



УДК 574 /57.01:591

ПРЕЗУМПЦИЯ МОРСКОГО НАЧАЛА В ФИЗИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

В.В. Хлебович

*Зоологический институт Российской Академии наук, Университетская наб.1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: khleb32@mail.ru*

РЕЗЮМЕ

Зародившаяся и долго развивавшаяся в калиевой среде жизнь (протоэволюция), столкнувшись с натриевым океаном, выработала у предков животных при критической солености 5–8‰ (110–130 мМ Na) эффективный калий/натриевый насос, обеспечивший биологический прогресс царства Animalia. Предложена новая схема эволюции соленостных отношений животных. Отмечается особая роль реакций поверхностных эпителиев α -пойкилоосмотиков в физиологических и экологических адаптациях животных.

Ключевые слова: протоэволюция, натриевый насос, соленостные отношения животных

PRESUMPTION OF THE MARINE BEGINNING IN THE ANIMAL PHYSIOLOGY AND ECOLOGY

V.V. Khlebovich

*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universtitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;
e-mail: khleb32@mail.ru*

ABSTRACT

When the animal ancestors after the long life in the kalium media (protoevolution) had met with sodium ocean, they formed the effective K/Na – pump under critical salinity about 5–8‰ (110–130 mM NaCl). The new scheme of the osmoregulation types related to salinity is demonstrated. Many physiological and ecological adaptations in animals have emerged on the basis of the surface epithelium reactions during the α -poikiloosmotic stage of evolution.

Key words: protoevolution, sodium pump, salinity and osmotic animal relations

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящая работа включает серию статей автора (Хлебович [Khlebovich] 2014a, b; 2015a, b), в которых положения об эволюции соленостных отношений животных приводятся в соответствие с современными масштабными общебиологическими представлениями о мире РНК, калиевым и натриевым периоде развития жизни, роли натриевого насоса в становлении животных. Особое внимание в данной статье уделяется реакциям покровных эпителиев самых примитивных Metazoa,

α -пойкилоосмотиков, что позволяет понять происхождение ряда физиологических и экологических адаптаций.

ПРОТОЭВОЛЮЦИЯ – ЖИЗНЬ В КАЛИЕВОЙ СРЕДЕ

До последнего десятилетия считалось общепризнанным, что жизнь зародилась в море, по-хожем по концентрации и составу растворенных солей на современный океан. Одним из аргументов в пользу этого считалось исследование

Макаллума (Macallum 1910), показавшего, что жидкости внутренней среды животных (полостная жидкость, лимфа, гемолимфа, плазма крови) по соотношению ионов близки современной морской воде. Отсюда и пошло образное определение внутренней среды как «море внутри нас». Общей чертой ионного состава морской воды и внутренней среды животных считается доминирование ионов натрия и хлора – вместе они составляют около 90% минеральной компоненты.

Позже тем же автором (Macallum 1926) также на основании прямых химических анализов было показано, что внутриклеточная среда живых организмов принципиально отличается от их внутренней среды доминированием ионов калия. Описание этого явления ионной асимметрии между внутренней и внутриклеточной средой прочно вошло в учебники, однако основанное на этом факте положение Макаллума о том, что жизнь зародилась в калиевой среде, на десятилетия было забыто.

В начале нулевых Наточин [Natochin] (2005, 2006, 2007, 2010; Наточин и др. [Natochin et al.] 2008), обратив внимание на то, что нуклеиновые кислоты проявляют свои биологические свойства только в калиевой среде, предположил, что жизнь в этой среде и зародилась.

Ранее было показано, что некоторые РНК могут не только самовоспроизводиться матричным способом, но и проявлять способность (подобно белкам) катализировать разные реакции, и тем самым первым проявлением жизни, очевидно, был «мир РНК» (см.: Спиринов [Spirin] 2001, 2003, 2005). С «мира РНК» в калиевой среде началась непрерывная разветвляющаяся цепь жизни, эволюционировавшая благодаря краткости индивидуальной жизни и отбору («смертию смерть поправ»). Далее возникли ДНК и белки, появились первые протомембраны, организующие границы индивидуумов. Постоянной заботой были поиски энергии, необходимой для синтезов. На основе питания фагоцитозом реализовался симбиогенез, превративший симбионтов-прокариот в органеллы эукариот (Маргелис [Margelis] 1983; Марков и Куликов [Markov and Kulikov] 2005). Конечно, калиевая бескислородная среда, в которой все это эволюционировало многие сотни миллионов лет, кроме калия, имела весь набор необходимых для жизни элементов. Вероятнее всего, это были материковые геотермальные воды, возникшие

из дождевой воды, проникшей до горячей магмы, и в виде насыщенных разными веществами паров вновь появившиеся в виде источников на поверхности земли. В наше время представлениям о таких калиевых источниках более всего соответствуют геотермальные воды Камчатки (Mulkijanian et al. 2012).

