Г.А. Заварзин

ЭВОЛЮЦИЯ ПРОКАРИОТНОЙ БИОСФЕРЫ

“МИКРОБЫ В КРУГОВОРОТЕ ЖИЗНИ” 120 ЛЕТ СПУСТЯ.

ЧТЕНИЕ им. С.Н.ВИНОГРАДСКОГО

МОСКВА,
МАКС Пресс
2011

Учреждение Российской Академии Наук
Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН

Г.А. Заварзин

ЭВОЛЮЦИЯ ПРОКАРИОТНОЙ БИОСФЕРЫ

“МИКРОБЫ В КРУГОВОРОТЕ ЖИЗНИ” 120 ЛЕТ СПУСТЯ.

ЧТЕНИЕ им. С.Н.ВИНОГРАДСКОГО

МАКС Пресс
Москва – 2011

УДК 579
ББК 28.4
З-13

Редактор *Колотилова Н.Н.*

Заварзин Г.А.
З-13
Эволюция прокариотной биосферы: Микробы в круговороте жизни: 120 лет спустя: Чтение им. С.Н.Виноградского/ Ред. Колотилова Н.Н. – М.: МАКС Пресс, 2011. – 144 с.
ISBN 978-5-317-03709-3

Становление биосферы произошло благодаря деятельности микробного сообщества в течение протерозоя. В этот самый длительный период в истории Земли биота была представлена прокариотами, создавшими ту ко-ординированную систему, на которую наложилась вся последующая эволюция биоты. Понимание микробного мира в его взаимодействии с геологической средой обитания меняет приоритеты в мировоззрении естествоиспытателя.

УДК 579
ББК 28.4

ISBN 978-5-317-03709-3

© Заварзин Г.А., 2011

Оглавление

стр.

Введение....**4**
Негенетическая эволюция биоты....**8**
Коллектив....**8**
Кооперация....**13**
Единые принципы трофической организации микробных сообществ...**18**
Биосфера в географической оболочке....**20**
Микробоцентрическое мировоззрение....**23**
От функции к генезису....**28**
Масштабы деятельности микробиоты....**36**
Центральное положение микробиологии в естествознании-природоведении....**37**
Целесообразность....**39**
Мозаичность географической среды обитания микробных сообществ...**40**
Первичная продукция в прокариотной биосфере....**45**
Экстремофильные сообщества....**52**
Термофилы....**53**
Галофилы....**55**
Алкалофильное микробное сообщество....**62**
Мезофилы как основа развития биосферы....**68**
Омброфилы....**71**
Колонизация суши....**78**
Переход от водной среды к наземной....**82**
Микробная продукция и утилизация газов в пресноводном сообществе: газотрофы....**83**
Железо и марганец....88
Возникновение прокариотной биосферы....**94**
Астробиологическая гипотеза появления жизни на Земле....**99**
Аддитивная эволюция....**102**
Заключение....**119**
Тезисы....**120**
Литература....**128**

Введение

В «Чтениях Виноградского» для широкой аудитории разумнее всего взять за образец его лекцию в Императорском Институте Экспериментальной Медицины в 1896 г. «О роли микробов в общем круговороте жизни»[1], на 30 лет предвосхитившую идеи о биосфере как единой системе, где был показан микробный механизм катализа основных реакций в сфере жизни на Земле. Она отразила мировоззрение естествоиспытателей русской школы в период подъема русской науки и её высокого престижа в обществе. Полезней всего было бы столетие спустя рассмотреть место микробов в общей системе природы с позиций современного естествоиспытателя.

С.Н. Виноградский и Д.И. Ивановский – два русских биолога, которые своими экспериментальными работами оказали наибольшее влияние на развитие мировой науки открытием хемосинтеза и открытием мира вирусов. Их работы лежат у истоков двух современных идеологий в понимании биологии. Для генетического подхода вирус представляет материальное воплощение гена как элемента разнообразия всего живого. Для микробиологического подхода таким элементом служит бактерия – прокариотный организм, способный к самостоятельному существованию в абиогенной среде. Работы Виноградского и последующее развитие его идей привели к пониманию того, что биосфера создалась и функционирует под действием микроорганизмов. Первоначально предположение о создании биосферы простейшими микроорганизмами было одной из абстрактных эволюционных идей, от которых Виноградский полностью воздерживался. Только к 80-м годам прошлого века, когда стало возможным объединить геологические и биологические данные, появилась возможность обобщить историю протерозойской биосферы [2].

В своей трактовке понятия биосферы я позволю себе уклониться от обычной трактовки биосферы как области, где *встречаются* организмы, и ограничиться пониманием её как области, где жизнь функционирует и оказывает влияние на среду своего обитания. При таком понимании границы биосферы становятся более узкими, и биосфера рассматривается как большая экосистема, где биотические и геологические факторы тесно взаимодействуют, оказывая взаимное влияние. Отсюда следует преимущественно функциональный подход, для которого происхождение действующего агента представляется второстепенным. И для биологии, и для геологии отклонение от примата происхождения в объяснении объекта представляется еретическим. Но внимание к генезису ведет к концентрации на частном объекте. В подходе к выявлению системы в центре внимания лежит взаимодействие между её компонентами, которые рассматриваются как данность. Для решения нашей задачи вместо происхождения вида организмов необходимо рассмотреть последовательность внутренне согласованных в настоящем времени (в момент существования) систем, для которых прошлое не обладает действительностью, а служит лишь поставщиком материала, перешедшего в настоящее. Отсюда требуется учитывать постоянно действующие законы, которые, как закон тяготения, определяющий геоморфологию движением материала вниз по склону, не зависит от времени. Такие законы приложимы к любому моменту времени и действуют в биологии так же, как и в других естественных (натуралистических) дисциплинах. Например, любое сообщество организмов должно иметь источник питания в виде первичных продуцентов, лежащих в основании трофической пирамиды. Существует два рода первичных продуцентов: очевидные всем фотосинтетики и открытые Виноградским невидимые хемосинтетики, способные к синтезу органического вещества из CO_2 при окислении неорганических веществ.

На приводимой ниже схеме (рис.1) показаны области естествознания, которые послужат предметом нашего обсуждения.

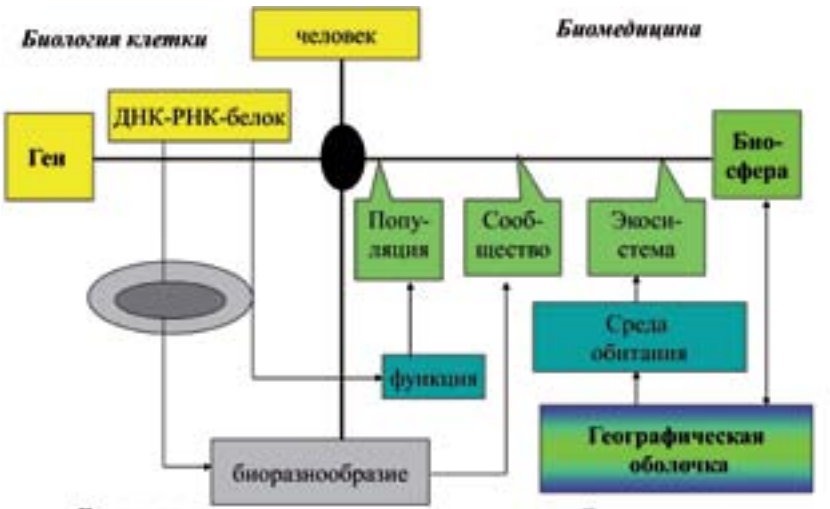


Рис.1. Поля преимущественных интересов областей биологии с организмом в центре.

Левая часть относится к области генетики и биологии клетки, определяющих биоразнообразие и функционирование микроорганизмов. В правой части находится иерархия природных систем, выходящих за пределы генетического подхода. Она начинается с сообщества, собранного из популяций разных видов организмов, взаимодействующих между собой. Сообщество не объединено общей филогенией, а собрано из различных видов организмов, каждый из которых, конечно, определяется своей генетикой, и сумма генетик всех членов сообщества может быть описана метагеномом. Но сущность сообщества определяется кооперацией филогенетически различных организмов, обеспечивающей длительность существования сообщества как целостности. Следующая ступень иерархии ведет к вмещающей сообщество экосистеме, где присутствует абиогенная составляющая, не имеющая отношения к генетике. Экосистемы разного уровня составляют компоненты экосистемы наивысшего уровня – биосферы. В дальнейшем изложении нас интересует правая, естественнонаучная часть. Следующий шаг ведет нас, однако, к предмету, который вообще находится вне внимания биологов и воспринимается ими как данность – *географической оболочке*. Биосфера вложена в географическую оболочку, которая сложена из поверхностных слоев твердой оболочки Земли до области гипергенеза, ограниченной зоной проникновения вод гидрологического цикла, гидросферы, атмосферы. Географическая оболочка в свою очередь находится под воздействием внешних по отношению к ней факторов, как это представлено на схеме. Эти факторы имеют собственные закономерности развития во времени и влияют на состояние географической оболочки, не будучи постоянными в рассматриваемом масштабе времени.

В центре разделения полей интересов биологов находится организм. Область наших интересов составляет правое нижнее поле от находящегося в центре организма, в простейшем случае прокариотного. Для редукционистского подхода в анализе биологии клетки по принципу «bottom up» простейший организм является большой системой, состоящей из ряда взаимодействующих компонентов - мембраны, цитоплазмы, рибосом, нуклеоида – причем ген служит в этой системе элементом. Генетика определяет разнообразие организмов, классифицируя их преимущественно по происхождению. В естественнонаучном аспекте наибольшее значение имеет функциональное разнообразие организмов, входя-

щих как составные компоненты в биосферу как большую систему. Относительно новую линию представляет протеомика, ведущая от белка к функции и обратно от энзима к гену. Функциональное разнообразие микроорганизмов, прежде всего, определяется набором специфических ферментов-катализаторов, затем морфологией. Далее имеется восходящий набор систем, в котором каждый нижний уровень служит компонентой для следующего. Здесь рассматривается обычный ряд: популяция одного вида – сообщество из разных видов – экосистема – биосфера. Начиная с экосистемы, абиогенные компоненты играют все большую роль в нашем понимании мира. При этом не следует упускать, что разделение на уровни происходит только в нашем сознании, в то время как в природе существует целостность и все осуществляется согласно природе Целого, говоря словами Марка Аврелия. В анализе этой системы генетика играет лишь подсобную роль, организм служит элементом при рассмотрении взаимодействий в природной системе. Если популяция и вид обусловлены генетическим наследованием, то кооперативное сообщество организмов возникает не генетическим путем, а формируется из функционально взаимодополняющих компонентов, прежде всего на основе пищевых взаимодействий – «-трофии». В еще большей степени это связано с экосистемой, включающей абиогенные компоненты и отбирающей удовлетворяющее своим требованиям сообщество по топическим характеристикам и соответствию биотопу, характеристики которого обозначаются для живого объекта «-филия». Хотя все свойства организма генетически обусловлены, но, разумеется, не только по принципу «ген – признак», а и эпигенетически, генетика рассматривается в сообществе и экосистеме только опосредованно, через проявление свойств в организме. Поэтому организм может рассматриваться как элемент природной системы. Если развитие биоты может быть интерпретировано как последовательность происхождения – филогения, – то для развития сборного объекта как сообщества такой подход неприменим и термин «филоценогенез» для развития сообществ условен. Обычно последовательную внутренне обусловленную смену сообществ в месте обитания обозначают словом *сукцессия*. Сообщества в истории Земли эволюционировали, включая в себя новые компоненты. Экосистемы входят в биосферу как её взаимодействующие части в рамках географической оболочки планеты, развивавшейся во времени под действием экзогенных и эндогенных факторов. Её

развитие удобно представлять себе как эволюцию ландшафтной оболочки, включающей многие независимые от биоты факторы. Эволюция не может быть сведена к филогении биоты.

