

ЭТАПЫ И ПРИНЦИПЫ ЭВОЛЮЦИИ ВОДНО-СОЛЕВЫХ ОТНОШЕНИЙ ОРГАНИЗМОВ

В.В. Хлебович

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

Эл. почта: khleb32@mail.ru

Статья поступила в редакцию 14.11.2013; принята к печати 05.04.2014

Статья представляет собой попытку переосмысления позиций автора о причинах явления критической солености, описанного им ранее, в связи с масштабными прорывами в биологии последнего десятилетия – обоснованием существования «мира РНК» на первых этапах возникновения жизни и необходимости калиевой среды для нуклеиновых кислот, а также роли натриевого насоса в эволюции царства животных. Предполагается, что глубокий экологический кризис, вызванный повышением ионов натрия в среде обитания первичных форм жизни, и возникновение натриевого насоса для удаления ионов натрия из клеток произошли при достижении содержания в среде натрия выше критических значений 5–8‰. Все виды осмотических отношений животных направлены на поддержание внутренней солёности чуть выше этих критических значений. Представлена измененная версия эволюции соленостных отношений животных.

Ключевые слова: происхождение жизни, эволюция, РНК, соленость среды, K, Na-АТФаза, натриевый насос, осморегуляция.

MILESTONES AND PRINCIPLES OF EVOLUTION OF WATER-SALT RELATIONSHIPS IN LIVING ORGANISMS

V.V. Khlebovich

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

E-mail: khleb32@mail.ru

The paper presents an attempt to revise author's ideas about the causes of critical salinity, a phenomenon described earlier, in view of major recent breakthroughs in biology, including further substantiation of the "RNA world" concept and the recognition of an essential significance of potassium ions for nucleic acid functioning and of the role of sodium pump in animal evolution. It is hypothesized that the drastic environmental crisis that resulted from increasing sodium ion concentration in the environment of primordial life and promoted the emergence of the sodium pump as a means to extrude sodium ions from cells occurred when sodium level in the environment exceeded the critical range of 5–8‰. All modes of osmotic relationships in animals are aimed at keeping the internal salinity slightly above this critical range. A revised scheme of evolution of water-salt relationships in animals is suggested.

Keywords: origin of life, evolution, RNA, salinity, K, Na-ATPase, sodium pump, osmoregulation.

В XX веке в отечественной биологии по вопросу о происхождении жизни преобладали две аксиомы: «жизнь есть форма существования белковых тел» (Ф. Энгельс) и «жизнь зародилась в море», если считать, что соотношение растворенных в нем солей близким современному (см., например, [2, 19, 24, 30]). К настоящему времени представления о главных составляющих элементах жизни и условиях ее зарождения существенно изменились.

Выяснилось, что белки не могут самовоспроизводиться, а образуются исключительно при активном участии нуклеиновых кислот – ДНК и РНК. Главной некоторое время считалась ДНК как носитель информации о структуре синтезируемых белков. Функции РНК признавались разнообразными, но как бы обслуживающими активность ДНК по синтезу белков. Позже пришли доказательства того, что в некоторых случаях РНК могут исполнять как функции носителей информации, подобно ДНК, так и функции катализаторов, подобно белкам. Это могло дать возможность некоторым РНК воспроизводить самих себя и, вероятно, стать первым объектом естественного отбора. Так исключительно на основе РНК до появления ДНК и белков мог реализоваться первый этап становления жизни – «мир РНК» (см. [21–23, 31, 33]).

Положение о происхождении жизни в море основывалось на представлениях о древности и стабильности ионного состава вод Мирового океана. Считается, что ионный состав морской воды в фанерозое был практически неизменным, а величина ее солености менялась не более чем на 30% [1, 29]. В пользу связи происхождения жизни с морем, подобным в химическом отношении современному, говорил состав ионного состава морской воды и жидкостей внутренней среды многоклеточных животных – плазмы крови, лимфы, гемолимфы, межклеточной и полостной жидкости. Первым на это важное обстоятельство обратил внимание еще в начале XX в. Арчибальд Макаллум (Archibald Macallum) [34], говоривший о «море внутри нас» и видевший в этом следствие морского происхождения, во всяком случае, многоклеточных. Позже тот же автор [35] впервые изучил ионный состав внутриклеточной жидкости и обнаружил коренное отличие его от такового во внутренней среде и в море – доминирование не натрия, а калия. Этот факт прочно вошел в учебники. Однако без внимания долгие годы оставалось предположение А. Макаллума о том, что высокое содержание внутриклеточного калия отражает состояние среды в далекие времена формирования клетки.

