

100 ЛЕТ ТЕОРИИ СИМБИОГЕНЕЗА

И.А. Захаров

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия,
e-mail: zakharov@vigg.ru

Отмечая 150-летие теории естественного отбора Ч. Дарвина, мы не должны забыть о другом юбилее – в 2009 г. исполняется 100 лет теории симбиогенеза К.С. Мережковского. Теория эта не была принята биологами на протяжении более полувека; ее автор в 1914 г. бежал из России, опасаясь начатого уголовного расследования; были известны его правые и антисоветские взгляды. Все это привело к тому, что имя К.С. Мережковского не нашло должного места в истории нашей науки. Через почти 90 лет после смерти ученого его политические пристрастия и личная жизнь, важные для отношения к нему современников, уже не должны влиять на объективную оценку его вклада в биологическую науку.

Ключевые слова: К.С. Мережковский, теория симбиогенеза.

Теория симбиогенеза

Классическая эволюционная теория Ч. Дарвина представляет происхождение таксонов разного ранга в виде дерева, берущего начало от единого корня и увенчанного кроной дихотомически расходящихся ветвей и веточек. Представление о такой дивергентной эволюции (кладогенезе), монофилетическом происхождении всех форм жизни было существенно дополнено идеей симбиогенеза – утверждением К.С. Мережковского о том, что две главные эволюционные ветви многоклеточных, животные и растения, имеют не монофилетическое происхождение, а возникли в результате симбиоза двух или трех совершенно разных форм организмов.

Наблюдения над поведением хлоропластов в клетке привели К.С. Мережковского к предположению о симбиотическом происхождении хлоропластов, предками которых он считал цианофиции (цианобактерии). Впервые это предположение было высказано и обосновано в 1905 г. в статье «Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzen reiche» (О природе и происхождении хроматофоров в царстве растений) (Mereschkovsky, 1905). Через 4 года предположение было развито, а происхождение растительной клетки в результате соединения

двух ранее самостоятельных организмов получило название симбиогенеза. Речь идет о работе «Теория двух плазм как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов» (1909), которая на следующий год вышла на немецком языке в журнале «Biologisches Zentralblatt».

На основании собственных наблюдений и данных литературы К.С. Мережковский утверждал, что хроматофоры (хлоропласты) нельзя рассматривать как органеллы клетки, возникающие при дифференциации цитоплазмы; хроматофоры – не органы, а симбионты, имеющие независимое происхождение от клетки, в которой они находятся. Хлоропласты не возникают *de novo*, они воспроизводятся делением, причем их деление (у диатомовых – по наблюдениям автора) не синхронизировано с делением клетки. К.С. Мережковский обратил внимание на сходство хлоропластов с цианобактериями и признал последних предками хлоропластов водорослей и высших растений (было отмечено сходство в размерах, внутренней структуре, способе репродукции). Кстати, другой русский ученый, А.С. Фаминцын, считающийся, как и К.С. Мережковский, основоположником теории симбиогенеза, не признавал цианобактерии возможными предками хлоропластов.

В последней своей работе в 1920 г. К.С. Мережковский так определил постулируемый им новый механизм эволюции: «Я назвал этот процесс симбиогенезом, что означает происхождение организмов в результате соединения и объединения двух или более существ, вступивших в отношения симбиоза» (цит. по: Хахина, 1979. С. 41).

В 1909 г. К.С. Мережковский сформулировал теорию двух плазм – теорию двойной природы органического мира (Мережковский, 1909). Эта теория достаточно хорошо соответствует современным представлениям о разделении живого на два надцарства – прокариоты и эукариоты.

Первая плазма, названная микоплазмой, по предположению К.С. Мережковского, дала начало бактериям, сине-зеленым водорослям (цианобактериям), органеллам клетки – хлоропластам и ядрам; сюда же включались грибы (что не соответствует современным взглядам). От второй – амебоплазмы – произошли современные растения и животные, клетки которых приобрели ядра и хлоропласты в результате двух актов симбиогенеза.