Негенетическая эволюция биоты

Коллектив

Популяция организмов служит первой ступенью в иерархическом построении. Среди организмов следует различать социальные и индивидуальные типы поведения. Социальные продуценты (тростник, сфагнум) растут при поддержке себе подобных, образуя плотные моновидовые заросли, как хорошо наблюдается и у микроорганизмов на примере цианобактерий; стрептомицеты служат менее наглядным примером. Для социальных организмов требуется взаимная поддержка, в том числе и механическая, как для тростника. Социальные микроорганизмы плохо развиваются из одиночных клеток, если это не специализированные клетки стадии расселения: конидии, гормогонии, подвижные клетки почкующихся бактерий. Развитие социальных микроорганизмов в компактной группировке обеспечивается специальными приспособлениями, к которым прежде всего следует отнести разные варианты гликокаликса, внеклеточную слизь, служащую физической преградой для проникновения иных организмов. Агрегаты-микроколонии цианобактерий служат таксономическим признаком при наблюдении в природных условиях. Они имеют адаптивное значение, и их образование определяется экофизиологическими условиями. Морфологическая адаптация к условиям обитания находится вне поля зрения (если такое понятие применимо к ним) химиков. Размерный масштаб находится в большинстве случаев на уровне миллиметров при условии молекулярной диффузии как основного средства транспорта. Для организмов со специальным транспортным механизмом, хотя бы на уровне апопласта как у мицелиальных, молекулярная диффузия облегчается. Даже в простых микроколониях наблюдается гомеоморфная дифференциация. Химическим приспособлением для защиты популяции являются антибиотики. Переход «планктон» – биопленка в моновидовых ассоциациях сейчас служит предметом настойчивых исследований, ориентированных на химические сигналы как для прикрепления адгезинами, так и для перехода в свободное состояние. Наиболее известным примером внутрипопуляционного взаимодействия служат «кворум-факторы», но имеется и ряд индукторов

как внутривидового, так и межвидового действия. Коллективное поведение организмов обеспечивается химической сигнализацией как с прямым регуляторным воздействием с выраженной концентрационной зависимостью от фактора в среде, так и опосредованным сигналом через генетический аппарат. Сигнальные молекулы служат предметом специальной области биохимических исследований. Биопленка обязательно требует коллективных внутрипопуляционных взаимодействий, как на физическом, так и на химическом уровнях.

Важным в функциональном отношении для популяции социальных микроорганизмов служит формирование агрегатов-микроколоний, образуемых путем размножения родоначальника с удержанием потомков в плотной дискретной структуре. Колонии, как известно, служат переходом к многоклеточному организму с дифференциацией клеток, в особенности с выделением стадии расселения. Наиболее наглядным примером служат почкующиеся бактерии, у которых дочерняя клетка отличается от материнской, нередко прикрепленной, способностью к движению [3]. Так, у гифомикробов подвижная дочерняя клетка образуется на длинном клеточном выросте [4], а у нитробактера – на материнской клетке, причем этот необычный способ размножения хорошо просматривался на микрофотографиях Виноградского с характерными для почкующихся бактерий клетками, похожими на «виноградные косточки» [5]. Почкующиеся бактерии составляют отдельную морфологическую группу, для которых представление о бактериях как Schizomycetes – «дробянках» совершенно не подходит. Почкующиеся бактерии, в особенности гифомикробы, отличаются от каулобактеров, у которых размножение происходит делением, хотя дочерняя клетка тоже подвижна и приобретает способность к размножению только после прикрепления. Почкующиеся бактерии составляют четкую морфологическую группу, в которую входят организмы разного филетического положения от протеобактерий до планктомицетов. Переход от колонии к многоклеточному организму у прокариот осуществляется двумя путями: образованием цепей клеток и затем многоклеточных трихомов, как у цианобактерий, с дифференциацией морфологических структур, достигающей максимума у гормогониевых; а у грамположительных бактерий – формированием мицелия стрептомицетами, которые первые и единственные среди прокариот осуществляют выход в аэротоп, формируя воздушный мицелий с конидиями.

Наиболее интересно соотношение формы и функции у цианобактерий, которые, принадлежа к одному физиологическому типу, дают наибольшее среди прокариот разнообразие морфотипов. Функциональное значение этого разнообразия форм, имеющего определенно приспособительное экологическое значение, за исключением некоторых физических параметров среды обитания, плохо понято, хотя подробно описано. Для микроорганизмов имеет значение гидродинамика на уровне пограничного слоя до сотни микрон максимум, внутри которого транспорт осуществляется молекулярной диффузией и исключена турбуленция.

Значимыми для биосферы являются экофизиологические ограничения. Эволюцию биосферы следовало бы анализировать как последовательную эволюцию экофизиологии оксигенных фотосинтетиков, с производной от неё эволюцией остальных групп организмов. Палеонтологическая летопись сохраняет лучше всего захороненные наносами прибрежные растительные сообщества устьев рек. Составляя базу трофической пирамиды, сообщества фотосинтетиков сопряжены с осмотрофными микробными деструкторами, и только в фанерозое – с массовым развитием голозойных консументов.

В начале последовательности событий находятся цианобактерии, возможно, обладавшие сначала лишь ФС (фотосистемой) I, развивавшиеся в аноксической среде и создавшие с включением в обмен ФС II сначала локальные окислительные условия в водной среде, откуда O_2 уходил в атмосферу. За ними следуют эвкариотные водоросли, начинающиеся широким разнообразием одноклеточных фотосинтезирующих протист, а затем многоклеточных водорослей, как морские красные *Rhodophyta* [6], так и преимущественно пресноводные *Chlorophyta*. Последние дали начало и криптогамным растениям, и сосудистым, которые благодаря своему углеродному скелету и транспортной системе для воды вынесли жизнь в аэротоп – пространство от твердой поверхности до верхушек растений. Этот переход на рубеже силура и девона составил революцию в истории биосферы. Впрочем, как догадку следует специально рассмотреть возможность существенно более раннего выхода в аэротоп микосферы с грибами, обладающими субстратным и воздушным мицелием, и, наконец, с лихенизированными грибами как первичными продуцентами в своего рода гигантском ягельнике как предшественнике растительного покрова; тундра может служить актуалистическим аналогом. Воздушный мицелий

грибов обычно рассматривается как место расположения органов размножения/расселения, но, занимая большую часть таллома гриба, воздушный мицелий должен играть и трофическую роль, которой может быть только газообмен – окисление кислородом воздуха, а не растворенным в жидкой среде.

Наиболее существенным для биосферы следует считать баланс между продукцией и деструкцией. Для оксигенных фотоавтотрофов это компенсационный баланс между фотоассимиляцией и фотодыханием, обусловленный, в частности, двойной функцией Рубиско как карбоксилазы и оксигеназы. Часто делаются попытки установить прямую связь между глобальным составом атмосферы и характеристиками фермента, перескакивая через популяцию и состояние среды вблизи клетки, что представляет нарушение иерархического принципа анализа систем. Для фотосинтезирующих организмов с аэробной Рубиско I существенна компенсационная граница между pO_2 и pCO_2: при высокой концентрации до 100% O_2 повышается требуемый для ассимиляции уровень CO_2, в то время как при 20% O_2 достаточен уровень CO_2<100 ppm (10^{-6} объемных частей). Обсуждая возможность оксигенного фотосинтеза в архее и роли Рубиско, современные авторы суммируют: «Коллективно компенсация устанавливается широким глобальным сообществом фотосинтезирующих организмов, которые могут длительно жить и процветать, если концентрация диоксигена ниже установленного сообществом уровня O_2 и если CO_2 выше установленного сообществом уровня CO_2 <…>. В условиях низкого общего содержания O_2 цианобактерии могут оперировать с локальным (то есть вблизи клетки) вплоть до нескольких ppm содержанием CO_2» [7]. Для этого они обладают эффективным CO_2-концентрирующим механизмом (ССМ), в котором главную роль играет карбоангидраза. Невозможная для атмосферы концентрация 100% O_2 реализуется в воде на свету в фотосинтезирующих биопленках цианобактерий в виде пузырей газа и в лужах, и в колбах, в данном случае в сантиметровой размерности. В этом отношении интересно поведение натронофильных цианобактерий как *Euhalothece natronophila*, развивающихся в насыщенном растворе соды, и поэтому, казалось бы, не ограниченных по доступности неорганического углерода. Между тем они обладают весьма развитым углерод концентрирующим механизмом, правда, с резко повышенным значением K_s [8]. Грубые экофизиологические факторы превосходят по значимости тонкую химическую регулировку поведения популяции.

Индивидуальный тип поведения организмов предполагает относительную независимость их друг от друга, как в планктоне. Такие организмы способны расти в чистой культуре, предположительно из одной клетки. Для выделения чистой культуры в течение столетия технически применяется рост колоний из последнего разведения в соответствии с требованиями Р.Коха, и поэтому на основании юридических требований Номенклатурного кода бактерий [9] происходил длительный отбор организмов-индивидуалистов. Коллекции чистых культур представляют выборку индивидуалистов из исходного разнообразия организмов, внося систематическую ошибку в наше представление о микробном разнообразии. Вся биохимия микроорганизмов в течение XX века была выработана на основе чистых культур, желательно быстро растущих во взвеси, организмов. При этом исходили из соображений технического удобства в лабораторной работе при поиске универсальных свойств. Поэтому немудрено, что прямые методы идентификации микроорганизмов в природе продемонстрировали поразительное несовпадение с чистыми культурами узаконенных видов организмов. Это несовпадение можно рассматривать как косвенное указание на их существование в природе в составе сообществ.

Чистые культуры в определенных средах и производимые ими в среде химические изменения составляют основной материал физиологии микроорганизмов в XX столетии. Прежде всего, они позволяют определить динамику развития популяции и, главное, установить соотношение между численностью клеток и трансформацией субстрата, так называемую константу урожая, которую, кажется впервые, применил Виноградский, исследуя обмен нитрификаторов и указав на разный выход энергии при окислении аммония или нитрита. Значения константы урожая являются базовыми и без них обсуждение физиологии невозможно.

Коллективный рост в популяции в значительно меньшей степени вызывает конкуренцию между особями, чем принято думать. Образование колоний, в том числе наблюдаемых в природе, служит наглядным опровержением такого взгляда. Наиболее ярким примером конкуренции служит хемостат, где критической служит равная вероятность гибели, от которой уходит быстро растущая субпопуляция. В природе большее значение имеет, по-видимому, выживание, а не скорость роста. Поэтому хемостат с конкуренцией по скорости роста имеет ограниченное применение, будучи неприложимым к биопленкам.

Кооперация

В природных условиях генетически однородные популяции с ограниченным набором функциональных возможностей взаимодействуют друг с другом в составе сообществ. При этом они взаимно дополняют друг друга. Сообщество представляет собой кооперативное единство с переменным составом исполнителей функциональных ролей.

Кооперативное микробное сообщество имеет характерные масштабы около сантиметра (комок почвы, «морской снег»), определяемые диффузионным транспортом. Поэтому пробирка объемом 5-15 $см^3$ оказывается сильным селективным фактором при выявлении минимального сообщества, состоящего из десятка взаимодействующих видов с одним доминирующим при применении элективной среды. На уровне микрокосма объемом в литры отбирается и поддерживается уже иное, гораздо более разнообразное сообщество, колонка Виноградского как символ общей микробиологии служит лучшим тому примером. На уровне ландшафта взаимодействуют разные микробные сообщества, приуроченные к меньшим структурным единицам, от озерно-сопочного ландшафта вплоть до нанорельефа от кочки до мочажины, как обозначают эти характерные размеры геоморфологи.

Размерность микробных сообществ допускает их существование как целостностей в биоценозе места обитания, они взаимодействуют в нем с разной степенью определенности и взаимопроникновения. Для эволюции биосферы, слагающейся из эволюции ландшафтной оболочки, эволюция сообществ как операционных единиц биоценозов, представляется более важной, чем эволюция индикаторных видов, вписывающихся в эти сообщества. Сообщества интегрируются не только пищевыми взаимодействиями, но и физически, объединяясь в структуры как агрегаты метаносарцины или метанотрикса с ацетогенами [10].

Область негенетической эволюции биоты начинается с кооперативного сообщества, разнородные участники которого связаны между собой связями различной степени прочности от весьма свободных трофических связей с широкими возможностями смены партнеров к более определенным консорциумам и, наконец, к симбиотическим отношениям, завершающимся эндосимбиозом как ступенью к симбиогенезу композитного организма Л.Маргулис, «химеры». Современное изложение расширенной гипотезы симбиогенеза дано А.В. Пиневичем [11]. Границей здесь

служит неспособность части композитного организма, например хлоропласта, существовать самостоятельно. Популяции свободноживущих организмов объединяются в сообщества с доминирующей ролью эдификатора (строителя), как обозначил такие виды в биоценологии В.Н.Сукачев.

