R. Moody, S. Álvarez-Carretero, T. A. Mahendrarajah, J. W. Clark [et al.] // Nat Ecol Evol. Vol. 8, № 9. P. 1654—1666. <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02461-1>

*Moore D.*, 2005. Principles of Mushroom Developmental Biology // International Journal of Medicinal Mushrooms. Vol. 7, № 1. P. 79—101. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushr.v7.i12.90>

*Moore J. R.*, 1981. The Post-Darwinian Controversies: A Study of the Protestant Struggle to Come to Terms with Darwin in Great Britain and America 1870—1900. Cambridge; New York: Cambridge University Press. 528 p.

*Moore K. R. et al.*, 2019. An Expanded Ribosomal Phylogeny of Cyanobacteria Supports a Deep Placement of Plastids / K. R. Moore, C. Magnabosco, L. Momper, D. A. Gold et al. // Front. Microbiol. Vol. 10: 1612. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01612>

*Moore R. T.*, 1974. Proposal for the Recognition of Super Ranks // Taxon. Vol. 23, № 4. P. 650—652. <https://doi.org/10.2307/1218807>

*Mora C. et al.*, 2011. How many species are there on Earth and in the Ocean? / C. Mora, D. P. Tittensor, S. Adl, A. G. B. Simpson [et al.] // PLoS Biology. Vol. 9(8). P. 1—8. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001127>

*Morasch M. et al.*, 2019. Heated gas bubbles enrich, crystallize, dry, phosphorylate and encapsulate prebiotic molecules / M. Morasch, J. Liu, C. F. Dirscherl, A. Ianeselli [et al.] // Nat. Chem. Vol. 11, № 9. P.779—788. <https://doi.org/10.1038/s41557-019-0299-5>

*Moreira D., López-García P.*, 2005. Comment on “The 1.2-Megabase Genome Sequence of Mimivirus” // Science. Vol. 308, № 5725. P. 1114. <https://doi.org/10.1126/science.1111195>

*Moritz R. F. A., Southwick E. E.*, 1992. Bees as Superorganisms. An Evolutionary Reality. Berlin, Heidelberg. Springer. 395 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-84666-3>

*Morowitz H. J.*, 1985. Mayonnaise and The Origin of Life: Thoughts of Minds and Molecules. New York: Scribner. 244 p.

*Mountain G. A., Keating C. D.*, 2020. Formation of Multiphase Complex Coacervates and Partitioning of Biomolecules within them // Biomacromolecules. Vol. 21, № 2. P. 630—640. <https://doi.org/10.1021/acs.biomac.9b01354>

*Mueller U. G. et al.*, 2005. The Evolution of Agriculture in Insects / U. G. Mueller, N. M. Gerardo, D. K. Aanen, D. L. Six [et al.] // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. Vol. 12, № 36. P. 563—595. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152626>

*Mulkiđjanian A. Y., Galperin M. Y.*, 2007. Physico-chemical and evolutionary constraints for the formation and selection of first biopolymers: towards the consensus paradigm of the abiogenic origin of life // Chem. Biodivers. Vol. 4, № 9. P. 2003—2015. <https://doi.org/10.1002/cbdv.200790167>

*Mulkiđjanian A. Y. et al.*, 2012. Origin of first cells at terrestrial, anoxic geothermal fields / A. Y. Mulkiđjanian, A. Y. Bychkov, D. V. Dibrova, M. Y. Galperin [et al.] // Proceedings of the National Academy of Sciences. Vol. 109, № 14: E821—E830. <https://doi.org/10.1073/pnas.1117774109>

*Mulkiđjanian A. Y. et al.*, 2003. Survival of the fittest before the beginning of life: selection of the first oligonucleotide-like polymers by UV light / A. Y. Mulkiđjanian, D. A. Cherepanov, M. Y. Galperin // BMC Evol. Biol. Vol. 3: 12. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-3-12>

*Mulkiđjanian A. Y. et al.*, 2008. Evolutionary primacy of sodium bioenergetics / A. Y. Mulkiđjanian, M. Y. Galperin, K. S. Makarova, Y. I. Wolf [et al.] // Biol. Direct. Vol. 3: 13. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-3-13>

*Müller F. et al.*, 2022. A prebiotically plausible scenario of an RNA-peptide world / F. Müller, L. Escobar, F. Xu, E. Węgrzyn [et al.] // Nature. Vol. 605, № 7909. P. 279—284. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-04676-3>

*Muller F. et al.*, 2010. First description of giant Archaea (*Thaumarchaeota*) associated with putative bacterial ectosymbionts in a sulfidic marine habitat / F. Muller, T. Brissac, N. Le Bris, H. Felbeck [et al.] // Environ. Microbiol. Vol. 12, № 8. P. 2371—2383. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2010.02309.x>

*Muller H. J.*, 1959. Panel one: the origin of life // Evolution after Darwin: Issues in Evolution, Vol. 3, ed. by S. Tax and C. Callender. Chicago: The University of Chicago centennial. P. 71.

*Müller M., Martin W.*, 1999. The genome of *Rickettsia prowazekii* and some thoughts on the origin of mitochondria and hydrogenosomes // Bioessays. Vol. 21, № 5. P. 377—381. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1521-1878\(199905\)21:5<377::AID-BIES4>3.0.CO;2-W](https://doi.org/10.1002/(SICI)1521-1878(199905)21:5<377::AID-BIES4>3.0.CO;2-W)

*Müller M. et al.*, 2012. Biochemistry and evolution of anaerobic energy metabolism in eukaryotes / M. Müller, M. Mentel, J. J. van Hellemond, K. Henze [et al.] // Microbiol. Mol. Biol. Rev. Vol. 76, № 2. P. 444—495. <https://doi.org/10.1128/MMBR.05024-11>

*Mullineaux C. W. et al.*, 2008. Mechanism of intercellular molecular exchange in heterocyst-forming cyanobacteria / C. W. Mullineaux, V. Mariscal, A. Nenninger, H. Khanum [et al.] // EMBO J. Vol. 27, № 9. P. 1299—1308. <https://doi.org/10.1038/emboj.2008.66>

*Muñoz-Gómez S. A. et al.*, 2022. Site-and-branch-heterogeneous analyses of an expanded dataset favour mitochondria as sister to known Alphaproteobacteria /

S. A. Muñoz-Gómez, E. Susko, K. Williamson, L. et al. // Nat. Ecol. Evol. Vol. 6, № 3. P. 253—262. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01638-2>

*Murat D. et al.*, 2010. Cell Biology of Prokaryotic Organelles / D. Murat, M. Byrne, A. Komeili // Cold Spring Harbor Perspectives in Biology. Vol. 2, № 10: a000422. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a000422>

*Murgia C. et al.*, 2006. Clonal origin and evolution of a transmissible cancer / C. Murgia, J. K. Pritchard, S. Y. Kim, A. Fassati [et al.] // Cell. Vol. 126, № 3. P. 477—487. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2006.05.051>

*Murzin A. G. et al.*, 1995. SCOP: a structural classification of proteins database for the investigation of sequences and structures / A. G. Murzin, S. E. Brenner, T. J. P. Hubbard, C. Chothia // J. Mol. Biol. Vol. 247, № 4. P. 536—540. <https://doi.org/10.1006/jmbi.1995.0159>

*Nadell C. D. et al.*, 2009. The sociobiology of biofilms / C. D. Nadell, J. B. Xavier, K. R. Foster // FEMS Microbiol. Rev. Vol. 33, № 1. P. 206—224. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2008.00150.x>

*Nagy L. G. et al.*, 2018. Complex multicellularity in fungi: evolutionary convergence, single origin, or both? / L. G. Nagy, G. M. Kovács, K. Krizsán // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. Vol. 93, № 4. P. 1778—1794. <https://doi.org/10.1111/brv.12418>

*Nahvi A. et al.*, 2002. Genetic control by a metabolite binding mRNA / A. Nahvi, N. Sudarsan, M. S. Ebert, X. Zou [et al.] // Chem. Biol. Vol. 9, № 9. P. 1043. [https://doi.org/10.1016/s1074-5521\(02\)00224-7](https://doi.org/10.1016/s1074-5521(02)00224-7)

*Nakabachi A. et al.*, 2006. The 160-kilobase genome of the bacterial endosymbiont *Carsonella* / A. Nakabachi, A. Yamashita, H. Toh, H. Ishikawa [et al.] // Science. Vol. 314, № 5797. P. 267. <https://doi.org/10.1126/science.1134196>

*Naumann B., Burkhardt P.*, 2019. Spatial Cell Disparity in the Colonial Choanoflagellate *Salpingoeca rosetta* // Front. Cell. Dev. Biol. Vol. 7: 231. <https://doi.org/10.3389/fcell.2019.00231>

*Nealson K. H. et al.*, 1970. Cellular control of the synthesis and activity of the bacterial luminescent system / K. H. Nealson, T. Platt, J. W. Hastings // Journal of Bacteriology. Vol. 104, № 1. P. 313—322. <https://doi.org/10.1128/jb.104.1.313-322.1970>



*Nedelcu A. M., Michod R. E., 2006. The evolutionary origin of an altruistic gene // Mol. Biol. Evol. Vol. 23, № 8. P. 1460—1464. <https://doi.org/10.1093/molbev/msl016>*

*Negus D. et al., 2017. Predator versus pathogen: how does predatory *Bdellovibrio bacteriovorus* interface with the challenges of killing gram-negative pathogens in a host setting? / D. Negus, C. Moore, M. Baker, D. Raghunathan [et al.] // Ann. Rev. Microbiol. Vol. 71. P. 441—457. <https://doi.org/10.1146/annurev-micro-090816-093618>*

*Nekliudova U. A. et al., 2019. Colonies as dynamic systems: Reconstructing the life history of *Cribrilina annulata* (Bryozoa) on two algal substrates / U. A. Nekliudova, K. V. Shunkina, A. V. Grishankov, M. A. Varfolomeeva // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol. 99, № 6. P. 1363—1377. <https://doi.org/10.1017/S0025315419000286>*

*Nelsestuen G. L., 1978. Amino acid-directed nucleic acid synthesis. A possible mechanism in the origin of life // J. Mol. Evol. Vol. 11, № 2. P. 109—120. <https://doi.org/10.1007/BF01733887>*

*Nelson C. M. et al., 2007. The gene vitellogenin has multiple coordinating effects on social organization / C. M. Nelson, K. E. Ihle, M. K. Fondrk, R. E. Page [et al.] // PLoS Biol. Vol. 5, № 3: e62. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050062>*

*Nelson K. E. et al., 2000. Peptide nucleic acids rather than RNA may have been the first genetic molecule / K. E. Nelson, M. Levy, S. L. Miller // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. Vol. 97, № 8. P. 3868—3871. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.8.3868>*

*Nelson-Sathi S. et al., 2015. Origins of major archaeal clades correspond to gene acquisitions from bacteria / S. Nelson-Sathi, F. L. Sousa, M. Roettger, N. Lozada-Chávez [et al.] // Nature. Vol. 517, № 7532. P. 77—80. <https://doi.org/10.1038/nature13805>*

*Nemchin A. et al., 2008. A light carbon reservoir recorded in zircon-hosted diamond from the Jack Hills / A. A. Nemchin, M. J. Whitehouse, M. Menneken, T. Geisler [et al.] // Nature. Vol. 454, № 7200. P. 92—95. <https://doi.org/10.1038/nature07102>*

*Netherton C. L., Wileman T.*, 2011. Virus factories, double membrane vesicles and viroplasm generated in animal cells // *Curr. Opin. Virol.* Vol. 1, № 5. P. 381—387. <https://doi.org/10.1016/j.coviro.2011.09.008>

*Neu L. et al.*, 2019. Small-Scale Heterogeneity in Drinking Water Biofilms / L. Neu, C. R. Proctor, J. C. Walser, F. Hammes // *Front. Microbiol.* Vol. 10: 2446. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02446>

*Neumann N. et al.*, 2010. Comparative genomic evidence for a complete nuclear pore complex in the last eukaryotic common ancestor / N. Neumann, D. Lundin, A. M. Poole // *PLoS One.* Vol. 5, № 10: e13241. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013241>

*Newman S. A.*, 2012. Physico-genetic determinants in the evolution of development // *Science.* Vol. 338, № 6104. P. 217—219. <https://doi.org/10.1126/science.1222003>

*Newman S. A., Bhat R.*, 2009. Dynamical patterning modules: a “pattern language” for development and evolution of multicellular form // *Int. J. Dev. Biol.* Vol. 53, № 5—6. P. 693—705. <https://doi.org/10.1387/ijdb.072481sn>

*Ng W. L., Bassler B. L.*, 2009. Bacterial quorum-sensing network architectures // *Ann. Rev. Genet.* Vol. 43. P. 197—222. <https://doi.org/10.1146/annurev-genet-102108-134304>

*Nicholson W. L. et al.*, 2000. Resistance of *Bacillus* endospores to extreme terrestrial and extraterrestrial environments / W. L. Nicholson, N. Munakata, G. Horneck, H. J. Melosh [et al.] // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* Vol. 64, № 3. P. 548—572. <https://doi.org/10.1128/MMBR.64.3.548-572.2000>

*Nielsen C.*, 2023. Hydrodynamics in early animal evolution // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* Vol. 98, № 1. P. 376—385. <https://doi.org/10.1111/brv.12909>

*Nielsen C.*, 2013. Life cycle evolution: was the eumetazoan ancestor a holopelagic, planktotrophic gastraea? // *BioMed Central Evolutionary Biology.* Vol. 13: 171. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-171>

*Nielsen C.*, 2008. Six major steps in animal evolution: are we derived sponge larvae? // *Evol. Dev.* Vol. 10, № 2. P. 241—257. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2008.00231.x>

Nielsen P. E. et al., 1991. Sequence-selective recognition of DNA by strand displacement with a thymine-substituted polyamide / P. E. Nielsen, M. Egholm, R. H. Berg, O. Buchardt // Science. Vol. 254, № 5037. P. 1497—1500. <https://doi.org/10.1126/science.1962210>

Niether D. et al., 2016. Accumulation of formamide in hydrothermal pores to form prebiotic nucleobases / D. Niether, D. Afanasekav, J. K. Dhont, S. Wiegand // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 113, № 16. P. 4272—4277. <https://doi.org/10.1073/pnas.1600275113>

Niklas K. J., 2000. The evolution of plant body plans — a biomechanical perspective // Ann. Bot. Vol. 85, № 4. P. 411—438. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.1100>

Niklas K. J., Newman S. A., 2020. The many roads to and from multicellularity // J. Exp. Bot. Vol. 71, № 11. P. 3247—3253. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz547>

Niklas K. J., Newman S. A., 2013. The origins of multicellular organisms // Evol. Dev. Vol. 15, № 1. P. 41—52. <https://doi.org/10.1111/ede.12013>

Niklas K. J. et al., 2013. The evo-devo of multinucleate cells, tissues, and organisms, and an alternative route to multicellularity / K. J. Niklas, E. D. Cobb, D. R. Crawford // Evol. Dev. Vol. 15, № 6. P. 466—474. <https://doi.org/10.1111/ede.12055>

Noller H. F., 2004. The driving force for molecular evolution of translation // RNA. Vol. 10, № 12. P. 1833—1837. <https://doi.org/10.1261/rna.7142404>

Novikoff A. B., 1945. The concept of integrative levels and biology // Science. Vol. 101, № 2618. P. 209—215. <https://doi.org/10.1126/science.101.2618.209>

Nowack E. C. et al., 2008. Chromatophore genome sequence of *Paulinella* sheds light on acquisition of photosynthesis by eukaryotes / E. C. Nowack, M. Melkonian, G. Glockner // Curr. Biol. Vol. 18, № 6. P. 410—418. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.02.051>

Nowak M. A. et al., 2010. The evolution of eusociality / M. A. Nowak, C. E. Tarnita, E. O. Wilson // Nature. Vol. 466, № 7310. P. 1057—1062. <https://doi.org/10.1038/nature09205>

*Nunney L.*, 1999. Lineage selection and the evolution of multistage carcinogenesis // *Proc. Biol. Sci.* Vol. 266, № 1418. P. 493—498. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0664>

*Nutman A. P. et al.*, 2016. Rapid emergence of life shown by discovery of 3,700-million-year-old microbial structures / A. P. Nutman, V. C. Bennett, C. R. L. Friend, M. J. Van Kranendonk [et al.] // *Nature*. Vol. 537. P. 535—538. <https://doi.org/10.1038/nature19355>

*O'Malley M. A., Powell R.*, 2015. Major problems in evolutionary transitions: how a metabolic perspective can enrich our understanding of macroevolution // *Biology & Philosophy*. Vol. 31, № 2. P. 159—189. <https://doi.org/10.1007/s10539-015-9513-z>

*Oberholzer T. et al.*, 1995. Enzymatic RNA replication in self-reproducing vesicles: an approach to a minimal cell / T. Oberholzer, R. Wick, P. L. Luisi, C. K. Biebricher // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* Vol. 207, № 1. P. 250—257. <https://doi.org/10.1006/bbrc.1995.1180>

*Ochman H., Davalos L. M.*, 2006. The nature and dynamics of bacterial genomes // *Science*. Vol. 311, № 5768. P. 1730—1733. <https://doi.org/10.1126/science.1119966>

*Oh J. et al.*, 2023. A unified Watson-Crick geometry drives transcription of six-letter expanded DNA alphabets by *E. coli* RNA polymerase / J. Oh, Z. Shan, S. Hoshika, J. Xu [et al.] // *Nat. Commun.* Vol. 14, № 8219. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-43735-9>

*Ohtomo Y. et al.*, 2014. Evidence for biogenic graphite in early Archaean Isua metasedimentary rocks / Y. Ohtomo, T. Kakegawa, A. Ishida, T. Nagase [et al.] // *Nat. Geo.* Vol. 7. P. 25—28. <https://doi.org/10.1038/ngeo2025>

*Okamoto N., Inouye I.*, 2005. A Secondary Symbiosis in Progress? // *Science*. Vol. 310, № 5746. P. 287. <https://doi.org/10.1126/science>

*Okamoto N., Inouye I.*, 2006. *Hatena arenicola* gen. et sp. nov., a katablepharid undergoing probable plastid acquisition // *Protist*. Vol. 157, № 4. P. 401—419. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2006.05.011>

*Okasha S.*, 2006. *Evolution and the Levels of Selection*. Oxford (UK): Oxford University Press. 263 p.