В последнее десятилетие Ю.В. Наточин [12–17] обратил внимание не только на факт доминирования ионов калия внутри клетки, но и на то, что молекулы нуклеиновых кислот способны выполнять свои функции так же, как в живой клетке, только находясь в калиевой среде. На это указывают как результаты химического анализа внутриклеточной среды, так и прописи культивирования микроорганизмов и сред, используемых для экспериментов с РНК и ДНК. На этом основании Ю.В. Наточин предположил, что жизнь зародилась, сначала в виде самовоспроизводящихся молекул РНК, именно в калиевой среде. Была предпринята попытка обнаружить следы калиевых водоемов в химическом составе древних глин [16]. Но существование обширных калиевых водоемов, тем более океанов, представляется сомнительным.

Если строго следовать возрожденным взглядам А. Макалума о том, что ионный состав внутриклеточной среды должен отражать внешнюю среду исторического времени образования клеток, то эта среда помимо своей главной черты, преобладания калия над натрием, должна характеризоваться более высоким, чем в море, содержанием ионов Mg, Mn, Zn, а также (поскольку речь идет о «мире РНК») фосфатов. После открытия «черных курильщиков» – выходов газов и различных растворов из мест разлома земной коры на дне океанов – было высказано предположение, что эти образования отвечают представлениям о месте зарождения первых признаков жизни [7, 36, 39]. Сомнения вызывали очень высокая температура выделений и эфемерность этих гидротермальных образований (считанные годы). Затем над Средне-Атлантическим разломом, чуть в стороне от него были обнаружены гидротермальные образования, получившие название «Затерянный город» (Lost City) с температурой 70–90 °C и возрастом около 120000 лет, что стимулировало рост исследований роли морских гидротерм в становлении форм жизни на планете (см. [41]). Во всех схемах предбиологических синтезов обсуждались и различные источники необходимой для этих процессов энергии.

Убедительная последовательность биопоза предложена группой отечественных исследователей, работающих как в России, так и за рубежом [37, 38]. Эти авторы отказались от ставших привычными взглядов на морское дно как место образования первых форм жизни. Условия, наиболее отвечающие этапам биогенеза, они видят в геотермальных полях суши, на которые выпадала пресная вода дождей, просачиваясь вниз, насыщаясь различными ионами, вскипала, встретившись с разогретой магмой, и, насыщенная ионами и газами, изливалась на поверхность. Такими в наше время оказываются паровые воды гидротермального поля Камчатки с их высокой концентрацией калия, наличием солей железа, магния, марганца, цинка и фосфатов в соотношениях, близких к протоплазме клеток. Так могло быть в разных местах молодой Земли и около 4 миллиардов лет назад (если не считать отсутствия кислорода в тогдашней атмосфере и воде). Отмечается, что на гидротермальных полях суши формировались как мелководные водоемы, так и нагретые сухие места, что при воздействии ультрафиолетового излучения могло способствовать спонтанному образованию составных частей РНК – рибозы и нуклеотидов.

А.С. Спирин [23] полагает, что первые самовоспроизводящиеся молекулы РНК образовывались на влажных поверхностях минералов. По его расчетам минимальный размер самовоспроизводящейся РНК, первичного протоорганизма был около 60 нм. Можно предположить, что максимальные размеры протоклеток также были ограничены, потому что их компартменты поначалу могли получать материалы и сигналы исключительно диффузией, то есть на небольшом расстоянии. Кстати, это одна из причин ограниченности размеров вообще всех клеток и последующего перехода к многоклеточности.

Упомянем гипотезу о том, что перспективные условия для развития жизни на основе РНК могли образоваться между пластинами слюды [32]. В пользу этого экзотического предположения говорит подходящие для вытянутых молекул РНК минимальные расстояния между пластинами (около 1 нм), высокое содержание калия в этом минерале и возможность получения нужной для синтеза энергии за счет теплового расширения-сжатия пластин при суточных изменениях температуры.