В закреплении сообщества как обособленной единицы важны структуры, создаваемые организмом-эдификатором, например доминирующим видом деревьев в лесу, откуда пошли геоботанические обозначения сообществ пинета, сфагнета и т.п., или же кораллами при формировании рифов. В мире бактерий фактором образования среды для сообщества служат экстрацеллюлярные полимеры, создающие коллоидную среду обитания биопленки, включающей разных участников. Наиболее наглядно эдификатор выявляется в сообществе циано-бактериального мата как доминирующий первичный продуцент своими внеклеточными выделениями объединяющий мат в жесткую кожистую структуру. Циано-бактериальные маты лучше всего осознаны как такие устойчивые композитные образования с их несомненной ролью в истории биосферы. Благодаря литификации матов в строматолиты можно утверждать, что эти кооперативные сообщества прошли через всю историю биосферы.

Разумеется, каждый из участников микробного сообщества генетически детерминирован, но сообщество в целом объединяется на основе иных отношений, преимущественно трофической взаимозависимости, но также и в отношении топических физических условий существования. Сообщества слагаются из участников самого разнообразного филогенетического положения, причем генетическая неродственность пар участников трофической связи представляется наиболее заметной характеристикой таких объединений. Эта важная тенденция была замечена мной на примере анаэробных сообществ, но опубликована в мало читаемом журнале [12]. Причины такой анти-филогенетической тенденции не вполне понятны, но эмпирически эта закономерность соблюдается с примечательной очевидностью. Для формирования кооперативного сообщества важна разнородность участников. Функциональная комплементарность участников сообщества служит условием их взаимодействия, но вместе с тем ограничение возможности генетического смешения в условиях горизонтального переноса генов, по-видимому, также служит условием объединения. Филогения дает исходный живой субстрат,

а горизонтальный перенос генов подгоняет его к системе взаимоотношений – такова очень упрощенная возможная картина возникновения кооперативной системы. Другой вариант, представляется мне более вероятным: подбор компонентов извне идет по функции, игнорируя филогению.

Долгое время в микробиологии, основанной на выделении культур, сообщества оставались вне внимания экспериментаторов, ограниченных популяциями *ex situ*. Сообщества оставались объектом описательной микробиологии в качестве «микробных ландшафтов» микроскопистов, преимущественно в гидробиологии в рамках ботанической традиции. В чтениях Виноградского нелишним будет напомнить, что в своих первых самостоятельных работах он создал оказавшуюся очень устойчивой систематику пурпурных бактерий на основе микроскопии [13]. Генетический анализ сообществ стал возможным лишь в последнее время на основе метагеномики и разработки техники анализа прежде всего нуклеиновых кислот как консервативных индикаторов биоразнообразия. Продуктом такого исследования оказывается список входящих в сообщество видов без понимания причин их связи. Однако передовой фронт проходит сейчас в анализе на основе протеомики функциональных детерминантов в системе – значимых для сообщества ферментов.

Сравнивая разнообразие эвкариот и прокариот следует обратить внимание на значительный параллелизм их морфологического строения, обнаруживаемый в пределах осмотрофного типа питания как у водорослей и грибов с параллелью, соответственно, у цианобактерий и у актиномицетов; голозойные организмы следует, конечно, исключить из рассмотрения. «Сопоставление низших эвкариот с прокариотами позволяет прийти к заключению, что структура системы сходна в обеих группах настолько, что можно говорить о едином пространстве логических возможностей. Сходство в этом случае не может быть унаследовано от общего предка, значит оно обусловлено общими законами дифференциации и приспособления к способу питания» [14] (с.130). Здесь проявляются именно те общие законы, о которых говорилось во Введении, и которые стоят над филогенетическими механизмами их реализации. Запрещения в пространстве логических возможностей для биоты и определяют «принципы отбора». В эпоху, когда для описания были доступны только морфологические признаки, было отмечено значительное сходство – конвергенция или парал-

лелизм – в строении синезеленых (тогда) и высших водорослей с одинаковым фотосинтетическим типом питания. На этом основании были построены параллельные морфологические ряды водорослей [15]. «Имея в виду очевидность этого примечательного параллелизма, вряд ли можно сомневаться, что эволюция развивалась по сходным линиям, во многих, если не во всех, сериях водорослей» [16]. Одним из первых обратил на это эмпирическое обобщение Н.А.Гайдуков (1926), который объяснял их появление преимущественно внешними причинами: «первым фактором, вызывающим компликации, будет автономный физико-химический. Вторым будет экологический, усиливающий конвергенции компликаций, развивающихся при одинаковых экологических условиях или при исполнении одних и тех же физиологических функций» [17]. Эмпирическое обобщение относительно приспособительного значения формы для низших организмов не было отвергнуто, оно просто вышло из области внимания, оставшись без объяснения, как не значимое для филогенетических построений, поскольку не согласовывалось с ним [18]. Отсутствует объяснение приспособительного значения формы и в морфологической системе цианопрокариот Й.Комарека и К.Анагностидиса [19]. Попытку дать рациональное объяснение сходства строения на основе физических принципов, правда, для высших водорослей, сделал К. Хайлов [20]. Параллелизм морфологического строения важен для палеонтологии микроорганизмов, поскольку здесь форма микрофоссилий служит единственным регистрируемым признаком.

Комбинаторный принцип относится и к физиологическим характеристикам бактерий, позволяя предсказывать существование определенных физиологических групп в пределах топических группировок. Здесь причины более жесткие, поскольку экология требует возможно полного использования сообществом доступной энергии. В результате появляется каскад групп организмов, обеспечивающих наиболее полное использование субстрата. Для аэробных организмов правило Виноградского дает веер сходящихся маршрутов от компонентов биомассы к полной минерализации вещества, причем ведущую роль в смене групп играет концентрационный фактор для растворенных органических веществ (РОВ). Здесь выявляются группы копиотрофов-колонизаторов с высоким K_s и олиготрофов с низким K_s способными усваивать минимальные концентрации веществ. Взвешенное органическое

вещество (ВОВ) может быть использовано осмотрофами только после гидролиза до низкомолекулярных растворимых веществ с границей молекулярной массы ниже 1 кD. Гидролиз осуществляется экзоферментами и поэтому рассеяние продуктов гидролиза неизбежно. Поэтому вслед за гидролитиками идут диссипотрофы, сначала названные «микрофлорой рассеяния» [21], а много лет спустя для краткости получившие название диссипотрофы [22]. Они обладают повышенным сродством к субстрату K_s и способны развиваться при притоке его в очень низких концентрациях. Обычно у диссипотрофов имеется повышенное отношение поверхности к объему как у простекобактерий за счет клеточных выростов или небольших размеров клетки. У аэробов метабиотические отношения определяются концентрацией субстрата с характерной парой гидролитики – диссипотрофы. Промежуточные продукты окисления для аэробов, например продуцируемый грибами оксалат, имеют второстепенное значение, зато очень важна доступность O_2, концентрация которого в воде составляет около 0,2 мМ, и потребление полностью зависит от притока, обусловленного масспереносом.

Гораздо более наглядно метабиотические отношения в кооперативном сообществе выявляются у анаэробов. Для того чтобы разобраться в них, потребовалось освоить методику работы со свободноживущими строгими анаэробами одновременно с тем, что делали за пределами СССР [23]. Она послужила началом длинной серии работ с анаэробами у нас в стране. У органотрофных анаэробов каскад реакций предполагает взаимодействие ряда трофических групп, специализированных по субстрату. Каскад включает анаэробных гидролитиков, сахаро- или пептолитических аммонификаторов, продуцирующих преимущественно спирты и летучие жирные кислоты (ЛЖК), которые используются либо непосредственно, либо в сочетании с синтрофными H_2-продуцирующими организмами. Конечным продуктом в каскаде брожений служит ацетат. Поэтому всю группу можно обозначить как ацетогенов. Ацетат в отсутствие внешнего окислителя могут использовать лишь немногие ацетокластические анаэробы. Несбраживаемые соединения могут окисляться синтрофами с выделением H_2 [24]. Термодинамическое ограничение на систему накладывает концентрация H_2. Поэтому терминальные процессы в сообществе связаны с деятельностью гидрогенотрофов, работающих в паре с синтрофами, из которых наиболее важны сульфидогены и мета-

ногены. Наглядным примером такой минимальной конструкции из трех компонентов может служить анаэробное разложение целлюлозы в содовой системе комбинацией чистых культур из алкалофильного целлюлозолитического клостридия + синтрофа + гидрогенотрофных сульфатредукторов [25].

Наиболее ярким примером кооперативного микробного сообщества могут служить циано-бактериальные маты, оставившие палеонтологическую летопись строматолитов и очевидно представляющие мощный фактор в прокариотной биосфере протерозоя. Обсуждение их парагистологического строения и взаимодействий разных групп организмов в матах заняло бы слишком много места [26].

Единые принципы трофической организации микробных сообществ

Трофические взаимоотношения в осмотрофном микробном сообществе основываются прежде всего на продукт–субстратном взаимодействии, являющемся следствием правила Виноградского. Он писал: если составить список из двух колонок, в одной из которых будут органические вещества, а в другой организмы, их потребляющие, то между этими двумя колонками будет однозначное соответствие (см. [1]). Автономное кооперативное сообщество обеспечивает полное использование всех веществ и энергии, в них заключенной, как основную закономерность эффективного существования экосистем и, следовательно, должно включать возможно полный набор специалистов.

Трофические группировки в микробном сообществе деструкторов обусловлены прежде всего циклом углерода, который в зависимости от доступности O_2 разделяется на аэробную и анаэробную части, причем аэробы составляют эффективный защитный экран против поступления O_2 в глубину. Диффузия O_2 в водной среде ограничена и в отсутствие турбулентного перемешивания формируется оксиклин. Он обусловлен как деятельностью аэробных органотрофов, так и деятельностью аэробных газотрофов, окисляющих конечные продукты метаболизма анаэробного сообщества метан и сероводород. В анаэробной фотической части сероводород и органические вещества перехватывают аноксигенные фототрофы, неспособные однако к окислению CH_4. Поэтому метанотрофы играют решающую роль в защите атмосферы от метана. Они же участвуют в формировании оксиклина. Эта общая схема варьирует в зависимости от топических условий. Она принципиально важна тем, что основана на материальном балансе. Предполагается, что стехиометрия частных реакций замыкается, обусловливая полное использование субстратов и обеспечивая максимальный энергетический выигрыш в системе. Полная система автономна вследствие своей замкнутости. Полнота баланса нарушается выводом части продуктов в иммобилизованные соединения.

Обобщенная схема трофических отношений в микробном сообществе представлена рис.2. Для любого микробного биоценоза можно принять эту схему как исходную[27], [28], учитывая многочисленные вариации в зависимости от топических условий и от преимущественного субстрата. Приведенную схему трофических отношений можно считать универсальной, учитывая, конечно, многочисленные отклонения, обусловленные поступлением разнородного материала как из не обсуждающегося здесь блока первичной продукции, так и привноса извне аллохтонного материала, уже прошедшего частичную деградацию. Блок первичной продукции в значительной степени описан ботаниками, хотя с большими пробелами в области экофизиологии организмов. В схеме пропу-

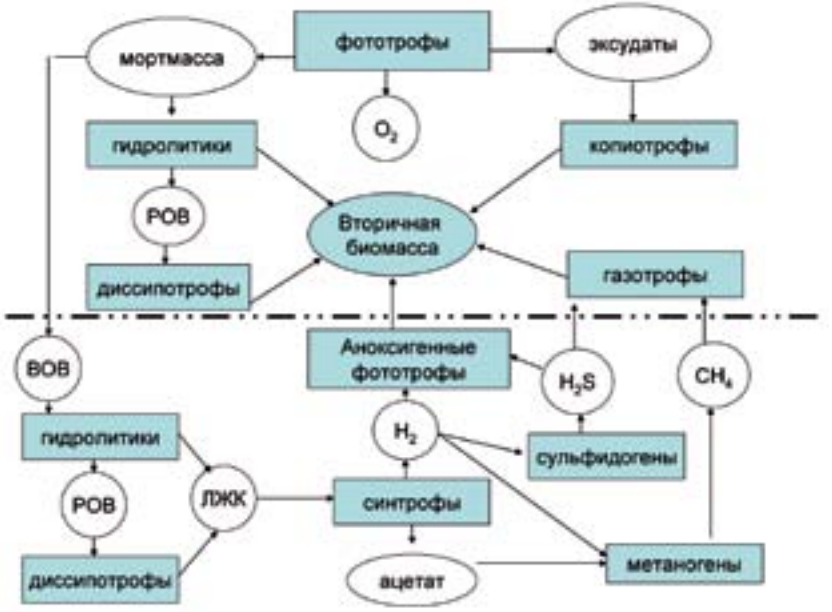


Рис. 2. Трофическая структура микробного сообщества.

