

ПРОГРЕССИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ И ХЕМАРОМОРФОЗЫ

Е.П. Гуськов, О.А. Бессонов, Ю.А. Жданов

- Скажите, *Ватсон*, Вам известны случаи, когда причина идет после следствия?

- Элементарно, *Холмс*. Это ситуация, когда врач следует за гробом пациента.

Любая самоорганизующаяся система действительна, если обладает тремя необходимыми элементами – источником энергии, информационной базой и способами их регуляции. Описывая жизнедеятельность клетки, авторы учебников предлагают простой стереотип: информация – это ядро; энергетика – это аденозинтрифосфорная кислота (АТФ); регуляция – это белки. Эволюционная биология, в которой рождаются и эфемерные, и долгоживущие спекуляции, обязана ответить на основные вопросы: как возникло удивительно слаженное взаимодействие этих трех систем, и почему это до сих пор остается тайной для большинства исследователей, несмотря на бесконечное количество публикаций? Кажется, единственный вопрос, ответ на который уже не вызывает дискуссий: когда?

Технологические системы имеют своих поименных создателей, поэтому исторически нетрудно понять, какой фактор оказался первичным для изобретения компьютера. Результаты прогресса техники очевидны – необходимо иметь электричество, магнитофон, того, кто его включает и регулирует звук. Почти всегда можно назвать имена тех, кто создает информацию, и тех, кто ею управляет. В технологии совершенствования цивилизации история почти всегда фиксирует имена создателей базовых элементов прогресса.

Можно ли эти технологические рассуждения применить к проблеме эволюции Живого? Или в отсутствие единого Творца сегодня

совершенно невозможно представить те процессы, которые начались на Земле около 4 млрд лет тому назад и организовали систему, которую мы называем Жизнь? Тем не менее можно не сомневаться, что первичными источниками прогресса должны быть энергия и механизмы ее трансформации органическими соединениями. Предполагается, что только они “запускают в жизнь” уже сложившиеся системы информации. Формальная логика подсказывает, что аналогии и гомологии – явления неравнозначные. Тем не менее это один из самых простых путей осознания той проблемы, которую биологи пытаются разрешить. Об устройстве живого организма мы судим, сравнивая и анализируя те многочисленные формы биоты, которые являются нашими современниками. О возникновении первичных организованных форм жизни мы рассуждаем ретроспективно, но степень достоверности этих рассуждений основывается только на логической конструкции, соотносящей результаты современных исследований с фактологией ископаемых свидетельств земной жизни.

Этапы последовательного усложнения биологических объектов в истории существования планеты и появление новых таксонов на основе морфофизиологического прогресса А.Н. Северцов назвал ароморфозами. «Под именем “ароморфозов” мы объединяем такие изменения организации и функций животных, которые, имея общее значение, *поднимают энергию жизнедеятельности организма животных*» (курсив наш. – Авт.) [1]. Энергия жизнедеятельности – это биохимические процессы, особенности преобразования которых и составляют базу молекулярной эволюции. Данная статья рассматривает переломные стадии в эволюции Живого как биохимические ароморфозы, предшествующие и предопределяющие ароморфозы физиологические и структурно-морфологические.

ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОСТЬ

Почти все крупнейшие общепризнанные концепции были сформулированы на рубеже XIX-XX столетий – клеточная и эволюционная теории, законы генетики, принцип

Гуськов Евгений Петрович – доктор биологических наук, профессор, директор НИИ биологии при Ростовском государственном университете, заведующий кафедрой генетики РГУ;

Бессонов Олег Аркадьевич – доктор геолого-минералогических наук, профессор кафедры геоэкологии и прикладной геохимии Ростовского государственного университета;

Жданов Юрий Андреевич – доктор химических наук, член-корреспондент РАН, председатель Северо-Кавказского научного центра высшей школы.

репликации наследственной информации и т.д. В этой связи уместно напомнить о некоторых несправедливо забытых идеях, имеющих отношение к проблеме биохимических ароморфозов – источники и движущие силы прогрессивной эволюции. К их числу относятся работы выдающегося американского палеонтолога Генри Осборна, который известен нам сегодня только как автор термина “адаптивная радиация”. Однако ему принадлежат, по меньшей мере, еще три крупных идеи. Первая – закон *тетраплазии*, который Осборн считал не менее фундаментальным, чем биогенетический закон. Он прошел значительную эволюцию с 1907 по 1934 г., и его суть сводится к следующим, вполне современным положениям:

1. Жизнь подчинена только законам термодинамики, опирающимся на третий закон Ньютона, и все ее свойства, в том числе и способность к развитию, определяются законами физики.

2. В основе всех жизненных процессов лежат механизмы передачи и превращения энергии.

3. Проявления жизни связаны с различными вариантами взаимодействия четырех неразделимых энергетических факторов эволюции: а) энергии неорганической среды; б) энергии протоплазмы и хроматина клеток тела, отвечающих за развитие организма; в) энергии хроматина зародышевых клеток; г) энергии живой среды.

Вторая идея – идея “*органического отбора*”. Г. Осборн полагал, что ни ламарковская, ни дарвиновская концепции движущих сил эволюции не могут объяснить органический прогресс. Задолго до появления идеи преадаптации, выдвинутой Л. Кено, он предложил “активный” путь возникновения новых признаков. Так, при переходе вида в новую среду обитания возникают онтогенетические изменения, имеющие ненаследственную природу, которые дают возможность группе пережить критический период в ожидании появления наследственных изменений, фиксирующих эту модификацию [2]. Эта идея, примирявшая ламарковский и дарвиновский адаптиогенез, оказалась особенно привлекательной для наших соотечественников – И.И. Шмальгаузена, В.С. Кирпичникова и Е.И. Лукина, которые внесли огромный вклад в анализ взаимоотношений между длительными модификациями и эволюционным процессом [3-5].

Третья концепция Г. Осборна – это закон *гомоплазии*, или *потенциальной гомологии* [6]. По этому закону организмы, принадлежащие к разным систематическим группам, демонстрируют четкое сходство своих признаков в силу автогенетических процессов, проходящих в зародышевой плазме. Так, у разных филогенетических групп новые бугорки коренных зубов возникают в строго определенных точках, что указывает на скрытую, или потенциальную, гомологию, предопределяющую пути развития независимо ни от условий среды, ни от естественного отбора. Может быть, впервые в истории биологии основы гомологической эволюции спускаются с морфологического уровня на клеточный.

Параллельные морфологические изменения в группах бесхвостых земноводных обнаружил и современник Г. Осборна – американский палеонтолог Эдвард Коп, который в 1868 г. назвал их *гомологическими рядами*. Идеология гомологических рядов в живой природе приобрела новую окраску после открытия Н.И. Вавиловым закона гомологической изменчивости [7]. Он, вероятно, первым попытался заложить под феноменологию явления химическую основу, сравнивая расположение сходных признаков таксонов с гомологическими рядами углеводов. Необходимость связать между собой закономерности химических реакций неорганического и органического мира, используя их в качестве “естественных ключей”, открывающих определенные “замки” для органического прогресса, проникнуты и работы Н.К. Кольцова, Л.С. Берга, А.В. Благовещенского [8-10] и др. К сожалению, эти идеи не нашли адекватного продолжения ни в нашей стране, ни за рубежом. Однако химики не упустили возможности использовать идеи Вавилова в решении своих задач [11].