Затем на основе самовоспроизводящейся РНК (можно только догадываться, как долго и какими сложными путями это происходило) появились защитная изолирующая протомембрана, первые ДНК и белки. Сформировались первые предшественники прокариот – LUCA (Last Universal Common Ancestor – последний всеобщий предок) – так называли общего предка прокариот, реконструированного на основе общих генов современных архей и бактерий. Одним из древнейших мембранных белков клетки явилась АТФаза, формы которой легли в основу энергетики клетки и транспорта разных веществ и ионов через мембрану [38]. Наверное, в это время в тех же, преимущественно калиевых, средах гидротермальных полей сформировались и первые эукариотные клетки. Этому способствовало питание фагоцитозом, слабовыраженный иммунитет и связи с симбионтами, многие из которых превратились в органеллы [10, 11]. Эти процессы, происходившие в преимущественно калиевой среде наземных гидротермальных полей по меньшей мере 3,5–3,8 млрд лет назад [20], как мне кажется, полностью отвечают представлениям В.Ф. Левченко [8, 9] об *эмбриосфере* – первые организмы усиленно обменивались продуктами жизнедеятельности, составляя вместе некую целостность.

Следующим принципиальным моментом в развитии биосферы стал результат нарастания концентрации ионов натрия в калиевой среде. По мнению Ю.В. Наточина, это могло происходить путем медленного преобразования «калиевого моря» в современное «натриевое». Если исходить из положения о первых шагах эволюции живого на мелководьях материковых геотермальных полей [37], то это можно себе представить как результат вторжения натриевых океанических вод со смешением их с местными породившими жизнь калиевыми водами, что могло происходить не слишком стремительно благодаря установившемуся эстуарному градиенту солености.

Согласно Ю.В. Наточину [12–17], по мере нарастания концентрации ионов натрия в среде нарастала и опасность вытеснения им ионов калия из окружения молекул нуклеиновых кислот. Наступал величайший кризис в развитии биосферы – натриевая опасность для среды, сложившейся внутри клетки.

Для сопротивления этой опасности реализовались разные стратегии адаптации эукариот к условиям натриевого моря.

Клетки водорослей и грибов защищают внутриклеточную среду от вторжения натрия мощной сложно устроенной оболочкой, которая может занимать 15–30% массы клетки. Основу клеточной оболочки составляют у растений – полимеры углеводов, у грибов – хитин [3]. Осмотическое давление внутри растительной клетки регулируется углеводами. При увеличении снаружи клетки осмотического давления ее полисахариды распадаются на осмолитические олигосахариды. При снижении внешнего осмотического давления (солёности) многочисленные молекулы олигосахаридов связываются в большие, относительно малочисленные молекулы полисахаридов.

Как автотрофы растения нуждаются в постоянном протоке воды, приносящей биогенные вещества. Поэтому водоросли зависят от течений, а произошедшие от них наземные сосудистые растения организуют потоки воды через себя путем транспирации. И здесь проявилась еще одна функция ионов калия: вертикальный (ксилемный) поток воды организуется рециркуляцией ионов калия вверх-вниз [4, 5].

Клетки животных не имеют оболочки и используют для откачки ионов натрия через мембрану и для поддержания высокой концентрации калия активный, то есть работающий против физического градиента калиево-натриевый насос. В роли этого насоса выступает встроенная в белково-липидную наружную мембрану клетки K^+, Na^+ -АТФаза. Следует отметить, что этот механизм не «изобретен» животной эукариотной клеткой. K^+, Na^+ -АТФаза животных относится к АТФазам Р-типа, подсемейству ПС, к которому относятся и H^+, K^+ -АТФаза. Насосы подсемейства ПС, в том числе и калиево-натриевые, имеются не только у животных, но и у бактерий, водорослей и грибов [40]¹. Тем не менее, только в царстве животных калиево-натриевый насос обязательно присутствует на наружных мембранах клеток, обеспечивая откачку трех ионов натрия изнутри в обмен на два иона калия за счет гидролиза одной молекулы АТФ. На основе этой первичной функции калиево-натриевого насоса возникли механизмы электрогенеза, возбудимости и полярности клеток, ставших условием для появления многоклеточных [13–17].

