

ЭВОЛЮЦИЯ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

Орлянкин Б.Г.

АНО «Научно-исследовательский институт диагностики и профилактики болезней человека и животных», г. Москва, Российская Федерация

*Представлены современные сведения об эволюции всего живого на Земле - прокариот, эукариот и млекопитающих. Рассмотрены основные этапы эволюции, структура геномов живых организмов и факторы эволюции. **Ключевые слова:** эволюция, прокариоты, эукариоты, млекопитающие.*

EVOLUTION OF LIVING ORGANISMS

Orlyankin B.G.

Research Institute for Human and Animal Diseases, Moscow, Russian Federation

*The article reviews contemporary knowledge of the evolution of life on Earth, namely prokaryotes, eukaryotes and, more specifically, mammals. Main stages of evolution are described, as well as the factors driving it and the genome structure in living organisms. **Keywords:** evolutions, prokaryotes, eukaryotes, mammals.*

Земля образовалась из газопылевого облака 4,6 млрд лет назад, а жидкая вода - необходимое условие для возникновения жизни - появилась через 300 млн лет. Вероятно, жизнь зародилась в океане в гидротермальных источниках, называемых «черные курильщики». Первыми самовоспроизводящимися молекулами были короткие РНК с каталитической активностью (рибозимы), возникшие абиогенным путем из более простых химических соединений 4 млрд лет назад. Их каталитическая активность была аналогична ферментам. Рибозимы сочетают в себе информационные и каталитические функции. Они существовали в течение многих миллионов лет (мир РНК) и эволюционировали с образованием примитивных клеток, состоящих из простой мембраны, окружающей набор самовоспроизводящихся молекул РНК и некоторых других компонентов. Лишь позднее двойная спираль ДНК заменила РНК, как более стабильная молекула для хранения генетической информации, а белки заменили РНК в качестве основных каталитических и структурных компонентов [1, 11, 12, 14].

Полагают, что все живые организмы произошли от одного общего предка, который обозначают LUCA (Last Universal Common Ancestor) - последний универсальный общий предок. Он жил примерно 3,8 млрд лет назад и от него в геологической летописи, записанной в слоях осадочных пород, не сохранилось ничего. Важнейшим доказательством своего пребывания на Земле является то, что все известные нам живые организмы используют практически одинаковый механизм кодирования наследственной информации [3, 12].

Основные этапы эволюции жизни на Земле

Первые одноклеточные безъядерные организмы (прокариоты - археи и бактерии) возникли 3,5 млрд лет назад. Очень длительное время (примерно 2 млрд лет) они были единственными живыми организмами. Эволюционные линии бактерий и архей разделились на заре клеточной жизни. Они приспособились к разным условиям существования. Бактерии расселились на поверхности суши и океанов и совершенствовали механизмы использования энергии света, а археи осваивали подземные места обитания и питались неорганическими веществами, выходящими из глубин Земли. Более 99 % прокариот не поддаются культивированию [12, 14].

Археи долгое время не отличали от бактерий и были открыты только в 1977 г. Они - единственные микроорганизмы, способные производить метан (метаногены). Археи весьма пластичны и встречаются как в гейзерах, так и в почвах зоны вечной мерзлоты. Их обнаружили даже в толстом кишечнике человека. В составе клеточной стенки у архей отсутствует пептидогликан - основной компонент аналогичной структуры у большинства бактерий. По характеру метаболизма и наличию некоторых структур (жгутиков) археи напоминают бактерии. По механизмам репликации ДНК, транскрипции и трансляции они похожи на клетки эукариот, однако в регуляции активности генов участвует много белков, сходных с бактериальными. Археи можно рассматривать как некие гибриды со смешанными свойствами, характерными для эукариот и бактерий, но и обладающие некоторыми уникальными свойствами [20].

Бактерии впервые (3,4 млрд лет назад) «изобрели» фотосинтез - образование органических веществ из углекислого газа и воды с выделением кислорода при участии энергии света. С появлением кислорода стало возможным возникновение эукариот - ядерных организмов [11, 14].