щены многие детали, которые в конкретных случаях могут иметь первостепенное значение. Особое значение следует придавать поступлению окислителя, например, для аэробной части схемы это десятые доли мМ кислорода, полностью зависящие от транспорта в исследуемом объеме. Критическим фактором в анаэробной зоне служит доступность акцепторов электрона, особенно сульфатов.

Существенным пропуском в представленной картине трофических связей служит абстрагирование от пространственного фактора, обусловленного в первую очередь массопереносом вещества в пределах сообщества в весьма разных масштабах, от общих гидродинамических факторов вплоть до молекулярного диффузионного переноса в промежуточном слое в окрестностях клетки. Эти факторы определяют архитектуру микробного сообщества с переходом от сочетания моновидовых колоний и кооперативных сообществ к достаточно сложным крупным структурам. Этот аспект требует перехода к иным размерностям, чем приняты у микробиологов, к пониманию механизмов транспорта в коллоидной среде на уровне гистологических закономерностей.

Особое место в прокариотной системе занимает разложение взвешенного органического вещества. Оно проходит в виде твердофазной ферментации, которая обязательно предполагает структурные взаимоотношения между разнородными компонентами сообщества.

Биосфера в географической оболочке

Биосфера входит в географическую оболочку Земли. Она составляет деятельный слой, воздействующий на географическую оболочку, но отнюдь не единственный. Географическая оболочка вмещает в себя биосферу, воздействующую на нее изнутри по законам развития системы, но и испытывает разнообразные внешние воздействия (рис.3).

Астрономические факторы сказываются в основном положением Земли относительно Солнца, но в масштабе 4 млрд. лет может иметь значение и положение Солнечной системы в Галактике. Очевидно значение эволюции светимости Солнца с закономерным изменением спектрального состава света и ослабленной на четверть светимостью в первые периоды существования Солнечной системы и преобладанием жесткого коротковолнового излучения с соответствующим влиянием на фотохимические реакции в атмосфере. Важнейшим фактором является атмосферный гидроло-

Рис. 3. Геосферные факторы эволюции географической оболочки.

гический цикл, обусловливающий климат. Он очевидным образом связан с эвстатическими колебаниями уровня океана – испарение увеличивается при повышении температуры, увеличении свободной водной поверхности, усилении ветра. Атмосферный гидрологический цикл дает определяющий вклад в процессы выветривания и седиментации, в результате которых поверхность Земли сложена в основном осадочными породами с островами изверженных пород. Это область исторической геологии. В избранном крупном масштабе химический состав вод океана как конечного водоема гидрологического цикла не оставался постоянным, а эволюционировал от бессульфатного к нарастающему содержанию соединений серы с переходом около 2,5 млрд. лет назад. Современный состав вод установился около 1 млрд. лет назад. Наконец, геологическая история Земли также находилась под влиянием эндогенных событий, которые для интересующего нас периода от 3,5 млрд. лет до настоящего времени заключаются в переходе от плюм-тектоники к плейт-тектонике, причем в первый период большое значение имеет близость обогащенных железом масс к географической оболочке планеты. Переход примерно захватывает поздний архей и

ранний протерозой с преобладанием динамики кратонов на поверхности. Эволюции каждой из этих оболочек посвящена отдельная обширная область естествознания. Собственно положение и состояния биосферы обозначены на схеме традиционной стратиграфической шкалой архей, протерозой, фанерозой. До неопротерозоя имеет место исключительное господство прокариот, что занимает более 2,5 млрд. лет или ¾ истории биосферы, которое они впоследствии разделяют с другими группами эволюционирующей биоты, и, следовательно, история биосферы – это по преимуществу история прокариотных сообществ.

Мозаичность географической оболочки – скрытый усредненной схемой фактор, который постоянно упускается из вида при общей оценке. Приведенная общая картина не отражает существенного постоянного фактора географической оболочки – её мозаичности. Она обусловлена не только климатической зональностью, но распространяется и на все уровни геоморфологической шкалы, от ландшафта до элементарного ландшафта. Вместе с тем во всех случаях имеют место азональные ландшафты. Для микроорганизмов размеры пространства места обитания существенно отличаются от таковых для растительных сообществ. Мир микробов способен существовать в капле воды, но существование капли зависит от ландшафта. Таким образом, в области природоведческой микробиологии мы вступаем в мир совершенно иных пространственных и временных измерений, чем привычные масштабы неонтологии.

Рассматривая места обитания микробиоты, помимо водной массы океана и суши континентов, следует обратить особое внимание на *амфибиальные ландшафты*, в которых твердая фаза, вода, атмосфера находятся в тесном взаимодействии. Донная фаза в них воздействует на всю толщу воды. Амфибиальные ландшафты – это широкое понятие, охватывающее места обитания от мелководных заливов с приливными отмелями и лагунами до переувлажненных земель; наиболее характерным представителем амфибиальных ландшафтов служат болота. Нередко располагаясь в области экотонов, амфибиальные ландшафты по природе своей мозаичны.

Для наиболее важных связей биосферы в географической оболочке можно ограничиться следующей схемой, где микробиота оказывает влияние на географическую оболочку через биогеохимические циклы (рис.4).

Рис.4. Система связей в географической оболочке, вмещающей биосферу.

Микробоцентрическое мировоззрение

Как и во времена Виноградского, микробы служат предметом удивления обывателей и ученых, но лежат на обочине их внимания. В какой степени понимание роли микробов в природе может повлиять на мировоззрение естествоиспытателей? В какой степени следует принять микробоцентрический взгляд на состояние биосферы и её развитие из микробного мира?

Привычный подход в поиске генезиса событий напоминает, что именно микробы составили первичную биосферу и все остальные этапы её развития происходили в созданной ими среде. Отсюда микробная система должна лежать в центре внимания исследователей истории биосферы.

Роль С.Н.Виноградского как основателя экологии микроорганизмов была изложена во Втором[1] чтении им. С.Н.Виноградского (1972) С.И.Кузнецовым [29], который в своем понимании пробле-

[1]Первое чтение им. С.Н.Виноградского с докладом Н.А.Красильникова «Морфология азотобактера» состоялось в 1970 г., материалы его, видимо, опубликованы не были *(Ред.)*.

мы выделил три главнейших принципа экологической микробиологии: 1) ознакомление с явлением в природе на основе физико-химических условий и важнейших групп организмов; 2) выделение важнейших групп микроорганизмов и изучение их физиологии для определения их биологической ниши; 3) определение их деятельности в природе в сообществах с другими организмами, подходя к этому с количественной стороны. Водоемы были для С.И.Кузнецова классическими примерами экосистемы.

Виноградский исходил из целесообразности всего сущего. Он закончил свою лекцию 1896 г. такой многозначительной сентенцией (рис. 5).

С.Н. Виноградский «О роли микробов в общем круговороте жизни» (1896)

Въ такой связи явленій вся живая матерія возстаетъ передъ нами какъ одно цѣлое, какъ одинъ огромный организмъ, заимствующій свои элементы изъ резервуара неорганической природы, цѣлесообразно управляющій всѣми процессами своего прогрессивнаго и регрессивнаго метаморфоза и, наконецъ, отдающій снова все заимствованное назадъ мертвой природѣ.

Рис.5. Заключительные строки лекции С.Н.Виноградского [1].

Современное эволюционное мировоззрение исходит из принципа естественного отбора, обусловленного конкуренцией между видами за ресурсы. Основная идея моей лекции состоит в том, что при увеличении масштаба рассмотрения событий, конкуренция как движущая сила сменяется кооперацией в рамках целесообразной системы. Любая идеология в истории человечества основывается на мировоззрении. Идеология современного общества – на научном мировоззрении. «Любая идеология стремится объяснить и обосновать тот социальный и политический порядок, который она защищает, через *апелляцию к естественным законам*», – пишет популярный публицист, химик по образованию (курсив мой. – *Г.З.*) [30]. Поэтому понимание закономерностей природы, особенно живой

природы, имеет мировоззренческое значение. В своем рассмотрении жизни микробного мира с позиций, как микробиологии, так и глобальной мегабиологии, я попытаюсь показать, что традиционная интерпретация взаимоотношений в природе на основе конкуренции не универсальна, если не ошибочна, применительно к крупному масштабу рассмотрения. Естественные законы, наблюдаемые в мире микроорганизмов, на разном масштабе вплоть до глобального, ведут к совершенно иным заключениям [31], [32]. Апелляция на «естественные законы природы» недопустима, потому что такие законы являются неполным, а потому ложным при иных масштабах рассмотрения, отражением картины событий природы. В научном русском языке слово «является» употребляется в смысле ложной коннотации слова «есть». Явление – это кажимость, а не объект, которому в реальности соответствует событие, бытие в природе. Поэтому в вышеприведенной сентенции было бы правильнее сказать, что упомянутые законы природы кажутся естественными и универсальными. Соответствие кажимости в сознании и бытия в природе составляет предмет философии и возможности адекватно действовать в материальном мире.

В 1988 г., в рецензии на книгу Н.Н.Моисеева я писал: «Человек, стремящийся мыслить современно, все в большей степени осознает взаимосвязанность событий и явлений в мире и вынужден охватывать мыслью удаленные друг от друга области знания. Происходит возврат к мышлению естествоиспытателя в широком смысле этого понятия в противоположность мышлению узкого специалиста, которое доминировало в предшествующие полстолетия. … Развитие в неживой материи, биоте и обществе не происходит изолированно, какие бы следы своего прошлого ни носил объект: в каждый момент развитие зависело и от имманентных свойств объекта, и от той комбинации условий, в которых происходило развитие объекта, и от его влияния на эти условия» [33]. Выразитель взглядов предперестроечного поколения Н.Н.Моисеев полагал, сводя законы природы к принципам отбора из случайного: «Мир бесконечно многообразен, несмотря на то, что его состояние определяется законами, т.е. принципами отбора, которых не так уж и много. <…> В действительности реализуется лишь ничтожная часть, того, что возможно» [34]. Заметим, что соотношение между возможным и реализуемым изложено здесь вполне в рамках наивных логических построений немецкого философа конца XVIII века Х.Вольфа, учителя М.В.Ломоносова и, следовательно, повлиявшего на разви-

тие русской науки, о действительном. Вольф полагал возможным все внутренне непротиворечивое, а весь мир – существующим как «составные вещи» (Zusammengesetztedinge) [35], что соответствует системному анализу. Он пытался выявить взаимосвязь событий в иерархическом порядке (Ordnung), избегая подменять события словами. В противоположность схоластам Вольф избегал точных определений, а пытался сформировать у студентов понятие об объективном *значении* предмета с помощью синонимов [36]. В этом он был противоположностью М.Хайдеггеру, для которого слово было объектом понимания, представляя условную *ценность* [37], которой так увлекаются систематики.

Очевидная цель, или, говоря специальным языком, целевая функция, каждой системы есть существование, поскольку иное предположение приводит к несуществованию, то есть исключению из действительности. Существующая система взаимосогласована и в этом смысле её целесообразность представляет эмпирический факт. Попытка исключить целесообразность из мышления естествоиспытателя в пользу случайности представляет софизм, поскольку естественный отбор и есть проявление целесообразности, выявляемой методом проб и ошибок, а не изначально заданной.

Исходным положением в описании роли микробов в круговороте жизни С.Н.Виноградский принял представление о том, что *каждое природное вещество биологического происхождения разлагается в результате специфической деятельности микроорганизмов.* Это обобщение можно принять как правило Виноградского, символизирующее «золотой век» микробиологии. Микробная система характеризуется каскадом реакций пищевых цепей, объединенных в структуру трофической системы. Оно характеризует стационарное состояние биосферы, с точностью до сукцессии, как вызванной внутренними причинами последовательной смены сообществ. Открыв хемосинтез, Виноградский не считал его сколько-нибудь существенным источником органического вещества, сосредоточив свое внимание на деструкции растительного материала.