К.С. Мережковский писал, что для микоплазмы характерно то, что относящиеся к этой группе существа: 1) могут жить без кислорода; 2) выносят температуру до 90 °С и выше; 3) способны вырабатывать белок из неорганических веществ. Напротив, амебоплазма обладает свойствами, во всем противоположными: 1) не может жить без кислорода; 2) не выносит температуру выше 45–50 °С; 3) не способна вырабатывать белок из неорганических веществ, требует органической пищи.

Микоплазма появилась в эпоху, когда поверхность Земли была покрыта кипящей горячей водой с температурой от 50 до 100 °С. Амебоплазма могла появиться только после того, как вода охладилась ниже 50 °С и на Земле появилась в изобилии органическая пища в виде бактериальной биомассы (Мережковский, 1909).

Хотя идея о симбиотическом происхождении органелл клетки высказывалась еще в XIX в., заслугой К.С. Мережковского является то, что он собрал доступные в то время доказательства симбиотического происхождения хлоропластов (1905 г.), предложил термин «симбиогенез» (1909 г.) и представил в развернутом виде теорию происхождения растений и животных в результате

объединения в одну клетку двух или трех самостоятельных организмов (1909, 1920 г.).

«Царство микоидов [соврем. прокариотов – И.А.З.], единственное царство, которое не является результатом симбиоза, а представляет собой непосредственное развитие первоначально появившихся организмов в лице первичных бактерий. Остальные два царства, растительное и животное, являются результатом симбиоза; животное – результатом простого симбиоза, а растительное – двойного симбиоза» (Мережковский, 1909. С. 93). С этим утверждением К.С. Мережковского сейчас согласится большинство биологов, имея в виду симбиотическое происхождение митохондрий и пластид.

Теория К.С. Мережковского, однако, не была должным образом воспринята современниками. Более того, она вызывала насмешки. Известный в цитологии Э. Вильсон писал в 1925 г.: «Мережковский (1910) в занимательной работе, носящей фантастический характер, разработал гипотезу, по которой дуализм в клетке в отношении ядерного и цитоплазматического вещества представляет собой результат симбиоза между двумя типами первичных организмов... Дальнейший полёт воображения Мережковского приводит его к допущению, что... зеленые растения возникли от симбиоза бесцветных ядродержащих клеток и мельчайших сине-зеленых водорослей, из которых последние дали начало хлоропластам... Без сомнения, многим такие спекуляции могут показаться слишком фантастическими, чтобы о них можно было упоминать теперь в приличном обществе биологов...» (Вильсон, 1940. С. 656).

Пропагандистом идеи симбиотического происхождения эукариотической клетки в конце 1960-х и в 1970-е гг. выступила Л. Маргелис. Хотя основные труды К.С. Мережковского были опубликованы на европейских языках, они почему-то остались не известны Л. Маргелис, которая, опубликовав свою гипотезу происхождения эукариотической клетки в 1967 г., не сослалась на своего русского предшественника. Замечу, что и в своей последней книге (Margulis, Sagan, 2002) Л. Маргелис, многократно употребляя термин «симбиогенез», не дает ссылок на публикации К.С. Мережковского.

К началу 1970 гг. были получены убедительные данные, свидетельствующие о симби-

отическом происхождении хлоропластов (как и митохондрий) (Маргелис, 1983). Сейчас их родство с цианобактериями считается твердо установленным (Archibald, Keeling, 2005).

Более дискуссионным является положение второй гипотезы К.С. Мережковского – гипотезы о симбиотическом происхождении ядра.

В современной литературе (Pennisi, 2004) обсуждаются три гипотезы происхождения ядра эукариотических клеток: 1) формирование подобной ядру, окруженной двойной мембраной структуры в бактериальной клетке еще до появления эукариот; 2) происхождение ядра от внедрившегося в клетку, но не убившего ее вируса; 3) эндокариотическая гипотеза – гипотеза симбиотического происхождения ядра. В новое время она впервые была выдвинута в 1982 г. (Lake *et al.*, 1982) и получила первое подтверждение результатами молекулярных исследований в 1994 г. (Gupta *et al.*, 1994; Lake *et al.*, 1994).