1,5-2,1 млрд лет назад возникли первые ядерные одноклеточные организмы, путем слияния архейного предка и альфапротеобактерии. Последняя дала начало митохондриям, обеспечивающим организм энергией. Появление эукариотической клетки - крупное эволюционное событие. Эукариоты способны к фагоцитозу - поглощению твердых частиц из внешней среды внутрь клетки, в отличие от архей и бактерий, которые из внешней среды вбирают только растворенные вещества. В дальнейшем из эукариотической клетки развились все высшие формы жизни - животные, растения, грибы и протисты (одноклеточные эукариоты). В последующем роль симбиоза в развитии жизни не снижалась. Важные функциональные блоки современной биосферы держатся на симбиозе или симбиотических комплексах: симбиотические бактерии и одноклеточные эукариоты переваривают клетчатку у растительноядных животных, азотофиксирующие бактерии в кооперации с растениями способны переводить азот из атмосферы в доступную для растений форму (аммоний). Самые первые наземные растения жили в симбиозе с грибами [12].

Многоклеточные организмы появились 900 млн лет назад в океане, тогда как на суше еще примерно 150-200 млн лет безраздельно господствовали прокариоты. Полагают, что одноклеточные эукариоты переходили к многоклеточности более 20 раз. Современные животные - это результат лишь одного из этих событий, а остальные достались грибам и растениям. Самыми примитивными многоклеточными организмами, вероятно, были губки, у которых нет настоящих тканей, нервной системы и кишечника. Взаимодействия между клетками у губок осуществляются с помощью так называемых «коммуникационных белков».

Позвоночные возникли 542 млн лет назад и после этого произошел лавинообразный рост разнообразия животных («кембрийский взрыв») в течение примерно 25-30 млн лет. Появились представители практически всех их современных типов. В тот период концентрация кислорода превысила половину современной. Лишь 360 млн лет назад позвоночные вышли из океана на сушу, и от них произошли все сухопутные позвоночные, обладающие четырьмя конечностями. В настоящее время их насчитывается 62305 видов.

Млекопитающие появились 250 млн лет назад почти одновременно с первыми динозаврами, однако господство на суше они получили после вымирания древних (мезозойских) рептилий 65 млн лет назад. Млекопитающие пережили собственный эволюционный взрыв и стали наиболее распространенными на Земле. Сейчас насчитывают 5506 их видов [11,12,14].

Биосфера

Биосфера (оболочка Земли) начала формироваться 3,8 млрд лет назад, когда на нашей планете стали зарождаться первые живые организмы. Она охватывает нижнюю часть атмосферы (20-25 км), верхнюю часть литосферы (2-5 км) и всю гидросферу. Современная биосфера возникла в результате длительной эволюции. В ней обитает 8,7 млн видов живых организмов (эукариот). Масса живого вещества сравнительно мала и оценивается величиной $2,4 \times 10^{18}$ г (в пересчете на сухое вещество). Биомасса подземных микробов сравнима со всей биомассой суши, включая деревья. Целостное учение о биосфере создал биогеохимик В.И. Вернадский [2].

На основании нуклеотидной последовательности генов рибосомных РНК многих тысяч видов все живые организмы в биосфере подразделяют на три домена (надцарства): археи, бактерии и эукариоты [25]. Археи и бактерии относятся к прокариотам - организмам без ядра, митохондрий и других внутриклеточных структур. Их геном находится в цитоплазме и представлен молекулой ДНК. У прокариот нет полового размножения, в их жизненном цикле отсутствует фаза образования половых клеток. Археи сильно отличаются от бактерий на молекулярном уровне, не образуют спор и среди них нет возбудителей инфекционных болезней [12, 14].

Эукариоты - организмы, в клетках которых есть ядро, митохондрии и множество других сложных внутренних структур. К эукариотам относятся разнообразные одноклеточные организмы (амебы, инфузории, радиолярии и др.) и многоклеточные - грибы, растения и животные. Все они имеют общее происхождение. В их жизненном цикле есть половое размножение, яйцеклетки и сперматозоиды образуются путем мейоза - особого способа деления, в результате которого из одной исходной диплоидной клетки (с двумя наборами хромосом) получаются четыре дочерние гаплоидные (с одним набором хромосом). Клетки, сформированные в результате мейоза, содержат перетасованную генетическую информацию. При слиянии яйцеклетки и сперматозоида (оплодотворение) образуется зигота, размножающаяся путем митоза, при котором в родительской и дочерней клетках сохраняется диплоидный набор хромосом [11, 12].