*Okasha S.*, 2022. The Major Transitions in Evolution — a philosophy-of-science perspective // *Frontiers in Ecology and Evolution*. Vol. 10: 793824. P. 1—10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.793824>

*Oliver J. D.*, 2005. The viable but nonculturable state in bacteria // *J. Microbiol.* Vol. 43. P. 93—100.

*Olson J. K., Grose C.*, 1997. Endocytosis and recycling of varicella-zoster virus Fc receptor glycoprotein gE: internalization mediated by a YXXL motif in the cytoplasmic tail // *J. Virol.* Vol. 71, № 5. P. 4042—4054. <https://doi.org/10.1128/JVI.71.5.4042-4054>

*Oparin A. I.*, 1938. *The origin of life* // New York: McMillan. 270 p.

*Oparin A. I.*, 1965. The pathways of the primary development of metabolism and artificial modeling of this development in coacervate drops // *The Origins of Prebiological Systems* / S. W. Fox (ed). New York: Academic Press. P. 331—346.

*Orgel L.*, 2000. Origin of life. A simpler nucleic acid // *Science*. Vol. 290, № 5495. P. 1306—1307. <https://doi.org/10.1126/science.290.5495.1306>

*O'Riain M. J. et al.*, 2000. Morphological castes in a vertebrate / M. J. O'Riain, J. U. Jarvis, R. Alexander, R. Buffenstein [et al.] // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 97, № 24. P. 13194—13197. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.24.13194>

*Oró J. et al.*, 1959. Amino acid synthesis from formaldehyde and hydroxylamine / J. Oró, A. Kimball, R. Fritz, F. Master // *Arch. Biochem. Biophys.* Vol. 85. P. 115—130. [https://10.1016/0003-9861\(59\)90455-2](https://10.1016/0003-9861(59)90455-2)

*Oró J.*, 1961. Comets and the formation of biochemical compounds on the primitive Earth // *Nature*. Vol. 190, № 4774. P. 389—390. <https://doi.org/10.1038/190389a0>

*Ortenberg R. et al.*, 1999. A model for the genetic exchange system of the extremely halophilic archaeon *Haloferax volcanii* / Ortenberg R., Tchelet R., Mevarech M. // *Microbiology and biogeochemistry of hypersaline environments* / A. Aharon (ed.). CRC press. P. 331—338.

*Osinski G. R. et al.*, 2020. The Role of Meteorite Impacts in the Origin of Life / G. R. Osinski, C. S. Cockell, A. Pontefract, H. M. Sapers // *Astrobiology*. Vol. 20, № 9. P. 1121—1149. <https://doi.org/10.1089/ast.2019.2203>

*O'Toole G. et al.*, 2000. Biofilm formation as microbial development / G. O'Toole, H. B. Kaplan, R. Kolter // *Annu. Rev. Microbiol.* Vol. 54. P. 49—79. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.54.1.49>

*Ou Q. et al.*, 2011. A rare onychophoranlike lobopodian from the Lower Cambrian Chengjiang Lagerstätte, southwestern China, and its phylogenetic implications / Q. Ou, J. Liu, D. Shu, J. Han [et al.] // *J. Paleont.* Vol. 85, № 3. P. 587—594. <https://doi.org/10.2307/23020193>

*Ozaki K., Tajika E.*, 2013. Biogeochemical effects of atmospheric oxygen concentration, phosphorus weathering, and sea-level stand on oceanic redox chemistry: implications for greenhouse climates // *Earth Planet. Sci. Lett.* Vol. 373. P. 129—139. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2013.04.029>

*Pace N. R.*, 2006. Time for a change // *Nature.* Vol. 441, № 7091. P. 289. <https://doi.org/10.1038/441289a>

*Packard A. S.*, 1901. Lamarck, the founder of Evolution: his life and work with translations of his writing on organic evolution. New York: Longmans, Green. 451 p.

*Pai A. et al.*, 2012. Optimality and robustness in quorum sensing (QS)-mediated regulation of a costly public good enzyme / A. Pai, Y. Tanouchi, L. You // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* Vol. 109, № 48. P. 19810—19815. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211072109>

*Paley W.*, 1802. *Natural Theology: or, Evidences of the Existence and Attributes of the Deity.* London: J. Faulder. 558 p.

*Palukaitis P. et al.*, 2008. Satellite Nucleic Acids and Viruses / P. Palukaitis, A. Rezaian, F. García-Arenal // *Encyclopedia of Virology*, vol. 5 / B. W. J. Mahy, M. H. V. Van Regenmortel (eds.). Academic Press. P. 526—535. <https://doi.org/10.1016/b978-012374410-4.00500-8>

*Palyi et al.*, 2002. Short definitions of life / G. Palyi, C. Zucchi, L. Caglioti // *Fundamentals of Life* / G. Palyi [et al.] (eds.). Paris: Elsevier. P. 15—55.

*Papke R. T. et al.*, 2004. Frequent recombination in a saltern population of *Halorubrum* / R. T. Papke, J. E. Koenig, F. Rodríguez-Valera, W. F. Doolittle // *Science.* Vol. 306, № 5703. P. 1928—1929. <https://doi.org/10.1126/science.1103289>

*Parfrey L. W., Lahr D. J. G.*, 2013. Multicellularity arose several times in the evolution of eukaryotes // *BioEssays*. Vol. 35, № 4. P. 339—347. <https://doi.org/10.1002/bies.201200143>

*Parker E. T. et al.*, 2011. Primordial synthesis of amines and amino acids in a 1958 Miller H<sub>2</sub>S-rich spark discharge experiment / E. T. Parker, H. J. Cleaves, J. P. Dworkin, D. P. Glavin [et al.] // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 108, № 14. P. 5526—5531. <https://doi.org/10.1073/pnas.1019191108>

*Parsek M. R., Greenberg E. P.*, 2005. Sociomicrobiology: The connections between quorum sensing and biofilms // *Trends Microbiol.* Vol. 13, № 1. P. 27—33. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2004.11.007>

*Pasek M. A.*, 2008. Rethinking early Earth phosphorus geochemistry // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. Vol. 105, № 3. P. 853—858. <https://doi.org/10.1073/pnas.0708205105>

*Pasek M. et al.*, 2015. Phosphorus: a case for mineral-organic reactions in prebiotic chemistry / M. Pasek, B. Herschy, T. P. Kee // *Orig. Life. Evol. Biosph.* Vol. 45, № 1—2. P. 207—218. <https://doi.org/10.1007/s11084-015-9420-y>

*Pasteur L.*, 1857. Mémoire sur la fermentation appelée lactique [Dissertation on apple lactic fermentation]. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* (in French). Vol. 45. P. 913—916, 1032—1036. <https://archive.org/details/mmoiresurlafer00past>

*Pasteur L.*, 1860. Nouvelles expériences relatives aux générations dites spontanées // *C. R. Académie des Sciences*. Vol. 51. P. 348—352.

*Patel B. H. et al.*, 2015. Common origins of RNA, protein and lipid precursors in a cyanosulfidic protometabolism / B. H. Patel, C. Percivalle, D. J. Ritson, C. D. Duffy [et al.] // *Nat. Chem.* Vol. 7, № 4. P. 301—307. <https://doi.org/10.1038/nchem.2202>

*Patil S., Kondabagil K.*, 2021. Coevolutionary and Phylogenetic Analysis of Mimiviral Replication Machinery Suggest the Cellular Origin of Mimiviruses // *Mol. Biol. Evol.* Vol. 38, № 5. P. 2014—2029. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab003>

*Patthy L.*, 2021. Exon Shuffling Played a Decisive Role in the Evolution of the Genetic Toolkit for the Multicellular Body Plan of Metazoa // *Genes* (Basel). Vol. 12, № 3: 382. <https://doi.org/10.3390/genes12030382>

*Patton A. H. et al.*, 2020. A transmissible cancer shifts from emergence to endemism in Tasmanian devils / A. H. Patton, M. F. Lawrance, M. J. Margres, C. P. Kozakiewicz [et al.] // *Science*. Vol. 370, № 6522: eabb9772. <https://doi.org/10.1126/science.abb9772>

*Pavlov A. A., Kasting J. F.*, 2002. Mass-independent fractionation of sulfur isotopes in Archean sediments: strong evidence for an anoxic Archean atmosphere // *Astrobiology*. Vol. 2, №1. P. 27—41. <https://doi.org/10.1089/153110702753621321>

*Pearce B. K. D. et al.*, 2018. Constraining the Time Interval for the Origin of Life on Earth / B. K. D. Pearce, A. S. Tupper, R. E. Pudritz, P. G. Higgs // *Astrobiology*. Vol. 18, № 3. P 343—364. <https://doi.org/10.1089/ast.2017.1674>

*Pedersen K. J.*, 1964. The cellular organization of *Convoluta convolute*, an acoel turbellarian: A cytological, histochemical and fine structural study // *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* Vol. 20, № 64. P. 655—687. <https://doi.org/10.1007/BF01258542>

*Peifer M., Bender W.*, 1988. Sequences of the gypsy transposon of *Drosophila* necessary for its effects on adjacent genes // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 85. № 24. P. 9650—9654. <https://doi.org/10.1073/pnas.85.24.9650>

*Penny D.*, 2005. An interpretive review of the origin of life research // *Biol. Philos.* Vol. 20. P. 633—671. <https://doi.org/10.1007/s10539-004-7342-6>

*Penny D., Poole A.*, 1999. The nature of the last universal common ancestor // *Curr. Opin. Genet. Dev.* Vol. 9, № 6. P. 672—677. [https://doi.org/10.1016/s0959-437x\(99\)00020-9](https://doi.org/10.1016/s0959-437x(99)00020-9)

*Pentz J. T. et al.*, 2020. Ecological Advantages and Evolutionary Limitations of Aggregative Multicellular Development / J. T. Pentz, P. Márquez-Zacarías, G. O. Bozdog, A. Burnetti [et al.] // *Curr. Biol.* Vol. 30, № 21: 4155-4164.e6. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.08.006>

*Perez-Jimenez R. et al.*, 2011. Inmaculada Sanchez-Romero et al. Single-molecule paleoenzymology probes the chemistry of resurrected enzymes / R. Perez-Jimenez, A. Inglés-Prieto, Z. M. Zhao, I. Sanchez-Romero [et al.] // *Nat. Struct. Mol. Biol.* Vol. 18. P. 592—596. <https://doi.org/10.1038/nsmb.2020>



*Peters S. E, Gaines R. R.*, 2012. Formation of the 'Great Unconformity' as a trigger for the Cambrian explosion // *Nature*. Vol. 484, № 7394. P. 363—366. <https://doi.org/10.1038/nature10969>

*Peters T., Hewlett M.*, 2006. Can You Believe in God And Evolution? A Guide for the Perplexed. Abingdon Press. 145 p.

*Peterson K. J. et al.*, 2005. Tempo and mode of early animal evolution: inferences from rocks, Hox, and molecular clocks / K. J. Peterson, M. A. McPeck, D. A. D. Evans // *Paleobiology*. Vol. 31. P. 36—55. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2005\)031\[0036:TAMOE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2005)031[0036:TAMOE]2.0.CO;2)

*Peto R.*, 1977. Cancer risk (Letter) // *New Sci*. Vol. 73. P. 480.

*Peto R.*, 2015. Quantitative implications of the approximate irrelevance of mammalian body size and lifespan to lifelong cancer risk // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci*. Vol. 370, № 1673: 20150198. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0198>

*Petrov A. S. et al.*, 2015. History of the ribosome and the origin of translation / A. S. Petrov, B. Gulen, A. M. Norris, N. A. Kovacs [et al.] // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 112, № 50. P. 15396—15401. <https://doi.org/10.1073/pnas.1509761112>

*Pettitt M. E. et al.*, 2002. The hydrodynamics of filter feeding in choanoflagellates / M. E. Pettitt, B. A. A. Orme, J. R. Blake, B. S. C. Leadbeater // *European Journal of Protistology*. Vol. 38, № 4. P. 313—332. <https://doi.org/10.1078/0932-4739-00854>

*Pfeiffer J. K., Kirkegaard K.*, 2005. Increased fidelity reduces poliovirus fitness and virulence under selective pressure in mice // *PLoS Pathog*. Vol. 1, № 2: e11. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.0010011>

*Philippe H. et al.*, 2009. Phylogenomics revives traditional views on deep animal relationships / H. Philippe, R. Derelle, P. Lopez, K. Pick [et al.] // *Curr. Biol*. Vol. 19, № 8. P. 706—712. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.02.052>

*Pierazzo E., Melosh H. J.*, 2000. Melt production in oblique impacts // *Icarus*. Vol. 145. P. 252—261. <https://doi.org/10.1006/icar.1999.6332>

*Pigliucci M., Finkelman L.*, 2014. The Extended (Evolutionary) Synthesis Debate: Where Science Meets Philosophy / M. Pigliucci, L. Finkelman // *BioScience*. V. 64, № 6. P. 511—516. <https://doi.org/10.1093/biosci/biu062>

*Pike N., Foster W.*, 2004. Fortress repair in the social aphid species *Pemphigus spyrothecae* // *Animal Behaviour*. Vol. 67, № 5. P. 909—914. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.08.020>

*Pineau R. M. et al.*, 2024. Mosaic of Somatic Mutations in Earth's Oldest Living Organism, Pando / R. M. Pineau, K. E. Mock, J. Morris, V. Kraklow // *bioRxiv* [Preprint]. <https://doi.org/10.1101/2024.10.19.619233>

*Pineda-Krch M., Lehtila K.*, 2004. Challenging the genetically homogeneous individual // *Journal of Evolutionary Biology*. Vol. 17, № 6. P. 1192—1194. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00815.x>

*Pinheiro A.V. et al.*, 2011. Challenges and opportunities for structural DNA nanotechnology / A. V. Pinheiro, D. Han, W. M. Shih, H. Yan // *Nat. Nanotechnol.* Vol. 6. P. 763—772. <https://doi.org/10.1038/nnano.2011.187>

*Pinheiro V. B. et al.*, 2012. Synthetic genetic polymers capable of heredity and evolution / V. B. Pinheiro, A. I. Taylor, C. Cozens, M. Abramov [et al.] // *Science*. Vol. 336, № 6079. P. 341—344. <https://doi.org/10.1126/science.1217622>

*Pittis A. A., Gabaldón T.*, 2016. Late acquisition of mitochondria by a host with chimeric prokaryotes ancestry // *Nature*. Vol. 531. P. 101—104. <https://doi.org/10.1038/nature13805>