Работы, посвященные данной проблеме, не стали знаковыми по многим причинам: отсутствие методологической базы для этих исследований, трудности, связанные с сопряжением биохимических и морфогенетических процессов, неиерархичность и динамичность биохимических циклов, отличающие их от строгой организации цельного многоклеточного организма. Фундаментальные монографии обычно посвящаются не эволюционной, а сравнительной биохимии [12], а в методологических работах выдвигается тезис о том, что биохимические изменения обусловлены морфологическими: “по мере морфологиче-

ского усложнения организмов в ходе эволюции возрастает степень их биохимической индивидуальности внутри вида” [13]. Однако есть основания полагать, что в истории эволюции органического мира могли соблюдаться иные закономерности.

ГЕНЕЗИС КЛЕТКИ

Модель возникновения жизни базируется на многочисленных определениях, из которых в качестве основного постулата мы выбираем следующее:

“Жизнь – это способность системы запасать энергию и выполнять работу независимо от конкретных условий внешней среды за счет каталитических процессов переноса электронов органическими молекулами”. А поскольку основой всех энергетических процессов жизни является кислород, то Жизнь можно трактовать как *способность поддерживать состояние динамического неравновесия внутриклеточных про- и антиоксидантных процессов.*

В процессе доклеточной эволюции материи (мы придерживаемся концепции происхождения жизни естественным путем) и появления органических молекул из абиотических элементов протопланетного вещества имеет смысл выделить главные составляющие химической эволюции, которые можно назвать *ведущими хемароморфозами.* К ним относятся: *биохимические преобразования информации, регуляции и энергетики,* а также способы их сопряжения и взаимодействия. Именно они привели к возникновению клеток.

Несмотря на то, что физико-химические условия для ранних этапов синтеза органических элементов в криптобиогее изучены и обсуждены достаточно полно, до сих пор на многих гипнотически действует идея о том, что Жизнь зародилась в благополучном теплом Океане, где ее примитивные формы проявляли свою биологическую активность, купаясь в “бульоне из аминокислот” [14-17]. Даже если в то время и существовала гидросфера, она представляла собой среду, насыщенную агрессивными и ядовитыми для органических молекул соединениями, в частности, цианидом водорода, нитрилами, формальдегидом, HCl, HF, HBr и т.д. [18, 19]. Температура субстрата могла превышать 100°C, и вода должна была находиться в атмосфере в виде пара. Поэтому многие авторы полагают, что спонтанный синтез органики осуществлялся

главным образом на континентах [20-23].

Не менее привлекательна гипотеза о том, что синтез органических соединений проходил в водно-капельно-пылевом слое атмосферы Земли [24]. Вулканическая пыль, а возможно в еще большей степени, твердые частицы, насыщавшие атмосферу в результате ударов о Землю метеоритов и поставлявшие энергию для химических превращений, служили матрицами синтеза полимерных компонентов [25, 26]. По Л. Дж. Хендерсону, такая ситуация могла сыграть важную роль в формировании “приспособленности среды” [27]. При этом синтезирующиеся в атмосфере органические соединения “стекали” в Океан, постепенно создавая благоприятные условия для биогенеза [28, 29]. Вероятно, и простейшие автотрофы могли возникать в атмосфере, разрушаясь и ресинтезируясь до тех пор, пока океаническая среда не оказалась адаптированной к их обитанию. Должен был пройти длительный латентный период, в котором формировались многоуровневые системы защиты от таких перманентных факторов среды, как *свободные радикалы.* Истинно Жизнь появилась тогда, когда биополимерная система приспособилась не только инактивировать деструктивные свойства кислородных радикалов, но и сумела инвертировать их в источник внутренних контролируемых энергетических процессов. Именно автотрофы должны были подготовить органическую “почву” для появления и функционирования гетеротрофов, со временем создав достаточный объем “съедобной” органики.

Как уже было сказано, любая самоорганизующаяся система может существовать в том случае, если имеет три основных элемента. Но поскольку индивидуальная жизнь не вечна, в эволюции Живого решающим становится дополнительный фактор самоорганизующейся системы – ее способность продуцировать в поколениях *информацию, энергетику и регуляцию.*

Наименее разработана проблема *возникновения и реализации информации,* заключенной в геномах протобионтов. Поэтому формализовать ее сегодня почти невозможно, несмотря на все достижения генетики. Некоторые палеобиологи полагают, что на начальных этапах зарождения жизни информация существовала в виде “*протогенама*”, который дифференцировался по мере появления дискретных элементов жизни. Каждый из этих элементов получал свою “дозу” информации в

виде нуклеиновых кислот (НК), которая в процессе дальнейшей эволюции или упрощалась, или усложнялась. Другие считают, что носители информации возникли *однократно* у одной или немногих протобиоформ, а в дальнейшем, реплицируясь и дублируясь, они наращивали количество и разнообразие информации. Первую ситуацию можно назвать “избыточной” монофилией, вторую – “строгой”.

Удивительно, что в эволюционной биологии, посвященной проблеме происхождения клетки, очень много внимания уделяется возникновению белков и нуклеиновых кислот и почти совершенно выпадает из поля зрения проблема эволюции энергетических систем. Сегодня на роль “прародителей” всех современных энергетических ловушек претендуют порфирины. Производные порфиринов входят в состав гемопротеидов (гемоглобин, миоглобин), гемсодержащих ферментов (цитохромы, каталаза, пероксидаза) и хлорофилла растений. Очевидно, что в истории Земли первым энергетическим ароморфозом, предшествовавшим возникновению Живого, было появление значительного количества порфиринов.

В биологических системах исходными веществами для синтеза порфиринов, в частности гема, служат только два соединения – *сукцинил-КоА* (промежуточный продукт цикла Кребса) и *глицин*. Однако сам процесс синтеза требует участия, по меньшей мере, шести ферментов. Учебники по органической химии свидетельствуют, что синтез порфиринов в природных условиях из соединений, наиболее широко распространенных в абиогее, мог быть достаточно простым. Следует отметить, что процессы синтеза активно идут в атмосфере азота, но не в водной среде [17, 18]. Это еще раз подтверждает справедливость гипотезы синтеза данных соединений на континентах или в атмосфере.

Различия фотохимических реакций растений и пурпурных микроорганизмов исследовала группа Г. Гаффрона [30]. Пурпурные бактерии не выделяют кислород, могут жить в аэробных условиях, не обладают ни эффективным дыханием, ни эффективным брожением и способны развиваться только на свету. Их пигментный комплекс, поглощающий световую энергию, поразительно сходен с пигментами растений. Он также состоит из хлорофиллов, цитохромов, пиридиннуклеотидов, флавинов, хинонов, ферредоксина и непрочно

связанных металлов. Позднее было выяснено, что фотохимические системы в биологических организмах – от бактериальных до многоклеточных – способны регулировать фототаксис, тропизм и дифференцировку. Здесь основную роль играет система фитохрома, которая в отличие от системы хлорофилла использует свет только как сигнал, а не как основной источник энергии. Причем фитохром реализует один квант, в то время как хлорофиллу необходима совокупность двух актов поглощения света. Впрочем, большинство физиологов растений считают, что появление двухквантовой системы возникло только после возникновения клетки.