Скорее всего, на базе K^+, Na^+ -АТФазы, уже утвердившейся в качестве насоса для откачки натрия, возникли и другие транспортные АТФазы, переносящие через плазматическую мембрану самые разные вещества в обмен на ионы натрия.

При анализе солёностных границ различных процессов у животных мной была отмечена [24]

¹ Своеобразную и не вполне понятную позицию занимают микроспоридии – обширная группа внутриклеточных паразитов, обладающих минимальным среди эукариот геномом и уникальным аппаратом экструзии для впрыскивания зародыша в клетку хозяина [6, 42]. До последнего времени их относили к царству простейших. В литературе не удалось найти свидетельства наличия натриевого насоса у микроспоридий. С учетом широчайшего круга их хозяев можно говорить не о вторичной утрате натриевого насоса, а о его изначальном отсутствии. Возможно, микроспоридии возникли еще в «калиевом море» и проникли в «натриевое море», не покидая калиевой среды клеток животных – их хозяев. Таким образом, микроспоридий как изначально лишенных натриевого насоса, вероятно, следует исключить из царства животных. В то же время микроспоридий не следует сблизать с грибами на том основании, что у их цист тоже хитиновая оболочка. Было показано, что хитин микроспоридий и грибов разной природы [42].

особая роль узкого солёностного диапазона, примерно 5–8‰, как барьера, разделяющего морскую и пресноводную фауну, как предел размножения многих эвригалинных видов, устойчивости тканевых структур, водорастворимых белков и резкого изменения ряда физиологических функций. Этот солёностный диапазон, названный *критической солёностью*, фактически обозначает пределы *натрий-зависимых процессов*, поскольку хлористый натрий составляет около 80% минеральной компоненты жидкостей внутренней среды и морской воды. Внимание привлекло к себе среди прочего то, что, если пересчитать соответствующие концентрации в привычную форму, K^+, Na^+ -АТФаза становится активной, «начинает работать» при концентрации натрия снаружи мембраны, соответствующей солёности около 5–8‰. Тогда это было воспринято как частный случай явления критической солёности, определяемой внешними причинами, концентрационными изменениями свойств морской воды и растворов хлористого натрия [24, 26]. Теперь, после работ Ю.В. Наточина, есть основания полагать, что именно с этой величиной концентрации натрия, необходимой для включения натриевого насоса, связаны все ограничения критической солёности. И можно думать, что именно *при достижении критической солёности около 5–8‰ и соответствующей ей концентрации натрия происходил процесс становления как натриевого океана, так и истинной животной клетки с натриевым насосом*.

Дальнейшее завоевание водной среды животными могло происходить так, как изображено на рис. 1. Следует отметить, что традиционно солёностные отношения организмов оцениваются в терминах физиологических представлений об осморегуляции, что не всегда корректно. Дело в том, что осмотическое давление есть функция концентрации растворенных частиц, безотносительно к их природе, поэтому, в частности, адекватно выражать его величину в единицах молярности. Однако для организма и его клеток далеко не безразлично, какие вещества создают осмотическое давление внутри или снаружи (только что это было показано на примере нужности именно натрия для работы транспортных систем). Поэтому, комментируя рис. 1, будем иногда в дополнение говорить о *внутренней солёности*, соответствующей по составу солей морской воде.

Возникшие при критической солёности животные клетки-организмы могли обитать в диапазоне, как и сейчас, 5–45‰, но поначалу, скорее всего, ближе к нижней границе этого диапазона. В том же диапазоне могли обитать первые многоклеточные животные, лишенные истинной внутренней среды – полостной жидкости, крови, лимфы, гемолимфы с составом солей, подобным морской воде, нечто вроде современных кишечнорастворимых, или турбеллярий. Затем появились животные с истинной внутренней средой, и теперь уже можно говорить об их осмотических отношениях со средой.