*Planavsky N. J. et al.*, 2014. Evidence for oxygenic photosynthesis half a billion years before the Great Oxidation Event / N. J. Planavsky, D. Asael, A. Hofmann, C. T. Reinhard [et al.] // *Nat. Geo.* Vol. 7. P. 283—286. <https://doi.org/10.1038/ngeo2122>

*Planavsky N. J. et al.*, 2010. The evolution of the marine phosphate reservoir / N. J. Planavsky, O. J. Rouxel, A. Bekker, S. V. Lalonde [et al.] // *Nature*. Vol. 467, № 7319. P. 1088—1090. <https://doi.org/10.1038/nature09485>

*Podar M. et al.*, 2008. A genomic analysis of the archaeal system *Ignicoccus hospitalis-Nanoarchaeum equitans* / M. Podar, L. Anderson, K. S. Makarova, J. G. Elkins [et al.] // *Genome Biol.* Vol. 9: R158. <https://doi.org/10.1186/gb-2008-9-11-r158>

*Pöggeler S. et al.*, 2006. Fruiting-Body Development in Ascomycetes / S. Pöggeler, M. Nowrousian, U. Kück // *Growth, Differentiation and Sexuality. The*

Mycota, vol. 1 / Kües U., Fischer R. (eds.). Berlin, Heidelberg: Springer. P. 325—355. [https://doi.org/10.1007/3-540-28135-5\\_16](https://doi.org/10.1007/3-540-28135-5_16)

*Ponce-Toledo R. I. et al.*, 2017. An Early-Branching Freshwater Cyanobacterium at the Origin of Plastids / R. I. Ponce-Toledo, P. Deschamps, P. López-García, Y. Zivanovic [et al.] // *Curr. Biol.* Vol. 27, № 3. P. 386—391. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.11.056>

*Ponce-Toledo R. I. et al.*, 2019. Horizontal and endosymbiotic gene transfer in early plastid evolution / R. I. Ponce-Toledo, P. Lopez-Garcia, D. Moreira // *New Phytologist*. Vol. 224, № 2. P. 618—624. <https://doi.org/10.1111/nph.15965>

*Poole A. M., Gribaldo S.*, 2014. Eukaryotic origins: How and when was the mitochondrion acquired? // *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* Vol. 6, № 12: a015990. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a015990>

*Poole A. M. et al.*, 1999. Early evolution: prokaryotes, the new kids on the block / A. M. Poole, D. C. Jeffares, D. Penny // *Bioessays*. Vol. 21, № 10. P. 880—889. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1521-1878\(199910\)21:10<880::AID-BIES11>3.0.CO;2-P](https://doi.org/10.1002/(SICI)1521-1878(199910)21:10<880::AID-BIES11>3.0.CO;2-P)

*Poole A. M. et al.*, 1998. The path from the RNA world / A. M. Poole, D. C. Jeffares, D. Penny // *J. Mol. Evol.* Vol. 46, № 1. P. 1—17. <https://doi.org/10.1007/pl00006275>

*Porter S. M. et al.*, 2018. Anoxic ecosystems and early eukaryotes / S. M. Porter, H. Agic, L. A. Riedman // *Emerg. Top. Life Sci.* Vol. 2, № 2. P. 299—309. <https://doi.org/10.1042/ETLS20170162>

*Porter S. M.*, 2020. Insights into eukaryogenesis from the fossil record // *Interface Focus*. Vol. 10, № 4: 20190105. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2019.0105>

*Porter S. M.*, 2016. Tiny vampires in ancient seas: evidence for predation via perforation in fossils from the 780—740 million-year-old Chuar Group, Grand Canyon, USA // *Proc. Biol. Sci.* Vol. 283, № 1831: 20160221. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0221>

*Portier P.*, 1918. *Les symbiotes*. Masson. 315 p.

*Pouchet F. A.*, 1859. *Hétérogénie, ou, Traité de la génération spontanée: basé sue de nouvelles experiences*. Paris: Baillière. 672 p.

*Poudyal R. R. et al.*, 2019. Polyanion-Assisted Ribozyme Catalysis Inside Complex Coacervates / R. R. Poudyal, C. D. Keating, P. C. Bevilacqua // ACS. Chem. Biol. Vol. 14. № 6. P. 1243—1248. <https://doi.org/10.1021/acscchembio.9b00205>

*Powner M. W. et al.*, 2009. Synthesis of activated pyrimidine ribonucleotides in prebiotically plausible conditions / M. W. Powner, B. Gerland, J. D. Sutherland // Nature. Vol. 459. P. 239—242. <https://doi.org/10.1038/nature08013>

*Pradhan B. B, Chatterjee S.*, 2014. Reversible non-genetic phenotypic heterogeneity in bacterial quorum sensing // Mol. Microbiol. Vol. 92, № 3. P. 557—569. <https://doi.org/10.1111/mmi.12575>

*Prevost M. F.*, 1967. Modular construction and its distribution in tropical woody plants // Tropical trees as living systems. Cambridge Univ. Press. P. 223—321.

*Prusiner S. B.*, 2012. Cell biology. A unifying role for prions in neurodegenerative diseases // Science. Vol. 336, № 6088. P. 1511—1513. <https://doi.org/10.1126/science.1222951>

*Prusiner S. B.*, 1982. Novel proteinaceous infectious particles cause scrapie // Science. Vol. 216, № 4542. P. 136—144. <https://doi.org/10.1126/science.6801762>

*Prusiner S. B.*, 1998. Prions // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 95, № 23. P. 13363—13383. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.23.13363>

*Puigbò P. et al.*, 2009. Search for a 'Tree of Life' in the thicket of the phylogenetic forest / P. Puigbò, Y. I. Wolf, E. V. Koonin // J. Biol. Vol. 8, № 6: 59. <https://doi.org/10.1186/jbiol159>

*Puttick M. N. et al.*, 2018. The Interrelationships of Land Plants and the Nature of the Ancestral Embryophyte / M. N. Puttick, J. L. Morris, T. A. Williams, C. J. Cox [et al.] // Current Biology. Vol. 28, № 5. P. 733—745.e2. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.01.063>

*Quemin E. R. et al.*, 2016. Eukaryotic-Like Virus Budding in Archaea / E. R. Quemin, P. Chlanda, M. Sachse, P. Forterre [et al.] // mBio. Vol. 7, № 5: e01439-16. <https://doi.org/10.1128/mBio.01439-16>

*Radek R, Nitsch G.*, 2007. Ectobiotic spirochetes of flagellates from the termite *Mastotermes darwiniensis*: attachment and cyst formation // Eur. J. Protistol. Vol. 43, № 4. P. 281—294. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2007.06.004>

*Raikov I. B.*, 1996. Nuclei of Ciliates // Ciliates. Cell as a organisms / K. Hausmann, Ph. C. Bradbury (eds.). Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. P. 221—242.

*Raikov I. B.*, 1969. The Macronucleus of Ciliates // Research in Protozoology. Oxford, New York: Pergamon Press Vol. 3. P. 1—128. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-012339-4.50004-4>

*Rainey F. A. et al.*, 2005. Extensive diversity of ionizing-radiation-resistant bacteria recovered from Sonoran Desert soil and description of nine new species of the genus *Deinococcus* obtained from a single soil sample / F. A. Rainey, K. Ray, M. Ferreira, B. Z. Gatz [et al.] // Appl. Environ. Microbiol. Vol. 71, № 9. P. 5225—5235. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.9.5225-5235.2005>

*Rainey P. B., Rainey K.*, 2003. Evolution of cooperation and conflict in experimental bacterial populations // Nature. Vol. 425, № 6953. P. 72—74. <https://doi.org/10.1038/nature01906>

*Ramamurthy T. et al.*, 2014. Current perspectives on viable but non-culturable (VBNC) pathogenic bacteria / T. Ramamurthy, A. Ghosh, G. P. Pazhani, S. Shinoda // Front. Public Health. Vol. 2: 103. <https://doi.org/10.3389/fpubh.2014.00103>

*Raoult D. et al.*, 2004. The 1.2-megabase genome sequence of Mimivirus / D. Raoult, S. Audic, C. Robert, C. Abergel [et al.] // Science. Vol. 306, № 5700. P. 1344—1350. <https://doi.org/10.1126/science.1101485>

*Ratcliff W. C. et al.*, 2013. Experimental evolution of an alternating uni- and multicellular life cycle in *Chlamydomonas reinhardtii* / W. C. Ratcliff, M. D. Herron, K. Howel, J. T. Pentz [et al.] // Nat. Commun. Vol. 4: 2742. <https://doi.org/10.1038/ncomms3742>

*Ratcliff W. C. et al.*, 2012. Experimental evolution of multicellularity / W. C. Ratcliff, R. F. Denison, M. Borrello, M. Trivisano // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. Vol. 109, № 5. P. 1595—1600. <https://doi.org/10.1073/pnas.1115323109>

*Ravanbodshirazi S. et al.*, 2023. The Nature of the Spark Is a Pivotal Element in the Design of a Miller-Urey Experiment / S. Ravanbodshirazi, T. Boutfol, N. Sa-faridehkohne, M. Finkler [et al.] // Life. Vol. 13, № 11: 2201. <https://doi.org/10.3390/life13112201>

*Raymann K. et al.*, 2015. The two-domain tree of life is linked to a new root for the Archaea / K. Raymann, C. Brochier-Armanet, S. Gribaldo // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 112, № 21. P. 6670—6675. <https://doi.org/10.1073/pnas.1420858112>

*Redi F.*, 1909. Experiments on the Generation of Insects. Translated from the Italian edition of 1688 by Bigelow MAE. Chicago: Open Court Publishing Company. P. 30—34. <https://archive.org/details/experimentsonge00bige-goog/page/n12/mode/2up>

*Reeve H. K., Hölldobler B.*, 2007. The emergence of a superorganism through intergroup competition // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 104, № 23. P. 9736—9740. <https://doi.org/10.1073/pnas.0703466104>

*Reichard M.*, 2017. Evolutionary perspectives on ageing // Semin. Cell Dev. Biol. Vol. 70. P. 99—107. <https://doi.org/10.1016/j.semcd.2017.05.013>

*Reichenbach H.*, 1999. The ecology of the myxobacteria // Environ. Microbiol. Vol. 1, № 1. P. 15—21. <https://doi.org/10.1046/j.1462-2920.1999.00016.x>

*Reinhard C. T. et al.*, 2017. Evolution of the global phosphorus cycle / C. T. Reinhard, N. J. Planavsky, B. C. Gill, K. Ozaki // Nature. Vol. 541, № 7637. P. 386—389. <https://doi.org/10.1038/nature20772>

*Retallack G. J. et al.*, 2013. Problematic Urnshaped Fossils from a Paleoproterozoic (2.2 Ga) Paleosol in South Africa / G. J. Retallack, E. S. Krull, G. D. Thackray, D. Parkinson // Precambrian Research. Vol. 235. P. 71—87. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2013.05.015>

*Reutterer A.*, 1969. Zum Problem der Metazoenabstammung // Z. Zool. Syst. Evol. Vol. 7. P. 30—53.

*Reynolds A., Hülsman N.*, 2008. Ernst Haeckel's discovery of *Magosphaera planula*: a vestige of metazoan origins? // History and Philosophy of the Life Sciences. Vol. 30, № 3—4. P. 339—386.

*Rhoads D. C., Morse J. W.*, 1971. Evolutionary and ecologic significance of oxygen-deficient marine basins // Lethaia. Vol. 4. P. 413—428. <https://doi.org/10.1111/J.1502-3931.1971.TB01864.X>

*Rich A.*, 1962. On the problems of evolution and biochemical information transfer // Horizons in Biochemistry / M. Kasha, B. Pullman (eds.). New York: Academic Press. P. 103—126.

*Rich P. R.*, 2003. The molecular machinery of Keilin's respiratory chain // Biochemical Society Transactions. Vol. 31, № 6. P. 1095—1105. <https://doi.org/10.1042/bst0311095>

*Richter D. J. et al.*, 2018. Gene family innovation, conservation and loss on the animal stem lineage / D. J. Richter, P. Fozouni, M. B. Eisen, N. King // Elife. Vol. 7: e34226. <https://doi.org/10.7554/eLife.34226>

*Riley M., Labedan B.*, 1997. Protein evolution viewed through *Escherichia coli* protein sequences: introducing the notion of a structural segment of homology, the module // J. Mol. Biol. Vol. 268, № 5. P. 857—868. <https://doi.org/10.1006/jmbi.1997.1003>

*Rimmer P. B., Shorttle O.*, 2019. Origin of Life's Building Blocks in Carbon- and Nitrogen-Rich Surface Hydrothermal Vents // Life (Basel). Vol. 9, № 1: 12. <https://doi.org/10.3390/life9010012>

*Rimola A. et al.*, 2019. Role of Mineral Surfaces in Prebiotic Chemical Evolution. In Silico Quantum Mechanical Studies / A. Rimola, M. Sodupe, P. Ugliengo // Life. Vol. 9, №1: 10. <https://doi.org/10.3390/life9010010>

*Rinke C. et al.*, 2013. Insights into the phylogeny and coding potential of microbial dark matter / C. Rinke, P. Schwientek, A. Sczyrba, N. N. Ivanova [et al.] // Nature. Vol. 499, № 7459. P. 431—437. <https://doi.org/10.1038/nature12352>

*Rippka R. et al.*, 1979. Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria / R. Rippka, J. Deruelles, J. B. Waterbury, M. Herdman [et al.] // Microbiology. Vol. 111, № 1. P. 1—61. <https://doi.org/10.1099/00221287-111-1-1>

*Roark E. B. et al.*, 2009. Extreme longevity in proteinaceous deep-sea corals / E. B. Roark, T. P. Guilderson, R. B. Dunbar, S. J. Fallon [et al.] // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 106, № 13. P. 5204—5208. <https://doi.org/10.1073/pnas.0810875106>

*Robertson M. P., Miller S. L., 1995. An efficient prebiotic synthesis of cytosine and uracil // Nature. Vol. 375, № 6534. P. 772—774. <https://doi.org/10.1038/375772a0>*

*Rodin A. S. et al., 2011. On origin of genetic code and tRNA before translation / A. S. Rodin, E. Szathmáry, S. N. Rodin // Biology Direct. Vol. 6: 14. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-6-14>*

*Rodrigues-Oliveira T. et al., 2023. Actin cytoskeleton and complex cell architecture in an Asgard archaeon / T. Rodrigues-Oliveira, F. Wollweber, R. I. Ponce-Toledo, J. Xu [et al.] // Nature. Vol. 613. P. 332—339. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05550-y>*

*Roger A. J. et al., 2017. The Origin and Diversification of Mitochondria / A. J. Roger, S. A. Muñoz-Gómez, R. Kamikawa // Curr. Biol. Vol. 27, № 21. P. R1177—R1192. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.09.015>*

*Rogers S. O., 2019. Integrated evolution of ribosomal RNAs, introns, and intron nurseries // Genetica. Vol. 147, № 2. P.103—119. <https://doi.org/10.1007/s10709-018-0050-y>*

*Rogozin I. B. et al., 2012. Origin and evolution of spliceosomal introns / I. B. Rogozin, L. Carmel, M. Csuros, E. V. Koonin // Biol. Direct. Vol. 7, № 11. P. 1—28. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-7-11>*

*Romei M. et al., 2023. Origins and Functional Significance of Eukaryotic Protein Folds / M. Romei, M. Carpentier, J. Chomilier, G. Lecointre // J. Mol. Evol. Vol. 91. P. 854—864. <https://doi.org/10.1007/s00239-023-10136-x>*

*Romei M. et al., 2022. Protein folds as synapomorphies of the tree of life / M. Romei, G. Sapriel, P. Imbert, T. Jamay // Evolution. Vol. 76, № 8. P. 1706—1719. <https://doi.org/10.1111/evo.14550>*

*Root-Bernstein M., Root-Bernstein R., 2015. The ribosome as a missing link in the evolution of life // Theoret. Biol. Vol. 367. P. 130—158. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2014.11.025>*

*Roper M. et al., 2010. Dispersal of fungal spores on a cooperatively generated wind / M. Roper, A. Seminara, M. M. Bandi, A. Cobb [et al.] // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 107, № 41. P. 17474—17479. <https://doi.org/10.1073/pnas.1003577107>*



*Rosen B. R.*, 1979. Modules, members and communes: a postscript introduction to social organisms // *Biology and Systematics of Colonial Organisms*. Proc. Intern. Symp. Durham, 1976: Systematics associations special volume, 11. London: Acad. Press. P. xiii—xxxv.