Согласно эндокариотической гипотезе, ядро, окруженное двойной мембраной, так же, как и цитоплазматические органеллы, берет начало от внутриклеточного симбионта, взявшего «генетический контроль» над хозяйской клеткой (Lake *et al.*, 1982). Р. Гупта (Gupta *et al.*, 1994; Gupta, 2005), изучивший семейство белков теплового шока Hsp70, отметил, что ген белка, присутствующего в митохондриях, имеет эубактериальное происхождение (от альфа-протеобактерий), в то время как гены белков цитозола и эндоплазматического ретикулума (ядерной мембраны) не имеют общего происхождения с первым. Р. Гупта предположил, что эукариотическая клетка возникла в результате симбиоза грамотрицательной бактерии, родственной протеобактериям, и археи, оказавшейся внутри первой. Этот симбиоз установился в богатой кислородом среде, насыщенной выделяемыми другими микроорганизмами антибиотиками. Партнеры, вступившие в симбиоз, обеспечили: архея – устойчивость к антибиотикам, эубактерия – толерантность к кислороду. Внутриклеточный симбионт архейного происхождения был впоследствии окружен построенной бактериальной клеткой мембраной, защитившей его от действия кислорода и давшей начало эндоплазматическому ретикулуму и ядерной мембране (Gupta, 2005). Все это произошло до

приобретения клеткой митохондрий в результате второго акта симбиоза.

Испанские исследователи (Lopez-Garcia, Moreira, 2001, 2006), выдвинувшие другую гипотезу, обратили внимание на существование симбиотических отношений, подчас облигатных, между метаногенными археями и сульфатредуцирующими дельта-протеобактериями в анаэробных условиях при недостатке сульфатов. Согласно развиваемой авторами синтрофической гипотезе, симбиоз между какой-то из сульфатредуцирующих миксобактерий (дельта-протеобактерий) и термофильной или мезофильной метаногенной археей закрепился и дал начало первичной эукариотической клетке. Симбионт, архея, от которого произошло клеточное ядро, в дальнейшем собственную мембрану утратил. Впоследствии имел место массовый горизонтальный перенос генов эубактериального партнера в архейный геном.

Таким образом, при некоторых различиях в выше упомянутых гипотезах, они трактуют происхождение эукариотической клетки как результат внедрения в бактериальную клетку археи и ее объединения с эубактериальным хозяином. Биоинформационный анализ эукариотических кодирующих последовательностей (ORF) подтверждает эти гипотезы (Shinozawa *et al.*, 2001).

Константин Сергеевич Мережковский. Жизненный путь

Константин Сергеевич Мережковский родился 23.07 (04.08) 1855 г. в Варшаве. Его отец – Сергей Иванович Мережковский (1823–1908) украинского происхождения, дворянин, служил в разных государственных учреждениях, с 1845 г. – в Придворной конторе, занимаясь описью дворцового имущества и устраивая царскую резиденцию в Ливадии (Крым). В отставку вышел в чине тайного советника. От брака с Варварой Васильевной Чесноковой имел 6 сыновей и 2 дочерей: старший сын, Константин, стал биологом, самый младший – Дмитрий (род. 1865 г.) – знаменитый писатель; остальные братья никакого следа в истории не оставили.

Константин получил гимназическое образование в Училище правоведения и поступил в Санкт-Петербургский университет. Университет

К.С. Мережковский окончил в 1880 г., став после окончания ассистентом проф. Н.П. Вагнера.

Еще студентом естественного отделения физико-математического факультета К.С. Мережковский начал вести научную работу в области зоологии под руководством проф. Н.П. Вагнера. Первая научная статья студента Мережковского была опубликована в 1877 г. в «Трудах Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей», в том же году вышла и первая зарубежная публикация (библиография первых публикаций приведена на стр. 30–32 книги М.Н. Золотоносова (Золотоносов, 2003)). Объектами исследований были морские беспозвоночные – инфузории, губки, турбеллярии, кишечнополостные, а также диатомовые водоросли.