В своем описании природной системы в 1896 г. Виноградский сделал два принципиальных ограничения:

Во-первых, он отказался измерить «те миллионы пудов» превращения веществ, которые осуществляют микроорганизмы, ограничиваясь качественной значимостью процессов в согласованном круговороте жизни.

Во-вторых, он принял существующий мир, таким, каким он есть сейчас, не обсуждая проблемы развития, его представление о природе было ближе к А.Гумбольдту, чем Ч.Дарвину, хотя, создавая метод элективных культур, он полностью основывался на борьбе за существование и выживании наиболее приспособленных в его наиболее жесткой Спенсерианской форме. Более того, в своей последней статье «О классификации бактерий» [38] он резко отмежевался от Р. Стейниера и К. ван Ниля, которые «рассматривают как “естественную” ту систему, которая означает “основанная на филогенетических данных”». Он предлагал в качестве естественной использовать классификацию, основанную на «наиболее четких признаках, связанных с формой и функцией». Этот функциональный подход я и попытаюсь рассмотреть в своей лекции, отрицая в принципе существование «естественной» классификации [39].

Обе проблемы – масштаба природных процессов и их эволюционного развития – получают свое разрешение лишь через сто лет после «золотого века микробиологии», в котором ботаники С.Н.Виноградский и М.В.Бейеринк создали представление о морфо-физиологическом роде бактерий, соответствующем определенной биологической нише в природе. Оба они основывались на высокой специфичности микроорганизмов-катализаторов биогеохимических процессов. Отсюда следует их согласие с постулатами Р.Коха о чистой культуре как технической необходимости для объяснения явления, в случае медицинской микробиологии – выявления специфического возбудителя болезни. В основе микробиологии в противоположность другим натуралистическим наукам операционным объектом стала лабораторная культура *ex situ.*

Я сделал этот экскурс в историю, чтобы напомнить те догмы, в рамках которых микробиология развивалась в течение последующего столетия. Изложенная учеником Виноградского В.Л.Омелянским картина основ микробиологии [40] оставалась достаточной вплоть до «Мира микробов» Р.Стейниера [41] и последующих обобщений. Она была дополнена исследованием единства внутриклеточных биохимических путей метаболизма, проходившим под лозунгом: «что справедливо для *Escherichia coli*, справедливо и для слона». Для историка науки учебники представляют временной срез через общепринятые к моменту их издания представления. В последней трети XX века эти представления претерпели изменения в результате накопления знаний вне устоявшихся взглядов. Изменения коснулись в первую очередь

генетики, для которой микроорганизмы оказались наиболее удобным объектом, но опять-таки с позиции единства всего живого как модели универсальных процессов.

От функции к генезису

Практическая классификация микроорганизмов была создана в конце XIX века при описании биоразнообразия бактерий, в первую очередь Виноградским и Бейеринком и их современниками, на основании элективных сред для культивирования микробов *ex situ*, в противоположность ботанической классификации на основе наблюдений *in situ*, и продержалась до восьмидесятых годов прошлого столетия. Элективная среда отбирает из природного разнообразия объекты, запрограммированные её составом и условиями культивирования. Родство микроорганизмов предполагалось по сходству осуществляемых ими функций. Отголоски этих представлений прослеживаются до нынешнего времени, когда пытаются сделать обратное заключение: по филогенетическому родству предполагать сходство функций, что совершенно не обязательно. Анализ соотношения функций между известными тогда (Bergey's Manual, 6-ed.) [42] родами микроорганизмов по родовым признакам-дескрипторам убедил меня, что привычный порядок, отражаемый иерархическим деревом сходства не может быть принят: морфо-физиологические роды расположились в комбинаторной матрице, для которой описание классификационной структуры диагностическим деревом вообще неприемлемо. Матрица заведомо многомерна, как это и следует для экологических ниш. В ней можно обнаружить несовместимые признаки-дескрипторы, но эта несовместимость оказалась только вероятностной для того множества объектов, которые были тогда описаны, и впоследствии многие неожиданные комбинации были обнаружены. «Разумеется, сопоставляя, с одной стороны дискретное нечто, подразделенное на "биологические ниши", описываемые набором определенных признаков, а с другой – дискретный набор "видов", или иных таксонов, или популяций, и понимая под эволюцией постепенное заполнение ниш, мы упрощаем и схематизируем реальные процессы. Но эта схема, даже заведомо неполная, позволяет установить основные тенденции процесса и, следовательно, полезна» [14] (с.136). Здесь под процессом понимались прежде всего катализируемые микроорганизмами трансформации веществ в природе. Попытки согласовать филогенетическую систематику с экологической оказались весьма приблизительными [43].

В результате широкого приложения идеи «молекулярных часов» к направленному внутрь организма и потому консервативному признаку строения малой рибосомальной РНК К.Вуз [18] создал универсальное «дерево жизни», в котором классификация прокариот получила филогенетическое обоснование строго в рамках выработанных представлений о последовательности происхождения. Интерпретации согласовывались, если не подгонялись, под выработанные на примере высших организмов закономерности эволюционных процессов, прежде всего кладистику, представленную графом-деревом. Созданная система идентификации и филогенетической классификации позволила определять положение некультивируемых организмов аналогично ботанической систематике низших организмов на основе наблюдения природного материала. Аналогия современной классификации прокариот с систематикой растений гораздо глубже, чем кажется: логика Линнеевской классификационной системы тоже основана на консервативном признаке строения органов размножения, избегая адаптивных признаков [44].

В микробиологии последовательность нуклеотидов в 16S рРНК стала необходимым таксономическим требованием. Нет нужды критиковать эту общепринятую систематизацию за некоторые второстепенные несогласованности, возможно связанные с неравномерностью биологического времени для «молекулярного хронометра». Она дала необычайный прорыв в области идентификации биоразнообразия микроорганизмов, в том числе и некультивируемых, при анализе микробного разнообразия *in situ*. При этом была создана конвенциональная таксономия, основанная на условных количественных критериях, и заимствовавшая у традиционной названия таксонов. В ней фигурируют операционные таксономические критерии (Operational Taxonomic Units, OTU) безропотно употребляемые практиками, на основе процента сходства в последовательности пар нуклеотидов в 16S рРНК:

«вид»	«род»	«семейство»	«порядок»	«класс»	«фила»
97%	94%	92%	90%	85%	80%

Она дает возможность идентифицировать организм, даже in situ и определить порядок его положения на графе дерева, которому придается филогенетическое значение. На основе современных данных дерево давно превратилось в «куст».

Как общепринятая последовательность происхождения прокариот кладистика по оценке самого К.Вуза [18] оказалась неадек-

ватной картине разнообразия прокариот, прежде всего из-за горизонтального переноса генов (HGT – Horizontal Gene Transfer) и подобных процессов. Для представления биоразнообразия прокариот необходимо применить иную топологию, чем традиционный граф дерева. «Корень эволюционного дерева представляет артефакт, происходящий из желания свести эволюцию к интерпретации в виде дерева». К сожалению, это очень глубокое и принципиальное понимание отличия мира прокариот от эвкариот (Рис. 6).

Может ли филогения дать понимание мира прокариот в его функционировании?

C.R. Woese. A new biology for a new century.
Microbiol. Molecular Biology Revs. 68:173-186 June 2004

► Common descent is something that all modern biologists has taken for granted.

► The universal phylogenetic tree converges to what is commonly interpreted as a root, a common ancestor locus.

► The root of the universal tree is an artifact resulting from the forcing evolutionary course into tree interpretation.

► Under conditions of extrem HGT there is no (organismal) tree.

Рис.6. Ключевые тезисы из статьи К.Вуза [18].

Важнее другое: филогенетическая классификация принципиально разошлась с традиционной функциональной фенотипической классификацией микроорганизмов, ориентированной не на внутреннюю, а на внешнюю сферу и катализируемые в ней химические превращения как показано на рис.1. Расхождение между функциональной и филогенетической системами разрешается исследованием филогении значимых для существования функциональных генов в протеомике. Ходячей идеей становится представление о филогенетическом носителе, определяемом рибосомальными и коррелирующими с ними генами внутренней жизни организма, который несет на себе комплекс генов, необходимых для существования в среде обитания, прежде всего для катаболизма.

Виноградский до конца жизни избегал всех эволюционных построений и протестовал против надуманных конструкций, аргументируя свою позицию тем, что у микробов нет палеонтологической летописи [38]. В его время оснований для такой летописи, выходящей за пределы фанерозоя с усвоенными из неё эмпирическими обобщениями – законами – не было.

Оговорка Виноградского об отсутствии палеонтологии микроорганизмов стала неосновательной в 1980-е годы, когда палеонтологическими методами было доказано существование микроорганизмов в осадочных породах докембрия, и началась гонка за древнейшими свидетельствами существования микроорганизмов. Гонка закончилась у финиша признанием того, что древнейшие осадочные породы на Земле содержат микрофоссилии микроорганизмов и остатки их сообществ – строматолиты (см. [2]). С тех пор идет бесконечный спор о каждой из частных находок, но по сумме свидетельств возраст более 3,5 млрд. лет для начала микробной жизни остается не опровергнутым, хотя сейчас имеется согласованный скепсис относительно доказательности аргументов о наиболее ранних свидетельствах [45]. Возникла и развивается бактериальная палеонтология, как был назван этот раздел науки [46].

Поскольку задачей моей лекции является рассмотрение эволюции прокариотной биосферы, я должен обратиться к временной последовательности сообществ микроорганизмов.

Есть два подхода: один, основанный на молекулярной реконструкции последовательности происхождения, и другой, основанный на палеонтологическом материале с датировкой включающих пород изотопными методами. Оба метода имеют свои ограничения, но палеонтологический метод служит для калибровки реконструкций.

С применением молекулярных методов для определения последовательности возникновения групп микроорганизмов возникло предположение, что можно использовать генетические «молекулярные часы» для реконструкции истории жизни, если приписать стохастическому ходу мутаций временную характеристику, то есть построить «timetree» [47]. Ниже следует конспективное изложение указанной работы. Предполагается, что имеется достаточно сильная корреляция между молекулярными изменениями и геологическим временем, полагая, что молекулярные часы так же стохастичны как изотопные и приписав числу замен некое среднее время. При этом следует иметь в виду, что для реконструкции имеются данные только о ныне живущих группах,

продолжающих существовать и сейчас с момента своего возникновения.[1] Средний возраст OTU микроорганизмов оценивается следующим образом: Archaebacteria 2567 Ma[2]; Eubacteria 1388 Ma; Eukaryotes 102,4Ma. Согласно молекулярному дереву классы архей возникли 3500-2500 Ma, а семейства дивергировали в протерозое 2394-829 Ma. Метаногенез возник >3500Ma, а адаптация к термоацидофильным условиям произошла до 1000 Ma. Согласно молекулярному дереву наиболее древние термофилы *Thermoproteus* и метаногены относятся к гадею (т.е. к догеологической истории!). Галобактерии относятся к палеопротерозою. Основные ветви архебактерий возникли в архее, начиная с 4193 Ma. Кренархеоты и эуриархеоты разошлись 4187 или 4199-4163 Ma. Геологические основания для датировки крайне произвольны и следует заметить, что ранние даты выходят за допустимые геологические пределы формирования коры и гидросферы. В этом случае возможно предположить, что астробиологическая гипотеза дает дополнительное время для возникновения микроорганизмов. Эубактерии также возникли в архее. 9400 распознанных видов бактерий распределены по 25 филам. 85% фил и классов возникли в архее, а 95% семейств в протерозое 2500-542 Ma. Утверждается, что фототрофия возникла после колонизации суши (land) 3041-2755 Ma, оксигенный фотосинтез 2920-2592 Ma, аэробная метанотрофия 2630-2371 Ma. Основные классы эубактерий возникли в архее, а разнообразие семейств возникло в протерозое, что вновь указывает на постоянство микробного мира и аддитивность эволюции. Функциональные интерпретации оказываются крайне слабыми. Timetree основывается на молекулярно-биологическом анализе современных микроорганизмов, для которых следует предполагать историю более $n \cdot 10^{10}$ поколений, составляющих их биологическое время, если принять скромное время удвоения в месяц. Авторы, как и положено химикам, отрицают предсказуемость морфологических изменений, в которых убеждены естествоиспытатели-натуралисты. Морфологические изменения подчиняются определенным законам, по которым первоначально различное и генетически неродственное становится сходным в своем конечном физическом воплощении для существования в конкретных условиях.