ВЕЛИКИЙ НАТРИЕВЫЙ КРИЗИС И ЕГО ПРЕОДОЛЕНИЕ

Вряд ли калиевая среда (колыбель жизни) была представлена обширными водоемами. Скорее всего, это были стоки, подобные современным геотермальным водам Камчатки, Исландии или Йеллоустона. Одновременно, вероятно, существовал обширный натриевый океан, близкий по химическому составу современному. Наточин [Natochin] (2005, 2006, 2007, 2010) считает величайшей опасностью для сложившейся в калиевой среде жизни увеличение концентрации натрия вокруг нуклеиновых кислот протоклеток. При несовершенных протомембранах в силу химического сродства натрий (при высокой его концентрации) будет вытеснять из протоклетки абсолютно необходимый для нее калий. Всему живому грозила неминуемая гибель. По Наточину предки водорослей спаслись от натриевой угрозы созданием мощных углеводно-белковых оболочек, предки грибов – хитиновых, и только предки животных выработали высокоэффективный натриевый насос (в виде встроенного в наружную клеточную мембрану $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPазу}$), откачивающий натрий из клетки в обмен на нужный клетке калий. С этого момента жизнь в виде животных стала покорять безжизненный натриевый океан. Все эволюционные процессы до появления натриевого насоса животного типа и выхода предков животных в натриевый океан, происходившие в калиевую эпоху развития жизни, предложено рассматривать в рамках протоэволюции (Хлебович [Khlebovich] 2014b).

Следует отметить, что использование транспорта натрия в энергетических целях началось еще у прокариот (Mulkijanian et al. 2008), и широкое распространение α субъединиц натриевого насоса отмечается в разных группах эукариот, включая водоросли и грибы. И только с выработкой натриевого насоса с фракциями β (беспозвоночные и хоанофлагелляты), а потом и с фракциями γ (от

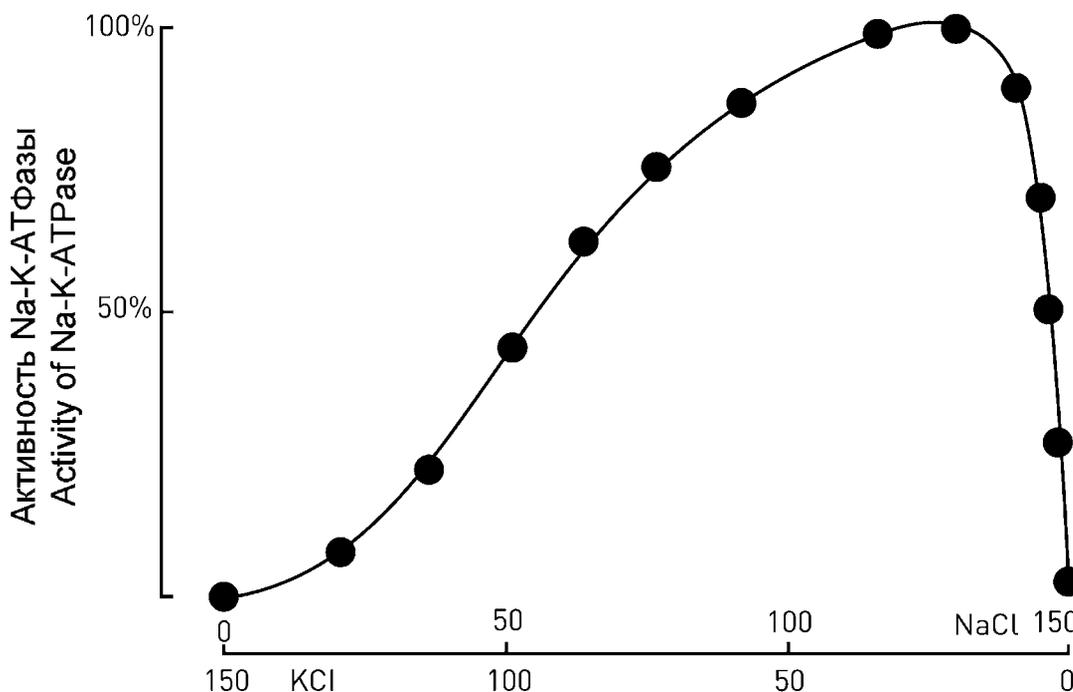


Рис. 1. Зависимость активности Na-K-АТФазы от соотношения в среде К и Na [по Skou (1957) из Болдырев [Boldyrev] (2008)].
 Fig. 1. Activity of Na-K-ATPase related to Na/K ratio in medium [according to Skou (1957) from Boldyrev (2008)].