Большая часть видов (97 %), когда-либо обитавших на Земле, вымерла. Современные темпы этого процесса весьма высокие и к середине XXI в. может исчезнуть до 30 % видов. Деятельность человека является главной причиной нынешнего их вымирания.

Структура и размер геномов живых организмов

Геном любого организма (от бактерий до млекопитающих) представляет собой двуниевую ДНК, состоящую из четырех нуклеотидов: аденина, гуанина, тимина и цитозина. Нуклеотиды, в свою очередь, состоят из азотистого основания, сахара дезоксирибозы и фосфата. Основания в двуниевой ДНК образуют комплементарные пары: аденин всегда находится в паре с тиминном, а гуанин всегда связан с цитозином. У вирусов геном может быть представлен ДНК (ДНК-содержащие вирусы) или РНК (РНК-содержащие вирусы). В клеточных РНК (информационных, рибосомных, транспортных) и вирусных РНК вместо тимина используется урацил.

Генетический код (система записи генетической информации в виде последовательности нуклеотидов) един для всех живых существ. Он состоит из 64 кодонов (триплетов нуклеотидов): 61 из них кодирует 20 аминокислот и 3 являются терминирующими. Большинство аминокислот кодируются не одним, а несколькими вариантами (от 2 до 6) кодонов. Считывание генетической информации происходит в результате транскрипции (синтеза информационной РНК на матрице ДНК на основе комплементарности) и трансляции (синтеза на рибосомах белка, в котором порядок аминокислот соответствует таковому кодирующих триплетов информационной РНК) [8].

Геномы прокариот (бактерий и архей) варьируют по размеру от 0,58 до 8,5 млн пар нуклеотидов и содержат от 470 до 7500 генов. Размер генома *E. coli* занимает среднее положение в ряду бактериальных геномов. Средняя длина бактериальных генов составляет 1000 пар нуклеотидов и между ними есть короткие регуляторные участки. Все бактерии, геном которых не превышает 1,5 млн пар нуклеотидов, являются облигатными внутриклеточными паразитами. В геноме патогенных бактерий имеются так называемые островки патогенности, протяженностью 10-200 тыс. пар нуклеотидов. Они отсутствуют в геномах непатогенных штаммов тех же или родственных им видов [10].

Геномы одноклеточных эукариот по размеру попадают в одну группу с большими бактериальными геномами. Так, геном дрожжей (*S. cerevisiae*) состоит из 13,5 млн пар нуклеотидов и содержит 6034 гена.

Большинство генов у высших эукариот имеют экзон-интронную структуру. Интроны удаляются из РНК в результате сплайсинга, а экзоны, соединяясь, образуют зрелую информационную РНК [10].

Геном современного человека состоит из 3,2 млрд пар нуклеотидов и содержит около 25 тыс. генов. Экзоны и регуляторные последовательности вместе составляют менее 2 % генома. Почти половина сформирована из мобильных генетических элементов, колонизировавших наш геном в ходе эволюции. У человека он отличается от такового шимпанзе всего на 1 %, а геном одного человека от другого - на 0,1 %. Это 3 млн пар нуклеотидов или одна пара нуклеотидов на 1000. При сравнении геномов человека и других организмов установили, что 21 % генов человека являются общими для эукариот и прокариот, 32 % - встречаются у всех эукариот, 24 % - характерны для всех животных, 22 % - есть только у позвоночных. На каждой ступени эволюции организмов возникали группы генов, кодирующие новые функции [10, 15].

Факторы эволюции

Важнейший фактор эволюции - изменения в последовательности нуклеотидов в геномах организмов и естественный отбор (выживание наиболее приспособленных). Перемены в последовательности нуклеотидов возникают в результате мутаций, рекомбинаций, горизонтального переноса и дупликации генов [8]. Спонтанные мутации обусловлены случайными заменами в последовательности нуклеотидов и возникают из-за ошибок ферментов во время репликации ДНК. Возможны замены, выпадения (делеции), вставки (инсерции) и перестановки пар нуклеотидов в молекулах ДНК. Скорость мутирования определяют по числу мутаций на нуклеотид за репликацию.