[1] Basic principle of molecular clock is that there is a strong enough correlation between molecular change and geological time, such that the rate can be used to measure time in parts of the tree lacking a calibration time. (p.4).

[2] Ma — млн. лет тому назад, Ga — млрд. лет тому назад *(Ред.)*.

Эвкариотам timetree приписывает время появления 1594Ma в кислородной атмосфере. Появление грибов Fungi имело место 1368 Ma, по другим датам 1370 - 1220Ma. Лишайникоподобные структуры появились около 600 Ma, а Chlorophyta появились лишь 936 Ma одновременно с бангиевыми водорослями (палеонтология дает более ранние даты). Основным временем их появления был мезопротерозой. Таким образом, две группы многоклеточных водорослей – Rhodophyta, Viridiplantes – появились практически одновременно около 1200 Ma, до этого времени первичными продуцентами были микроорганизмы.

Очевидно, что мы находимся в начале следующего этапа генетической классификации живого мира, основанном на полногеномном анализе. Полногеномное описание организма принципиально отлично от частной идентификации по одному признаку, поскольку включает систему свойств. Значительный вес при этом занимают второстепенные по отношению к внутренней сфере анаболизма адаптивные свойства транспортных систем, обеспечивающие связь центрального метаболизма с внешней средой, определяющей возможность существования. Полногеномный анализ демонстрирует мозаичность функциональной части микробной хромосомы, возникающую на консервативной основе, ориентированную на внутреннюю сферу.

Таково краткое резюме молекулярно-филогенетического анализа, указывающего, что на уровне крупных таксонов разнообразие мира бактерий, включая археи, возникло в палеопротерозое.

Если калибровка молекулярных часов для высших организмов может быть проверена по палеонтологическим данным, то для микроорганизмов калибровка затруднительна. Возможным исключением служат цианобактерии с их морфологическими родами, различимыми в микрофоссилиях, но как раз для этой группы филогенетическая и фенотипическая классификации резко расходятся (см. [19]).

Общая картина развития жизни в первые 3 млрд лет существования биосферы представлена А.Ноллом (см. [6]), она ориентирована в первую очередь на эволюцию биоты в океане, и к этой интерпретации мы будем еще возвращаться.

Палеонтологи в фундаментальной работе, основанной на исследовании морфологии датированного ископаемого материала, установили иную датировку событий, основанную на ассоциациях организмов разных таксономических групп [48], [49]. Ими вы-

явлено 7 последовательных ассоциаций микрофоссилий и макроскопических окаменелостей позднего протерозоя, стратиграфическим эквивалентом которых являются «биогоризонты» (млрд. лет): Лабрадорский (~2,0 – 1,65); Анабарский (1,65 – 1,2); Туруханский (1,2 – 1,03); Учуро-Майский (1,03-0,85); Южно-Уральский (0,85-0,635); Амадеусский (0,635-0,56); Беломорский (0,56 – 0,535). Биогоризонты обоснованы обильным палеонтологическим материалом характерных ассоциаций. Лабрадорский характеризуется причудливыми «железобактериями» ганфлинтского типа и миллиметровыми эвкариотами, в Анабарском в морских фациях обильны акритархи. В Туруханском биогоризонте появляются красные бангиевые водоросли, в Учуро-Майском – ветвящиеся талломы зеленых водорослей. Беломорский горизонт завершает господство микобиоты появлением вендских организмов. Особая ценность этой работы состоит в том, что она обращает особое внимание на первичных продуцентов: цианобактерии и водоросли. Ограничением для глобальной интерпретации служит то, что материал получен преимущественно из осадков окраинных морей, где происходит седиментация и. которые представляют своего рода «колодец в прошлое», а не географическую поверхность.

Убеждение, что имеется строгая корреляция между генетическими изменениями и геологическим временем, очень спорно. Геологическое время независимо и это основная посылка в пределах рассматриваемой области естествознания, а молекулярные изменения зависимы и от времени, и от тех геологических изменений, которые определяют, что возможно, а что невозможно в это время в порожденных им, геологических условиях. Следующую предвзятую мысль несет представление о дереве как об адекватном способе отражения взаимоотношений в разнообразии. Действительное отражение взаимоотношений и разнообразия может требовать совершенно иной топологии, например, не отражаться на плоскости, а находиться в многомерном пространстве.

В результате молекулярного анализа для бактерий остается только очень важная последовательность происхождения, но не обязательно связанная со временем, поскольку ветви могут расти и вбок, отнюдь не свидетельствующая о выживании, несмотря на то, что вся последовательность построена на выживших.

Для начала микробной биосферы нужно определить возможную дату. Я предложил различать: *возникновение* жизни, астробиологическое *происхождение* жизни и *появление* жизни на Земле,

которое является фактом, нуждающимся в уточнении, но не относящемся к гипотетическим конструкциям. Возникновение жизни привлекло массу исследователей и талантливых экспериментаторов. Астробиологическое происхождение жизни связано с фактом обнаружения в некоторых метеоритах минеральных образований, заместивших полости, оставленные микроорганизмами и морфологически подобные современным цианобактериям. Транспортер в виде крупного куска космического кометного «грязного льда» мог перенести целое микробное сообщество. Эта гипотеза не слабее химических построений, хотя не решает проблемы возникновения жизни. Зато она позволяет отказаться от монофилетических построений, представляющих затруднение при описании развития биосферы [50].

Образование Земли происходило путем захвата тел космического происхождения. Количественно «грязный лед» кометного происхождения, хотя и составляет небольшую часть от массы Земли, менее 1%, но и это считается достаточным для образования гидросферы, причем предполагается умеренно холодный климат с редкими высокотемпературными флуктуациями, вызванными падениями крупных тел [51]. Дополнительным источником льда можно считать космическую пыль, содержащую клатраты. Для существования ранней гидросферы гипнотизирующим доказательством считается изотопия кислорода в древнейших цирконах.

Существенно, что появление признаков жизни на Земле, как химических, так и палеонтологических датируется временем *после* «поздней метеоритной бомбардировки 4,1 – 3,8 млрд. лет. Что было до 3,9 млрд. лет сказать трудно, поскольку в это время произошли глобальные тектонические события, сбившие этот хронометр. Для биолога существенен тот вывод, что коль скоро не уцелел изотопный хронометр, то трудно надеяться на сохранение жизни. Возраст около 4 млрд. лет назад можно принять исходным, как для геологических, так и для биологических представлений.

Астробиологическая гипотеза происхождения жизни на Земле, сколь она ни гипотетична, позволяет перейти к эволюции биосферы, которая определяется первыми сообществами микроорганизмов. Биосфера без организмов, которую обсуждают химики, представляет логическое противоречие, теряя «био-». Нет биосферы без организмов. Происхождение организмов («возникновение жизни») на Земле или иных «родительских» космических телах должно обсуждаться в ином контексте. Поэтому эти построения,

основанные на впечатляющих лабораторных экспериментах, здесь обсуждаться не будут. Задача микробиолога состоит в выяснении эволюции биосферы, приведшей около 400 млн. лет назад в девоне к появлению растительного покрова на суше со всеми его обитателями.

Астробиологическая гипотеза происхождения жизни представляет некую аналогию посева в стерильную среду природного образца, из обитателей которого в «накопительной культуре» выживут лишь некоторые организмы. В накопительной культуре будут происходить вызванные биотой химические изменения, которые создадут условия сообществу других организмов. Собственно говоря, обсуждая эволюцию биосферы, мы должны обсудить последовательные изменения в географической оболочке Земли, которые обозначаются как биогеохимическая сукцессия.

Масштабы деятельности микробиоты

Масштабы биогенных природных процессов в биосфере стали основой биогеохимии для соученика Виноградского по Санкт-Петербургскому университету В.И.Вернадского, создавшего через 30 лет после «Круговорота жизни» свою «Биосферу» [52], где основным приоритетом были масштабы биологических процессов и представление о «всюдности жизни» во Вселенной. В 70-х гг. прошлого столетия они стали фокусом внимания в рамках глобальных изменений природной среды и климата. В них важны именно оценки потоков вещества в миллионах тонн в год. Здесь необходимо установить количественный критерий значимости процесса. По моему мнению, для поверхности Земли этим критерием может служить поступление космической пыли от 10^{10} до 10^{12}г/год, служащее границей для рассмотрения Земли как замкнутой по материальному балансу системы. Для биосферы имеют значение процессы на порядки превосходящие эту величину, то есть потоки в ежегодном круговороте более порядка 10^{15}г/год.

Сейчас следует принять как истину, что большая часть истории Земли – архей и протерозой – прошли при полном доминировании прокариот, которые создали ту биосферу, в которой появились все остальные группы живых существ. Создание этой биосферы происходило в соответствии с теми принципами, которые 120 лет назад наметил С.Н.Виноградский: системное трофическое взаимодействие специализированных микроорганизмов в сообществах, осуществляющих круговорот веществ в поверхностной

оболочке планеты. Завершая свой труд, Виноградский сам описывал свою область интересов как экологию микроорганизмов [53]. Об этом забывают, сводя его вклад к частной области почвенной микробиологии.

Итоги приложения идей Виноградского к пониманию роли микробов в биосфере на основании изучения культур микроорганизмов были изложены мною в «Лекциях по природоведческой микробиологии» [28]. Новый этап микробиологии связан с некультивируемыми микроорганизмами, которые идентифицируются молекулярными методами с определением их филогенетического положения. С другой стороны суммарная роль биоты в природных средах определяется биогеохимическими методами, наиболее обобщенно по газообмену, например по «дыханию почвы», которое, однако трудно отделить от вклада других организмов, прежде всего корневой системы растений. Между этими двумя подходами сверху и снизу остается большая область, которую можно обозначить как физиологию микробных сообществ.

Реальностью в бактериальной палеонтологии является временная последовательность сингенетичных биогенных минералов в слоях осадочных пород, свидетельствующая о функции, но не о геноме, характеризуемом генами внутренней сферы.

В природе в мире микробов явным образом реализуется иное решение задачи: комбинаторное совмещение внешних функциональных признаков с внутренними, унаследованными от предков, путем разнообразных способов частичного переноса генетической информации от одного организма к другому. Отсюда возникает архаическое комбинаторное разнообразие как источник для последующего отбора. Такое построение принципиально противоположно дарвинизму, в котором целесообразность существования объекта во внешней системе возникает случайно вследствие внешних причин.

Центральное положение микробиологии в естествознании-природоведении

Мировоззренческую основу для человечества представляет вопрос: «откуда мы пошли?». Он задается всеми религиями и так же служит постоянной проблемой для естествоиспытателей, превратившись здесь в идею универсального эволюционизма. Все объясняется с позиций происхождения. Такую постановку проблемы можно проследить от Аристотеля до наших дней. Креационизм,

собственно говоря, представляет благовидную форму отказа от её решения. Другой вариант внешнего решения дает астробиология.

В естественнонаучной системе приоритетов в науках о жизни микробиология занимает центральное положение. *Универсальным* примером живого организма можно считать прокариотную клетку, в которой реализуются наиболее общие принципы построения живого. Это относится к принципу самовоспроизведения через кольцевую хромосому бактерий, к принципам получения энергии на мембранах, транспорту – для большинства базовых биологических процессов прокариотная клетка может служить моделью. Прокариотная клетка служит примером наиболее простого, *элементарного,* организма, все остальные могут быть выведены из неё путем аддитивного усложнения. В то же время упрощение бактерии невозможно – при этом теряются свойства организма вообще. *Масштабность* процессов, осуществляемых бактериями, относится к всему круговороту веществ в биосфере. При этом следует не только учитывать объем резервуара биомассы, (который для бактерий в деятельном слое биосферы составляет 10^{28} – 10^{30} особей по 10^{-12} грамм, то есть порядка 10^{18} г $C_{орг}$, что сравнимо с биомассой других групп организмов), но и потоки вещества со скоростью оборота углерода через этот резервуар, значительно превышающей скорость оборота через другие динамические резервуары биомассы, а также значимость осуществляемых бактериями в биосфере процессов. *Первичность* бактерий как первого живого населения планеты общепринята и доказана палеонтологически. *Повсеместность* распространения бактерий до крайних пределов биосферы, где не могут обитать другие живые существа, хорошо показана на примере экстремофильных организмов, именно они очерчивают эти пределы. Отсюда следует представление о прокариотной биосфере как исходной, все остальные служат лишь развитием и дополнением её, развиваясь в её пространственных и временных рамках. Таким образом, по выбранным критериям значимости микробиология является центральной дисциплиной биологии вообще.