Неясные обстоятельства побудили К.С. Мережковского в 1885 г. отказаться от приват-доцентуры в университете и в следующем году уехать из Петербурга. С 1888 г. он живет в Крыму, где занимается ампелографией и изучением черноморских водорослей.

В 1898 г. К.С. Мережковский уехал в США. В Америке он провел 4 года. В Калифорнии К.С. Мережковский изучал морские водоросли, и в это же время им была написана сказка-утопия «Рай земной», изданная в Берлине в 1903 г. Это произведение целиком переиздано в книге М.Н. Золотоносова, стр. 629–856 (Золотоносов, 2003). Осенью 1902 г. К.С. Мережковский возвращается в Россию и поселяется в Казани. Здесь он сначала занял место хранителя музея при Казанском университете, а после защиты в 1903 г. магистерской диссертации «К морфологии диатомовых водорослей» становится приват-доцентом по кафедре ботаники. В 1906 г. К.С. Мережковский защитил диссертацию «Законы эндохрома» и был утвержден в степени доктора ботаники. Еще до защиты он стал исполняющим обязанности экстраординарного профессора, а в 1910 г. приказом министра назначен ординарным профессором.

Весной 1914 г. К.С. Мережковский оформил командировку за границу и навсегда покинул Россию.

Вскоре началась первая мировая война. Первые годы эмиграции К.С. Мережковский провел во Франции. В феврале 1918 г. он получил вид на жительство в Швейцарии и поселился в Женеве. В эмиграции К.С. Мережковский оформлял

свои труды в области биологии (многие из них ему удалось издать), написал несколько работ общенаучного или философского содержания и в конце концов истратил все имевшиеся у него средства к существованию. В женевском архиве сохранились его записи, которые он в конце жизни писал на обороте счетов, очевидно, не имея возможности приобрести бумагу.

9 января 1921 г. К.С. Мережковский покончил с собой.

Биолог

Поражает научная активность молодого биолога: еще студентом в 1877–1880 гг. он опубликовал 11 статей в «Трудах общества естествоиспытателей», из них 5 вышли в зарубежных изданиях на немецком, французском и английском языках. Кроме того, за рубежом было опубликовано еще 7 оригинальных статей.

Помимо исследований в области морской биологии К.С. Мережковский увлекся археологией и два сезона работал в Крыму, исследуя крымские пещеры. В 1879 и 1880 гг. он обследовал 34 пещеры, обнаружив в 9 из них следы палеолита. К.С. Мережковскому принадлежит заслуга открытия первой на территории Российской Империи палеолитической стоянки Волчий Грот, относящейся к эпохе мустье (100–40 тыс. лет назад).

Позднее наш современник, известный археолог А.Д. Формозов, написал о К.С. Мережковском: «Его исследования в Крыму продолжались два полевых сезона... но за короткий срок сделано им столько, сколько иные археологи не смогли совершить за всю жизнь. Им открыты палеолит Крыма и Северного Причерноморья, первые раннепалеолитические и первые пещерные стоянки в стране...».

Наряду с зоологическими исследованиями в 1880–1986 гг. К.С. Мережковский собирал коллекцию человеческих черепов (она была подарена им Академии наук) и опубликовал антропологическую работу, посвященную изучению физического развития детей.

Особенно велик вклад К.С. Мережковского в изучение диатомовых водорослей. Этой группой организмов он заинтересовался еще в студенческие годы, опубликовав первую посвященную им статью в 1878 г. Н.И. Стрельникова

(www.ksu.ru/conf/botan200/s183.rtf) в обзоре работ К.С. Мережковского приводит список 36 его публикаций, посвященных диатомовым водорослям. В них рассматривается строение клеток, главным образом строение и поведение хлоропластов, классификация диатомовых, описание новых таксонов и флористика – описание диатомовых России, Калифорнии, а также Тибета и Полинезии.