Рекомбинация - обмен участками гомологичных хромосом в процессе мейоза - специального деления клеток с образованием половых с гаплоидным набором хромосом. В основе гомологичной рекомбинации молекул ДНК лежит точное соответствие гомологов и функционирование ряда ферментов, которые разрезают, воссоединяют и восстанавливают молекулы ДНК. В результате происходит перераспределение генов и образование новых интегрированных генотипов, играющих важную роль в эволюции [8].

Горизонтальный (латеральный) перенос генов (ГПГ) - передача генетического материала от одних одновременно существующих организмов другим. Он широко распространен у прокариот (архей и бактерий) и осуществляется путем трансдукции, трансформации и конъюгации. Трансдукция - это перенос генов бактериального генома из одной клетки в другую с помощью вирусов (фагов). Трансформация происходит путем поглощения бактерией фрагмента ДНК из окружающей среды и встраивания его в свой геном. При конъюгации бактерия-донор передает бактерии-реципиенту часть своего генома с помощью специальных белковых трубочек - конъюгационных пилей.

ГПГ определяющий процесс в эволюции прокариот. Их мир представляет собой перемешанный пул генов. Чем проще устроены организмы, тем успешнее они передают гены от одного вида

другому. У одноклеточных эукариот (протистов) ГПГ распространен широко, у многоклеточных - встречается редко. Вместо него действуют механизмы рекомбинации наследственной информации при половом размножении. ГПГ возможен между организмами всех трех доменов - архей, бактерий и эукариот. Очень редко в ГПГ вовлекаются гены, ответственные за репликацию, транскрипцию и трансляцию [12].

Дупликация генов - один из главных путей эволюции для всех форм жизни, играет важную роль в эволюции эукариот. После дупликации одна из двух копий может мутировать и выполнять другую функцию.

Все изменения в последовательности нуклеотидов от простых точечных мутаций до различных перестроек генов являются исходным материалом для эволюции [8, 12].

Эволюция человека

Человек разумный (*Homo sapiens*), один из миллионов биологических видов, появился в результате сложного и длительного развития. Он относится к классу млекопитающих, отряду приматов, в который входит в составе семейства гоминиды, подсемейства гоминины. Люди произошли в Африке от человекообразных обезьян, но не от современных, а от живших миллионы лет назад и давно вымерших. Линия предшественников человека отделилась от линии человекообразных обезьян 5 млн лет назад. Нас от шимпанзе отделяет 5 млн лет независимой эволюции. Род *Homo* (человек и его вымершие родственники) появился 2 млн лет назад [22, 23].

Первым гоминином, вышедшим из Африки 2 млн лет назад и заселившим Азию и Европу, был человек прямоходящий (*H. erectus*). За пределами Африки не найдено ни одного ископаемого гоминина старше 2 млн лет. Потомки прямоходящего человека жили в Восточной Азии более миллиона лет и вымерли около 40 тыс. лет назад [21, 23]. Наши самые ранние предки появились примерно 5 млн лет назад и всем им было присуще передвижение на двух ногах. Однако они сохранили признаки, необходимые для жизни в кронах деревьев. Так, афарский австралопитек, живший в Восточной Африке 3,85-2,95 млн лет назад, передвигался на двух ногах, но у него были длинные руки и изогнутые пальцы - признаки, связанные с лазанием по веткам. Примерно через миллион лет конечности гомининов приобрели современные пропорции, первым из них был человек прямоходящий (*H. erectus*) и человек работающий (*H. ergaster*) [17].

На протяжении нескольких миллионов лет эволюции объем головного мозга человека возрос не значительно. Быстрое увеличение его произошло за последние 2 млн лет. Полагают, что это связано с более питательной пищей (мясом), обеспечившей работу крупного мозга с высокими энергетическими потребностями [21, 23].

Около 700 тыс. лет назад в Африке появился гейдельбергский человек (*H. heidelbergensis*), получивший название от места, где впервые были обнаружены его кости - грот Гейдельберг (Германия). С него началась вторая волна миграции из Африки в Европу. Третья волна миграции пошла около 100 тыс. лет назад и связана с человеком разумным, который появился 200 тыс. лет назад, распространился по всему свету и заместил существовавшие популяции человека прямоходящего и неандертальцев, населявших Евразию 350-30 тыс. лет назад. Эволюционные линии человека и неандертальца разошлись примерно 500 тыс. лет назад [16, 21, 23].