Порфирины обладают, по сравнению с другими классами флуоресцентных пигментов (в частности, флавинами), замечательной устойчивостью к разнообразным физическим деструктивным факторам. Эти свойства позволили Г. Гаффрону в 1955 г. высказать гипотезу о том, что порфирины служили природными катализаторами абиотических химических процессов задолго до того, как они стали необходимыми компонентами живой клетки [31]. И пока на Земле не появились белковоподобные соединения, преодолевать высокие барьеры энергии активации без помощи других катализаторов были способны только фотохимические реакции. Причем после того, как энергия уже была затрачена на молекулярные перегруппировки, фотохимические реакции становятся практически необратимыми. “Не исключено, что некоторые реакции обмена, например, фосфорилирование и дыхание, возникли первоначально как частные реакции, протекавшие вблизи пигмента, возбужденного светом; лишь позднее они выделились в независимые процессы обмена” [30, с. 455]. Кроме того, Г. Гаффрон считает, что на ранних этапах эволюции тепловые и химические источники энергии играли не столь значительную роль, как фотохимические, поскольку эффективность акта поглощения света составляет 100% (молекула либо поглощает определенный квант света, либо нет), и эту “эффективность” первичного акта просто нельзя усовершенствовать. Однако далее в процессе биохимической эволюции совершенствуется именно *качество* использования энергетических возможностей – эффективность квантового выхода реакции.

После того, как в результате фотолиза воды (или иных физико-химических процессов, происходивших в геологической истории

нашей планеты) и возникновения озонового “экрана”, задерживающего коротковолновое излучение, порфирины обеспечили эффективное использование энергии, получаемой от длинноволнового излучения и видимого света, превращение восстановительной атмосферы в окислительную частично сопровождалось образованием перекиси водорода, возникающей в процессе фотолиза воды. Этому могли препятствовать порфирины типа гема, потому что включение в них трехвалентного железа приводит к тысячекратному возрастанию каталитической активности в процессе разложения перекиси водорода. Несомненно, что изменение (или чисто химическая эволюция) структуры порфиринов привело к различиям в ароморфной эволюции, разделившим царства животных и растений. У растений порфирин (хлорофилл) непосредственно захватывает кванты света, а у животных порфирины (цитохромы) добывают энергию, отщепляя электроны от субстрата, и передают ее по цепи переноса электронов отдельными квантами с образованием АТФ и воды. При этом парадоксальность различий в энергетических системах между растениями и животными, по мнению В.П. Скулачева, заключается в том, что обе они возникли в результате “раскрытия” циклической цепи фотосинтезирующих бактерий [32]. Он полагает, что единственная модификация, отличающая дыхательную цепь от редокс-цепи фотосинтезирующих бактерий, заключается в том, что система “бактериохлорофилл – первичный акцептор” заменена цитохромоксидазой. Сегодня эти представления хорошо подкреплены экспериментально [33].

Можно только догадываться о последовательности этапов возникновения системы взаимодействия между порфиринами, белками и НК. К сожалению, “биохимические ископаемые”, осколки древних этапов жизни, никак не дают прямые ответы на эти вопросы [34]. Можно лишь предполагать, что появление клеточной оболочки, или мембраны, могло быть только последним штрихом, завершившим индивидуализацию энергетических, регуляторных и информационных систем. Это знаменует собой завершение случайных биохимических взаимодействий, которые ранее сопрягались в открытом пространстве. Появление мембран связано с необходимостью как сокращения затрат расхода энергии на “внешнюю” среду, так и индивидуализации “внутренней” среды. Казалось бы, что проблема происхождения мембран как пер-

вично нестабильной белковолипидной структуры достаточно разработана и экспериментальные данные о возможности получать замкнутые сферы, соответствующие по химической природе современным мембранам, несомненны. Тем не менее остается загадкой, что же действительно произошло в момент образования протоклеток. Этот мощный хемарморфоз можно трактовать и как акт случайного симбиоза, и как целенаправленный химический процесс.

Реакции, происходящие в растворах, не способны создавать сколь-либо значимые запасы энергии, но клетки могут использовать специфические энергетические связи для установления контакта живой системы с “внутренней” и “внешней” средой. В клетке энергия неподвластна жесткому контролю “растворных” химических реакций, поскольку внутреннее богатство химических ингредиентов и новых процессов взаимодействия внутри “протоплазмы” уже практически не подчиняется элементарным химическим процессам внешней среды и сами клетки становятся трансформаторами внешних химических процессов.

Порфирины – “захватчики” энергии, но в системе необходимы и ее “хранители”. Каждому школьнику известно, что:

а) концентрация химических элементов в земной коре для основных химических элементов примерно соответствует их содержанию в организме;

б) биологические молекулы содержат в основном четыре элемента, существующие на Земле в газообразной форме – кислород, углерод (в виде CO_2), водород и азот (65, 18,5, 9,5 и 3,3% от веса тела, соответственно);

в) единственный элемент, содержание которого составляет в земной коре 0,07%, а в организме 1% (!), – это фосфор.

Хотя относительное химическое содержание фосфора в космосе на шесть порядков ниже, чем содержание водорода, и на два–три порядка ниже содержания углерода, кислорода и азота, его функциональное разнообразие уникально – нет ни одного биологического процесса, в котором соединения фосфора не принимают участия – от накопления энергии до образования дентина (зубной эмали).

Это единственный и незаменимый хранитель энергетики и, соответственно, всех других свойств жизненных систем. Живые организмы в сложной цепи взаимоотношений, называемой “пирамидой Элтона”, используя сложные трофические связи, сохраняют “био-

логический” фосфор планеты. Именно благодаря фосфору реализуется одно из существенных физических отличий в использовании энергии живыми и неживыми системами. В мертвой природе молекулы, нуждающиеся в энергии и поставляющие ее, вступают в непосредственный контакт друг с другом, в то время как в живых системах энергия, освобождаемая в одном месте, передается для использования на весьма значительное расстояние благодаря АТФ.

Участие фосфатов в ранних этапах эволюции планеты мало изучено, поэтому некоторые публикации даже двадцатилетней давности все еще остаются актуальными [35]. Известно, что синтез нуклеозидов в модельных условиях не происходит, если в среде отсутствуют фосфаты. Высокомолекулярные полифосфаты могли запасать энергию и трансфосфорилироваться с образованием пиродифосфата. Построение моделей эволюции фосфорного обмена до сих пор связано с двумя трудностями: проблемой концентрирования фосфатов из очень разбавленных растворов и проблемой термодинамической активации ортофосфата при образовании органических фосфорных соединений. Если вторую проблему должны решать химики, то первая имеет непосредственное отношение к эволюционной биологии.

Есть несколько важных свойств фосфора, которые значительно влияют на характер биологических процессов:

1. Фосфор способен реагировать и образовывать связи с большим количеством химических элементов: металлами, бором, галогенами, серой, селеном, водородом и др. Однако в органических молекулах живых клеток, за небольшим исключением, фосфор обычно образует валентные связи *только с атомами кислорода*. Такое ограничение взаимодействия с другими элементами связано с тем, что большинство фосфорорганических соединений относятся к сильным ядам.

2. Основными хранителями и поставщиками энергии в клетках являются либо полифосфаты, либо АТФ. Роль аккумуляторов энергии играют и фосфагены – аргининфосфат (у беспозвоночных) и креатинфосфат (у большинства позвоночных). Следовательно, фосфорилированные соединения также “фиксируют” определенные этапы эволюции ароморфозов и дифференцировку систематических групп.