рыб и выше) началось царство животных (Sáez et al. 2009). Именно с натриевым насосом животного типа связывает Наточин [Natochin] (2005, 2006, 2007, 2010) такие черты, как электрогенез, приведший к образованию нервной системы, и полярность клеток, приведшую к многоклеточности и клеточной дифференцировке. Вероятно, на основе исходного натрий/калиевого насоса возникли другие натрий-зависимые трансмембранные транспорты, в частности, строительных элементов клетки – аминокислот, моносахаров и нуклеотидов, и натрий из злейшего врага клетки превратился в абсолютную необходимость для нее. Так, сопротивляясь вредному когда-то кислороду, продукту набравшего силу фотосинтеза, жизнь перешла в основном на аэробный обмен. Роль натрия в организме сравнима с ролью денег в обществе (Хлебович [Khlebovich] 2014a): они приходят и уходят в одном и том же виде купюр, приводя в движение массу полезных и необходимых действий. В этом ответ на загадку, заданную В.И. Вернадским, – почему необходимая для жиз-

ни поваренная соль входит и выходит из организма (моча, пот) в неизменном виде раствора NaCl.

Возникает вопрос, при какой концентрации внутри клеток (и снаружи) натрий становится настолько вредным, что появляется необходимость в его откачке? Очевидно, что исторически $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPase}$ (натриевый насос) возникла там, где несущая жизнь калиевая среда встречалась с мертвым тогда натриевым океаном. Первооткрыватель натриевого насоса, ставший за это Нобелевским лауреатом, Йенс Кристиан Скоу (Skou 1957), исследовал активность $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPase}$ при разных концентрациях натрия и калия (общая концентрация во всех смесях была 150 mM). Активность фермента была максимальной при 130 mM Na и 20 mM K (Рис. 1). Мною (Хлебович [Khlebovich] 1974: 142–144) при обосновании концепции критической солености были рассмотрены имевшиеся к тому времени примеры соленостной (натриевой) зависимости активности натриевого насоса. Везде, как и при описании процесса Скоу, активность фермента была максимальной при

130mM NaCl и почти прекращалась ниже 100 mM NaCl (соленостный эквивалент 5–8‰). Тогда это рассматривалось как частный случай, подтверждающий концепцию критической солености об изменении разных биологических свойств при изменении внешней и внутренней солености в узком соленостном диапазоне 5–8‰. Сейчас факту соленостной зависимости активности $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATФазы}$ мы придаем особое значение. Его можно рассматривать как свидетельство выработки предками животных натриевого насоса при повышении концентрации натрия в среде выше 100–130 mM (соответствует солености современного моря 5–8‰). С этого времени закончилась калиевая эпоха развития жизни, и началась сопровождаемая бурным развитием царства животных эпоха натриевая (Хлебович [Khlebovich] 2014b, 2015a).

В связи с новыми системами надцарства эукариот, которые возникли как синтез прежних морфофункциональных критериев с последними молекулярно-генетическими (см. обзор: Фролов и Костыгов [Frolov and Kostygov] 2013), очевидно, было бы полезным проверить выделяемые группы на наличие и характеристики в них форм натриевого насоса. Показательно, что входящие в один супертаксон *Opisthokonta* животные и хоанофлагелляты обладают натриевым насосом одного типа – с β -фракцией (Sáez et al. 2009).

В связи с вопросом о таксономическом критерии наличия или устройства натриевого насоса особое место занимают микроспоридии. Это – внутриклеточные паразиты, обитающие исключительно в животных; вместе с ними они освоили все доступные им среды, не покидая в активном состоянии калиевой внутриклеточной среды своих хозяев (Исси и Воронин [Issi and Voronin] 2007). Они полностью лишены следов натриевого насоса. По моей версии (Хлебович [Khlebovich] 2014a, b; 2015a) эта очень древняя группа могла изначально не иметь натриевого насоса, используя в качестве своей калиевой среды внутриклеточную среду хозяев.

ЭВОЛЮЦИЯ СОЛЕНОСТНЫХ ОТНОШЕНИЙ ЖИВОТНЫХ

Вышеизложенное позволяет внести существенные изменения в прежнюю (Хлебович [Khlebovich] 1974) схему эволюции соленостных отношений животных (Рис. 2). Прежде всего при-

знаем, что описанным ранее процессам и связям предшествовал длительный период эволюции в калиевой среде – протоэволюции.