Генетические исследования и новые палеонтологические открытия усложнили представление об эволюции человека. В течение длительного времени наши непосредственные предшественники существовали с близкими видами, представлявшими боковые линии эволюции человека. Наличие нескольких эволюционных линий в любой период времени делает задачу выбора непосредственных предков человека весьма сложной [17, 23]. При изучении большого количества археологических находок и окаменелостей, а также секвенирования (определения нуклеотидной последовательности) генома установили, что *Homo sapiens* появился раньше, чем полагали прежде, и, вероятно, не в одной, а в нескольких частях Африки. В 2017 г. в Марокко обнаружили человеческие останки, возраст которых двумя методами оценивается в 315 тыс. лет [6, 23].

Ученые полагают, что эволюция нашего вида проходила не в маленькой популяции в отдельном регионе Африки, а в большой популяции, разделенной на группы по всему Африканскому континенту. Частично они были изолированы друг от друга расстоянием и экологическими барьерами, каждая группа приспособлялась к собственной экологической нише. Если группы вступали в контакт друг с другом, то происходил обмен генетическим материалом и культурными особенностями [6].

Древние виды человека, с которыми встречался *Homo sapiens* во время миграций в Африке и за ее пределами, были не только соперниками, но и брачными партнерами. Современные люди неафриканского происхождения имеют 1-4 % ДНК неандертальского происхождения, которую они приобрели 50-60 тыс. лет назад. Следы денисовского генома обнаружены у коренных народов Азии и Океании. Африканские популяции содержат 2 % древних генетических последовательностей, попавших в генофонд нынешних африканцев примерно 35 тыс. лет назад. Источником этих примесей были не неандертальцы или денисовцы, а какие-то неизвестные архаичные популяции людей. Обладание некоторыми генами от древних видов гомининов помогало нашему виду адаптироваться к новым усло-

виям среды обитания и способствовало эволюции [6, 18]. В настоящее время различают, по крайней мере, десять видов людей, существовавших в последние 2 млн лет, которые могли скрещиваться между собой [17,18].

За последние 20 лет обнаружены останки нескольких новых видов гомининов, играющих важную роль в эволюции человека. В 2004 г. на индонезийском острове Флорес нашли скелет маленького человека, жившего там более 50 тыс. лет назад. Его рост составлял около одного метра, поэтому его назвали хоббитом. Ученые считают, что флоресский человек - потомок человека прямоходящего, а его маленький рост - следствие долгой изоляции на острове [7].

В 2013 г. в пещере ЮАР спелеологи обнаружили большое скопление костей. Две экспедиции ученых извлекли более 1,5 тыс. костей и их фрагментов, принадлежащих не менее 15 различным особям. В 2015 г. ученые заявили, что кости принадлежат неизвестному виду древнего человека, названному *H. naledi* («человек-звезда»). Возраст останков оценивается в 236-335 тыс. лет [4, 5, 7].

В 2008 г. в Денисовой пещере на Алтае нашли кусочек кости последней фаланги мизинца. Она принадлежала древнему виду человека, который назвали денисовец. Геном из денисовского пальца был ближе к неандертальцам, чем к современным людям. Денисовцы жили на Алтае более 50 тыс. лет назад. Они скрещивались с неандертальцами, и небольшая часть их ДНК (до 6 %) обнаружена у полинезийцев и австралийских аборигенов [7].

Роль вирусов в эволюции живых организмов

На эволюцию всего живого на Земле решающее влияние оказывали вирусы. Они резервуар генетического разнообразия и драйверы эволюции. Подавляющее большинство уникальной генетической информации в биосфере является вирусной. В вирусных геномах ее больше, чем в таковых всех живых организмах вместе взятых. С помощью вирусов происходит обмен генетической информацией между различными биологическими видами. Они выступают в качестве основного переносчика генов в биосфере. Первые вирусы, вероятно, возникли из самореплицирующихся молекул РНК в доклеточный период и внесли большой вклад в происхождение и эволюцию клеток [1, 9, 13, 19, 24].

В геноме человека, расшифрованном к 2001 г. и содержащем 3,2 млрд пар нуклеотидов, эндогенные ретровирусные последовательности составляют примерно 9 % - 280 млн пар нуклеотидов. Это 450 тыс. фрагментов вирусных геномов, из которых интактными являются 40 тыс. Около половины генома человека состоит из мобильных генетических элементов - транспозонов и ретротранспозонов («прыгающие гены»), перемещающихся с места на место в геноме человека и являющихся источником генетического разнообразия, играя важную роль в эволюции [9, 13].