Спор о правильном пути для исследования систем от частного к общему (bottom up) или от общего к частному (down to the bottom) не более продуктивен, чем спор об анализе и синтезе; обычно синтез требуется для подтверждения анализа. Моя задача здесь состоит в оценке значимости объектов для каждой из ячеек естественнонаучной половины таблицы.

Целесообразность

Целесообразность представляет понятие, казалось бы, запрещенное для естествоиспытателя как нечто внешне заданное, но, тем не менее, постоянно подспудно присутствующее в его интерпретации явлений природы. Существование представляет цель каждого объекта, поскольку нецелесообразное исключается из числа существующего. Собственно говоря, это иная формулировка естественного отбора – соответствия условиям существования. В таком смысле целесообразность представляет универсальное свойство всего сущего, живых существ по меньшей мере: Sein des Seindes [54]. В философском понимании проблемы целевой функции биоты я сформулировал для себя тезис: «сущность существующего суть существования», как перифраз хайдеггеровского «Das ‘Wesen’ des Daseins liegt in seiner Existenz»; противоположный тезис ведет к «Ничто». Множественное число от «быть» взято здесь потому что существующее дискретно, хотя принадлежит целостному миру. Seindem эквивалентно entity – целостности, хотя оттенки значений в разных языках различны. Для биолога цель его объекта, приспособленность к миру описывается как целесообразность, а не случайность, не требующая объяснения. Сообщество микроорганизмов целесообразно как целостность, и целесообразны по отношению к нему его компоненты. В свою очередь сообщество целесообразно по отношению к своим условиям существования. Соответствие бытию определяется внешними функциональными характеристиками, относящимися к взаимодействиям в большой системе, частью которой является рассматриваемый объект. Отсюда вследствие естественного отбора неслучайная целесообразная функция соответствия имеет преимущество над случайностями происхождения. Большая система задает требуемые характеристики своих возможных составных частей. Происхождение только заполняет эти возможности. Образно говоря, экологическая ниша предшествует своему обитателю, как ***обитаемость предшествует обитанию.***

Для того чтобы составить представление о роли микроорганизмов как биогеохимических агентов круговорота веществ в природе, необходимо изучить их функциональное разнообразие. Оно касается как специфической физиологической функции, так и возможности действовать в определенных топических условиях. Для решения этой задачи в соответствии с постулатами Р.Коха необходимо выделить чистую культуру специфического возбу-

дителя. Такая культура в соответствии с логикой консенсусного типологического мышления служит эталоном для группы, но не обязательно является массовым организмом.

Мозаичность географической среды обитания микробных сообществ

Географическая оболочка Земли вмещает в себя биосферу. Географическая оболочка эволюционирует независимо от биоты, но включает в себя эволюцию своих компонентов, в том числе биоты, которые определяют её состояние. Для наземных условий существует единый орографический профиль выветривания и седиментации обусловленный геоморфологией. Микробиологи мало интересуются географией, ограничиваясь малыми экосистемами, и поэтому придется напомнить общие истины. Представление о принципиальной мозаичности географической оболочки биологу следует противопоставлять постоянному стремлению дать глобальную картину на основе средних данных по всей планете. Можно быть уверенным, что средние условия осуществляются лишь в некоторых ландшафтах, а средняя величина достигается при арифметическом сложении условий весьма различных мест обитания.

Мозаичность тесно связана с гетерохронностью. Вследствие географической мозаичности возможно локальное преобладание *реликтовых* сообществ. Характерные для разного времени сообщества организмов могут накладываться друг на друга. Благодаря гетерохронности реликтовые микробные сообщества представляют собой «окна в протерозой», но не обязательно массовые биоценозы той эпохи.

Существовало много попыток создать географию микробов на основе их видового разнообразия. Препятствием служило отсутствие для микробов географической изоляции, поскольку они могли распространяться с пылью на любые расстояния. Понятие эндемичности поэтому для свободноживущих микроорганизмов весьма условно: один и тот же вид алкалофильных сульфатредукторов *Desulfonatronovibrio* можно обнаружить и в экваториальной Африке и в Центральной Азии, используя элективную среду, примененную при его открытии в озере Магади [55]. Такие примеры обычны для практики микробиологии XX века: среда культивирования определяет выбор. Выводу о повсеместном распространении видов свободноживущих бактерий способствовала высокая элективность сред, применявшихся при выявлении функ-

циональных групп культуральными методами, предположенная Виноградским как следствие их специализации и иллюстрированная им примером азотобактера как универсального азотфиксатора. Принятой формулой было: «среда отбирает» из предполагаемого полного биоразнообразия инокулята. С развитием молекулярной диагностики появилась возможность гораздо более детальной идентификации организмов, вплоть до штаммов, и в результате обнаружилась разнородность популяций, например ацидофильных архей *Sulfolobus* в разных географически удаленных сольфатарах вулканов. Причина здесь заключается в повышении чувствительности применяемых методов идентификации, которые по мере их применения приведут к представлению о локальной приуроченности низших таксонов микроорганизмов, подобно тому, как это было в области диагностики болезнетворных организмов. Но представление об общем сходстве микробных сообществ сохранялось [56].

Для микробных сообществ, приуроченных к разным топическим условиям, мною было предложено рассмотреть их в масштабе группировок ландшафтов, распределенных по геоморфологическому профилю континентов. Современные континенты, и, вероятно, кратоны прошлого, имеют сходный профиль, обусловленный латеральным перемещением литосферных плит: возвышенные горные области на активном крае континента и пологий склон на пассивном крае. Эта картина наглядно просматривается на карте мира: Кордильеры и Анды на западном берегу Северной и Южной Америк с обширными равнинами на востоке континентов, Альпийский пояс в Европе, где Африканская плита опускается под Азиатскую с глубоководным средиземноморским желобом южнее Крит – Родос, горная страна на востоке Азии, широтный горный пояс Азии, обусловленный столкновением с Индийским субконтинентом, горный пояс на востоке Австралии. Исключение представляет Африка, которую можно принять как блюдцеобразную модель древнего континента. Пассивный край континента обычно перекрыт морскими отложениями и поэтому выровнен с малым уклоном. Горизонтальные слои морских отложений просматриваются на сотни километров на территории Русской равнины, вскрытые водохранилищами по руслам равнинных рек, например Волги и Камы. Эти осадочные отложения, в данном случае восходящие к девону и перми, на сотни миллионов лет сохранили строго горизонтальные слои эпиконтинентальных морских отложений.

Обозначаемыми геологами как фации, блоки орографического профиля ясны и на аксонометрическом представлении бассейнов седиментации с областями питания, взятыми из отлично иллюстрированного учебного курса [57] (рис. 7).

Рис. 7. Стандартная схема основных фаций при седиментогенезе (по: Nichols G. 2009, [57])

Если сделать разрез по орографическому профилю континента, то можно выделить ряд блоков с гидрологическим циклом, типичным для преобладающих ландшафтов. Такие блоки, взятые вне масштаба, приведены на схеме (рис.8), представленной мною на конференции Biological Origin and Evolution (2005) в Лутраки, Греция и воспроизведенной в статье «Планета бактерий» [58].

Каждый из приведенных блоков ландшафтов имеет свою мозаичную группировку микробных сообществ, согласуемую с локальной шкалой части геоморфологического профиля и стоковой серии катены. Для микробиологии особенно важны зоны экотонов между ландшафтами, поскольку к ним приурочены геохимические барьеры, поддерживаемые не только транспортом веществ водами, но и деятельностью микробиоты, которая находит в зоне хемоклина оптимальные условия для своего развития, простран-

Рис. 8. Схематизация орографического профиля континента.

Активный край слева, пассивный – справа. Блоки приведены вне пространственного масштаба, например, блок равнин представляет для Азии тысячекилометровый разрез от Алтая до Карского моря, в то время как блок маргинального фильтра приурочен к Обской губе. Серым цветом обозначены потоки в гидрологическом цикле. Приведенным на схеме орографического профиля ландшафтным блокам соответствуют микробные сообщества:

1. океан: пелагическое планктонное сообщество и бентосное сообщество донных отложений;
2. гипертермофилы глубинных гидротерм;
3. термофильные сообщества гидротерм вулканов и островных дуг;
4. алкалофилы предгорий и бессточных содовых озер аридного климата;
5. омброфилы гумидного климата;
6. почвенная микробиота:
7. сообщества пресных водоемов и водотоков;
8. пелофилы маргинального фильтра;
9. галофилы эвапоритовых бассейнов и эндоэвапоритовая микробиота;
10. микробиота окраинных и эпиконтинентальных морей.

ственно сжимая геохимические барьеры ускорением химических реакций. Важно, что деятельность микроорганизмов выражена как в области питания ускорением химического выветривания, оставляя коры выветривания, так и в области седиментогенеза трансформацией осадков во время раннего диагенеза в устойчивые в условиях среды их накопления минералы, например сульфиды.

Из приведенных в списке группировок микробных сообществ, наше внимание было уделено сообществам экстремофилов – ми-

кроорганизмов, находящих оптимальные условия для своего развития там, «где трава не растет, и скот не пьет», то есть в условиях минимального участия эвкариотных организмов, присутствующих преимущественно как вторичные вселенцы, иногда очень успешных и достигающих значительной численности в соответствии с правилом Тинемана о массовом развитии доминирующих видов в экстремальных условиях при малом видовом разнообразии. Примерами могут служить зеленая водоросль *Dunaliella*, внешне напоминающая хламидомонаду, и ракообразное *Artemia* в экстремально соленых водоемах. Предполагалось, что такие экстремальные сообщества стали рефугиумами для организмов первоначальной прокариотной биосферы архея – протерозоя. Изучая их, можно получить представление об основных закономерностях структуры микробных сообществ без помехи от наложившихся на них впоследствии сообществ высших организмов, как это происходит в обычных условиях. Общие закономерности структуры трофических взаимоотношений были выражены графом потоков между функциональными группировками и подтвердились для всех исследованных сообществ.

Экстремальные сообщества обычно упрощены и ограничены по своему разнообразию, что значительно облегчает исследование взаимодействия в них. Но основное поле развития биоты, её эволюции происходило в «нормальных» условиях, как раз там, где «трава растет и скот пьет». Сообщество нормальных условий обозначается термином «мезофилы» – обитатели средних условий. Оно характеризуется высоким разнообразием и сложностью связей между своими компонентами. Поэтому для классической микробиологии оно представляет значительные трудности и описывалось преимущественно присутствием «физиологических групп» или индикаторных организмов.

В своем изложении я полностью обойду автономную систему океана, поскольку не обладаю здесь собственным опытом работы. В современном океане и его прилегающих к континенту окраинных морях выражены цикл серы с сульфатредукцией в донных отложениях, замкнутый цикл метана, сопряженные анаэробным сульфидогенным окислением метана [59]. Поскольку океан ранее 2 млрд. лет содержал лишь низкую концентрацию сульфата и был оксигенирован лишь локально, то цикл метана для него приобретает особое значение. Для мезопротерозоя по аналогии с хорошо изученным Черным морем предполагается эвксинский

этап стратифицированного сульфидного океана, предложенный Д.Канфильдом [60]. В современном океане фанерозоя циклы скелетных элементов, прежде всего Ca и Si, имеют глобальное значение. В анализе эволюции биосферы анализ океанической системы, конечно, необходим едва ли ни в первую очередь как в наибольшей степени сохранившей осадочную летопись в своих окраинных областях, поскольку океан служит конечным бассейном седиментации.

Первичная продукция в прокариотной биосфере

Первичная продукция $C_{орг}$ является исходным пунктом для любой автономной экосистемы. Она обусловлена либо автотрофной ассимиляцией CO_2, либо метанотрофией.