Далее отметим, что строго под осмотическими отношениями и осморегуляцией нужно понимать отношения между внешней средой и средой внутренней – плазмой крови, лимфой, гемолимфой, полостной жидкостью. Об осмотических отношениях организмов, лишенных внутренней среды (в частности простейших, кишечнополостных и паренхиматозных червей), нужно говорить с оговорками. Отметим также некорректность широко распространенного понятия «осморегуляция». Осмотическое давление есть функция количества растворенных частиц безотносительно к их природе. В тоже время для организмов не безразлично, что именно растворено в их внутренней среде. Обычно основными компонентами внутренней среды оказываются ионы, близкие по соотношению морской воде, что дает право в этих случаях говорить не об осмотическом давлении, а о внутренней солености (Хлебович [Khlebovich] 1974, 2012).

Первые животные, возникшие в натриевом океане при внешней солености выше 5–8‰, используя натриевый насос вскоре освоили солености примерно до 45‰ и более, имея во всем этом диапазоне осмотическое давление и внутреннюю соленость такую же, как во внешней среде. Такие животные названы α -пойкилоосмотическими в отличие от β -пойкилоосмотических, у которых внутренняя соленость много ниже внешней, а выравнивание осмотического давления с внешней средой создается низкомолекулярными органическими веществами (обычно мочевиной). В пресной воде пойкилоосмотики жить не могли, потому что натрия в их внутренней среде оказывалось недостаточно для работы натриевого насоса. В пресные воды проникли гиперосмотические организмы, внутренняя среда которых гиперосмотична за счет внутренней солености с концентрацией натрия не меньше 100 mM – около 5‰ (исключения и их причина см. Хлебович и Комендантов [Khlebovich and Komendantov] (1986)).

От пресноводных гиперосмотических животных произошли три эколого-физиологические группы:

1. Наземные (строго говоря, не имеющие осмотических отношений со средой, т.к. среда эта безводная, но можно говорить об осмотическом