Самые первичные и простые осмотические отношения сложились у животных, которых я здесь называю *α-пойкилоосмотическими*. Их внутренняя среда имеет такие же солёность и осмотическое давление, что и морская вода во внешней среде. Обитает основная масса этих организмов тоже в диапазо-

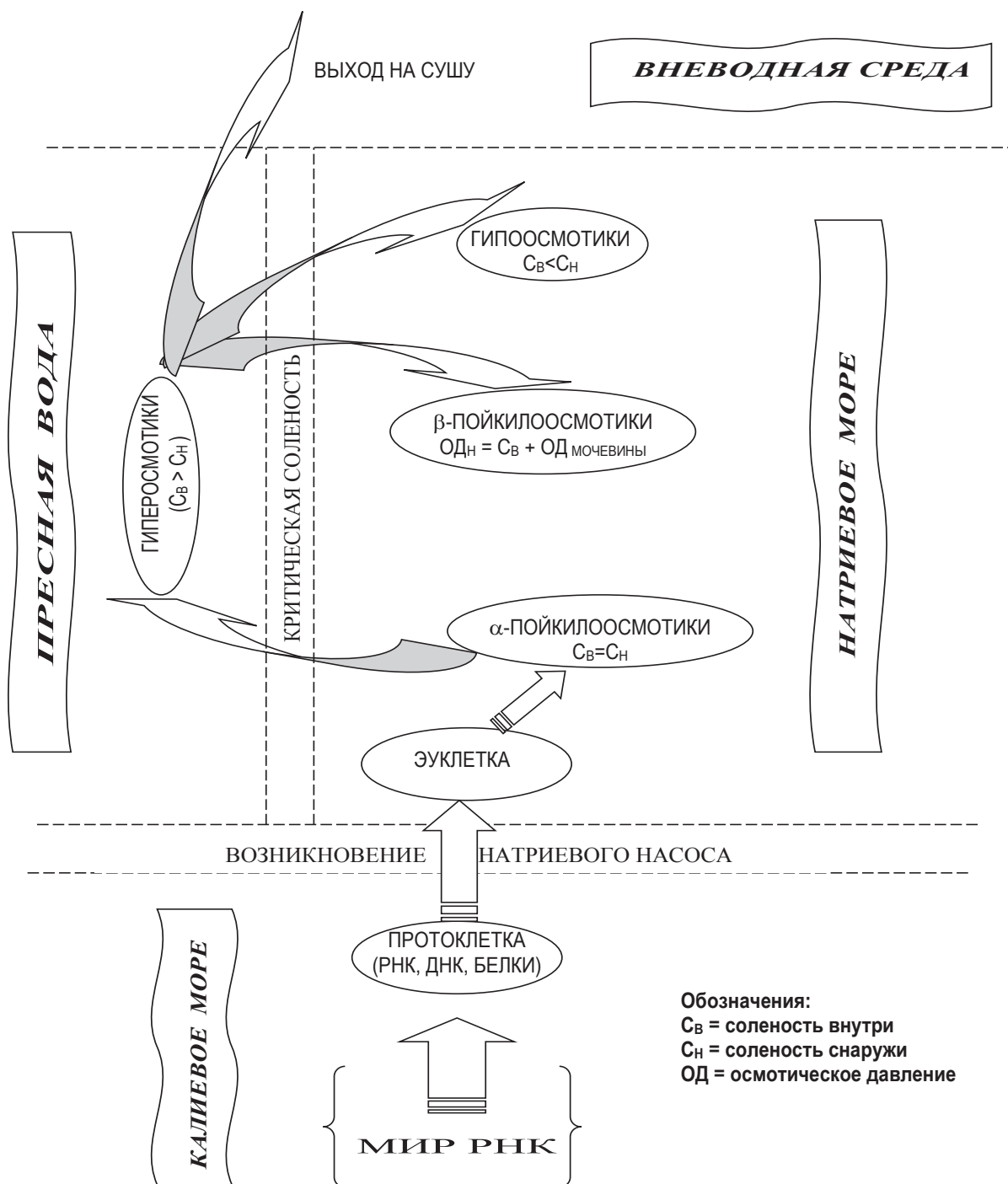


Рис. 1. Эволюция солёностных отношений животных (по [24] с изменениями)

не от 5 до примерно 45%, и во всем этом диапазоне внутренняя среда организмов, лишенных осморегуляции, уравнивается с внешней средой. Понятно, почему эти организмы не идут в сторону опреснения ниже 5‰: при более низкой солёности внешней среды концентрация ионов натрия во внешней и внутренней среде становится недостаточной для работы натриевого насоса и его производных. Типичными представителями таких животных в современной фауне являются иглокожие, асцидии, морские моллюски, основная масса морских ракообразных и полихет.