3. Возможность накопления и использо-

вания фосфора биологическими объектами зависит от концентрации кислорода как во внешней, так и внутриклеточной среде, поэтому скорость эволюционных преобразований живых систем определяется коэволюцией кислорода и фосфора.

4. Фосфор, вследствие его незначительного содержания в земной коре и океанах, играет более существенную роль как “ограничитель количества жизни”, нежели кислород, углерод, водород и азот, ресурсы которых значительно превышают общий “объем жизни” на Земле.

Элементный состав вод открытого Океана идентичен составу планктона, а относительное распределение карбоната, нитрата и фосфата близко к соотношению 106 : 16 : 1. М. Холман показал, что в таком же соотношении атомы поглощаются в процессе фотосинтеза и выделяются при дыхании [36]:



По данным палеоэкологов и геохимиков, такое биоэнергетическое равновесие отражает ситуацию, которая сложилась около 3-3,5 млрд лет назад и сохранялась неизменной еще около 2 млрд лет. В течение этого периода эволюционный процесс как бы застыл, подтверждая мысль Э. Бауэра о том, что равновесные состояния и эволюция живых систем – явления несовместимые [37]. Разрушить это равновесие мог только некий глобальный фактор, индуцировавший нарушение стабильности обмена кислородом и углеродом между автотрофами и гетеротрофами.

Полагают, что ускорение темпов эволюции началось примерно 1 млрд 200 млн лет тому назад – время, когда обнаруживаются первые ископаемые остатки многоклеточных организмов. Эндью Холл считает, что возникновение изменчивого мира макроскопических многоклеточных животных и преодоление экологического барьера между ним и стабильным вселенским миром водорослей и одноклеточных организмов произошли только благодаря такому физическому событию, как увеличение концентрации кислорода в атмосфере [38]. Впервые эта идея была высказана в 60-е годы Ралфом Нерсалом, позднее поддержана многими геохимиками, в частности Престоном и Клаудом. Количественную оценку динамики содержания кислорода на протяжении истории Земли попытались дать Ллойд Беркнер и Лористон Маршалл, которые по-

стулировали гипотезу “кислородного контроля” биологической эволюции [39, 40]. На основе расчетных данных они показали, что до конца протерозойского эона концентрация атмосферного кислорода не превышала 1% от его современного содержания, и это был критический порог, сдерживающий активность эволюции сложившихся к тому времени биологических сообществ. Хотя эта гипотеза в ряде деталей подверглась критике и уточнениям со стороны западных и отечественных палеогеохимиков, в частности А.Б. Ронова и М.И. Будыко [41, 42], в целом она еще не потеряла своей актуальности.

Итак, происхождение многоклеточных действительно связано с превышением баланса продукции кислорода над диоксидом углерода, и здесь следует отметить несколько моментов:

Первый – скачок концентрации кислорода произошел в течение довольно короткого геологического времени.

Второй – весь современный кислород имеет биогенное происхождение.

И третий – этот кислород уже практически не расходовался на окисление минеральных компонентов геосферы, не утилизировался гетеротрофами в значительных количествах и стал накапливаться в атмосфере.

Тем не менее вопрос о том, что явилось причиной нарушения баланса газов в атмосфере, до сих пор остается невыясненным. Часть исследователей полагает, что произошел количественный “взрыв” одноклеточных автотрофов за счет увеличения содержания диоксида углерода в результате активации вулканических выбросов. Однако палеонтологическими данными достаточно убедительно это не подтверждается. Другие исследователи, в частности ранее упомянутый Э. Холл, считают, что процесс накопления кислорода усиливается “не тогда, когда образуется больше органического вещества, участвующего в фотосинтезе, а когда его больше захоранивается в осадках... Поскольку при удалении органического вещества при его захоронении количество органики, потребляющей кислород для дыхания, снижается, конечным результатом будет рост содержания кислорода” [38, с. 31]. Эта гипотеза имеет тоже немало слабых мест. Например, она не отвечает на вопрос, почему одноклеточные гетеротрофы должны были “захораниваться”, а автотрофы этой участи избегали? Тем более, что в то время и тем и другим как одноклеточным все еще было даровано “бессмертие”.

Решение этого вопроса нам представляется абсолютно нестандартным. Увеличение количества кислорода в атмосфере вызвано появлением многоклеточных растений; их взрывной фотосинтез и создал ту атмосферу, которая, в свою очередь, стимулировала появление многоклеточных животных, т.е. *кислород – не причина, а следствие многоклеточности*. Хотя биохимическая база для становления многоклеточности у растений и животных принципиально сходна, ароморфные различия способов получения энергии предопределили кардинальные расхождения дальнейших путей биохимической эволюции.

ИСТОРИЯ МНОГОКЛЕТОЧНОСТИ

Проблема причин и способов появления многоклеточности до сих пор остается дискуссионной.

Некоторые исследователи полагают, что многоклеточность возникла “изнутри” в результате процессов дифференцировки одноклеточных организмов. Их доводы сводятся к тому, что существует большая группа полиэнергидных (многоядерных) простейших, сохранивших многоядерность, которая и могла стать основой внутриклеточной дифференцировки на отдельные связанные между собой “протоклетки” [43].

Многие протистологи считают, что одноклеточные формы типа жгутиконосцев *Polymastigina* “уже оставили позади клеточную стадию” [44].

Третьи полагают, что многоклеточность явилась следствием нерасхождения идентичных клеток с их последующей специализацией. Нередко *Protozoa* (простейшие) в результате отсутствия цитокинеза после ряда митотических делений образуют колонии, которые состоят из дочерних клеток [45].

Четвертые доказывают, что многоклеточность – это результат реализации такой формы колониальности, которая допускает возможность возникновения высокоорганизованного интегрированного метазоона на базе объединения нескольких организмов-клеток [46]. В этом случае, как например у *Volvox* (род вольвоксовых водорослей), колониальные формы обладают многими признаками многоклеточных: клетки разделены на соматические и половые, существуют различия мужских и женских половых клеток, а также осевая дифференциация клеток на переднем и заднем полюсе и т.д.

М. Рутген не без основания предполагает, что колониальность явилась следствием защитной реакции живых клеток на токсическое действие кислорода в некоторых океанических районах, называемых “кислородными оазисами” [47]. И в то же время сторонники каждой из вышеизложенных гипотез соглашаются с тем, что переход к многоклеточности не был ни длительным, ни растянутым во времени процессом и свершился, с точки зрения геологического времени, необычайно быстро.

Удивительно, что такой важнейший ароморфоз, как многоклеточность, широко обсуждают систематики, морфологи, физиологи, цитологи и другие, хотя мнение биохимиков для решения этого вопроса могло бы быть наиважнейшим. Более того, если происхождение Metazoa (многоклеточные животные) как ключевой ароморфоз обсуждается постоянно уже второе столетие, то происхождение Metaphyta (многоклеточные растения), похоже, мало кого интересует. Однако акселерацию ароморфной эволюции определила именно эта группа, “пожертвовавшая” собой ради прогресса Zoon.

Увеличение концентрации продуцируемого растениями кислорода явилось наиболее вероятной причиной их внезапного перехода к многоклеточности, которая, в свою очередь, резко интенсифицировала процессы фотосинтеза и в очень короткий срок изменила состав атмосферы. Кстати говоря, наземные растения, представленные сегодня почти исключительно многоклеточными формами, в процессе фотосинтеза продуцируют в пересчете на сухое вещество 100–172 млрд т органической массы в год, а растения морей и океанов – всего 60–70 млрд т.