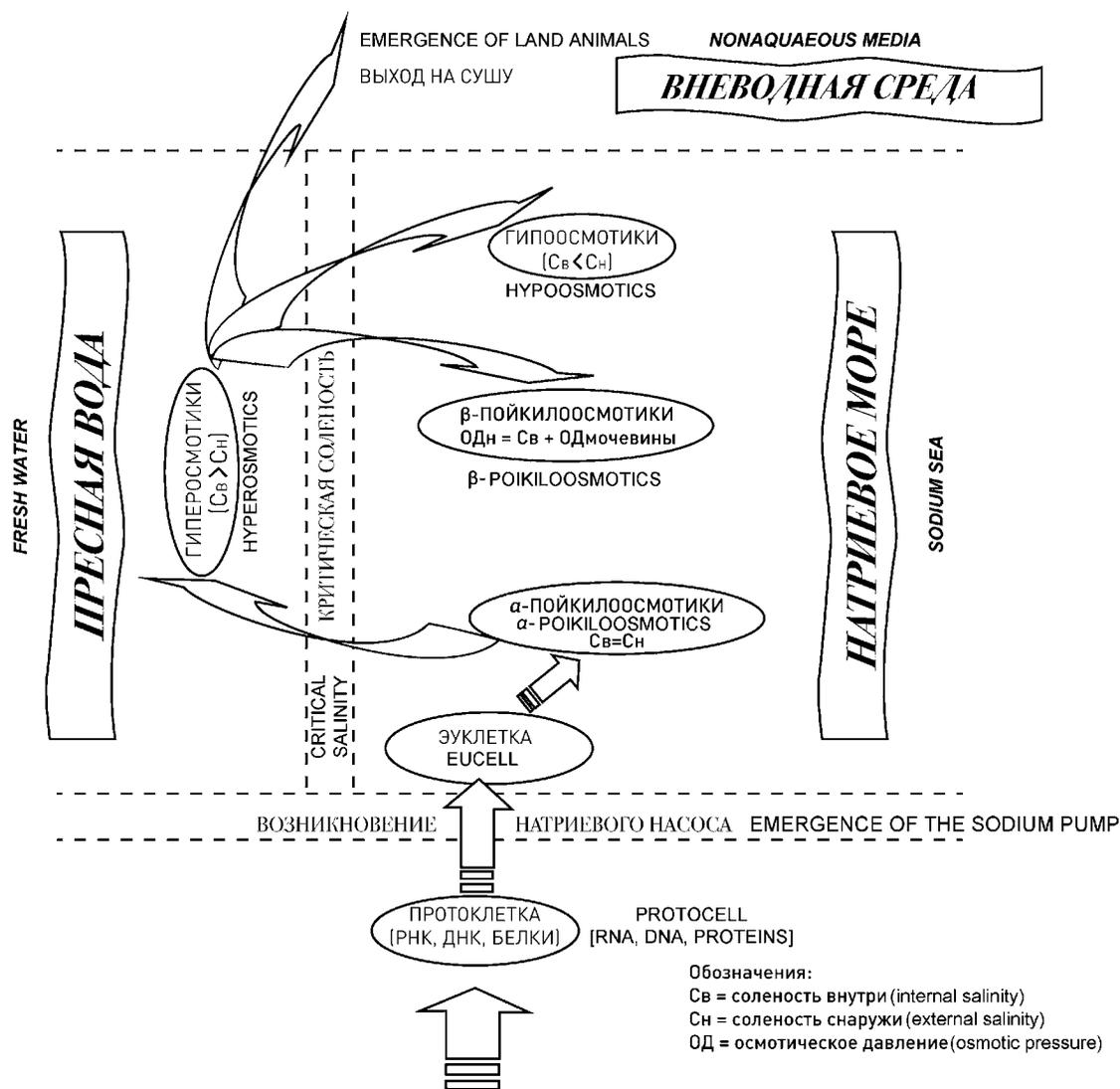


Рис. 2. Эволюция соленостных отношений животных, по Хлебовичу [Khlebovich] (2014a), с изменениями.

Fig. 2. Animal evolution related to salinity. After Khlebovich (2014a), with changes. Одн – osmotic pressure of sea water and blood plasma; Од мочевины – osmotic pressure of urea.

давления и солености внутренней среды). Они сохраняются на уровне их предков – гиперосмотических пресноводных, обычно оставаясь немногим выше критической солености 5–8‰ (соленость плазмы крови человека – 9.5 г/л.).

2. Вторично-морские гипоосмотические. Их внутренняя соленость и осмотическое давление тоже оказывается на уровне, характерном для пресноводных предков, и поэтому они ниже таковых у морской воды. Это обеспечивается механизма-

ми, обеспечивающими существенное опреснение внутренней среды (у морских костных рыб в 2–3 раза). Естественно, гипоосмотическая регуляция, как и гиперосмотическая, осуществляющие транспорт ионов против градиента концентрации, требуют дополнительной траты энергии.

3. Вторично-морские β-пойкилоосмотические организмы имеют величину внутренней солености, как у гипер- или гипоосмотических организмов, но «добирают» до осмотического давления

внешней среды (морской воды) соответствующими добавками низкомолекулярных органических веществ (обычно мочевины).

Обращает на себя внимание следующее обстоятельство: то, что мы называем внутренней соленостью, оказывается близким по величине у пресноводных гиперосмотических и произошедших от них вторично-морских гипоосмотических и β-пойкилоосмотических, оказываясь обычно чуть выше значений критической солености 5–8‰. Это несмотря на то, что при возвращении в море энергетически выгодным было бы вернуться к α-пойкилоосмотическому состоянию. Очевидно, внутренняя среда соленостью немногим выше критической имеет большие преимущества для биологических процессов, чем всякая иная. Это подтверждает положение о преимуществах управления процессами вблизи их критических точек (Хлебович [Khlebovich] 2005, 2007).

В дополнение к приведенной схеме эволюции соленостных отношений животных можно допустить возможность выхода на сушу хелицерных напрямую из моря, но, очевидно, это могло происходить в градиенте соленостей, столь характерном для условий у уреза воды.

ИСТОКИ МНОГИХ АДАПТАЦИЙ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА – В РЕАКЦИЯХ ПОКРОВОВ α-ПОЙКИЛООСМОТИКОВ

Первыми животными были только что обретшие натриевый насос «животного типа» (с β-фракциями) – α-пойкилоосмотики. Обязательным условием их внешней среды был натриевый океан с соленостью не ниже критических 5–8‰. Это наложило отпечаток на последующую эволюцию многих функций Metazoa. Именно на основе механизма натриевого насоса, встроенного в наружную мембрану, возникла нервная система. Это отражается и в эмбриогенезе – нервная система закладывается в эктодерме. Это уже потом (и в онтогенезе, и в филогенезе) нервная система погружается своей центральной частью внутрь организма, защищаясь хитином, или костным черепом. Предполагается, что первыми нервными элементами были нейросекреторные клетки (НСК), выделяющие внутрь организма сигнальные высокомолекулярные вещества, включая пептиды. Произошли же нейросекреторные клетки из поверхностных эпителиев (Поленов и Кулаковский [Polenov and

Kulakovsky] 1993; Гарлов и др. [Garlov et al.] 2005), добавим – обращенных к морской воде эпителием α-пойкилоосмотических организмов.