Гиперосмотические животные имеют солёность и осмотическое давление внутренней среды выше, чем среды внешней. Обычно их внутренняя солёность не бывает ниже 5‰, что дает возможность жить в пре-

сной воде, поскольку даже здесь их клетки и ткани омываются жидкостями внутренней среды с концентрацией ионов натрия, достаточной для действия натриевого насоса, нужного каждой клетке. Механизм гиперосмотической регуляции у пресноводных животных направлен на захват во внешней среде (пресной воде) дефицитных ионов, в первую очередь натрия, и удержания его во внутренней среде. Практически все пресноводные животные с внутренней средой являются гиперосмотическими с внутренней солёностью не менее 4–5‰. К таким животным относятся пресноводные аннелиды, ракообразные разных групп (освоивших пресные воды по отдельности), брюхоногие моллюски, рыбы, амфибии. Их внутренняя среда обычно бывает лишь немногим

выше критической солености. Пресноводные гиперосмотические животные были первыми, создавшими «море внутри нас», обеспечив внутреннюю среду необходимым для клеток натрием в условиях, когда во внешней среде его концентрация была минимальной.

Справедливости ради отметим, что кровью с соленостью ниже критической обладают пресноводные двусторчатые моллюски, что, по-видимому, связано с гипертрофией жаберного аппарата [28]. У унийонид это компенсируется развитием личинки-глохидия во внутренней среде рыб с высокой соленостью их крови [24].

От пресноводных гиперосмотических животных (рис. 1) стрелки идут сразу в трех направлениях. Во всех случаях сохраняется величина внутренней солености, выработанная их предками в пресных водах, то есть немного выше критической. Эта величина внутренней солености оказывается настолько выгодной, что она сохраняется во всех группах животных, вновь вернувшихся в море. Хотя, казалось бы, куда проще было бы при этом вернуться к энергетически выгодному α -пойкилоосмотическому состоянию.

Значительная часть вторично морских гидробионтов относится к *гипоосмотическим* животным – осмотическое давление во внутренней среде оказывается ниже, чем во внешней среде – морской воде. Это состояние поддерживается механизмами опреснения внутренней среды секрецией ионов (прежде всего натрия) наружу. К гипоосмотическим организмам относятся морские костные рыбы, листоногие раки *Artemia*, ветвистоусые рачки *Podonidae*, креветки *Palaemonidae*. Сам факт наличия гипотонической регуляции признается свидетельством пресноводного происхождения таксона [27].

Некоторые организмы, вернувшиеся в море из пресных вод и сохранившие приобретенную в пресных водах соленость внутренней среды чуть выше критической, вновь приобрели пойкилоосмотическое состояние, но, в отличие от того, что имеет место у α -пойкилоосмотиков, их осмотическое равновесие с внешней средой – морской водой – создается тем, что их внутренняя соленость (чуть выше критической) дополняется соответствующей концентрацией органических низкомолекулярных веществ. Такие организмы, принципиально отличающиеся от α -пойкилоосмотических, здесь называются *β -пойкилоосмотическими*. К таковым относятся хрящевые рыбы (акулы, скаты), а также морская лягушка-краб *Rana cancrivora*: у них дополнительное к внутренней солености осмотическое давление создается мочевиной.

Третья стрелка от пресноводных гиперосмотиков ведет к *наземным* животным. Покинув водную среду,

эти организмы по сути прекратили осмотические отношения со средой, но сохранили внутреннюю соленость чуть выше критической, необходимую для действия натриевого насоса. Непосредственно из пресных вод на сушу вышли аннелиды, брюхоногие моллюски, отдельными отрядами ракообразные, амфибии.

Завершая обзор соленостно-осмотических отношений животных, еще раз отметим существование *критической солености* внешней и внутренней среды, приходящейся примерно на 5–8‰, которая, как теперь можно полагать, скорее всего связана с минимальной концентрацией натрия, необходимой для работы натриевого насоса, работающего в каждой животной клетке. Отметим также очевидные выгоды величин внутренней солености, лишь слегка превышающей критическую соленость, о чем свидетельствуют особенности гипотонической и β -пойкилоосмотической регуляции, требующие дополнительных энергетических затрат. Ранее предполагалось [25], что это связано с преимуществами регуляции процессов вблизи критических точек.