Закключение. Эволюция - естественный процесс развития живой природы, происходящий постоянно. Важнейшие факторы эволюции - изменения в последовательности нуклеотидов в геномах организмов и естественный отбор. Элементарной единицей эволюции является популяция.

Литература. 1. Агол, В. И. Вирусы: корневая система древа жизни? / В. И. Агол // *Природа*. - 2009. - № 9. - С. 3-11. 2. Вернадский, В. И. Биосфера и ноосфера / В. И. Вернадский. - Москва : Айрис-Пресс, 2013. - 576 с. 3. Винарский, М. Евангелие от LUCa. В поисках родословной животного мира / М. Винарский. - Москва : Альпина нон-фикшн, 2021. - 352 с. 4. Вонг, К. Эволюция: перезагрузка / К. Вонг // *В мире науки*. - 2014. - № 11. - С. 4-7. 5. Вонг, К. Человек-загадка / К. Вонг // *В мире науки*. - 2016. - № 5/6. - С. 38-49. 6. Вонг, К. Последний из гомининов / К. Вонг // *В мире науки*. - 2018. - № 11. - С. 122-129. 7. Добрышевский, С. Достающее звено. Книга вторая: Люди / С. Добрышевский. - Москва : АСТ, 2021. - 592 с. 8. Клаг, У. С. Основы генетики / У. С. Клаг, М. Р. Каммингс, Ш. А. Спенсер. - Москва : ТЕХНОСФЕРА, 2019. - 944 с. 9. Кордингли, М. Вирусы. Драйверы эволюции. Друзья или враги? / М. Кордингли. - Москва : АСТ, 2019. - 400 с. 10. Кребс, Дж. Структура генома и число генов. Гены по Льюису / Дж. Кребс, Э. Голдштейн, С. Килпатрик. - Москва : Лаборатория знаний, 2018. - С. 127-146. 11. Кунин, Е. В. Логика случая. О природе происхождения биологической эволюции / Е. В. Кунин. - Москва : Центрполиграф, 2014. - 527 с. 12. Марков, А. В. Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы / А. В. Марков. - Москва : АСТ, 2015. - 528 с. 13. Меллинг, К. Вирусы: скорее друзья, чем враги / К. Меллинг. - Москва : Альпина Паблишер, 2018. - 568 с. 14. Никитин, М. Происхождение жизни. От туманности до клетки / М. Никитин. - Москва : Альпина нон-фикшн, 2016. - 524 с. 15. Попов, В. В. Геномика с молекулярно-генетическими основами / В. В. Попов. - Москва : Либриком, 2012. - 304 с. 16. Пэабо, С. Неандерталец. В поисках исчезнувших геномов / С. Пэабо. - Москва : АСТ, 2018. - 416 с. 17. Стрингер, К. Остались одни. Единственный вид людей на земле / К. Стрингер. - Москва : АСТ, 2021. - 432 с. 18. Хаммер, М. Гибриды человека / М. Хаммер // *В мире науки*. - 2013. - № 7/8. - С. 96-101. 19. Циммер, К. Планета вирусов / К. Циммер. - Ростов-на-Дону : Феникс, 2012. - 124 с. 20. Чэпмен, М. Биология прокариотической клетки. Клетки по Льюису / М. Чэпмен, Д. Эррингтон ; под ред. Л. Кассимерис [и др.]. - Москва : Лаборатория знаний, 2021. - С. 913-968. 21. Шляхов, А. Человек: эволюция и антропология / А. Шляхов. - Москва : АСТ, 2021. - 352 с. 22. Эволюция / Под ред. Э. Джордж. - Москва : АСТ, 2020. - 320 с. 23. Юнкер, Т. Эволюция человека / Т. Юнкер. - Минск : Дискурс, 2020. - 192 с. 24. Witzany, G. Viruses: essential agents of life / Witzany, G. // Springer. - 2012. - 427 p. 25. Woese, C. R. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria and Eucarya / C. R. Woese, O. Kandler, M. L. Wheelis // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. - 1990. - Vol. 87. - P. 4576-4579.

Поступила в редакцию 22.02.2023.