Можно допустить, что эта клетка, еще не ставшая специализированной нервной, но уже способная выделять сигнальный секрет, стала выделять его не внутрь, а наружу, т.е. стала нейроэксекреторной. Поиски в литературе обнаружили один факт, который я трактую таким образом (Loeb 1974; Loeb and Hayes 1981): сцифомедуза *Chrysaora quinquecirrha* на полипоидной стадии сцифистомы переживает голодную зиму прикрепленной к субстрату на разных глубинах; первыми сигнал о приближении богатого пищей периода и, тем самым, о стробилиации (образованию медузок-эфир) получают (в виде потепления верхнего слоя воды) обитающие в верхних слоях воды полипы; эти верхние полипы, сами приступая к стробилиации, выделяют специализированными клетками, расположенными под щупальцами, белковый секрет, который служит сигналом начала стробилиации особям, обитающим в еще не нагретой воде. Этот, казалось, забытый факт в наши дни подтверждается на другом виде сцифомедузы, *Aurelia aurita* (Fuchs et al. 2014). Авторы показали, что стробилиация стимулируется пептидными выделениями других особей, а В.В. Старунов (кафедра зоологии беспозвоночных Санкт-Петербургского государственного университета) обратил мое внимание на то обстоятельство, что на приведенной в работе фотографии гибридизации *in situ* видно, что эти пептиды имеют домены экспрессии у основания щупалец сцифистом.

Этот, казалось бы, частный факт доказывает принципиальную возможность явления регуляции жизненных циклов выделением специфических пептидных секретов. Эта экологическая популяционная адаптация образовалась у α-пойкилоосмотиков на основе тех же механизмов, из которых образовались физиологические механизмы нервной системы. Можно полагать, что явление регуляции популяционных отношений сигнальными пептидами встречается в морях значительно чаще, но обнаружить его сложно за счет чрезвычайно малых концентраций сигнальных белков. В пользу использования пептидных сигналов именно в морской воде говорит факт коагуляции многих тканевых белков при солености ниже критических 5–8‰ (Хлебович [Khlebovich] 2005, 2007).

Нужно отметить, что использование белковых сигналов для консолидации популяций организмов не есть приобретение только беспозвоночных α -пойкилоосмотиков. В лаборатории Бонни Басслер (Bonnie Bassler) Принстонского университета более пятнадцати лет глубоко исследуются процессы, связанные с химической коммуникацией бактерий. На первом (и главном) модельном объекте (морской люминесцирующей бактерии *Vibrio harveyi*) было показан факт секреции наружу видоспецифичного сигнального белка и наличие на поверхности особей его рецепторов. Когда плотность особей и, тем самым, концентрация сигнального белка достигает определенных величин, это является сигналом для одновременного включения свечения во всем сообществе. Эти исследования белковой регуляции «чувства кворума» (quorum sensing) [см: (Bassler 1999; Ng and Bassler 2009; Ke et al. 2014; и др.)] могут иметь большое методическое значение для пионеров изучения этого явления и его механизмов у беспозвоночных. Отметим, что объектами микробиологических исследований такого рода служат бактерии или морские организмы, или патогены человека, связанные с соленой внутренней средой, являющиеся экологическим аналогом α -пойкилоосмотиков.

Поглощенная животными пища сначала разлагается до мономеров, аминокислот, моносахаров, нуклеотидов и только в таком виде проникает в клетки. Между тем эти мономеры часто встречаются в растворенном виде в морской воде, тем более в иловых растворах. Но вопрос о возможности внекишечного питания животных стал на десятилетия предметом спора между сторонниками Августа Пюттера, признающего такую возможность, и Августа Крога, ее отрицавшего. В наших экспериментах на эвригалинных моллюсках с использованием меченого глицина было показано, что поглощение этой аминокислоты есть солёностно-зависимый процесс, который, очевидно, не идет при солёности ниже критической (Комендантов и Хлебович [Komendantov and Khlebovich] 1989). Очевидно, поглощение мономеров маловероятно у пресноводных животных и может быть актуальным в питании морских α -пойкилоосмотиков (классический пример – увеличение массы метатрохофоры *Nereis arenaceodentata* в десятки раз еще до того, как у нее откроется рот). Вероятно, процесс поглощения мономеров покровами мог

возникнуть у первых α -пойкилоосмотиков еще до образования ими пищеварительного тракта. Отметим, что вопрос о внекишечном питании мономерами есть вопрос и физиологический, и экологический.