Заключение

Итак, основы жизни могли сложиться в виде «мира РНК» в водном растворе с таким соотношением ионов, какое стало необходимым условием жизни. История нарастающего отрицательного воздействия ионов натрия на калиевое окружение протоклетки, возникновения натриевого насоса для откачки натрия из клетки, дальнейшего расширения роли натриевого насоса в прогрессивной эволюции животных организмов по масштабам сравнима с историей отношений между организмами и кислородом. Первые организмы были анаэробами. Появление и развитие фотосинтетиков постепенно насытило атмосферу и воду кислородом, поначалу вредным для всего живого. Соппротивление кислороду привело к появлению антиоксидантных механизмов, а затем к преобладающему сегодня аэробному обмену.

Л.А. Орбели [18] неоднократно обращал внимание на то, что в эволюции новые функции не сменяют старые, а сохраняют их, образуя надстройку над ними. Принято считать, что надстройка «доминирует» над более низкими слоями. Так, новопробитенная млекопитающими кора головного мозга доминирует над нижними слоями и их функциями. Этот *принцип надстройки* позволяет в известной степени реконструировать условия существования «нижних слоев». Калиевый водоем сохранился внутри клеток всего живого. Натриевый океан остался в виде внутренней среды животных. Восхитимся еще раз Аристотелем: «Что было, то – есть».

Литература

1. Виноградов А.П. Введение в геохимию океана. – М.: Наука, 1967. – 212 с.
2. Гинецинский А.Г. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия – М.; Л.: Наука, 1963. – 427 с.
3. Дьяков Ю.Т. (ред.). Ботаника: курс альгологии и микологии. – М.: Изд-во МГУ, 2007. – 559 с.
4. Зялатов А.А. Водный ток в высших растениях: физиология, эволюционное становление, системный анализ // Физиология растений. – 2004. – Т. 51. – С. 607–611.
5. Зялатов А.А., Газизова И.С. Рециркуляция калия в растениях // Физиология растений. – 1989. – Т. 36. – С. 880–887.