*Rosenshine I. et al.*, 1989. The mechanism of DNA transfer in the mating system of an archaeobacterium / I. Rosenshine, R. Tchelet, M. Mevarech // *Science*. Vol. 245, № 4924. P. 1387—1389. <https://doi.org/10.1126/science.2818746>

*Rosing M. T.*, 1999. <sup>13</sup>C-Depleted Carbon Microparticles in >3700-Ma Sea-Floor Sedimentary Rocks from West Greenland // *Science*. Vol. 283, № 5402. P. 674—676. <https://doi.org/10.1126/science.283.5402.674>

*Rosing M. T., Frei R.*, 2004. U-rich Archaean sea-floor sediments from Greenland — indications of 3700 Ma oxygenic photosynthesis // *Earth Planet. Sci. Lett.* Vol. 217. P. 237—244. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(03\)00609-5](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(03)00609-5)

*Ros-Rocher N. et al.*, 2023. Chemical factors induce aggregative multicellularity in a close unicellular relative of animals / N. Ros-Rocher, R. Q. Kidner, W. C. Gerdt, S. Davidson // *PNAS*. Vol. 120. № 18: e2216668120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2216668120>

*Ros-Rocher N. et al.*, 2021. The origin of animals: an ancestral reconstruction of the unicellular-to-multicellular transition / N. Ros-Rocher, A. Pérez-Posada, M. M. Leger, I. Ruiz-Trillo // *Open Biol.* Vol. 11, № 2: 200359. <https://doi.org/10.1098/rsob.200359>

*Ross K. G.*, 1986. Kin selection and the problem of sperm utilization in social insects // *Nature*. Vol. 323. P. 798—800. <https://doi.org/10.1038/323798A0>

*Rothballer A., Kutay U.*, 2013. Poring over pores: nuclear pore complex insertion into the nuclear envelope // *Trends Biochem. Sci.* Vol. 38, № 6. P. 292—301. <https://doi.org/10.1016/j.tibs.2013.04.001>

*Ruiz-Mirazo K. et al.*, 2004. A universal definition of life: autonomy and open-ended evolution / K. Ruiz-Mirazo, J. Peretó, A. Moreno // *Origins of Life and Evolution of the Biosph.* Vol. 34, № 3. P. 323—346. <https://doi.org/10.1023/b:orig.0000016440.53346.dc>

Ruiz-Trillo I. et al., 2008. A phylogenomic investigation into the origin of metazoan / I. Ruiz-Trillo, A. J. Roger, G. Burger, M. W. Gray [et al.] // Mol. Biol. Evol. Vol. 25, № 4. P. 664—672. <https://doi.org/10.1093/molbev/msn006>

Ruse M., 1996. *Monad to Man: The Concept of Progress in Evolutionary Biology*. Cambridge, MA: Harvard University Press. 628 p.

Ruse M., 1999. *The Darwinian Revolution: Science Red in Tooth and Claw*. Chicago: University of Chicago Press. 346 p.

Rutherford A. W., 1989. Photosystem II, the water-splitting enzyme // Trends in Biochemical Sciences. Vol. 14, № 6. P. 227—232. [https://doi.org/10.1016/0968-0004\(89\)90032-7](https://doi.org/10.1016/0968-0004(89)90032-7)

Ruthmann A., Terwelp U., 1979. Disaggregation and reaggregation of cells of the primitive metazoan *Trichoplax adhaerens* // Differentiation. Vol. 13. P. 185—198. <https://doi.org/10.1111/J.1432-0436.1979.TB01581.X>

Ryan J. F. et al., 2013. The genome of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its implications for cell type evolution / J. F. Ryan, K. Pang, C. E. Schnitzler, A. D. Nguyen [et al.] // Science. Vol. 342, № 6164: 1242592. <https://doi.org/10.1126/science.1242592>

Sachs J., 1892. Beiträge zur Zellenlehre Energiden und Zellen // Flora. Vol. 75. P. 57—67.

Sachs J. L. et al., 2004. The evolution of cooperation / J. L. Sachs, U. G. Mueller, T. P. Wilcox, J. J. Bull // Q. Rev. Biol. Vol. 79, № 2. P. 135—160. <https://doi.org/10.1086/383541>

Sachs J. L., 2008. Resolving the first steps to multicellularity // Trends Ecol. Evol. Vol. 23, № 5. P. 245—248. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.003>

Sackville Hamilton N. R. et al., 1987. Life-history concepts and the population biology of clonal organisms / N. R. Sackville Hamilton, B. Schmid, J. L. Harper // Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences. Vol. 232, № 1266. P. 35—57. <https://doi.org/10.1098/rspb.1987.0060>

Saga T. et al., 2020. Polyandry and paternity affect disease resistance in eusocial wasps / T. Saga, M. Okuno, K. Loope, K. Tsuchida [et al.] // Behavioral Ecology. Vol. 31, № 5: araa062. <https://doi.org/10.1093/beheco/araa062>

*Sagan L.*, 1967. On the origin of mitosing cells // Journal of Theoretical Biology. Vol. 14, № 3. P. 225—274. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(67\)90079-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(67)90079-3)

*Salcedo-Sora J. E., Kel D. B.*, 2020. A Quantitative Survey of Bacterial Persistence in the Presence of Antibiotics: Towards Antipersister Antimicrobial Discovery // Antibiotics (Basel). Vol. 9, № 8:508. <https://doi.org/10.3390/antibiotics9080508>

*Sallembien Q. et al.*, 2022. Possible chemical and physical scenarios towards biological homochirality / Q. Sallembien, L. Bouteiller, J. Crassous, M. Raynal // Chem. Soc. Rev. Vol. 51, № 9. P. 3436—3476. <https://doi.org/10.1039/d1cs01179k>

*Samanta B., Joyce G. F.*, 2017. A reverse transcriptase ribozyme // eLife. Vol. 6: e31153. <https://doi.org/10.7554/eLife.31153>

*Sánchez-Baracaldo P. et al.*, 2017. Early photosynthetic eukaryotes inhabited low-salinity habitats / P. Sánchez-Baracaldo, J. A. Raven, D. Pisani, A. H. Knoll // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 114, № 37. P. E7737—E7745. <https://doi.org/10.1073/pnas.1620089114>

*Sanger F., Coulson A. R.*, 1975. A rapid method for determining sequences in DNA by primed synthesis with DNA polymerase // J. Mol. Biol. Vol. 94, № 3. P. 441—448. [https://doi.org/10.1016/0022-2836\(75\)90213-2](https://doi.org/10.1016/0022-2836(75)90213-2)

*Sanjuan R. et al.*, 2010. Viral Mutation Rates / R. Sanjuan, M. R. Nebot, N. Chirico, L. M. Mansky [et al.] // Journal of Virology. Vol. 84, №. 19. P. 9733—9748. <https://doi.org/10.1128/JVI.00694-10>

*Santelices B.*, 1999. How many kinds of individual are there? // Trends Ecol. Evol. Vol. 14, № 4. P. 152—155. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(98\)01519-5](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(98)01519-5)

*Sapp J.*, 2003. Genesis: The Evolution of Biology. New York: Oxford University Press. 384 p.

*Sapp J.*, 2006. Two faces of the prokaryote concept // International Microbiology. Vol. 9, № 3. P. 163—172. <http://serc.carleton.edu/resources/39591.html>

*Schack C. R. et al.*, 2019. Modularity is the mother of invention: A review of polymorphism in bryozoans / C. R. Schack, D. P. Gordon, K. G. Ryan // Biological Reviews. Vol. 94, № 3. P. 773—809. <https://doi.org/10.1111/brv.12478>

*Schidlowski M. A.*, 2001. Carbon Isotopes as Biogeochemical Re-corders of Life over 3.8 Ga of Earth History: Evolution of a Concept // *Precamb. Res.* Vol. 106, № 1—2. P. 117—134. [https://doi.org/10.1016/S0301-9268\(00\)00128-5](https://doi.org/10.1016/S0301-9268(00)00128-5)

*Schidlowski M. A.*, 1988. 3800-million-year isotopic record of life from carbon in sedimentary rocks // *Nature.* Vol. 333. P. 313—335. <https://doi.org/10.1038/333313a0>

*Schierwater B. et al.*, 2009. Concatenated Analysis Sheds Light on Early Metazoan Evolution and Fuels a Modern “Urmotazoon” Hypothesis / B. Schierwater, M. Eitel, W. Jakob, H-J. Osigus [et al.] // *PLoS Biol.* Vol. 7, № 1: e1000020. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000020>

*Schiffbauer J. et al.*, 2016. The latest Ediacaran Wormworld Fauna: setting the ecological stage for the Cambrian Explosion / J. Schiffbauer, J. R. Huntley, G. O’Neil, S. Darroch [et al.] // *GSA Today.* Vol. 26. P. 4—11. <https://doi.org/10.1130/GSAT-G265A.1>

*Schiller M. R.*, 2016. The minimotif synthesis hypothesis for the origin of life // *J. Transl. Sci.* Vol. 2. P. 289—296. <https://doi.org/10.15761/JTS.1000154>

*Schimper A. E. W.*, 1883. Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper // *Bot. Ztschr. Bd.* Vol. 41. № 7—10. P. 105—162. <https://dnb.info/1138447293/34>

*Schirrmeister B. E. et al.*, 2013. Evolution of multicellularity coincided with increased diversification of cyanobacteria and the Great Oxidation Event / B. E. Schirrmeister, J. M. de Vos, A. Antonelli, H. C. Bagheri // *Proceedings of the National Academy of Sciences.* Vol. 110, № 5. P. 1791—1796. <https://doi.org/10.1073/pnas.1209927110>

*Schirrmeister B. E. et al.*, 2011. The origin of multicellularity in cyanobacteria / B. E. Schirrmeister, A. Antonelli, H. C. Bagheri // *BMC Evol. Biol.* Vol. 11: 45. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-45>

*Schlesinger G., Miller S. L.*, 1983. Prebiotic synthesis in atmospheres containing CH<sub>4</sub>, CO, and CO<sub>2</sub>. I. Amino acids / G. Schlesinger, S. L. Miller // *J. Mol. Evol.* Vol. 19, № 5. P. 376—382. <https://doi.org/10.1007/BF02101642>

*Schmidt H. L.*, 2003. Fundamentals and systematics of the non-statistical distributions of isotopes in natural compounds // *Naturwissenschaften*. Vol. 90, № 12. P. 537—552.

*Schneider C. et al.*, 2018. Noncanonical RNA nucleosides as molecular fossils of an early Earth-Generation by prebiotic methylations and carbamoylations / C. Schneider, S. Becker, H. Okamura, A. Crisp [et al.] // *Angewandte Chemie International Edition*. Vol. 57, № 20. P. 5943—5946. <https://doi.org/10.1002/anie.201801919>

*Schöning K. et al.*, 2000. Chemical etiology of nucleic acid structure: the alpha-threofuranosyl-(3'-->2') oligonucleotide system / K. Schöning, P. Scholz, S. Guntha, X. Wu [et al.] // *Science*. Vol. 290, № 5495. P. 1347—1351. <https://doi.org/10.1126/science.290.5495.1347>

*Schoonen M. et al.*, 2004. A perspective on the role of minerals in prebiotic synthesis / M. Schoonen, A. Smirnov, C. Cohn // *Ambio*. Vol. 33, № 8. P. 539—551. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-33.8.539>

*Schopf J. W.*, 1983. *Earth's biosphere, its origin and evolution*. Princeton: Princeton Univ. Press. 543 p.

*Schopf J. W.*, 1993. Microfossils of the Early Archean Apex Chert: new evidence of the antiquity of life // *Science*. Vol. 260. P. 640—646. <https://doi.org/10.1126/science.260.5108.640>

*Schultz T. R.*, 1999. Ants, plants and antibiotics // *Nature*. Vol. 398. P. 747—748. <https://doi.org/10.1038/19619>

*Schurko A. M. et al.*, 2009. Signs of sex: what we know and how we know it / A. M. Schurko, M. Neiman, J. M. Logsdon // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 24, № 4. P. 208—217. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.11.010>

*Schwander T. et al.*, 2005. Division of labour and worker size polymorphism in ant colonies: The impact of social and genetic factors / T. Schwander, H. Rosset, M. Chapuisat // *Behav. Ecol. & Sociobiol.* Vol. 59, № 2. P. 215—221. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0027-6>

*Schwander T. et al.*, 2010. Nature versus nurture in social insect caste differentiation / T. Schwander, N. Lo, M. Beekman, B. P. Oldroyd [et al.] // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 25, № 5. P. 275—282. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.12.001>

*Schwartz V.*, 1978. Struktur und Entwicklung des Macronucleus von *Paramecium bursaria* // Arch. Protistenk. Vol. 120. P. 255—277. [https://doi.org/10.1016/s0003-9365\(78\)80002-5](https://doi.org/10.1016/s0003-9365(78)80002-5)

*Sciortino M. T. et al.*, 2001. B. RNAs extracted from herpes simplex virus 1 virions: apparent selectivity of viral but not cellular RNAs packaged in virions / M. T. Sciortino, M. Suzuki, B. Taddeo, B. Roizman // J. Virol. Vol. 75, № 17. P. 8105—8116. <https://doi.org/10.1128/jvi.75.17.8105-8116.2001>

*Scott C. et al.*, 2008. Tracing the stepwise oxygenation of the Proterozoic ocean / C. Scott, T. W. Lyons, A. Bekker, Y. Shen [et al.] // Nature. Vol. 452, № 7186. P. 456—459. <https://doi.org/10.1038/nature06811>

*Scott E. C.*, 2005. Evolution vs. Creationism: an Introduction. University of California Press. 310 p.

*Scott W. G.*, 2015. RNA // Encyclopedia of Astrobiology, Second Edition / I. M. Gargaud, W. M. Irvine (ed.). Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag GmbH. P. 2190—2192. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-44185-5>

*Szczepanski J. T., Joyce G. F.*, 2014. A cross-chiral RNA polymerase ribozyme // Nature. Vol. 515, № 7527. P. 440—442. <https://doi.org/10.1038/nature13900>

*Sebé-Pedrós A. et al.*, 2013. Regulated aggregative multicellularity in a close unicellular relative of metazoan / A. Sebé-Pedrós, M. Irimia, J. Del Campo, H. Parra-Acero [et al.] // Elife. Vol. 2: e01287. <https://doi.org/10.7554/eLife.01287>

*Sebé-Pedrós A. et al.*, 2017. The origin of Metazoa: a unicellular perspective / A. Sebé-Pedrós, B. Degnan, I. Ruiz-Trillo // Nat. Rev. Genet. Vol. 18, № 8. P. 498—512. <https://doi.org/10.1038/nrg.2017.21>

*Sebé-Pedrós A. et al.*, 2011. Unexpected repertoire of metazoan transcription factors in the unicellular holozoan *Capsaspora owczarzaki* / A. Sebé-Pedrós, A. de Mendoza, B. F. Lang, B. M. Degnan [et al.] // Molecular Biology and Evolution. Vol. 28, № 3. P. 1241—1254. <https://doi.org/10.1093/molbev/msq309>

*Seeley T. D., Tarpy D. R.*, 2007. Queen promiscuity lowers disease within honeybee colonies // Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences. Vol. 274, № 1606. P. 67—72. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3702>

*Segré D. et al.*, 2001. The molecular roots of compositional inheritance / D. Segré, B. Shenhav, R. Kafri, D. Lancet // *J. Theor. Biol.* Vol. 213, № 3. P. 481—491. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2001.2440>

*Seilacher A.*, 2007. Trace Fossil Analysis. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag. 226 p. eBook. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-47226-1>

*Seilacher A., Pflüger F.*, 1994. From biomats to benthic agriculture: a biohistoric revolution // *Biostabilization of Sediments* / W. E. Krumbein, D. M. Paterson, L. J. Stal (eds.). Oldenburg: Bibliotheks- und Informationssystem der Universität Oldenburg. P. 97—105.

*Seluanov A. et al.*, 2009. Hypersensitivity to contact inhibition provides a clue to cancer resistance of naked mole-rat / A. Seluanov, C. Hine, J. Azpurua, M. Feigenson // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* Vol. 106, № 46. P. 19352—19357. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905252106>

*Seravin L. N.*, 2001. The principle of counter-directional morphological evolution and its significance for constructing the megasystem of protists and other eukaryotes // *Protistology.* № 2. P. 6—14.