Магистерская и докторская диссертации К.С. Мережковского были посвящены именно диатомовым водорослям – их морфологии (первая) и хлоропластам, которые автор называл эндохромом (вторая).

В Казанский период своей жизни К.С. Мережковский обратился к изучению лишайников, которые, естественно, должны были привлечь его интерес как организмы, возникшие в результате симбиогенеза. Он изучал флору лишайников в Эстонии, в Крыму, в степных и полупустынных районах Саратовской и Астраханской губерний; некоторые из собранных материалов были им обработаны и опубликованы, другие подготовлены к печати уже в эмиграции. Несколько статей о лишайниках были изданы при жизни и после смерти автора в Германии, Швейцарии, Франции, США. Две последние были посланы автором И.П. Бородину, который по его просьбе издал статьи в 1920 г. в Трудах Ботанического музея Российской академии наук. Это работы «К познанию лишайников окрестностей Казани» и «Список лишайников Крыма».

К концу жизни К.С. Мережковского относятся написание и опубликование на французском языке работы «Происхождение стыдливости» с подзаголовком «Антропо-биологическое исследование» (перевод издан в книге М.Н. Золотоносова, стр. 903–922). В ней автор, используя материалы главным образом из «Жизни животных» Брэма, утверждает всеобщность для животных сформулированного им закона – «самка убегает от самца». К.С. Мережковский считает стыдливость проявлением этого же закона, а убегание самок от самцов рассматривает как действие, направленное на избегание инбридинга (родственного скрещивания), имеющего вредные генетические последствия. Предположение это, безусловно, заслуживает внимания.

Естественно-научные интересы К.С. Мережковского были очень широки – на короткое вре-

мя его привлекали антропология, археология, зоология беспозвоночных; через всю жизнь, от первых студенческих работ до смерти проходит интерес к низшим растениям – диатомовым водорослям и лишайникам. Главное же, что и обесмертило его имя, – это теория симбиогенеза, сформулированная и развитая в публикациях 1905–1909–1920 гг.

Писатель и философ

К.С. Мережковский оставил после себя два литературных произведения: «Сказку-утопию «Рай земной, или Сон в зимнюю ночь» и поэму «Слеза Браммы».

Первое было написано в Америке, а в 1903 г. издано в Берлине на русском языке и одновременно в переводе на немецкий. «Рай земной» переиздан в книге М.Н. Золотоносова, где занимает более 220 страниц (Золотоносов, 2003. С. 631–856). Поэму К.С. Мережковский написал в Казани в 1904 г., рукопись была утеряна, но автор в 1917 г. восстановил поэму, добавив к ней IV часть. Попытки автора издать ее были безуспешны; «Слеза Браммы» также входит в книгу М.Н. Золотоносова (2003. С. 870–881).

«Рай земной ...» состоит из трех частей – предисловия, самой сказки и приложения, в 10 главах которого автор разъясняет и развивает свои идеи по поводу того, как должна быть обустроена жизнь человечества (Золотоносов, 2003. С. 639–765).

В предисловии говорится: «...если человечество будет продолжать идти по тому же пути, по которому оно идет, то скоро, скорее, может быть, чем я предположил бы в своей сказке, оно дойдет до абсурда, то есть доведет усложнение и трудность жизни до такой степени, что люди наконец придут в состояние полного отчаяния» (Золотоносов, 2003. С. 631).

В самой «Сказке ...» представлено общество XXVII в., когда «немногим хорошим» и мудрым удалось при использовании некоего химического средства стерилизации за несколько поколений сократить общую численность населения Земли, а среди оставшихся реализовать с помощью искусственного отбора программу создания нового счастливого человечества.