6. Исси И.В., Воронин В.Н. Тип *Microsporidia* // Руководство по зоологии. Протисты. Часть 2. – СПб. : Наука, 2007. – С. 994–1045.
7. Кузнецов А.П. О происхождении и некоторых этапах эволюции жизни в океане (очерки) // Адаптационные аспекты формирования морской фауны. – М. : Изд-во ВНИРО, 2002. – С. 6–44.
8. Левченко В.Ф. Происхождение жизни и биосферы – единый процесс // Чарльз Дарвин и современная биология. – СПб. : Нестор-История, 2010. – С. 338–347.
9. Левченко В.Ф. Биосфера: этапы жизни. – СПб. : Свое издательство, 2012. – 264 с.
10. Маргелис Л. Роль симбиогенеза в эволюции клетки. – М. : Мир, 1983. – 352 с.
11. Марков А.В., Куликов А.М. Происхождение эукариот: выводы из анализа белковых гомологий в трех надцарствах живой природы // Палеонтол. журн. – 2005. – № 4. – С. 3–18.
12. Наточин Ю.В. Роль ионов натрия как стимула в эволюции клеток и многоклеточных животных // Палеонтол. журн. – 2005. – № 4. – С. 19–24.
13. Наточин Ю.В. Физико-химические детерминанты физиологической эволюции: от протоклетки к человеку // Физиол. журн. – 2006. – Т. 92. – С. 57–71.
14. Наточин Ю.В. Физиологическая эволюция животных: натрий – ключ к разрешению противоречий // Вестник РАН. – 2007. – Т. 77. – С. 999–1010.
15. Наточин Ю.В. Эволюционная физиология на пути от «Происхождения видов» к происхождению жизни // Чарльз Дарвин и современная биология. – СПб. : Нестор-История, 2010. – С. 321–337.
16. Наточин Ю.В., Ахмедов А.М. Физиологические и палеогеохимические аргументы новой гипотезы стимула эволюции эукариот и многоклеточных животных // ДАН РФ. – 2005. – Т. 400. – С. 836–839.
17. Наточин Ю.В., Рыженко Б.Н., Галимов Э.М. Роль солевого состава (К/Na) водной среды в биологической эволюции // Проблемы зарождения и эволюции биосферы / Ред. Э.М. Галимов. – М. : Либроком, 2008. – С. 404–408.
18. Орбели Л.А. Основные задачи и методы эволюционной физиологии // Эволюционная физиология. Ч. 1. – Л. : Наука, 1979. – С. 12–23.
19. Проссер Л. Сравнительная физиология животных. – М. : Мир, 1977. – 508 с.
20. Розанов А.Ю. Бактериальная палеонтология, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Палеонтол. журн. – 2003. – № 5. – С. 41–49.
21. Спиринов А.С. Биосинтез белков, мир РНК и происхождение жизни // Вестник РАН. – 2001. – Т. 71. – С. 340–328.
22. Спиринов А.С. Рибонуклеиновые кислоты как центральное звено живой материи // Вестник РАН. – 2003. – Т. 73. – С. 117–127.
23. Спиринов А.С. Происхождение, возможные формы существования и размеры первоздан-ных особей // Палеонтол. журн. – 2005. – № 4. – С. 25–32.
24. Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. – Л. : Наука, 1974. – 235 с.
25. Хлебович В.В. Уровни гомеостаза // Природа. – 2007. – № 2. – С. 61–65.
26. Хлебович В.В. Экология особи (очерки фенотипических адаптаций животных). – СПб. : Изд-во Зоологического института РАН, 2012. – 143 с.
27. Хлебович В.В., Аладин Н.В. Фактор солености в жизни животных // Вестник РАН. – 2010. – Т. 80. – С. 527–532.
28. Хлебович В.В., Комендантов А.Ю. Низкая осмотическая концентрация крови как общее свойство двусторчатых моллюсков, проникающих в пресные воды // Тр. Зоол. ин-та. – 1986. – Т. 152. – С. 50–56.
29. Холленд Х. Химическая эволюция океанов и атмосферы. – М. : Мир, 1989. – 552 с.
30. Шноль С.Э. Физико-химические факторы биологической эволюции. – М. : Наука, 1979. – 263 с.
31. Gilbert W. The RNA world // Nature. – 1986. – Vol. 319. – P. 618.
32. Hansma H.G. Possible origin of life between mica sheets // J. Theor. Biol. – 2010. – Vol. 266. – P. 175–181.
33. Orgel L.E. The origin of the life – a review of the facts and speculations // Trends Biochem. Sci. – 1998. – Vol. 23. – P. 491–495.
34. Macallum A.B. The inorganic composition of the blood in invertebrates and vertebrates and its origin // Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. D. – 1910. – Vol. 82. – P. 602–624.
35. Macallum A.B. The paleochemistry of the body fluids and tissues // Physiol. Rev. – 1926. – Vol. 6. – P. 316–357.
36. Martin W., Baross J., Kelley D., Russell M.J. Hydrothermal vents and the origin of life // Nat. Rev. Microbiol. – 2008. – Vol. 6. – P. 805–814.
37. Mulkidjanian A.Y., Bychkov A.Yu., Dibrova D.V., Galperin M.Y., Koonin E.V. Origin of first cells at terrestrial, anoxic geothermal fields // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2012. – Vol. 109. – P. 821–830.
38. Mulkidjanian A.Y., Galperin M.Y., Makarova K.S., Wolf Y.I., Koonin E.V. Evolutionary primacy of sodium bioenergetics // Biol. Direct. – 2008. – Vol. 3. – doi:10.1186/1745-6150-3-13.
39. Russell M.J., Hall A.J. The emergence of life from iron monosulphide bubbles at a submarine hydrothermal redox and pH front // J. Geol. Soc. London. – 1997. – Vol. 154. – P. 377–402.
40. Sáez A., Lozano E., Zaldívar-Riverón A. 2009. Evolutionary history of the Na,K-ATPase and their osmoregulatory role // Genetica. – Vol. 136. – P. 479–490.
41. Sousa F.L., Thiergart T., Landan G., Nelson-Sathi S., Pereira I.A., Allen J.F., Lane N., Martin W.F. Early bioenergetic evolution // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. – 2013. – Vol. 368. – doi: 10.1098/rstb.2013.0088.
42. Vávra J., Lukeš J. Microsporidia and 'The Art of Living Together' // Adv. Parasitol. – 2013. – Vol. 82. – P. 253–320.