*Sessions A. L. et al.*, 2009. The Continuing Puzzle of the Great Oxidation Event / A. L. Sessions, D. M. Doughty, P. V. Welander, R. E. Summons [et al.] // *Curr. Bio.* Vol. 19: R567-R574. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.05.054>

*Shalla T. A. et al.*, 1980. Comparative cytology of nine isolates of cauliflower mosaic virus / T. A. Shalla, R. J. Shepherd, L. J. Petersen // *Virology.* Vol. 102, № 2. P. 381—388. [https://doi.org/10.1016/0042-6822\(80\)90105-1](https://doi.org/10.1016/0042-6822(80)90105-1)

*Shapiro B. J. et al.*, 2012. Population genomics of early events in the ecological differentiation of bacteria / B. J. Shapiro, J. Friedman, O. X. Cordero, S. P. Preheim [et al.] // *Science.* Vol. 336, № 6077. P. 48—51. <https://doi.org/10.1126/science.1218198>

*Shapiro J.*, 1988. Bacteria as Multicellular Organisms // *Scientific American.* Vol. 258, № 6. P. 82—89. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0688-82>

*Sharov A. A., Gordon R.*, 2018. Life Before Earth // *Habitability of the Universe Before Earth* / R. Gordon, A. Sharov (eds.). Academic Press. P. 265—296. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811940-2.00011-3>

*Shelomi M. et al.*, 2016. Horizontal Gene Transfer of Pectinases from Bacteria Preceded the Diversification of Stick and Leaf Insects / M. Shelomi, E. G. J. Danchin, D. Heckel, B. Wipfler [et al.] // *Sci. Rep.* Vol. 6: 26388. <https://doi.org/10.1038/srep26388>

*Shen Y. et al.*, 2003. Evidence for low sulphate and anoxia in a mid-Proterozoic marine basin / Y. Shen, A. H. Knoll, M. R. Walter // *Nature*. Vol. 423, № 6940. P. 632—635. <https://doi.org/10.1038/nature01651>

*Sherman P. W. et al.*, 1988. Parasites, pathogens, and polyandry in social hymenoptera / P. W. Sherman, T. D. Seeley, H. K. Reeve // *American Naturalist*. Vol. 131. P. 602—610.

*Shih P. M., Matzke N. J.*, 2013. Primary endosymbiosis events date to the later Proterozoic with cross-calibrated phylogenetic dating of duplicated ATPase proteins // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 110, № 30. P. 12355—12360. <https://doi.org/10.1073/pnas.1305813110>

*Shimada H., Yamagishi A.*, 2011. Stability of heterochiral hybrid membrane made of bacterial sn-G3P lipids and archaeal sn-G1P lipids // *Biochemistry*. Vol. 50, № 19. P. 4114—4120. <https://doi.org/10.1021/bi200172d>

*Shimkets L. J.*, 1999. Intercellular signaling during fruiting-body development of *Myxococcus xanthus* // *Annu. Rev. Microbiol.* Vol. 53. P. 525—549. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.53.1.525>

*Shimoyama A., Ogasawara R.*, 2002. Dipeptides and Diketopiperazines in the Yamato-791198 and Murchison Carbonaceous Chondrites // *Orig. Life Evol. Biosph.* Vol. 32. P. 165—179. <https://doi.org/10.1023/A:1016015319112>

*Shklovskii I. S., Sagan C.*, 1966. *Intelligent Life in the Universe*. New York: Dell Publishing Co. 488 p.

*Shuel R. W., Dixon S. E.*, 1960. The early establishment of dimorphism in the female honeybee, *Apis mellifera* L. *Insectes Soc.* Vol. 7. P. 265—282. <https://doi.org/10.1007/BF02224497>

*Signorovitch A. Y. et al.*, 2007. Comparative genomics of large mitochondria in Placozoans / A. Y. Signorovitch, L. W. Buss, S. L. Dellaporta // *PLoS Genet.* Vol. 3, № 1: e13. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0030013>



*Sillitoe I. et al.*, 2015. The history of the CATH structural classification of protein domains / I. Sillitoe, N. Dawson, J. Thornton, C. Orengo // *Biochimie*. Vol. 119. P. 209—217. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2015.08.004>

*Simion P. et al.*, 2017. A large and consistent phylogenomic dataset supports sponges as the sister group to all other animals / P. Simion, H. Philippe, D. Baurain, M. Jager // *Curr. Biol.* Vol. 27, № 7. P. 958—967. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.02.031>

*Simmons S. L., Edwards K. J.*, 2007. Unexpected diversity in populations of the many-celled magnetotactic prokaryote // *Environ. Microbiol.* Vol. 9, № 1. P. 206—215. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2006.01129.x>

*Simpson C.*, 2012. The evolutionary history of division of labour // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 279, № 1726. P. 116—121. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0766>

*Sinha N. et al.*, 2017. Survivability and growth kinetics of methanogenic archaea at various pHs and pressures: implications for deep subsurface life on Mars / N. Sinha, S. Nepal, T. Kral, P. Kumar // *Planetary and Space Science*. Vol. 136. P. 15—24. <https://doi.org/10.1016/j.pss.2016.11.012>

*Sinninghe Damsté J. S. et al.*, 2002. Linearly concatenated cyclobutane lipids form a dense bacterial membrane / J. S. Sinninghe Damsté, M. Strous, W. I. Rijpstra, E. C. Hopmans [et al.] // *Nature*. Vol. 419, № 6908. P. 708—712. <https://doi.org/10.1038/nature01128>

*Slootbeek A. D. et al.*, 2022. Growth, replication and division enable evolution of coacervate protocells / F. D. Slootbeek, M. H. van Haren, I. B. Smokers, E. Spruijt // *Chemical Communications*. Vol. 58, № 80. P. 11183—11200. <https://doi.org/10.1039/d2cc03541c>

*Smail B. A. et al.*, 2019. Spontaneous advent of genetic diversity in RNA populations through multiple recombination mechanisms / B. A. Smail, B. E. Clifton, R. Mizuuchi, N. Lehman // *RNA*. Vol. 25: №4. P. 453—464. <https://doi.org/10.1261/rna.068908.118>

*Smith J. M., Szathmáry E.*, 1993. The origin of chromosomes. I. Selection for linkage // *J. Theor. Biol.* Vol. 164, № 4. P.437—446. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1993.1165>

*Smith T. F. et al.*, 2008. The origin and evolution of the ribosome / T. F. Smith, J. C. Lee, R. R. Gutell, H. Hartman // *Biology direct.* Vol. 3, № 1. P. 1—13. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-3-16>

*Smith M. R., Caron J. B.*, 2010. Primitive soft-bodied cephalopods from the Cambrian // *Nature.* Vol. 465, № 7297. P. 469—472. <https://doi.org/10.1038/nature09068>

*Smothers J. F. et al.*, 1994. Molecular evidence that the myxozoan protists are metazoans / J. F. Smothers, C. D. von Dohlen, L. H. Smith, R. D. Spall // *Science.* Vol. 265, № 5179. P. 1719—1721. <https://doi.org/10.1126/science.8085160>

*Smukalla S. et al.*, 2008. FLO1 is a variable green beard gene that drives biofilm-like cooperation in budding yeast / S. Smukalla, M. Caldara, N. Pochet, A. Beauvais // *Cell.* Vol. 135, № 4. P. 726—737. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2008.09.037>

*Snel B. et al.*, 1999. Genome phylogeny based on gene content / B. Snel, P. Bork, M. A. Huynen // *Nat. Genet.* Vol. 21, № 1. P. 108—110. <https://doi.org/10.1038/5052>

*Sogabe S. et al.*, 2019. Pluripotency and the origin of animal multicellularity / S. Sogabe, W. L. Hatleberg, K. M. Kocot, T. E. Say [et al.] // *Nature.* Vol. 570. P. 519—522. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1290-4>

*Sonnenschein C., Soto A. M.*, 2016. Carcinogenesis explained within the context of a theory of organisms // *Prog. Biophys. Mol. Biol.* Vol. 122, № 1. P. 70—76. <https://doi.org/10.1016/j.pbiomolbio.2016.07.004>

*Sonnenschein C., Soto A. M.*, 1999. The society of cells: cancer and control of cell proliferation. Scientific Publishers. 154 p.

*Sørensen S. J. et al.*, 2005. Studying plasmid horizontal transfer in situ: a critical review / S. J. Sørensen, M. Bailey, L. Hansen, N. Kroer [et al.] // *Nature Rev. Microbiol.* Vol. 3, № 9. P. 700—710. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1232>

*Sousa F. L. et al.*, 2016. Lokiarchaeon is hydrogen dependent / F. L. Sousa, S. Neukirchen, J. F. Allen, N. Lane [et al.] // *Nat. Microbiol.* Vol. 1: 16034. <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2016.34>

Sowers K. R. et al., 1984. *Methanosarcina acetivorans* sp. nov., an Acetotrophic Methane-Producing Bacterium Isolated from Marine Sediments / K. R. Sowers, S. F. Baron, J. G. Ferry // Appl. Environ. Microbiol. Vol. 47, № 5. P. 971—978. <https://doi.org/10.1128/aem.47.5.971-978.1984>

Spaans S. K. et al., 2015. The chromosome copy number of the hyperthermophilic archaeon *Thermococcus kodakarensis* KOD1 / S. K. Spaans, J. van der Oost, S. W. Kengen // Extremophiles. Vol. 19, № 4. P. 741—750. <https://doi.org/10.1007/s00792-015-0750-5>

Spang A. et al., 2015. Complex archaea that bridge the gap between prokaryotes and eukaryotes / A. Spang, J. H. Saw, S. L. Jørgensen, K. Zaremba-Niedzwiedzka [et al.] // Nature. Vol. 521, № 7551. P. 173—179. <https://doi.org/10.1038/nature14447>

Spang A. et al., 2019. Proposal of the reverse flow model for the origin of the eukaryotic cell based on comparative analyses of Asgard archaeal metabolism / A. Spang, C. W. Stairs, N. Dombrowski, L. Eme [et al.] // Nat. Microbiol. Vol. 4. P. 1138—1148. <https://doi.org/10.1038/s41564-019-0406-9>

Speijer D., 2016. What can we infer about the origin of sex in early eukaryotes? // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. Vol. 371, № 1706: 20150530. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0530>

Sperling E. A., Stockey R. G., 2018. The Temporal and Environmental Context of Early Animal Evolution: Considering All the Ingredients of an “Explosion” // Integrative and Comparative Biology. Vol. 58, № 4. P. 605—622. <https://doi.org/10.1093/icb/icy088>

Sperling E. A. et al., 2022. Breathless through Time: Oxygen and Animals across Earth’s History / E. A. Sperling, T. H. Boag, M. I. Duncan, C. R. Endriga [et al.] // The Biological Bulletin. Vol. 243, № 2. P. 184—206. <https://doi.org/10.1086/721754>

Sperry J. S., 2003. Evolution of Water Transport and Xylem Structure // International Journal of Plant Sciences. Vol. 164. P. S115—S127. <https://doi.org/10.1086/368398>

*Srivastava M. et al.*, 2008. The *Trichoplax* genome and the nature of placozoans / M. Srivastava, E. Begovic, J. Chapman, N. H. Putnam // *Nature*. Vol. 454, № 7207. P. 955—960. <https://doi.org/10.1038/nature07191>

*Stahl P., Schwartz A. L.*, 1986. Receptor-mediated endocytosis // *J. Clin. Invest.* Vol. 77, № 3. P. 657—662. <https://doi.org/10.1172/JCI112359>

*Staley J. T.*, 2006. The bacterial species dilemma and the genomic-phylogenetic species concept // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 361, № 1475. P. 1899—1909. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1914>

*Stammnitz M. R. et al.*, 2023. The evolution of two transmissible cancers in Tasmanian devils / M. R. Stammnitz, K. Gori, Y. M. Kwon, E. Harry [et al.] // *Science*. Vol. 380, № 6642. P. 283—293. <https://doi.org/10.1126/science.abq6453>

*Stanier R. Y., van Niel C. B.*, 1962. The concept of a bacterium // *Arch. Mikrobiol.* Vol. 42. P. 17—35. <https://doi.org/10.1007/BF00425185>

*Stanley S. M.*, 1973. An ecological theory for the sudden origin of multicellular life in the late Precambrian // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 70, № 5. P. 1486—1489. <https://doi.org/10.1073/pnas.70.5.1486>

*Stebbins G. L., Hill G. J. C.*, 1980. Did multicellular plants invade the land? // *The American Naturalist*. Vol. 115, № 3. P. 342—353.

*Stemans P. et al.*, 2009. Origin and Radiation of the Earliest Vascular Land Plants / P. Stemans, F. Le Hérissé, J. Melvin, M. A. Miller [et al.] // *Science*. Vol. 324, № 5925. P. 353. <https://doi.org/10.1126/science.1169659>

*Steenkamp E. T. et al.*, 2006. The protistan origins of animals and fungi / E. Steenkamp, J. Wright, S. L. Baldauf // *Mol. Biol. Evol.* Vol. 23, № 1. P. 93—106. <https://doi.org/10.1093/molbev/msj011>

*Stein W. E. et al.*, 2007. Giant cladoxylopsid trees resolve the enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa / W. E. Stein, F. Mannolini, L. V. Hernick, E. Landing // *Nature*. Vol. 446, № 7138. P. 904—907. <https://doi.org/10.1038/nature05705>

*Steitz T. A., Moore P. B.*, 2003. RNA, the first macromolecular catalyst: the ribosome is a ribozyme // *Trends Biochem. Sci.* Vol. 28, № 8. P. 411—418. [https://doi.org/10.1016/S0968-0004\(03\)00169-5](https://doi.org/10.1016/S0968-0004(03)00169-5)

*Stern D. L.*, 1994. A phylogenetic analysis of soldier evolution in the aphid family Hormaphididae // Proceedings of the Royal Society. Vol. 256, № 1346. P. 203—209. <https://doi.org/10.1098/rspb.1994.0071>

*Stöffler D. et al.*, 2007. Experimental evidence for the impact ejection of viable microorganisms from Mars-like planets / D. Stöffler, G. Horneck, S. Ott, U. Horne-  
mann [et al.] // Icarus. Vol. 186, № 2. P. 585—588. <https://doi.org/10.1016/J.ICARUS.2006.11.007>

*Stolp H.*, 1979. Interaction between *Bdellovibrio* and its host cell // Proc. Roy. Soc. London B. Vol. 204. P. 211—217.

*Strassmann J. E., Queller D. C.*, 2011. Evolution of cooperation and control of cheating in a social microbe // PNAS. Vol. 108, Suppl. 2. P. 10855—10862. <https://doi.org/10.1073/pnas.1102451108>

*Stratford M., Keenan M. H.*, 1988. Yeast flocculation: quantification // Yeast. Vol. 4, № 2. P. 107—115. <https://doi.org/10.1002/yea.320040204>

*Strecker A.*, 1854. Ueber einen neuen aus Aldehyd — Ammoniak und Blausäure entstehenden Körper // Annalen der Chemie und Pharmacie. Vol. 91, № 3. P. 349—351. <https://doi.org/10.1002/jlac.18540910309>

*Streips U. N., Yasbin R. E.*, 2002. Modern Microbial Genetics. 2nd ed. New York: Wiley-Liss. 657 p.