Колониальность подготавливала переход к многоклеточности, но решающим шагом, повлекшим за собой необратимость многоклеточного существования, стало появление цитоплазматических нитей, соединяющих между собой протопласты соседних растительных клеток – плазмодесм. Почти кристаллическая упаковка целлюлозных волокон связана матриком – межклеточным веществом, включающим в себя *гемиллюлозу*, *пектин* и *экстенсин* – белок, который содержит редкую аминокислоту *оксипролин*. Для этой аминокислоты нет соответствующих кодонов в геноме, и она образуется только в результате ферментативного окисления пролина в полипептидной цепи. Сходство биохимической основы возникновения многоклеточности у растений и животных подтверждается тем, что в состав коллагена –

фибрилярного белка (обнаружен только у многоклеточных животных), являющегося основой соединительной ткани и обеспечивающего ее прочность, также входят аминокислоты *оксипролин* и *оксилизин* (присутствует в фосфатидах некоторых бактерий).

Фотосинтез породил немало проблем, связанных с защитой цитоплазмы и органоидов растительной клетки от активных форм кислорода. Поэтому эволюция внутриклеточных систем постоянно балансировала между совершенствованием фотосинтетического аппарата и оптимальной защитой от разрушительных последствий контакта биополимеров с кислородом и производными от него свободными радикалами. Одноклеточные эукариоты совершенствовали фотосистемы и антенный комплекс, параллельно решая задачу “приручения” кислорода. В решении этой задачи важнейшая роль принадлежит углеводам. Большинство биохимиков, исследующих ранние этапы происхождения биоэнергетических процессов, считает, что углеводов в среде было мало. Кроме того, и современные фотосинтезирующие бактерии не могут использовать углеводы, несмотря на наличие у них гликолитических ферментов. В то же время растения и многие микроорганизмы в отличие от животных могут синтезировать углеводы из жирных кислот благодаря ферментам *изоцитрат-лиазы* и *малат-синтазы*, которые были либо утрачены в процессе эволюции гетеротрофов, либо, скорее всего, и не появлялись у животных вообще, став еще одним дивергентным рубежом хемароморфной эволюции.

Полимеризация сахаров у многоклеточных является ферментативно-зависимым процессом, однако экспериментально показано, что мутаротация, гидролиз и поликонденсация глюкозы могут осуществляться в определенных условиях и неферментативным путем [48]. Способность молекул углеводов использовать кислородные мостики для образования гликозидной связи между 1 и 4 атомами углерода оказалась беспрецедентной находкой, которая предопределила дальнейшие пути эволюции растительных и животных организмов. Многие их структурные и функциональные особенности оказались реализованными только благодаря этому процессу, который по каким-то причинам совпал по времени с резким увеличением концентрации кислорода в атмосфере. Вероятно, что какие-то кислородзависимые процессы стимулировали синтез внеклеточных структурных полисахаридов (целлюлозы, ксилана, гиала-

лурановой кислоты) и пептидогликанов клеточной стенки бактерий, предшественниками которых являются нуклеозиддифосфатсахара. Следует отметить, что различные царства органического мира легко различаются и по строению структурных полисахаридов.

Одним из представителей структурных полисахаридов является целлюлоза, заключающая в себе более 50% всего углерода атмосферы. Ее содержание в древесине составляет около 50%, а в хлопке – почти 90%. Практически вся целлюлоза является внеклеточным веществом, и этот факт оказался решающим для понимания происхождения многоклеточности. Как компонент клеточных стенок целлюлоза выполняет множество функций, из которых выделяют две основные – регуляция осмотических функций и противодействие физическим нагрузкам.

У животных полисахариды также обеспечивают межклеточные взаимодействия. Особая роль принадлежит гиалурановой кислоте, которая, с одной стороны, выполняет роль межклеточной “смазки”, а с другой – как бы фиксирует межклеточные контакты. Это линейный полимер, основной единицей которого является дисахарид, соединенный 1-3 связью, а дисахаридные единицы соединены между собой 1-4 связью, как в молекуле крахмала. В структурных компонентах многоклеточных беспозвоночных важную роль играет полисахарид хитин – главный элемент твердого наружного скелета насекомых и ракообразных, а оксипролинсодержащий белок входит в состав конхиолина – наружного слоя раковины (периостракума).

В этой связи хотелось бы напомнить интересную гипотезу К. Тоува [49]. Считается, что в начале кембрия возросла щелочность водоемов. Это облегчило накопление биогенных фосфатов и карбонатов, а также формирование раковинных организмов. К. Тоув же обратил внимание на то, что в основе биогенеза опорной соединительной ткани многоклеточных – коллагена, а также конхиолина, образующего основу раковин моллюсков, лежит молекулярный кислород, в отсутствие которого синтез коллагена блокируется. В атмосфере бедной кислородом его молекулы используются для поддержания основных биоэнергетических нужд клетки. Избыток же кислорода вызывает необходимость либо его выведения из внутренней среды, либо прочного связывания. Тоув считает раковины явлением, которое не вызвано отбором; более того, по его мнению, они стимулировали “переадаптацию”, закрывшую путь

прогрессивной эволюции этой группе многоклеточных.

Многоклеточность разрушила равновесное состояние биосферы, сохранявшееся в течение почти 3 млрд лет, и спровоцировала резкое ускорение темпов эволюции. Важно, что все многообразие биоэнергетических процессов (в виде экзотических осколков метаболизмов) сохранилось от далекого прошлого у прокариотов, а три основных способа добывания энергии – брожение, фотосинтез и дыхание – у представителей современных доминирующих царств жизни остались весьма сходными.

РАЗМНОЖЕНИЕ И МЕТАБОЛИЗМ

Важнейшей движущей силой прогрессивной эволюции является половой процесс. Половое разделение возникает еще у прокариот, которые могут различаться по фактору фертильности, но достигает максимального многообразия у одноклеточных эукариот. Так, у хламидомонад обнаружено существование шести-восьми “полов”, продуцирующих несколько вариантов “мужских” и “женских” гамет. Процесс образования гамет у высших организмов – мейоз – впервые появляется у простейших. Причем у них встречаются все три вида мейоза: *зиготный*, присущий грибам и водорослям, *гаметный*, наблюдающийся у всех многоклеточных животных и некоторых низших растений, и *спорный*, характерный для высших растений. Половое размножение приводит к образованию зигот с перекомбинированными родительскими задатками, что обеспечивает высокую степень генетической гетерогенности вида. Эту задачу вполне успешно решали гермафродиты, но именно раздельнополость открыла необычайно широкие возможности для реализации крупных эволюционных преобразований филума. Природа поставила перед собой чрезвычайно сложную задачу создания раздельнополости – как можно зиготе, совместившей отцовские и материнские свойства, в процессе онтогенеза реализовать себя только в одной из ипостасей?

Постулат А. Вейсмана о том, что половые клетки являются единственными носителями зародышевой плазмы, передающими информацию от яйца через взрослый организм к новым половым клеткам, дал новый толчок для понимания механизмов эволюционного процесса [50]. Зигота, как показано на многочисленных объектах, после нескольких пер-

вых делений дифференцируется на клетки соматического и генеративного направления. При этом в некоторых случаях зародышевые клетки программируются даже в ооцитах. Сто лет назад Т. Бовери первый обнаружил в яйцах аскариды гранулы, которые определяют характер половых клеток. Позднее половые детерминанты были обнаружены у всех видов животных. Бунур [51] выделил у бесхвостых амфибий “половую цитоплазму” на вегетативном полюсе оплодотворенного яйца, представляющую собой гранулы, обогащенные РНК. Он сформулировал три правила непрерывности зародышевого пути:

1. Линия половых клеток родителей переходит в линию клеток потомков и проявляется на ранних этапах развития эмбриона.