На вопрос «в чем счастье?» автор отвечает: «... Итак, дайте людям делать только то, что им

хочется и нравится: дайте им возможность не трудиться обязательно, жить весело, играючи и припеваючи, поселите их среди роскошной красивой природы, в мягком климате, дайте им простую, но сытную и вкусную пищу, дайте им в изобилии красивых женщин, не стесняя их в их обоюдных отношениях гнетом стыда, устранив от них все заботы о завтрашнем дне, все, по возможности, поводы к злобе и ненависти, не мучьте их под предлогом совершенствования и не заставляйте их ради этого ломать и насиловать свою природу, а искореняйте зло незаметным и безболезненным путем – искусственным подбором, – и люди будут вполне, всецело и всесторонне счастливы...» (Золотоносов, 2003. С. 816–817).

К.С. Мережковский создал, таким образом, не просто социальную, а евристическую утопию.

Самоубийство

В эмиграции стареющий и оказавшийся без средств к существованию К.С. Мережковский начал думать о самоубийстве. В письме от 17 сентября 1917 г. он пишет: «Я думал, что смогу прожить еще 5–6 лет, но теперь оказывается, что благодаря войне имею средства только на два года верных (едва ли три), после чего должен буду умереть» (Золотоносов, 2003. С. 604).

К.С. Мережковский достаточно точно определил себе срок. В воскресенье 9 января 1921 г. он покончил с собой в женевской гостинице, тщательно и с большой фантазией разработав способ ухода из жизни. Как это было исполнено, описано в женевской газете: «... он приготовил особую смесь своего изобретения, в которую входили хлороформ и различные кислоты. Эту смесь он вылил в металлический сосуд, укрепленный на стене над изголовьем своей кровати. Он приспособил к этому сосуду трубку, другой конец которой входил в маску, обмотанную железной проволокой. Сделав эти приготовления, он тщательно заделал все щели в комнате, лег на кровать и накрепко привязал себя тремя холщовыми ремнями. Ремень, который проходил по его ногам и животу, был прочно прикреплен к балке кровати. Кроме того, он привязал к изголовью кровати свою правую руку. После чего левой рукой, которая оставалась свободной, открыл кран сосуда, содержащего удушающую смесь» (Золотоносов, 2003. С. 623). В оставленной им

записке К.С. Мережковский написал: «... не имея больше ничего, ибо слишком стар, чтобы работать, и слишком беден, чтобы жить, решил я на самоубийство» (Золотоносов, 2003. С. 624).

Заключение

Не сразу принятая научным миром теория симбиогенеза К.С. Мережковского к концу XX в. получила неопровержимые доказательства. В октябре 2005 г. в Гамбурге прошла конференция «Сто лет эндосимбиотической теории», посвященная юбилею первой публикации К.С. Мережковского (Mereschkovsky, 1905). Симбиогенез – одна из главных тем изданной в 2005 г. коллективной монографии «Филология и эволюция микробов» (Microbial Phylogeny ..., 2005). Предисловие к ней написано Дж. Ледербергом, который на первой же странице рассказал, как он в свое время был очарован концепцией симбиогенеза.

Эволюция жизни на Земле насчитывает около 4 млрд лет. Более 2 млрд лет Землю населяли только одноклеточные бактерии. Затем в результате одного или двух актов симбиогенеза появились эукариоты – клетки с оформленным ядром и митохондриями; последние произошли от симбиотических бактерий, близких к современным риккетсиям. Следующий акт симбиогенеза породил растительную клетку – к митохондриям добавились хлоропласты, также потомки бактерий (способных к фотосинтезу цианобактерий). Возникновение эукариот открыло путь к дальнейшему усложнению жизни – к появлению многоклеточных животных и растений. В основе решающего шага в биологическом прогрессе, приведшем к современному разнообразию жизни и в конечном итоге к появлению человека, лежит обоснованный К.С. Мережковским механизм симбиогенеза, в корне отличающийся от механизмов эволюции по Ч. Дарвину (наследственной изменчивости, на материале которой действует естественный отбор). Современная теория происхождения живых существ строится как на теории Ч. Дарвина, так и на теории К.С. Мережковского.

Литература

Вильсон Э. Клетка и ее роль в развитии и наследственности. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 656 с.