*Struhl K.*, 1999. Fundamentally different logic of gene regulation in eukaryotes and prokaryotes // Cell. Vol. 98, № 1. P. 1—4. [https://doi.org/10.1016/S0092-8674\(00\)80599-1](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(00)80599-1)

*Strulson C. A. et al.*, 2012. RNA catalysis through compartmentalization / C. A. Strulson, R. C. Molden, C. D. Keating, P. C. Bevilacqua // Nat. Chem. Vol. 4, № 11. P. 941—946. <https://doi.org/10.1038/nchem.1466>

*Su X. et al.*, 2016. Phase separation of signaling molecules promotes T cell receptor signal transduction / X. Su, J. A. Ditlev, E. Hui, W. Xing [et al.] // Science. Vol. 352, № 6285. P. 595—599. <https://doi.org/10.1126/science.aad9964>

*Subedi B. P. et al.*, 2021. Archaeal pseudomurein and bacterial murein cell wall biosynthesis share a common evolutionary ancestry / B. P. Subedi, W. F. Martin,

V. Carbone, E. C. Duin [et al.] // FEMS Microbes. Vol. 2: xtab012.  
<https://doi.org/10.1093/femsmc/xtab012>

*Sudarsan N. et al.*, 2006. Tandem riboswitch architectures exhibit complex gene control functions / N. Sudarsan, M. C. Hammond, K. F. Block, R. Welz [et al.] // Science. Vol. 314, № 5797. P. 300—304. <https://doi.org/10.1126/science.1130716>

*Suga H. et al.*, 2013. The *Capsaspora* genome reveals a complex unicellular pre-history of animals / H. Suga, Z. Chen, A. De Mendoza, A. Sebé-Pedrós [et al.] // Nat. Commun. Vol. 4. № 2325. <https://doi.org/10.1038/ncomms3325>

*Suga H., Ruiz-Trillo I.*, 2013. Development of ichthyosporeans sheds light on the origin of metazoan multicellularity // Dev. Biol. Vol. 377, № 1. P. 284—292. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2013.01.009>

*Sulak M. et al.*, 2015. TP53 copy number expansion is associated with the evolution of increased body size and an enhanced DNA damage response in elephants / M. Sulak, L. Fong, K. Mika, S. Chigurupati [et al.] // eLife. Vol. 5: e11994. <https://doi.org/10.7554/eLife.11994>

*Sun J. et al.*, 2021. Recoding of stop codons expands the metabolic potential of two novel Asgardarchaeota lineages / J. Sun, P. N. Evans, E. J. Gagen, B. J. Woodcroft [et al.] // ISME Commun. Vol. 1, № 1: 30. <https://doi.org/10.1038/s43705-021-00032-0>

*Sutherland I. W.*, 2001. Biofilm exopolysaccharides: a strong and sticky framework // Microbiology. Vol. 147, № 1. P. 3—9. <https://doi.org/10.1099/00221287-147-1-3>

*Suzan-Monti M. et al.*, 2006. Genomic and evolutionary aspects of *Mimivirus* / M. Suzan-Monti, B. La Scola, D. Raoult // Virus Res. Vol. 117, № 1. P. 145—155. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2005.07.011>

*Svensen H. et al.*, 2009. Siberian gas venting and the end-Permian environmental crisis / H. Svensen, S. Planke, A. G. Polozov, N. Schmidbauer [et al.] // Earth Planet. Sci. Lett. Vol. 277, № 3—4. P. 490—500. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2008.11.015>

*Svetsov V. V.*, 2002. Evaluating cometary delivery of organics to the early earth. Solar System Research. Vol. 36, № 1. P. 50—61. <https://doi.org/10.1023/A:1014225611296>

*Szathmáry E.*, 2005. Life: in search of the simplest cell. *Nature*. Vol. 433, № 7025. P. 469—470. <https://doi.org/10.1038/433469a>

*Szathmáry E.*, 2013. On the propagation of a conceptual error concerning hypercycles and cooperation // *Journal of Systems Chemistry*. Vol. 4. № 1: 1. <https://doi.org/10.1186/1759-2208-4-1>

*Szathmáry E.*, 1986. Some remarks on hypercycles and the stochastic corrector model // *Endocytobiosis Cell Res*. Vol. 3. № 3. P. 337—339.

*Szathmáry E.*, 2006. The origin of replicators and reproducers. // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* Vol. 361, № 1474. P. 1761—1776. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1912>

*Szathmáry E.*, 2015. Toward major evolutionary transitions theory 2.0 // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 112, № 33. P. 10104—10111. <https://doi.org/10.1073/pnas.1421398112>

*Szathmáry E., Demeter L.*, 1987. Group selection of early replicators and the origin of life // *J. Theor. Biol.* Vol. 128, № 4. P. 463—486. [https://doi.org/10.1016/s0022-5193\(87\)80191-1](https://doi.org/10.1016/s0022-5193(87)80191-1)

*Szathmáry E., Maynard Smith J.*, 1997. From replicators to reproducers: the first major transitions leading to life // *J. Theor. Biol.* Vol. 187, № 4. P. 555—571. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1996.0389>

*Szathmáry E., Smith J.*, 1995. The major evolutionary transitions // *Nature*. Vol. 374, № 6519. P. 227—232. <https://doi.org/10.1038/374227a0>

*Szathmáry E. et al.*, 2005. Evolutionary Potential and Requirements for Minimal Protocells / E. Szathmáry, M. Santos, C. Fernando // *Prebiotic Chemistry. Topics in Current Chemistry* / P. Walde (eds.). Vol. 259. Berlin, Heidelberg: Springer. P. 167—211. <https://doi.org/10.1007/tcc001>

*Szilágyi A. et al.*, 2012. Early evolution of efficient enzymes and genome organization / A. Szilágyi, A. Kun, E. Szathmáry // *Biology direct*. Vol. 7, № 1. P. 1—10. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-7-38>

*Szilágyi A. et al.*, 2020. Evolution of linkage and genome expansion in protocells: The origin of chromosomes / A. Szilágyi, V. P. Kovács, E. Szathmáry // *PLoS Genet*. Vol. 16, № 10: e1009155. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1009155>

*Szölloosi G. J. et al.*, 2013. Lateral gene transfer from the dead / G. J. Szölloosi, E. Tannier, N. Lartillot, V. Daubin // *Syst. Biol.* Vol. 62, № 3. P. 386—397. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syt003>

*Szostak J. W.*, 1999. Constrains on the sizes of the earliest cells // *Size Limits of Very Small Microorganisms: Proceedings of a Workshop*. Washington (DC): National Academies Press (US). P. 120—125.

*Szostak J. W. et al.*, 2001. Synthesizing life / J. W. Szostak, D. P. Bartel, P. L. Luisi // *Nature*. Vol. 409, № 6818. P. 387—390. <https://doi.org/10.1038/35053176>

*Szostak N. al.*, 2016. Hypercycle / N. Szostak, S. Wasik, J. Blazewicz // *PLoS Comput. Biol.* Vol. 12, № 4: e1004853. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1004853>

*Takai K. et al.*, 2008. Cell proliferation at 122°C and isotopically heavy CH<sub>4</sub> production by a hyperthermophilic methanogen under high-pressure cultivation / K. Takai, K. Nakamura, T. Toki, U. Tsunogai // *PNAS*. Vol. 105, № 31. P. 10949—10954. <https://doi.org/10.1073/pnas.0712334105>

*Takemura M.*, 2001. Poxviruses and the origin of the eukaryotic nucleus // *J. Mol. Evol.* Vol. 52, № 5. P. 419—425. <https://doi.org/10.1007/s002390010171>

*Takeuchi N., Hogeweg P.*, 2012. Evolutionary dynamics of RNA-like replicator systems: A bioinformatic approach to the origin of life // *Phys. Life Rev.* Vol. 9, № 3. P. 219—263. <https://doi.org/10.1016/j.pprev.2012.06.001>

*Takeuchi N. et al.*, 2011. On the origin of DNA genomes: evolution of the division of labor between template and catalyst in model replicator systems / N. Takeuchi, P. Hogeweg, E. V. Koonin // *PLoS Comput. Biol.* Vol. 7, № 3: e1002024. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002024>

*Takuno S. et al.*, 2012. Population genomics in bacteria: a case study of *Staphylococcus aureus* / S. Takuno, T. Kado, R. P. Sugino, L. Nakhleh [et al.] // *Mol. Biol. Evol.* Vol. 29, № 2. P. 797—809. <https://doi.org/10.1093/molbev/msr249>

*Tang Q. et al.*, 2020. A one-billion-year-old multicellular chlorophyte / Q. Tang, K. Pang, X. Yuan, S. Xiao // *Nat. Ecol. Evol.* Vol. 4, № 4. P. 543—549. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1122-9>



*Tansley A. G.*, 1935. The use and abuse of vegetational terms and concepts // *Ecology*. Vol. 16, № 3. P. 284—307. <https://doi.org/10.2307/1930070>

*Taylor M. W. et al.*, 2007. Sponge-associated microorganisms: evolution, ecology, and biotechnological potential / M. W. Taylor, R. Radax, D. Steger, M. Wagner // *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. Vol. 71, № 2. P. 295—347. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00040-06>

*Tejero H. et al.*, 2011. The relationship between the error catastrophe, survival of the flattest, and natural selection / H. Tejero, A. Marín, F. Montero // *BMC Evol. Biol.* Vol. 11: 2. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-2>

*Tetz V. V. et al.*, 2004. Extracellular phospholipids of isolated bacterial communities / V. V. Tetz, V. P. Korobov, N. K. Artemenko, L. M. Lemkina [et al.] // *Biofilms*. Vol. 1. P. 149—155. <https://doi.org/10.1017/S147905050400136X>

The Catalogue of Life: 2019 Annual Checklist, 2019. URL: <https://www.catalogue-oflife.org/annual-checklist/2019/info/ac> (usage date: 25.11.2023).

The Prokaryotes. A Handbook on Habitats, Isolation, and Identification of Bacteria, 1981 / M. P. Starr, H. Stolp, H. G. Truger, A. Balows [et al.]. Berlin; New York: Springer-Verlag. 1258 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-13187-9>

*Thorne B. L. et al.*, 2000. Early Fossil History of the Termites / B. Thorne, D. A. Grimaldi, K. Krishna // *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology* / T. Abe, D. E. Bignell, M. Higashi (eds.). Dordrecht: Springer. P. 77—93. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9\\_4](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9_4)

*Thorsness P. E., Fox T. D.*, 1990. Escape of DNA from mitochondria to the nucleus in *Saccharomyces cerevisiae* // *Nature*. Vol. 346, № 6282. P. 376—379. <https://doi.org/10.1038/346376a0>

*Thrash J. C. et al.*, 2011. Phylogenomic evidence for a common ancestor of mitochondria and the SAR11 clade / J. C. Thrash, A. Boyd, M. J. Huggett, J. Grote // *Sci. Rep.* Vol. 1: 13. <https://doi.org/10.1038/srep00013>

*Tikhonenkov D. V. et al.*, 2020a. Insights into the origin of metazoan multicellularity from predatory unicellular relatives of animals / D. V. Tikhonenkov, E. Hehenberger, A. S. Esaulov, O. I. Belyakova [et al.] // *BMC Biol.* Vol. 18, № 1: 39. <https://doi.org/10.1186/s12915-020-0762-1>

*Tikhonenkov D. V. et al.*, 2020b. New Lineage of Microbial Predators Adds Complexity to Reconstructing the Evolutionary Origin of Animals / D. V. Tikhonenkov, K. V. Mikhailov, E. Hehenberger, S. A. Karpov [et al.] // *Curr. Biol.* Vol. 30, № 22. P. 4500-4509.E5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.08.061>

*Timmis J. N. et al.*, 2004. Endosymbiotic gene transfer: organelle genomes forge eukaryotic chromosomes / J. N. Timmis, M. A. Ayliffe, C. Y. Huang, W. Martin // *Nat. Rev. Genet.* Vol. 5, № 2. P. 123—135. <https://doi.org/10.1038/nrg1271>

*Timofeeff-Ressovsky N. W., Zimmer K. G.*, 1935. Wellenlangenunabhängigkeit der mutationsauslösenden Wirkung der Röntgen und Gammastrahlung bei *Drosophila melanogaster* // *Strahlentherapie.* Bd 54. S. 265—278.

*Tirard S. et al.*, 2010. The definition of life: a brief history of an elusive scientific endeavor / S. Tirard, M. Morange, A. Lazcano // *Astrobiology.* Vol. 10, № 10. P. 1003—1009. <https://doi.org/10.1089/ast.2010.0535>

*Tjhung K. F. et al.*, 2020a. An RNA polymerase ribozyme that synthesizes its own ancestor / K. F. Tjhung, M. N. Shokhirev, D. P. Horning, G. F. Joyce // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* Vol. 117, № 6. P. 2906—2913. <https://doi.org/10.1073/pnas.1914282117>

*Tjhung K. F. et al.*, 2020b. RNA-Catalyzed Cross-Chiral Polymerization of RNA / K. F. Tjhung, J. T. Sczepanski, E. R. Murtfeldt, G. F. Joyce // *J. Am. Chem. Soc.* Vol. 142, № 36. P. 15331—15339. <https://doi.org/10.1021/jacs.0c05635>

*Toepel J. et al.*, 2008. Differential transcriptional analysis of the cyanobacterium *Cyanothece* sp. strain ATCC 51142 during light-dark and continuous-light growth / J. Toepel, E. Welsh, T. C. Summerfield, H. B. Pakrasi [et al.] // *J. Bacteriol.* Vol. 190, № 11. P. 3904—3913. <https://doi.org/10.1128/JB.00206-08>

*Tomacetti C., Vogelstein B.*, 2015. Variation in cancer risk among tissues can be explained by the number of stem cell division // *Science.* Vol. 347, № 6204. P. 78—81. <https://doi.org/doi:10.1126/science.1260825>

*Toparlak Ö. D. et al.*, 2023. Cyclophospholipids Enable a Protocellular Life Cycle / Ö. D. Toparlak, M. Karki, V. Egas Ortuno, R. Krishnamurthy [et al.] // *ACS Nano.* Vol. 17, № 23. P. 23772—23783. <https://doi.org/10.1021/acsnano.3c07706>

*Torruella G. et al.*, 2015. Phylogenomics Reveals Convergent Evolution of Life-styles in Close Relatives of Animals and Fungi / G. Torruella, A. de Mendoza, X. Grau-Bové, M. Antó [et al.] // *Curr. Biol.* Vol. 25, № 18. P. 2404—2410. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.07.053>

*Towe K. M.*, 1970. Oxygen-collagen priority and the early metazoan fossil record // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* Vol. 65, № 4. P. 781—788. <https://doi.org/10.1073/pnas.65.4.781>

*Treiman A. H. et al.*, 2000. The SNC meteorites are from Mars / A. H. Treiman, J. D. Gleason, D. D. Bogard // *Planetary and Space Science.* Vol. 48. P. 1213—1230. [https://doi.org/10.1016/s0032-0633\(00\)00105-7](https://doi.org/10.1016/s0032-0633(00)00105-7)

*Trevors J. T.*, 2011. Hypothesized origin of microbial life in a prebiotic gel and the transition to a living biofilm and microbial mats // *Comptes rendus biologiques.* Vol. 334, № 4. P. 269—272. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2011.02.010>

*Trifonov E. N.*, 2011. Vocabulary of Definitions of Life Suggests a Definition // *J. Biomol. Struct. Dyn.* Vol. 29, № 2. P. 259—266. <https://doi.org/10.1080/073911011010524992>

*Trigos A. S. et al.*, 2018. How the evolution of multicellularity set the stage for cancer / A. S. Trigos, R. B. Pearson, A. T. Papenfuss, D. L. Goode // *Br. J. Cancer.* Vol. 118, № 2. P. 145—152. <https://doi.org/10.1038/bjc.2017.398>

*Tripathi D. et al.*, 2020. Reactive Oxygen Species, Antioxidant Agents, and DNA Damage in Developing Maize Mitochondria and Plastids / D. Tripathi, A. Nam, D. J. Oldenburg, A. J. Bendich // *Front. Plant. Sci.* Vol. 11: 596. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00596>

*Trucksis M. et al.*, 1998. The *Vibrio cholera* Genome Contains Two Unique Circular Chromosomes / M. Trucksis, J. Michalski, Y. K. Deng and J. B. Kaper // *PNAS.* Vol. 95. P. 14464—14469. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.24.14464>

*Turchin V. F.*, 1977. *The Phenomenon of Science.* New York: Columbia University Press. 348 p.