2. Половые клетки определяются цитоплазматическими детерминантами, богатыми РНК, при этом само ядро не играет существенной роли в разделении половых клеток.

3. Дифференцировка половых и соматических клеток происходит независимо друг от друга.

Эти положения получили множество экспериментальных доказательств [52–54]. Гомогенат вегетативного полюса оплодотворенного яйца, введенный в облученные ультрафиолетом яйца, восстанавливал утраченный ими процесс формирования первичных половых клеток. Как показал в своем обзоре Е. Эдди [55], цитоплазматические половые детерминанты обнаруживаются практически у всех представителей царства животных. Полагают, что морфогенетическая активность оплодотворенного яйца обуславливает развитие первичных половых клеток и связана с наличием в цитоплазме полового детерминанта, который, “по-видимому, имеет ядерное происхождение” [56].

Здесь возникает несколько проблем. Если ядро определяет характер развития тотипотентных клеток, то почему ранние этапы онтогенеза отданы под контроль цитоплазмы, которая формирует зародышевый путь в результате достаточно непростых морфогенетических процессов? Почему жесткий генетический контроль дифференцировки половых и соматических клеток на ранних этапах развития осуществляется цитоплазмой, слабо регулируемой ядром? Экспериментально показано, что генетически запрограммированные первичные половые клетки могут быть инвертированы воздействием каких-то секретов соматических тканей гонады. Может быть,

именно здесь, в процессе дифференцировки полового и соматического путей развивающейся зиготы, необходим биохимический лаг, определенная доза “свободы” для морфогенетических биополимеров? Почему первичные половые клетки закладываются далеко от зачатка будущей гонады и “продельывают большой путь, чтобы достигнуть места их дальнейшей дифференцировки” [57]?

Характерно, что для реализации одного из важнейших биохимических ароморфозов природа использовала в качестве субстрата такое широко распространенное соединение, как *холестерин* – обычный компонент клеточных мембран. Холестерин нерастворим в воде, легко экстрагируется из клеток эфиром, хлороформом или горячим спиртом. В больших количествах он содержится в плазматических мембранах клеток животных. Дрожжи, грибы и высшие растения холестерин не содержат, бактерии также не имеют стеринов.

У позвоночных в процессе образования гормонов холестерин сначала подвергается действию *десмолазы*, что приводит к образованию *прегненолона*, который под действием двух других ферментов образует *прогестерон*. Прогестерон в результате трех ферментативных реакций превращается в мужской половой гормон – *тестостерон*. В свою очередь, тестостерон посредством еще двух последовательных реакций преобразуется в эстрогены – *эстрон* и *эстрадиол* (см. схему).

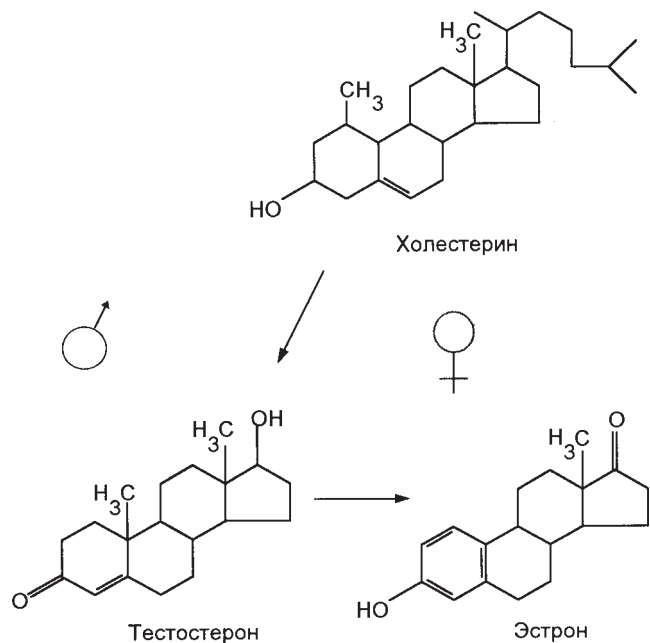


Схема образования половых гормонов у позвоночных

Такой простой и изящный биохимический механизм “запуска” определения пола имел далеко идущие физиологические, морфологические и поведенческие последствия, причем он не очень жестко детерминирован генетическими системами. Более того, у некоторых позвоночных, способных в течение онтогенеза изменять пол, генетический контроль оказывается вторичным процессом по сравнению с относительной свободой действия молекулярно-биохимических детерминант. При детальном рассмотрении процессов фиксации в геноме последовательности некоторых биохимических реакций создается впечатление, что многие биохимические макромолекулы изначально пользуются довольно широкими возможностями “свободы действия”. Эти молекулы представляют собой нечто вроде внутрисистемного “арьергарда”, “разведотряда”, находящего оптимальные пути для адаптивных реакций клеток. И только после многократной апробации они попадают под более или менее жесткий контроль генотипа, фиксируясь в нем как детерминированная индуцибельная система. Вполне вероятно, что филогенетически апробированные закономерные последовательности ароморфозов в значительной степени определяются “случайным поиском” на биохимическом уровне, который потом закрепляется геномом, что означает “обратной дороги нет”.

Некоторые закономерности “свободного” биохимического поиска возможностей ароморфных преобразований хорошо прослеживаются на примере эволюции обмена конечных продуктов азотистого метаболизма в классе позвоночных.

У аммонителлических организмов – хрящевых и костных рыб – в процессе катаболизма аминокислот образовавшийся аммиак присоединяется к глутаминовой кислоте. Этот процесс образования глутамина контролируется ферментом *глутаминсинтетазой* (у кишечной палочки такой мультивалентный аллостерический индуцибельный фермент модулируется 8 продуктами глутамина – донора аминогрупп). В почечных канальцах позвоночных от глутамина отщепляется свободный аммиак, который поступает непосредственно в мочу и выводится из организма. Например, у амфибий головастик выделяет аммиак. А взрослые лягушки после метаморфоза ведут себя как уреотеллические организмы – у них аммиак выделяется в виде мочевины. Последняя образуется, когда фермент *аргина-*

за гидролитически расщепляет аргинин; второй продукт этой реакции – *орнитин*. Большинство наземных позвоночных аммиак выводит в виде мочевины.

А урикоделлические организмы – рептилии и птицы, потребляющие незначительные количества жидкости, избавляются от аммиака только благодаря конечному продукту обмена пуринов – *мочевой кислоте*.