Конечным вредным продуктом аэробных процессов обмена обычно оказываются перекиси, поэтому, когда сначала на белых кровяных клетках, а потом на эпителиях половых путей млекопитающих было показано, что в случаях микробной инфекции эти клетки могут сжигать бактерий перекисью, этот факт был воспринят как позднее приобретение высших позвоночных. Однако позже (Лабас и др. [Labas et al.] 2006a, b) было показано, что слизистые эпителии покровов всех морских беспозвоночных (исключая покрытых хитином) буквально одевают организм облаком перекисей, защищающих от бактерий. Таким образом, иммунитет, базирующийся на выделении перекисей, очевидно, возник сначала в клетках покровов α -пойкилоосмотиков и лишь потом был освоен лейкоцитами внутренней среды. Подчеркивая значение своего открытия для физиологии иммунитета, авторы отмечают и его экологическую сущность – прекращение выделения активных форм кислорода со смертью животного почти мгновенно включает разложение его тела микробами и тем самым способствует круговороту веществ в экосистеме.

В заключение отметим перспективность исследования многих процессов физиологии и экологии животных, начиная с их истоков – адаптаций первичных животных, α -пойкилоосмотиков, и, конечно, особую роль в этом играют возможности морских биологических станций и морских аквариальных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарю редакцию журнала «Биосфера» в лице Э.И. Слепяна и А.Г. Голубева, приложивших усилия по возвращению автора к решению этих проблем. Исследование проведено в рамках государственного исследовательского проекта № 01201351188 (Российская Федерация).

ЛИТЕРАТУРА

Bassler B. 1999. How bacteria talk to each other: regulation of gene expression by quorum sensing. *Current opinion in microbiology*, 2(6): 582–587.