- Золотоносов М.Н. Братья Мережковские. Книга первая. Отщепенis Серебряного века. М.: Ладомир, 2003. 1030 с.
- Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983. 352 с.
- Мережковский К.С. Теория двух плазм как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов. Казань: Изд-во Импер. ун-та, 1909. 102 с.
- Стрельникова Н.И. Мережковский К.С. и его работы по диатомовым водорослям (к 150-летию со дня рождения) // www.ksu.ru/conf/botan200/s183.rtf.
- Хахина Л.Н. Проблема симбиогенеза. Л.: Наука, 1979. 156 с.
- Archibald J.M., Keeling P.J. On the origin and evolution of plastids // *Microbial Phylogeny and Evolution* / Ed. J. Sapp. Oxford Univ. Press, 2005. P. 238–260.
- Gupta R.S. Molecular sequences and the early history of life // *Microbial Phylogeny and Evolution* / Ed. J. Sapp. Oxford Univ. Press, 2005. P. 160–183.
- Gupta R.S., Aitken K., Falah M., Singh B. Cloning of *Giardia lamblia* heat shock protein HSP70 homologs: Implications regarding origin of eukaryotic cells and of endoplasmic reticulum // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 1994. V. 91. P. 2895–2899.
- Lake J.A., Henderson E., Clark M.W., Matheson A.T. Mapping evolution with ribosome structure: intralinear constancy and interlineage variation // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 1982. V. 79. P. 5948–5952.
- Lake J.A., Rivera M.C. Was the nucleus the first endosymbiont? // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 1994. V. 91. P. 2880–2881.
- Lopez-Garcia P., Moreira D. Selective forces for the origin of the eukaryotic nucleus // *BioEssays*. 2006. V. 28. P. 525–533.
- Lopez-Garcia P., Moreira D. The syntrophy hypothesis for the origin of eukaryotes // *Symbiosis* / Ed. J. Seckbach. Kluwer Acad. Press, 2001. P. 131–146.
- Margulis L., Sagan D. *Acquiring Genomes. A Theory of the Origins of Species*. N.Y.: Basic Books, 2002. 240 p.
- Mereschkovsky C. *Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche* // *Biol. Zentr.-Bl.* 1905. Bd. 85. № 18. S. 593–604.
- Microbial Phylogeny and Evolution* / Ed. J. Sapp. N.Y.: Oxford Univ. Press, 2005. 326 p.
- Pennisi E. The birth of the nucleus // *Science*. 2004. V. 305. P. 766–768.
- Shinozawa T., Horiike T., Hamada K. Nucleus symbiosis hypothesis // *Symbiosis* / Ed. J. Seckbach. Kluwer Acad. Press, 2001. P. 231–235.

100 YEARS OF SYMBIOGENESIS THEORY

I.A. Zakharov

Vavilov Institute of General Genetics RAS, Moscow, Russia, e-mail: zakharov@vigg.ru

Summary

The year 2009 is the 100-year anniversary of the Konstantin Merezhkowsky symbiogenesis theory, that considerably contributed to the Charles Darwin's theory of evolution.

The observations on the chloroplast behavior in the cells of diatom algae brought K. Merezhkowsky to suggestion about endosymbiotic origin of chloroplasts, the ancestors of which he considered to be cyanobacteria. This suggestion was formulated by him for the first time in 1905. In 1909 he proposed the name symbyogenesis and formulated the Theory of the Two Plasms stating double nature of the organic world. The first plasm named mycoplasm gave rise to bacteria, blue-green algae (cyanobacteria), and cell organells – chloroplasts and nuclei. The second plasm, amebaepiasm, produced modern plants and animals, the cells of which acquired nuclei and chloroplasts by two acts of symbiogenesis. At present, chloroplast origin from cyanobacteria is considered a solidly accepted theory, while a possibility of symbiotic origin is actively discussed for eukaryotic nuclei.

Konstantin Merezhkowsky was born in Warsaw on July 23, 1855 and committed suicide in Geneva on January 9, 1921. This article presents short biography of K. Merezhkowsky: a biologist, an archaeologist, and a philosopher.