Таким образом, биохимические предпосылки для прогрессивной эволюции формируют несколько взаимозависимых уровней с широким диапазоном реакций – от возникновения раздельнополости до катаболита азотистого обмена.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Отсутствие заметного прогресса в области изучения биохимических механизмов прогрессивной эволюции связано с трудностями в решении многих методологических и методических проблем. Во-первых, отсутствует классификация хемароморфозов. В первом приближении можно выделить *энергетические, информационные и регуляторные хемароморфозы*, которые, в свою очередь, подразделяются на консервативные и варибельные. Так, энергетические ароморфозы, весьма разнообразные у одноклеточных, после разделения царств животных и растений консервативны у гетеротрофов, но преобразовывались у автотрофов. Для ядерного хроматина в процессе повышения уровня организации значение чисто химических преобразований биополимеров весьма незначительно. Ведущую роль здесь играют количественные и структурные изменения, но с точки зрения богатства хемароморфозов этот блок жизнедеятельности также весьма консервативен. Наиболее подвержена химическим преобразованиям регуляторная – белковая часть Жизни, представляющая собой протоплазму. Она ответственна за адаптивные реакции, не “согласованные” с ядром, выполняет все функции по защите ядра от неблагоприятных воздействий и осуществляет свободное взаимодействие между всеми основными элементами клетки, тканей, органов и целостного организма.

Проблема фиксированного и свободного взаимодействия между ядром и цитоплазмой давно является камнем преткновения для биологов. Отсутствие понимания последовательностей и закономерностей ароморфозов

(судя по вышеизложенным фактам, мы только подозреваем, что они есть) не позволяет составлять на их основе эволюционные прогнозы. Хотя вопрос “курица или яйцо” А. Вейсмана решил в пользу последнего, вопрос “ядро или цитоплазма” решается до сих пор. Их отношения настолько взаимозависимы, что до сих пор редко кто из биологов рискнет дать вейсмановский ответ. Сегодня теоретические предпосылки закономерностей взаимоотношения белков и НК можно подразделить на две группы – континуальные и дискретные.

Логика континуальных построений такова. Сразу после возникновения протоклетки белковые и нуклеиновые полимеры были относительно независимы. При этом нуклеиновые нити играли роль репликатора, увеличивающего “жизненное пространство” для самособирающихся белков. Часть из них принимала непосредственное участие в репликативных процессах, что позволяло увеличивать разнообразие цитоплазматических элементов за счет менее удачливых репликаторов. Далее, НК, нуклеотиды которой собраны случайно, начинала продуцировать белковые полимеры со случайной аминокислотной последовательностью и “случайными” функциями. Неупорядоченные белки цитоплазмы реализовывали собственные физико-химические свойства и хаотично участвовали в разнообразных химических процессах, исполняя роли структурных, запасных, транспортных и ферментативных компонентов замкнутой органической системы. Предполагается, что на этой стадии эволюции господствовали изолированные микросистемы, в которых полипептиды могли легко образовываться из смеси *аминоациладенилатов* и должны были конкурировать лишь за скорости синтеза пептидов, имея сходный аминокислотный состав, а не специфическую последовательность аминокислот [28]. Одну из ведущих в этом периоде функций – защитную – могли выполнять комплексы различных аминокислот с металлами, например, гистидин, содержащий медь или железо, мог ускорять процесс дисмутации супероксидного анион-радикала, избавляя клетку от свободных радикалов. Впоследствии структура такого фермента – *супероксиддисмутазы (СОД)* – была зафиксирована в геноме, причем у эукариот синтез различных форм СОД контролируется и ядром, и цитоплазмой.

В этой модели, как и в прочих других умозрительных концепциях, множество пробелов, но, пожалуй, основными из них явля-

ются вопросы, каким образом возникла дискретизация молекулы НК на отдельные функциональные единицы – гены, и как НК взяла под свой контроль весь метаболизм, хотя первоначально выполняла служебную роль репликатора?

Другая концепция базируется на положении о доминанте многочисленных полувисимых белково-нуклеиновых репликаторов. Так, Ф. Липман обнаружил, что существует процесс образования полипептидов под контролем активирующих ферментов, которые фиксируют аминокислоты в определенных местах, в результате чего они в определенном порядке направленно соединяются в отсутствие т- и мРНК [34].

Наиболее хорошо изученным синтезом этого типа является синтез декапептида тироцидина [58]. Дж. Лейси и Д. Малинс, конструируя минимальную кодирующую эволюционную систему, не без основания предполагали, что она должна состоять из информационной молекулы, “конвертазы”, декодирующей информацию, и “репликазы” для копирования информации [28]. Хотя авторы не пытались определить природу информационной молекулы, они считают, что наиболее примитивной кодирующей системой мог быть белоккопирующий фермент, работавший как “репликаза” и как “конвертаза”. Однако этот фермент был заменен на молекулу с низкой функциональной активностью, так как “белковая матрица могла сама обладать функциональной активностью и конкурировать с продуктами синтеза” [28, с. 191]. Отсюда можно развивать идею о том, что первоначально белки могли не только самокопироваться, но и использовать в качестве “репликазы” НК, создавая единичные нуклеиновые репликоны с функционально запрограммированной аминокислотной последовательностью белка.

Спонтанная полимеризация отрезков НК, отражающих структуру белков-“хозяев”, могла почти одномоментно создать функционально активную и дискретную по длине матрицу ДНК. Возможно, что какие-то следы этих древних процессов клеточные системы сохранили и сегодня. Несомненно, что белки, закодированные в ДНК, подвергаются многообразным превращениям в цитоплазме, многие из которых просто не подвластны контролю ядра. Известно, что мутационный процесс зависит (а возможно, и регулируется) от состояния цитоплазмы. Белки цитоплазмы могут инактивировать или исправлять продукты

синтеза генов, а также фиксировать их мутации.

“Свобода” поведения белков цитоплазмы обеспечивает защиту генома от многих факторов среды, нивелируя их деструктивный эффект. Можно привести многочисленные примеры длительных модификаций, свидетельствующие о первичной роли белков в определении “поведения” генотипа.

Открытие явления эпигеномной изменчивости на парамециях (тип ресничных инфузорий) вписало новую главу в понимание взаимоотношений между генотипом и цитотипом. Д. Нанни обнаружил, что после неблагоприятных воздействий у инфузорий меняются специфические генетически детерминированные свойства антигенов, и они наследуются до тех пор, пока клетки размножаются без конъюгации [58]. Икринки *Xenopus laevis* (гладкая шпорцевидная лягушка), подвергшиеся действию повышенного давления кислорода, сохраняют эту “биохимическую память” во взрослом состоянии в течение многих лет [59]. Сюда же относится и явление “кластогенной адаптации”, когда организм или клетки демонстрируют повышенную устойчивость к высоким дозам мутагенов после воздействия на них низкими дозами.

Некоторые исследователи считают, что длительные модификации в лучшем случае формируют географические расы. Однако проблема заключается в том, что измененные условия определяют реакцию цитоплазмы, которая “заставляет” геном изменить наследственную программу. Более того, в этих ситуациях генотип, исчерпав свои возможности, не контролирует поведение всей системы, как это видно на примере рецепторов инфузорий. Вероятно, что закрепление длительной модификации в генотипе случайно, и ожидать выпадения “счастливой” комбинации в определенном участке ДНК можно бесконечно долго. В то же время фиксация модификаций в истории вида происходит достаточно быстро, что указывает на определенную направленность и избирательность мутационного процесса. Нелишне отметить, что примерно 800 млн лет тому назад скорость эволюционных преобразований стала постоянно возрастать и на появление каждого нового класса и его диверсификацию природа затрачивала гораздо меньше времени, чем на предшествующие.

Отдельный раздел эволюционной биологии может представлять биохимическая эволюция полостей тела многоклеточных. Ана-

лиз хемароморфозов как источника эволюции биологических полостей – эволюции черепа, сердца и легких – дело недалекого будущего.