- Boldyrev A.A. 2008.** Function of Na/K pump in exitable tissues. (Review). *Journal of the Siberian Federal University. Biology*, **3**(1): 206–225. [In Russian].
- Frolov A.O. and Kostygov A.Yu. 2013.** Protozoa, protists and protoctists in the system of eukaryots. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. Supplement*, **2**: 191–201. [In Russian].
- Fuchs B., Wang W., Graspeuntner S., Li Y., In-sua S., Herbst E.-M., Dirksen Ph., Böhm A.-M., Hemmrich G., Sommer F., Tomislav Domazet-Lo-so T., Klostermeier U.C., Anton-Erxleben F., Rosenstiel Ph., Bosch Th.C.G. and Khalturin K. 2014.** Regulation of polyp-to-jellyfish transition in *Aurelia aurita*. *Current Biology*, **24**: 263–273.
- Garlov P.E. Kuzik V.V. and Polenov A.L. 2005.** Evolutionary aspects of neurocrinology. In: Fundamentals of Neuroendocrinology. Elbi, Saint Petersburg: 403–417. [In Russian].
- Issi I.V. and Voronin V.N. 2007.** Phylum Microsporidia. In: Manual of zoology. Protista. Pt. 2. Nauka, Saint Petersburg: 994–1045. [In Russian].
- Ke X., Miller L.C., Ng W.L. and Bassler B.L. 2014.** CqsA-CqsS quorum-sensing signal-receptor specificity in *Photobacterium angustum*. *Molecular Microbiology*, **91**(4): 821–833.
- Khlebovich V.V. 1974.** Critical salinity of biological processes. Nauka, Leningrad, 235 p. [In Russian].
- Khlebovich V.V. 2005.** Levels of homoiothermy and homoioosmy and probable reasons determining them. *Zhurnal obshchey biologii*, **66**(4): 344–348. [In Russian].
- Khlebovich V.V. 2007.** Levels of homeostasis. *Priroda*, **2**: 61–65. [In Russian].
- Khlebovich V.V. 2012.** Ecology of individual (essay of animal phenotypical adaptations). Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, 143 p. [In Russian].
- Khlebovich V.V. 2014a.** Milestones and principles of evolution of water-salt relationships in living organisms. *Biosphaera*, **6**(2): 170–175. [In Russian].
- Khlebovich V.V. 2014b.** Contours of protoevolution. *Priroda*, **8**: 93–94. [In Russian].
- Khlebovich V.V. 2015a.** Critical salinity as a marker of transition from the potassium era of life development to the sodium era. *Uspekhi sovremennoy biologii*, **135**(1): 18–20. [In Russian].
- Khlebovich V.V. 2015b.** Applied aspects of the concept of critical salinity. *Uspekhi sovremennoy biologii*, **135**(3): 272–278. [In Russian].
- Khlebovich V.V. and Komendantov A.Yu. 1986.** The low osmotic concentration of blood as a general character of the bivalve mollusks penetrated into fresh water. *Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, **152**: 50–56. [In Russian].
- Komendantov A.Yu. and Khlebovich V.V. 1989.** Uptake of the dissolved organic matter by water invertebrates related to salinity. *Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, **196**: 22–50. [In Russian].
- Labas Yu.A., Gordeyeva A.V. and Nagler L.G. 2006a.** Generation of the active oxygen forms by marine invertebrates: mechanisms and possible biological role. *Zhurnal evoliutsionnoy biokhimii i fiziologii*, **3**: 201–207. [In Russian].
- Labas Yu.A., Gordeyeva A.V. and Nagler L.G. 2006b.** The invisible robe of naked things. *Priroda*, **12**: 3–10. [In Russian].
- Loeb M.J. 1974.** Strobilation in the Chesapeake Bay sea nettle *Chrysaora quinquecirrha* – III. Dissociation of the neck inducing factor from strobilating polyps. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **49**: 423–432.
- Loeb M.J. and Hayes D.K. 1981.** Strobilation in the Chesapeake Bay sea nettle *Chrysaora quinquecirrha* – V. Neurons and neurosecretion. *Transactions of the American Microscopical Society*, **100**: 264.
- Macallum A.B. 1910.** The inorganic composition of the blood in invertebrates and vertebrates and its origin. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, **82**: 602–624.
- Macallum A.B. 1926.** The paleochemistry of the body fluids and tissues. *Physiological Reviews*, **6**: 316–357.
- Margelis L. 1983.** Role of symbiogenesis in cell evolution. Mir, Moscow, 352 p. [In Russian].
- Markov A.V. and Kulikov A.M. 2005.** The origin of eukariotes: the conclusions from analysis of protein homologies in three superregnums of living nature. *Paleontologicheskii zhurnal*, **4**: 3–18. [In Russian].
- Mulki-djanian A.Y., Bychkov A.Yu., Dibrova D.V., Galperin M.Y. and Koonin E.V. 2012.** Origin of first cells at terrestrial, anoxic geothermal fields. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**(14): 821–830.
- Natochin Yu.V. 2005.** The role of sodium ions as incentive to cells and metazoan animal evolution. *Paleontologicheskii zhurnal*, **4**: 19–24. [In Russian].
- Natochin Yu.V. 2006.** Physico-chemical determinates of physiological evolution from protocell to man. *Physiologicheskii zhurnal*, **92**(1): 57–71. [In Russian].
- Natochin Yu.V. 2007.** Physiological evolution of animals: sodium as the key to overcome of controversies. *Vestnik Rossiyskoi Akademii nauk*, **77**(11): 999–1010. [In Russian].
- Natochin Yu.V. 2010.** Evolutionary physiology on the way from “The origin of species” to origin of life. In: Charls Darwin and the modern biology. Nestor-Istoria, Saint-Petersburg: 321–337. [In Russian].
- Natochin Yu.V., Ryzhenko B.N. and Galimov E.M. 2008.** Role of salt composition (K/Na) of water media in biological evolution. In: Problems of biosphaera origin and evolution. Librocom, Moscow: 404–408. [In Russian].
- Ng W.L. and Bassler B.L. 2009.** Bacterial quorum-sensing network architectures. *Annual Reviews in Genetics*, **43**: 197–222.

- Polenov A.L. and Kulakovskiy E.E. 1993.** The origin and evolution of neuroendocrine cells and neurohumoral regulation in Metazoa. In: Neuroendocrinology. Book 1. Part 1. Nauka, Saint Petersburg: 13–31. [In Russian].
- Sáez A., Lozano E. and Zaldívar-Riverón A. 2009.** Evolutionary history of the Na, K-ATPase and their osmoregulatory role. *Genetica*, **136**(3): 479–490.
- Skou J. 1957.** The influence of some cations on an adenosine triphosphatase from peripheral nerves. *Biochim Biophys Acta*, **23**: 394–401.
- Spirin A.S. 2001.** Biosynthesis of proteins, RNA-world and the origin of life. *Vestnik Rossiiskoi Akademii Nauk*, **71**(4): 320–328. [In Russian].
- Spirin A.S. 2003.** Ribonucleic acids as the central link of living matter. *Vestnik Rossiiskoi Akademii Nauk*, **73**(3): 117–127. [In Russian].
- Spirin A.S. 2005.** The origin, possible forms of existence and size of the primitive individuals. *Paleontologicheskii zhurnal*, **4**: 25–32. [In Russian].

Представлена 1 сентября 2015; принята 20 ноября 2015.