*Turovskiy Y. et al.*, 2007. Quorum sensing: fact, fiction, and everything in between / Y. Turovskiy, D. Kashtanov, B. Paskhover, M. L. Chikindas // *Adv. Appl. Microbiol.* Vol. 62. P. 191—234. [https://doi.org/10.1016/S0065-2164\(07\)62007-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2164(07)62007-3)

Ugarelli K. et al., 2017. The Seagrass Holobiont and Its Microbiome / K. Ugarelli, S. Chakrabarti, P. Laas, U. Stingl // *Microorganisms*. Vol. 5, № 4: 81. <https://doi.org/10.3390/microorganisms5040081>

Urey H. C., 1952. On the Early Chemical History of the Earth and the Origin of Life // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Vol. 38, № 4. P. 351—363. <https://doi.org/10.1073/pnas.38.4.351>

Vafai S. B., Mootha V. K., 2012. Mitochondrial disorders as windows into an ancient organelle // *Nature*. Vol. 491, № 7424. P. 374—383. <https://doi.org/10.1038/nature11707>

Vaidya N. et al., 2012. Spontaneous network formation among cooperative RNA replicators / N. Vaidya, M. L. Manapat, I. A. Chen, R. Xulvi-Brunet [et al.] // *Nature*. Vol. 491, № 7422. P. 72—77. <https://doi.org/10.1038/nature11549>

Valentine J. W. et al., 1999. Fossils, molecules and embryos: new perspectives on the Cambrian explosion / J. W. Valentine, D. Jablonski, D. H. Erwin // *Development*. Vol. 126, № 5. P. 851—859. <https://doi.org/10.1242/dev.126.5.851>

Van de Vyver G., 1975. Phenomena of cellular recognition in sponges // *Curr. Top. Dev. Biol.* Vol. 10. P. 123—140. [https://doi.org/10.1016/s0070-2153\(08\)60040-x](https://doi.org/10.1016/s0070-2153(08)60040-x)

Van der Giezen M., 2009. Hydrogenosomes and mitosomes: conservation and evolution of functions // *J. Eukaryot. Microbiol.* Vol. 56, № 3. P. 221—231. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2009.00407.x>

Van der Pol E. et al., 2012. Classification, functions, and clinical relevance of extracellular vesicles / E. van der Pol, A. N. Böing, P. Harrison, A. Sturk [et al.] // *Pharmacological reviews*. Vol. 64, № 3. P. 676—705. <https://doi.org/10.1124/pr.112.005983>

Van Gestel J. et al., 2015. From cell differentiation to cell collectives: *Bacillus subtilis* uses division of labor to migrate / J. van Gestel, H. Vlamakis, R. Kolter // *PLoS Biol.* Vol. 13, № 4: e1002141. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002141>

Vasas V. et al., 2012. Evolution before genes / V. Vasas, C. Fernando, M. Santos, S. Kauffman [et al.] // *Biol. Direct*. Vol. 7: 1. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-7-1>

*Velicer G. J., Yu Y. T., 2003. Evolution of novel cooperative swarming in the bacterium *Myxococcus xanthus* // Nature. Vol. 425, № 6953. P. 75—78. <https://doi.org/10.1038/nature01908>*

*Viedma C. et al., 2008. Evolution of solid phase homochirality for a proteinogenic amino acid / C. Viedma, J. E. Ortiz, T. de Torres, T. Izumi [et al.] // J. Am. Chem. Soc. Vol. 30. P. 15274—15275. <https://doi.org/10.1021/ja8074506>*

*Vieweger M. et al., 2015. Single-Molecule FRET Reveals Three Conformations for the TLS Domain of Brome Mosaic Virus Genome / M. Vieweger, E. D. Holmstrom, D. J. Nesbitt // Biophysical journal. Vol. 109, № 12. P. 2625—2636. <https://doi.org/10.1016/j.bpj.2015.10.006>*

*Villanueva L. et al., 2021. Bridging the membrane lipid divide: bacteria of the FCB group superphylum have the potential to synthesize archaeal ether lipids / L. Villanueva, F. A. B. von Meijenfildt, A. B. Westbye, S. Yadav [et al.] // ISME J. Vol. 15, № 1. P. 168—182. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-00772-2>*

*Villanueva L. et al., 2017. Phylogenomic analysis of lipid biosynthetic genes of Archaea shed light on the 'lipid divide' / L. Villanueva, S. Schouten, J. S. Damsté // Environ. Microbiol. Vol. 19, № 1. P. 54—69. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13361>*

*Virgo N. et al., 2016. Complex Autocatalysis in Simple Chemistries / N. Virgo, T. Ikegami, S. McGregor // Artif. Life. Vol. 22, № 2. P. 138—152. [https://doi.org/10.1162/ARTL\\_a\\_00195](https://doi.org/10.1162/ARTL_a_00195)*

*Volland J. M. et al., 2022. A centimeter-long bacterium with DNA contained in metabolically active, membrane-bound organelles / J. M. Volland, S. Gonzalez-Rizzo, O. Gros, T. Tjyl [et al.] // Science. Vol. 376, № 6600. P. 1453—1458. <https://doi.org/10.1126/science.abb3634>*

*Vosseberg J. et al., 2021. Timing the origin of eukaryotic cellular complexity with ancient duplications / J. Vosseberg, J. J. E. van Hooff, M. Marcet-Houben, A. van Vlimmeren [et al.] // Nat. Ecol. Evol. Vol. 5, № 1. P. 92—100. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01320-z>*

*Wacey D. et al., 2011. Microfossils of sulphur-metabolizing cells in 3.4-billion-year-old rocks of Western Australia / D. Wacey, M. R. Kilburn, M. Saunders, J. Cliff [et al.] // Nature Geosci. 2011. Vol. 4. P. 698—702. <https://doi.org/10.1038/ngeo1238>*

*Wallin I. E.*, 1922a. On the nature of mitochondria. I. Observations on mitochondria staining methods applied to bacteria. II. Reactions of bacteria to chemical treatment // *American Journal of Anatomy*. Vol. 30, № 2. P. 203—229.

*Wallin I. E.*, 1922b. On the nature of mitochondria. III. The demonstration of mitochondria by bacteriological methods. IV. A comparative study of the morphogenesis of root-nodule bacteria and chloroplasts // *American Journal of Anatomy*. Vol. 30, № 4. P. 451—471. <https://doi.org/10.1002/aja.1000300404>

*Wallner M. et al.*, 2022. Abiotic molecular oxygen production — Ionic pathway from sulfur dioxide / M. Wallner, M. Jarraya, E. Olsson, V. Ideböhn [et al.] // *Science Advances*. Vol. 8, № 33. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abq5411>

*Walton C. R. et al.*, 2021. Phosphorus mineral evolution and prebiotic chemistry: From minerals to microbes / C. R. Walton, O. Shorttle, F. E. Jenner, H. M. Williams [et al.] // *Earth-Science Reviews*. Vol. 221: 103806. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103806>

*Wang G., Xu X. S.*, 2004. Peptide nucleic acid (PNA) binding-mediated gene regulation / G. Wang, X. C. Xu // *Cell Res*. Vol. 14, № 2. P. 111—116. <https://doi.org/10.1038/sj.cr.7290209>

*Wang M. et al.*, 2011. A universal molecular clock of protein folds and its power in tracing the early history of aerobic metabolism and planet oxygenation / M. Wang, Y. Y. Jiang, K. M. Kim, G. Qu [et al.] // *Mol. Biol. Evol*. Vol. 28, № 1. P. 567—582. <https://doi.org/10.1093/molbev/msq232>

*Wang M. et al.*, 2007. Reductive evolution of architectural repertoires in proteomes and the birth of the tripartite world / M. Wang, L. S. Yafremava, D. Caetano-Anollés, J. E. Mittenthal [et al.] // *Genome Res*. Vol. 17, № 11. P. 1572—1585. <https://doi.org/10.1101/gr.6454307>

*Wang Z., Wu M.*, 2015. An integrated phylogenomic approach toward pinpointing the origin of mitochondria // *Sci. Rep*. Vol. 5: 7949. <https://doi.org/10.1038/srep07949>

*Wang Z., Wu M.*, 2014. Phylogenomic reconstruction indicates mitochondrial ancestor was an energy parasite // *PLoS One*. Vol. 9, № 10: e110685. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110685>

Ward P. D., Brownlee D., 2000. Rare Earth: Why Complex Life is Uncommon in the Universe. Copernicus Books (Springer Verlag). 333 p.

Wasternack C., 2007. Jasmonates: an update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development // *Ann. Bot.* Vol. 100, № 4. P. 681—697. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm079>

Watson A. J., Lovelock J. E., 1983. Biological homeostasis of the global environment: the parable of Daisyworld / A. J. Watson, J. E. Lovelock // *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*. Vol. 35, № 4. P. 284—289.

Watson J. D., Crick F. H. C., 1953. Molecular structure of nucleic acids: a structure for deoxyribose nucleic acid / J. D. Watson, F. H. C. Crick // *Nature*. Vol. 171, № 4356. P. 737—738. <https://doi.org/10.1038/171737a0>

Weaver N., 1957. Effects of larval age on dimorphic differentiation of the female honey bee // *Ann. Entomol. Soc. Am.* Vol. 50, № 3. P. 283—294. <https://doi.org/10.1093/AESA/50.3.283>

Weber A. L., Miller S. L., 1981. Reasons for the occurrence of the twenty coded protein amino acids // *J. Mol. Evol.* Vol. 17, № 5. P. 273—284. <https://doi.org/10.1007/BF01795749>

Wei D. et al., 2022. A Nucleic Acid Sequence That is Catalytically Active in Both RNA and TNA Backbones / D. Wei, Y. Wang, D. Song, Z. Zhang [et al.] // *ACS Synth. Biol.* Vol. 18, № 11. P. 3874—3885. <https://doi.org/10.1021/acssynbio.2c00479>

Weiner J. H., Li L., 2008. Proteome of the *Escherichia coli* envelope and technological challenges in membrane proteome analysis // *Biochim. Biophys. Acta*. Vol. 1778, № 9. P. 1698—1713. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2007.07.020>

Weismann A., 1893. The all-sufficiency of natural selection // *Contemporary Review*. Vol. 64. P. 309—338, 596—610.

Weiss M. C. et al., 2018. The last universal common ancestor between ancient Earth chemistry and the onset of genetics / M. C. Weiss, M. Preiner, J. C. Xavier, V. Zimorski [et al.] // *PLOS Genetics*. Vol. 14, № 8: e1007518. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007518>

Weiss M. C. et al., 2016. The physiology and habitat of the last universal common ancestor / M. C. Weiss, F. L. Sousa, N. Mrnjavac, S. Neukirchen [et al.] // Nat. Microbiol. Vol. 1, № 9. P. 1—8. <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2016.116>

West S. A. et al., 2015. Major evolutionary transitions in individuality / S. A. West, R. M. Fisher, A. Gardner, E. T. Kiers // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 112, № 33. P. 10112—10119. <https://doi.org/10.1073/pnas.1421402112>

West S. A. et al., 2007. The social lives of microbes / S. A. West, S. P. Diggle, A. Buckling, A. Gardner [et al.] // Annu. Rev. Ecol. Evol. Systemat. Vol. 38. P. 53—77. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095740>

Westall F. et al., 2018. A hydrothermal-sedimentary context for the origin of life / F. Westall, K. Hickman-Lewis, N. Hinman, P. Gautret [et al.] // Astrobiology. Vol. 18, № 3. P. 259—293. <https://doi.org/10.1089/ast.2017.1680>

Wheeler D. E., 1986. Developmental and physiological determinants of caste in social Hymenoptera: evolutionary implications // Am. Nat. Vol. 128, № 1. P. 13—34. <https://doi.org/10.1086/284536>

Wheeler W. M., 1911. The ant-colony as an organism. (A lecture prepared for delivery at the Marine Biological Laboratory, Woods Hole, Mass., August 2, 1910) // Journal of Morphology. Vol. 22, № 2. P. 307—325. <https://doi.org/10.1002/JMOR.1050220206>

Whelan N. V. et al., 2015. Error, signal, and the placement of Ctenophora sister to all other animals / N. V. Whelan, K. M. Kocot, L. L. Moroz, K. M. Halanych // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 112, № 18. P. 5773—5778. <https://doi.org/10.1073/pnas.1503453112>

Whicher A., 2018. Acetyl Phosphate as a Primordial Energy Currency at the Origin of Life / A. Whicher, E. Camprubi, S. Pinna, B. Herschy [et al.] // Orig. Life Evol. Biosph. Vol. 48, № 2. P. 159—179. <https://doi.org/10.1007/s11084-018-9555-8>

White O. et al., 1999. Genome sequence of the radioresistant bacterium *Deinococcus radiodurans* R1 / O. White, J. A. Eisen, J. F. Heidelberg, E. K. Hickey [et al.] // Science (New York, N. Y.). Vol. 286, № 5444. P. 1571—1577. <https://doi.org/10.1126/science.286.5444.1571>



*Whitman W. B et al.*, 2015. Bergey's manual of systematics of archaea and bacteria / W. B. Whitman, P. DeVos, S. Dedysh, B. Hedlund [et al.]. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, Inc. <https://doi.org/10.1002/9781118960608>.

*Whitman W. B. et al.*, 1998. Prokaryotes: the unseen majority / W. B. Whitman, D. C. Coleman, W. J. Wiebe // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 95, № 12. P. 6578—6583. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.12.6578>

*Whittaker R. H.*, 1969. New concepts of kingdoms or organisms. Evolutionary relations are better represented by new classifications than by the traditional two kingdom's in Avantika // Science. Vol. 163, № 3863. P. 150—160. <https://doi.org/10.1126/science.163.3863.150>

*Whittaker R. H.*, 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California // Ecol. Monogr. Vol. 30, № 4. P. 279—338. <https://doi.org/10.2307/1943563>

*Whittaker R. H. et al.*, 2022. Plant community data collected by Robert H. Whittaker in the Siskiyou Mountains, Oregon and California, USA / R. H. Whittaker, E. I. Damschen, S. Harrison // Ecology. Vol. 103, № 9: e3764. <https://doi.org/10.1002/ecy.3764>

*Whitworth D. E. et al.*, 2020. Editorial: Mechanisms of Prokaryotic Predation / D. E. Whitworth, E. Jurkevitch, J. Pérez, G. Fuhrmann [et al.] // Front. Microbiol. Vol. 8, № 11: 2071. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.02071>

*Wicker T. et al.*, 2007. A unified classification system for eu karyotic transposable elements / T. Wicker, F. Sabot, A. Huavan, J. L. Bennetzen [et al.] // Nat. Rev. Genet. Vol. 8, № 12. P. 973—982. <https://doi.org/10.1038/nrg2165>

*Wickramasinghe D. T., Allen D. A.*, 1980. The 3.4- $\mu\text{m}$  interstellar absorption feature // Nature. Vol. 287, № 5782. P. 518—519. <https://doi.org/10.1038/287518a0>

*Wickramasinghe D. T., Allen D. A.*, 1983. Three components of 3—4  $\mu\text{m}$  absorption bands // Astrophys. Space Sci. Vol. 97, № 2. P. 369—378. <https://doi.org/10.1007/BF00653492>

*Wickstead B., Gull K.*, 2011. The evolution of the cytoskeleton // J. Cell Biol. Vol. 194, № 4. P. 513—525. <https://doi.org/10.1083/jcb.201102065>

*Wiernasz D. C. et al.*, 2008. Mating for variety increases foraging activity in the harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis* / D. C. Wiernasz, J. Hines, D. G. Parker,

B. J. Cole // *Molecular Ecology*. Vol. 17, № 4. P. 1137—1144.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03646.x>

*Wiernasz D. C. et al.*, 2004. Polyandry and fitness in the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis* / B. C. Wiernasz, C. L. Perroni, B. J. Cole // *Molecular Ecology*. Vol. 13, № 6. P. 1601—1606. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02153.x>

*Wilde K. A. et al.*, 1953. The Reaction Occurring in CO<sub>2</sub>—H<sub>2</sub>O Mixtures in a High-Frequency Electric Arc / K. A. Wilde, B. J. Zwolinski, R. B. Parlin // *Science*. Vol. 118, № 3054. C. 43—44. <https://doi.org/10.1126/science.118.3054.43-a>

*Wilking J. N. et al.*, 2013. Liquid transport facilitated by channels in *Bacillus subtilis* biofilms / J. N. Wilking, V. Zaburdaev, M. De Volder, R. Losick [et al.] // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 110, № 3. P. 848—852. <https://doi.org/10.1073/pnas.1216376110>

*Wille M. et al.*, 2007. Evidence for a gradual rise of oxygen between 2.6 and 2.5 Ga from Mo isotopes and Re-PGE signatures in shales / M. Wille, J. D. Kramers, T. F. Nägler, N. J. Beukes [et al.] // *Geochim. Cosmochim. Acta*. Vol. 71. P. 2417—2435. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2007.02.019>

*William P. et al.*, 2007. Look who's talking: Communication and quorum sensing in the bacterial world / P. William, K. Winzer, W. C. Chan, M. Camara // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* Vol. 362, № 1483. P. 1119—1134. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2039>

*Williams T. A., Embley T. M.*, 2015. Introduction: Changing ideas about eukaryotic origins // *Philosophical Transactions: Biological Sciences*. Vol. 370, № 1678. P. 1—8. <http://www.jstor.org/stable/24505163>

*Williams T. A. et al.*, 2013. An archaeal origin of eukaryotes supports only two primary domains of life / T. A. Williams, P. G. Foster, C. J. Cox, T. M. Embley // *Nature*. Vol. 504, № 7479. P. 231—236. <https://doi.org/10.1038/nature12779>

*Williams T. A. et al.*, 2020. Phylogenomics provides robust support for a two-domain tree of life / T. A. Williams, C. J. Cox, P. G. Foster, G. J. Szöllősi [et al.] // *Nature Ecology & Evolution*. Vol. 4, № 1. P. 138—147. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1040-x>

*Willmer E. N.*, 1970. *Cytology and Evolution*. 2nd ed. London: Academic Press. 649 p.