Подводя итоги, хочется еще раз напомнить, что биохимические процессы как субстраты жизнедеятельности поливалентны, а как химические субстраты – реакционно запрограммированы, и, вероятно, именно они определяют закономерности прогрессивной эволюции биоты.

ЛИТЕРАТУРА

1. Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л., 1939. С. 273.
2. Osborn H.F. The Origin and Evolution of Life on the theory of action reaction and interaction of energy. L., 1918.
3. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., 1938.
4. Курпичников В.С. Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора // Биол. журн. 1935. Т. 4. №9. С. 21-44.
5. Лукин Е.И. Приспособительные наследственные изменения организмов и их эволюционная судьба // Журн. общ. биол. 1942. Т. 111. №4. С. 235-261.
6. Osborn H.F. Homoplasy as a Law of latent or potential homology // Amer. Naturalist. 1902. V. 36. № 424. P. 1034-1071.
7. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов, 1920.
8. Кольцов Н.К. Организация клетки. М.-Л., 1936.
9. Берг Л.С. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Пг., 1922.
10. Благовещенский А.В. К вопросу о направленности процесса эволюции // Бюл. Ср.-Азиат. гос. унта. 1925. Вып. 10. С. 287-297.
11. Жданов Ю.А. Гомология в органической химии. М., 1950.
12. Baldwin E. An introduction to comparative biochemistry. N.Y., 1937.
13. Голдовский А.М. О закономерностях биохимических изменений организмов при их морфологическом усложнении в ходе эволюции // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 85.
14. Опарин А.И. Происхождение жизни. М., 1924.
15. Haldane J.B.S. The origin of life // New Biol. 1954. V. 16. P. 12-27.
16. Опарин А.И., Фесенков В.Г. Жизнь во Вселенной. М., 1956.
17. Бернал Дж. Возникновение жизни. М., 1969.
18. Кеньон Д., Стейнман Г. Биохимическое предопределение. М., 1972.
19. Поннамперума С. Происхождение жизни. М., 1977.
20. Jeffreys H. The Earth: Its Origin, History and Physical Constitution. N.Y., 1952.

21. *Rubey W.W., Brancazio P.J., Cameron A.J.W. (eds). The Origin and Evolution of Atmospheres and Oceans. N.Y., 1964.*
22. Ранняя история Земли. М., 1980.
23. *Бессонов О.А., Гуськов Е.П., Жданов Ю.А.* Новая модель возникновения и становления биосферы // Научная мысль Кавказа. 1998. № 4. С. 3-19.
24. *Lamb S., Sington D.* Earth Story. The Shapping of Our World. N.Y., 1998.
25. *Urey H.* The Planets. N.Y., 1959.
26. *Шаевич А., Бар-Нун А.* Роль ударных волн в химической эволюции первичной атмосферы Земли // Происхождение жизни и эволюционная биохимия. М., 1975. С. 367-379.
27. *Ичас М.* О природе живого: механизмы и смысл. М., 1994. С. 41.
28. *Lacey J.C., Mullins D.W.Jr.* Molecular evolution, Prebiological and Biological. N.Y., 1972.
29. *Лейси Дж., Малинс Д.* Эволюция изолированных микросистем // Происхождение жизни и эволюционная биохимия. С. 186-193.
30. *Гаффон Г.* Роль света в эволюции: переход от одноквантового механизма к двухквантовому // Происхождение предбиологических систем. М., 1966. С. 437-460.
31. *Gaffron H.* Rhythmic and Sintetic Process in Growth. N.Y., 1957.
32. *Скулачев В.П.* Гипотеза об эволюции мембранных преобразователей энергии // Происхождение жизни и эволюционная биохимия. С. 298-305.
33. Biological Electron Transfer Chains: Genetics, Composition and Mode of Operation. Ed. G.Canteris and E. Vijenboom. Brussel, 1998.
34. *Липман Ф.* Поиски реликтов ранней эволюции в современном метаболизме // Происхождение жизни и эволюционная биохимия. С. 194-200
35. *Кулаев И.С.* Роль неорганических полифосфатов в химической и биологической эволюции // Там же. С. 165-176.
36. *Холман М.* Эволюция и экология фосфорного обмена // Там же. С. 355-366.
37. *Бауэр Э.С.* Теоретическая биология. М.-Л., 1935.
38. *Холл Э.Х.* Конец протерозойского эона // В мире науки. 1991. 12. С. 26-35.
39. *Berkner L.V., Marshall L.C.* On origin and rise of oxygen concentration in the earth's atmosphere // J. Atmospheric Sci. 1965. V. 22. P. 225-261.
40. *Jidem.* Limitation of oxygen concentration in a primitive planetary atmosphere // J. Atmospheric Sci. 1966. V. 23. P. 1133-1143.
41. *Ронов А.Б.* Осадочная оболочка Земли. М., 1980.
42. *Будыко М.И.* Эволюция биосферы. Л., 1984.
43. *Hadzi J.* The Evolution of the Metazoa. L., 1963.
44. *Мошковский Ш.Д.* О природе простейших (Protozoa) и границах протозоологии // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. Л., 1957. 73. 4. С. 131.
45. *Иванов А.В.* Происхождение многоклеточных животных // Филогенетические очерки. Л., 1968.
46. *Шульман С.С.* Проблема происхождения Metazoa // Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л., 1974. С. 47-82.
47. *Руттен М.* Происхождение жизни. М., 1973.
48. *Мора П.* Беспорядочная поликонденсация сахаров // Происхождение предбиологических систем. М., 1966. С. 284-291.
49. *Towe K.M.* Oxygen-collagen priority and the early Metazoan record // Pros. Natl. Acad. Sci. Wash. 1970. 65. P. 781-788.
50. *Вейсман А.* Лекции по эволюционной теории. М., 1905.
51. *Bounoure L.* Recherches sur la lignee germinale chez la glenouille rousse aux premiers stades du development // Ann. sci. natur. 1934. Ser. 10. V. 17. P. 67-248.
52. *Tanabe K., Kotani M.* Relationship between the amount of the "germinal plasm" and the number of primordial germ cells in Xenopus laevis // J. Embriol. and Exp. Morphol. 1974. V. 31. P. 89-98.
53. *Wakahara M.* Partial characterization of primordial germ cell-forming activity localized in vegetal pole cytoplasm in anurian eggs // J. Embriol. and Exp. Morphol. 1977. V. 39. P. 221-223.
54. *Whittington P., Dixon K.E.* Quantitative studies of "germ plasm" during early embriogenesis of Xenopus laevis // J. Embriol. and Exp. Morphol. 1975. V. 33. P. 57-74.
55. *Eddy E.M.* "Germ plasm" and the differentiation of the germ cell line // Intern. Rev. Cytol. 1975. V. 43. P. 229-280.
56. Современные проблемы сперматогенеза. М., 1982. С. 28.
57. *Lipman F.* The Mechanism of Enzyme Action. N.Y., 1954. P. 72.
58. *Nanney D.* Epygenetic factors affecting mating-type expression in certan Ciliates // Cold Spring Harb. Symp. on Quatat. Biol. 1958. 23. P. 327-355.
59. *Гуськов Е.П., Шкурат Т.П., Милютин Н.П., Тимофеева И.В.* Влияние гипербарической оксигенации на развитие Xenopus laevis // Онтогенез. 1997. Т. 28. №5. С. 352-358.

27 января 1999 г.