*Willmer P.*, 1990. *Invertebrate relationships: pattern in animal evolution*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 400 p.

*Wills P. R., Carter C. W. Jr.*, 2018. Insuperable problems of the genetic code initially emerging in an RNA world // *Biosystems*. Vol. 164. P. 155—166. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2017.09.006>

*Wilson D. S., Sober E.*, 1989. Reviving the superorganism // *Journal of Theoretical Biol.* Vol. 136, № 3. P. 337—356. [https://doi.org/10.1016/s0022-5193\(89\)80169-9](https://doi.org/10.1016/s0022-5193(89)80169-9)

*Wilson E. O.*, 1978. *On Human Nature*. Cambridge: Harvard University Press. 272 p.

*Wilson E. O.*, 2008. One giant leap: How insects achieved altruism and colonial life // *BioScience*. Vol. 58, № 1. P. 17—25. <https://doi.org/10.1641/B580106>

*Wilson E. O.*, 1990. *Success and Dominance in Ecosystems: The Case of the Social Insects*. Ecology Institute. 104 p.

*Wilson E. O.*, 1971. *The Insect Societies*. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University. 548 p.

*Wilson E. O.*, 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Belknap Press of Harvard University Press. 697 p.

*Wilson E. O., Hölldobler B.*, 2005. The rise of the ants: A phylogenetic and ecological explanation // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 102, № 21. P. 7411—7414. <https://doi.org/10.1073/pnas.0502264102>

*Wilson E. O., Nowak M. A.*, 2014. Natural selection drives the evolution of ant life cycles // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 111, № 35. P. 12585—12590. <https://doi.org/10.1073/pnas.1405550111>

*Wilson R. A., Barker M. J.*, 2021. Biological Individuals // *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Winter 2021 Edition) / Edward N. Zalta (ed.). URL: <https://plato.stanford.edu/archives/win2021/entries/biology-individual/> (usage date: 09.03.2024).

*Wimmer J. L. E. et al.*, 2021a. Autotrophic Core: An Ancient Network of 404 Reactions Converts H<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub>, and NH<sub>3</sub> into Amino Acids, Bases, and Cofactors /

J. L. E. Wimmer, A. D. N. Vieira, J. C. Xavier, K. Kleinermanns // *Microorganisms*. Vol. 9, № 2: 458. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9020458>

*Wimmer J. L. E. et al.*, 2021b. Pyrophosphate and Irreversibility in Evolution, or why PPi Is Not an Energy Currency and why Nature Chose Triphosphates / J. L. E. Wimmer, K. Kleinermanns, W. F. Martin // *Front. Microbiol.* Vol. 6, № 12: 759359. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.759359>

*Wimpenny J. et al.*, 2000. Heterogeneity in biofilms / J. Wimpenny, W. Manz, U. Szewzyk // *FEMS Microbiol. Lett.* Vol. 24. P. 661—671. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2000.tb00565.x>

*Wittung P. et al.*, 1984. DNA-like double helix formed by peptide nucleic acid / P. Wittung, P. E. Nielsen, O. Buchardt, M. Egholm [et al.] // *Nature*. Vol. 368, № 6471. P. 561—563. <https://doi.org/10.1038/368561a0>

*Wochner A. et al.*, 2011. Ribozyme-catalyzed transcription of an active ribozyme / A. Wochner, J. Attwater, A. Coulson, P. Holliger // *Science*. Vol. 332, № 6026. P. 209—212. <https://doi.org/10.1126/science.1200752>

*Woese C. R.*, 2002. On the evolution of cells // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 99, № 13. P. 8742—8747. <https://doi.org/10.1073/pnas.132266999>

*Woese C. R.*, 1998. The universal ancestor // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 95, № 12. P. 6854—6859. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.12.6854>

*Woese C. R., Fox G. E.*, 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 74, № 11. P. 5088—5090. <https://doi.org/doi:10.1073/pnas.74.11.5088>

*Woese C. R. et al.*, 1990. Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria and Eukarya / C. R. Woese, O. Kandler, M. L. Wheelis // *Proc. Natl. Acad. Sci.* Vol. 87, № 12. P. 4576—4579. <https://doi.org/10.1073/pnas.87.12.4576>

*Wogan N. F. et al.*, 2023. Origin-of-life Molecules in the Atmosphere after Big Impacts on the Early Earth / N. F. Wogan, D. C. Catling, K. J. Zahnle, R. Roxana // *The Planetary Science Journal*. Vol. 4, № 9: 169. <https://doi.org/10.3847/psj/aced83>

*Wöhler F.*, 1828. Über künstliche Bildung des Harnstoffs // *Annalen der Physik und Chemie*. Vol. 12. P. 253—256.

*Wolf E. T., Toon O. B.*, 2010. Fractal organic hazes provided an ultraviolet shield for early Earth // *Science*. Vol. 328, № 5983. P. 1266—1268. <https://doi.org/10.1126/science.1183260>

*Wolf Y. I., Koonin E.V.*, 2007. On the origin of the translation system and the genetic code in the RNA world by means of natural selection, exaptation, and subfunctionalization // *Biol. Direct*. Vol. 2: 14. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-2-14>

*Wollrab E. et al.*, 2016. Chemical Analysis of a “Miller-Type” Complex Prebiotic Broth: Part I: Chemical Diversity, Oxygen and Nitrogen Based Polymers / E. Wollrab, S. Scherer, F. Aubriet, V. Carré [et al.] // *Orig. Life Evol. Biosph.* Vol. 46, № 2—3. P. 149—169. <https://doi.org/10.1007/s11084-015-9468-8>

*Wolpert L. et al.*, 2019. *Principles of Development* / L. Wolpert, C. Tickle, A. M. Arias. Oxford University Press. 768 p.

*Wright S.*, 1931. Evolution in Mendelian Populations // *Genetics*. Vol. 16, № 2. P. 97—159. <https://doi.org/10.1093/genetics/16.2.97>

*Wyatt T. D.*, 2014. *Pheromones and animal behavior: chemical signals and signatures*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 405 p.

*Xiong Y., Eickbush T. H.*, 1990. Origin and evolution of retroelements based upon their reverse transcriptase sequences // *EMBO J*. Vol. 9. P. 3353—3362. <https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1990.tb07536.x>

*Xu J. et al.*, 2017. A prebiotically plausible synthesis of pyrimidine  $\beta$ -ribonucleosides and their phosphate derivatives involving photoanomerization / J. Xu, M. Tsanakopoulou, C. J. Magnani, R. Szabla [et al.] // *Nat. Chem*. Vol. 9, № 4. P. 303—309. <https://doi.org/10.1038/nchem.2664>

*Yahara K. et al.*, 2012. Genome-wide survey of mutual homologous recombination in a highly sexual bacterial species / K. Yahara, M. Kawai, Y. Furuta, N. Takahashi [et al.] // *Genome Biol. Evol.* Vol. 4, № 5. P. 628—640. <https://doi.org/10.1093/gbe/evs043>

*Yamaguchi M. et al.*, 2012. Prokaryote or eukaryote? A unique microorganism from the deep sea / M. Yamaguchi, Y. Mori, Y. Kozuka, H. Okada [et al.] // *J. Electron. Microsc.* (Tokyo). Vol. 61. № 6. P. 423—431. <https://doi.org/10.1093/jmicro/dfs062>

*Yan H., Liebig J., 2021. Genetic basis of chemical communication in eusocial insects // Genes. Dev. Vol. 35. P. 470—482. <https://doi.org/10.1101/gad.346965.120>*

*Yan H. et al., 2015. DNA methylation in social insects: how epigenetics can control behavior and longevity / H. Yan, R. Bonasio, D. P. Simola, J. Liebig [et al.] // Annu. Rev. Entomol. Vol. 60. P. 435—452. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-020803>*

*Yokobori S. I. et al., 2016. Birth of Archaeal Cells: Molecular Phylogenetic Analyses of G1P Dehydrogenase, G3P Dehydrogenases, and Glycerol Kinase Suggest Derived Features of Archaeal Membranes Having G1P Polar Lipids / S. I. Yokobori, Y. Nakajima, S. Akanuma, A. Yamagishi // Archaea. Vol. 2016: 1802675. <https://doi.org/10.1155/2016/1802675>*

*Yu H. et al., 2012. Darwinian evolution of an alternative genetic system provides support for TNA as an RNA progenitor / H. Yu, S. Zhang, J. C. Chaput // Nat. Chem. Vol. 4, № 3. P. 183—187. <https://doi.org/10.1038/nchem.1241>*

*Yutin N. et al., 2009a. Eukaryotic large nucleo-cytoplasmic DNA viruses: clusters of orthologous genes and reconstruction of viral genome evolution / N. Yutin, Y. I. Wolf, D. Raoult, E. V. Koonin // Virol. J. Vol. 6: 223. <https://doi.org/10.1186/1743-422X-6-223>*

*Yutin N. et al., 2009b. The origins of phagocytosis and eukaryogenesis / N. Yutin, M. Y. Wolf, Y. I. Wolf, E. V. Koonin // Biol. Direct. Vol. 26, № 4: 9. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-4-9>*

*Yutin N. et al., 2014. Origin of giant viruses from smaller DNA viruses not from a fourth domain of cellular life / N. Yutin, Y. I. Wolf, E. V. Koonin // Virology. Vol. 466—467. P. 38—52. <https://doi.org/10.1016/j.virol.2014.as06.032>*

*Zachar I., Boza G., 2020. Endosymbiosis before eukaryotes: mitochondrial establishment in protoeukaryotes // Cell Mol. Life Sci. Vol. 77, № 18. P. 3503—3523. <https://doi.org/10.1007/s00018-020-03462-6>*

*Zachar I., Szathmáry E., 2017. Breath-giving cooperation: critical review of origin of mitochondria hypotheses: Major unanswered questions point to the importance of early ecology // Biol. Direct. Vol 12, № 1: 19. <https://doi.org/10.1186/s13062-017-0190-5>*

Zahnle K. et al., 2020. Creation and Evolution of Impact-generated Reduced Atmospheres of Early Earth / K. J. Zahnle, R. Lupu, D. C. Catling, N. Wogan // The Planetary Science Journal. Vol. 1, № 1: 11. <https://doi.org/10.3847/PSJ/ab7e2c>

Zahnle K. et al., 2010. Earth's Earliest Atmospheres / K. Zahnle, L. Schaefer, B. Fegley // Cold Spring Harb. Perspect. Biol. Vol. 2, № 10: a004895. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a004895>

Zaia D. A. M., 2012. Adsorption of amino acids and nucleic acid bases onto minerals: A few suggestions for prebiotic chemistry experiments // International Journal of Astrobiology. Vol. 11, № 4. P. 229—234. <https://doi.org/10.1017/S1473550412000195>

Zaremba-Niedzwiedzka K. et al., 2017. Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity / K. Zaremba-Niedzwiedzka, E. F. Caceres, J. H. Saw, D. Bäckström [et al.] // Nature. Vol. 541, № 7637. P. 353—358. <https://doi.org/10.1038/nature21031>

Žerdoner Čalasan A. et al., 2018. Absence of co-phylogeny indicates repeated diatom capture in dinophytes hosting a tertiary endosymbiont / A. Žerdoner Čalasan, J. Kretschmann, M. Gottschling // Org. Divers. Evol. Vol. 18, № 1. P. 29—38. <https://doi.org/10.1007/s13127-017-0348-0>

Zhang L. et al., 2005. A simple glycol nucleic acid / L. Zhang, A. Peritz, E. Meggers // J. Am. Chem. Soc. Vol. 127, № 12. P. 4174—4175. <https://doi.org/10.1021/ja042564z>

Zhao M. et al., 2023. Oxygenation of the Earth aided by mineral—organic carbon preservation / M. Zhao, B. J. W. Mills, W. B. Homoky, C. L. Peacock // Nat. Geosci. Vol. 16. P. 262—267. <https://doi.org/10.1038/s41561-023-01133-2>

Zhaxybayeva O., Gogarten J. P., 2004. Cladogenesis, coalescence and the evolution of the three domains of life // Trends Genet. Vol. 20, № 4. P. 182—187. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2004.02.004>

Zhou K. et al., 2012. A novel genus of multicellular magnetotactic prokaryotes from the Yellow Sea / K. Zhou, W. Y. Zhang, K. Yu-Zhang, H. M. Pan [et al.] // Environ. Microbiol. Vol. 14. P. 405—413. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2011.02590.x>

*Zhi Y. et al.*, 2023. Direct production of molecular oxygen from carbon dioxide and helium ion collisions / Y. Zhi, Q. Guo, J. Xie, J. Hu [et al.] // *Commun. Chem.* Vol. 6, № 1: 267. <https://doi.org/10.1038/s42004-023-01074-2>

*Zhu P. et al.*, 2023. Correlated evolution of social organization and lifespan in mammals / P. Zhu, W. Liu, X. Zhang, M. Li [et al.] // *Nat. Commun.* Vol. 14: 372. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-35869-7>

*Zhu M. et al.*, 2008. Eight-armed Ediacara fossil preserved in contrasting taphonomic windows from China and Australia / M. Zhu, J. Gehling, S. Xiao, Yuan-long Zhao [et al.] // *Geology*. Vol. 36, № 11. P. 867—870. <https://doi.org/10.1130/G25203A.1>

*Zhu M. et al.*, 2010. Maintenance of heterocyst patterning in a filamentous cyanobacterium / M. Zhu, S. M. Callahan, J. S. Allen // *Journal of Biological Dynamics*. Vol. 4, № 6. P. 621—633. <https://doi.org/10.1080/17513751003777507>

*Zhou Y. et al.*, 2020. Purification Methods and the Presence of RNA in Virus Particles and Extracellular Vesicles / Y. Zhou, R. P. McNamara, D. P. Dittmer // *Viruses*. Vol. 12, № 9: 917. <https://doi.org/10.3390/v12090917>

*Zhou Z. et al.*, 2018. Two or three domains: a new view of tree of life in the genomics era / Z. Zhou, Y. Liu, M. Li, J. D. Gu // *Applied Microbiology and Biotechnology*. Vol. 102, № 7. P. 3049—3058. <https://doi.org/10.1007/s00253-018-8831-x>

*Zhu M. et al.*, 2008. Eight-armed Ediacara fossil preserved in contrasting taphonomic windows from China and Australia / M. Zhu, J. Gehling, S. Xiao, Yuan-long Zhao [et al.] // *Geology*. Vol. 36, № 11. P. 867—870. <https://doi.org/10.1130/G25203A.1>

*Zhuravlev Y. N., Avetisov V. A.*, 2006. The definition of life in the context of its origin // *Biogeosciences*. Vol. 3. P. 281—291. <https://doi.org/10.5194/bg-3-281-2006>

*Zhuravlev A.Yu. et al.*, 2011. The Palaeoscolecida and the evolution of the Ecdysozoa / A. Yu. Zhuravlev, J. A. Gámez Vintaned, E. Liñán // *Palaeontogr. Can.* Vol. 31. P. 177—204.

*Zintzaras E et al.*, 2002. “Living” under the challenge of information decay: The stochastic corrector model versus hypercycles / E. Zintzaras, S. Mauro, E. Szath-



máry // J. Theor. Biol. Vol. 217, № 2. P. 167—181.  
<https://doi.org/10.1006/jtbi.2002.3026>

*Zuber B. et al.*, 2006. Granular layer in the periplasmic space of gram-positive bacteria and fine structures of *Enterococcus gallinarum* and *Streptococcus gordonii* septa revealed by cryo-electron microscopy of vitreous sections / B. Zuber, M. Haenni, T. Ribeiro, K. Minnig [et al.] // Journal of Bacteriology. Vol. 188, № 18. P. 6652—6660. <https://doi.org/10.1128/JB.00391-06>