Для первичной продукции есть два варианта: фотосинтез или хемосинтез. Они в свою очередь могут быть аэробными и анаэробными. Получается следующая зависимость для использования внешних доноров электронов (рис. 9).

Аноксигенный фотосинтез дублирует хемосинтез по использованию доноров электрона. Его преимущество состоит во внутриклеточном светозависимом образовании эндогенного окислителя. Из схемы видно, что только анаэробный хемосинтез автономен и независим от оксигенного фотосинтеза. Образование метана и сероводорода согласуется с эндогенной продукцией акцепторов электрона. Все остальные процессы синтеза $C_{орг}$ опосредованы через оксигенный фотосинтез. Аноксигенный фотосинтез неза-

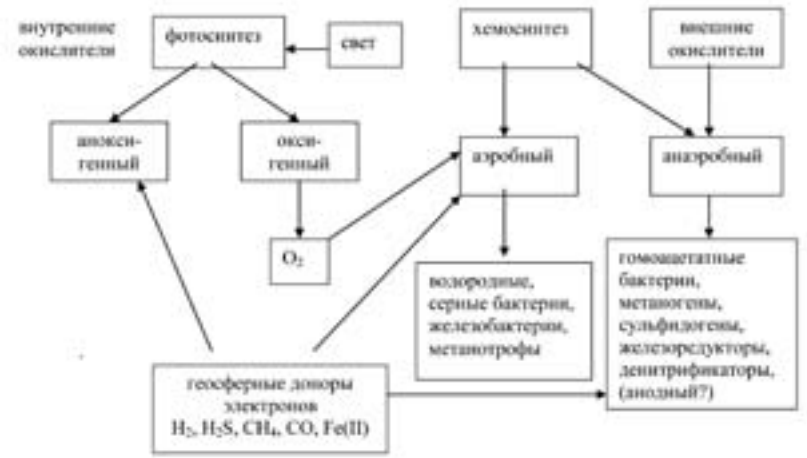


Рис. 9. Первичные продуценты в прокариотной биосфере.

висим и достаточен для окисления всех субстратов, (кроме CH_4!), как эндогенных, так и продуктов хемосинтеза. Фотосинтез идет только на освещенной (дневной) поверхности и слабо зависит от эндогенных процессов.

Вопрос эволюции микробной биосферы состоит в том, *как* и *когда* микроорганизмы создали биосферную систему, в которую могли вписаться последовательно появлявшиеся группы более сложно организованных, иногда композитных, живых существ?

На вопрос *как* следует ответ: созданием катализируемой микробами системы сопряженных биогеохимических циклов, которые в силу своей неполной замкнутости, прежде всего по циклу органического углерода, привели к биогеохимической сукцессии в географической оболочке планеты. Можно сказать, что высшие организмы получили свою возможность для существования в отходах микробной биосферы, из которых важен прежде всего кислород атмосферы. Сопряжение катализируемых микроорганизмами циклов элементов представлено на схеме (рис.10). Глобальная геохимическая роль микробиоты может быть описана сопряжением биогеохимических циклов [61], которые послужили для нашей лаборатории руководящей идеей. Цикл каждого элемента представляет совокупность катализируемых микроорганизмами реакций. Цикл органического углерода включает несколько узловых моментов. Он начинается фотоавтотрофным синтезом биомассы с образованием эквимолекулярного количества O_2. Деструкция отмершей биомассы (мортмассы) осуществляется согласно правилу Виноградского: каждое вещество биологического происхождения имеет своих специфических деструкторов. Выявление функционального разнообразия таких организмов заняло значительную часть времени микробиологов в XX веке. Для мортмассы они группируются в пептолитический, сахаролитический, липолитический трофические маршруты, сходящиеся на CO_2. Последним соединением с C-C связью часто оказывается ацетат, разложение которого знаменует последний этап «минерализации» органического вещества. Трофические взаимодействия, прежде всего в цикле углерода, представляют руководящий принцип организации микробных сообществ.

Биосфера может быть количественно описана в химических терминах прежде всего как цикл органического углерода с сопряженным с ним циклами других элементов. Цикл органического углерода начинается первичной продукцией, обусловленной автотрофной ассимиляцией углекислоты, для которой есть два варианта: фотосинтез и хемосинтез. К хемосинтезу как один из вариантов первичной продукции должна быть отнесена метилотрофная ассимиляция метана. Если фотосинтез практически всегда выступает в качестве первичной продукции в экосистемах, то хемосинтез часто замыкает путь деградации органического вещества, например при нитрификации, и входит во вторичную продукцию. В качестве первичной продукции он выступает в превращениях эндогенного потока восстановителей с термофильным сообществом глубинных гидротерм океана как наиболее ярким примером. Хемосинтез определяется доступностью энергии окислительно-восстановительных реакций неорганических веществ и, соответственно, областью развития хемосинтетиков служит область стабильного состояния доноров и акцепторов электрона в координатах E_h-pH. Катализируя скорость протекания термодинамически выгодных реакций, хемосинтезирующие организмы развиваются в поле термодинамической устойчивости продуктов реакции и метастабильности субстратов, только в этих условиях их обмен становится энергетически выгодным [62].

Общая картина сопряжения циклических реакций лучше всего иллюстрируется циклами элементов (рис.10). В выветривании

Цикл органического углерода
как определяющий для биосферы

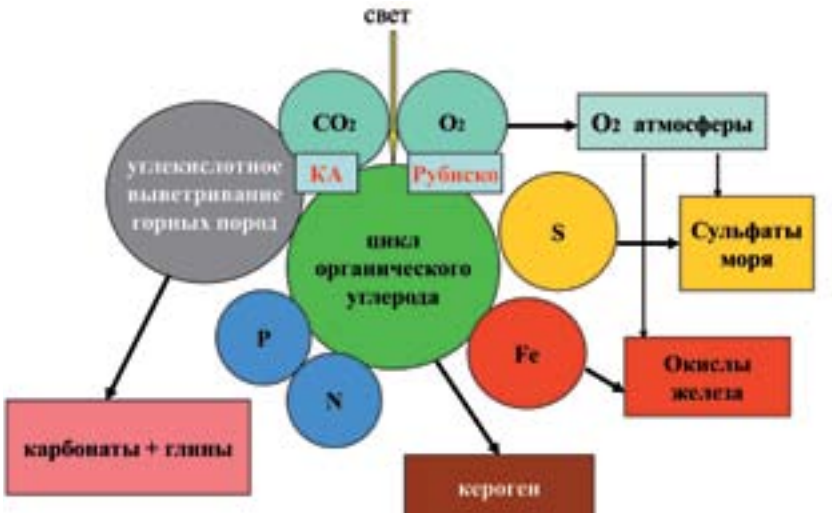


Рис.10. Сопряжение биогеохимических циклов (по: Г.А. Заварзину, 2003, [28], G.A. Zavarzin, 2008, [61]).

важнейшую роль опосредованных биотических реакций выполняет цикл кальция. Отсутствие кальция приводит к крайне щелочным и крайне кислым условиям.

Приведенная схема микробных циклов основана на идее о строгой специфичности микробов-катализаторов геохимических реакций. В микробиологии господствовали две тенденции мышления: представления о *моно- или полифункциональности* в микробном мире. Виноградский до конца жизни был последовательным и ярым сторонником монофункциональности, крайней специализации, которая согласно Спенсеру дает победу в борьбе за существование. Метод элективных культур, разработанный Виноградским, стал избыточно селективным средством – состав среды предопределял выделяемый организм. Технически первоначальное представление о полифункциональности микробов нередко было связано с нечистыми культурами. Чистые культуры проще всего можно было получить из отдельных колоний по методике Коха. Но область медицинской микробиологии, где плотные среды применялись с универсальным всеохватывающим по возможности составом среды, относится к частной области биологии – паразитизму.

В общем биогеохимическом плане важно отступление от правила Виноградского: образование устойчивого к микробной деструкции органического вещества. Из цикла $C_{орг}$ имеется выход на недоступные, точнее мало доступные, органические вещества необходимые для глобального баланса $C_{орг}/O_2$. К такому выходу из цикла относится гетерофазный синтез гуминовых веществ в побочных энзиматических реакциях конденсации. Эти реакции, предположительно, могли осуществляться не ранее оксигенирования атмосферы и появления микосферы, поскольку грибы обладают повышенной продукций внеклеточной лакказы, катализирующей синтез гуминовых веществ [63]. Время жизни гуминовых соединений в поверхностном слое – почве – составляет тысячи, до десятка тысяч, лет, что меньше геологического масштаба времени и относится к так называемой нетто-продукции биомов. Гуминовые соединения разрушаются в сопряженных реакциях аэробной микробиоты. Подвижным гуминовым кислотам противостоит полностью иммобилизованный гумин, прочно связанный с поверхностью минералов и представленный алифатическими соединениями. Гумин уже в зоне катагенеза при повышении геотермального градиента переходит в рассеянный углерод керогена осадочных пород, представляющий сеть алифатических молекул,

но не полимер с регулярным строением. При T>100° и давлении кероген трансформируется в углеводороды нефти и газа [64]. Миграция нефти и газа в оксигенированную обстановку делает их снова доступными для углеводород-окисляющих микроорганизмов. Кероген классифицируется по убывающему отношению H/C и может переходить в угли, а затем и в графит, которые для микроорганизмов уже совершенно недоступны. Описанная картина выхода углерода в виде гумуса из современного цикла органического углерода не объясняет формирования керогена в прокариотной биосфере, хотя содержание керогена в осадочных породах палеопротерозоя и архея примерно такое же, как в современных, и кероген является древнейшим свидетельством жизни. Принятая сейчас история происхождения керогена базируется преимущественно на устойчивых веществах клеточных стенок водорослей: альгенане, кутане, суберине. Отсюда вероятно существование разных источников керогена, которые выявляются по сопутствующим биомаркерам. Другим возможным путем выхода углерода из биотического цикла служит физическое захоронение мортмассы в тонкодисперсных породах, глинах в том числе. Здесь особенно интересно захоронение внеклеточных полисахаридов биопленок, склеивающих глинистые минералы, которое может представлять широкомасштабный глобальный процесс.

Гумус и кероген представляют органические вещества исходно биологического происхождения по массе значительно – на порядок(и) – превосходящие органическое вещество, находящееся в деятельной биомассе биома и мертвой мортмассе в данном регионе географической оболочки. Эти вещества, гумус локально, а кероген глобально, меняют условия существования биоты. Закономерен вопрос, почему здесь нарушено правило Виноградского, что все созданное биотой ею же и разрушается, и более общее требование цикличности биотических процессов в круговороте жизни?

Макромолекулы гумина и керогена не имеют определенной химической структуры, в отличие, например, от липидов, а рассматриваются как «комплексная комбинация с различными связями и молекулярными компонентами» [64] (с.796). В образовании этих органических веществ участвуют стадии абиотического синтеза, в случае образования керогена в диагенезе моделируемые пиролизом, которые и создают препятствие для прямого микробного разложения, а только для опосредованного, например, под дей-

ствием активного кислорода, продуцируемого в биотических реакциях. Поэтому формально правило Виноградского выполняется: устойчивые «геополимеры» (правильнее было бы устойчивые «геомакромолекулы») не представляют продукты биологического синтеза. Другое дело в том, что исходные вещества биотического происхождения для их небиологического синтеза в значительной степени поставляются защитные и скелетные структуры, предназначенные быть устойчивыми и медленно деградируемыми. Я несколько подробнее, чем следовало бы, остановился на устойчивом углероде, поскольку его накопление представляет условие крупнейшей перестройки в биогеохимической сукцессии при переходе к оксигенированной атмосфере, так как восстановленный углерод осадочных пород, а не только эммитируемый O_2, должен быть стехиометрически эквивалентным продуцированному кислороду в глобальном балансе.

На вопрос *когда* микробы создали биосферную систему, влияющую на состояние географической оболочки, следует ответ, что временем кардинальных перемен следует считать поздний архей – ранний протерозой. Вопрос *когда* подразумевает вопрос *за какое время*? Это длительная эпоха, занятая биогеохимической сукцессией на основе внутренних взаимодействий микробиоты с внешними геологическими процессами. Время этого перехода занимает миллиард лет протерозоя. Однако, вследствие мозаичности георгафической оболочки кислородные условия могли возникать днем локально в мелководных водоемах с пересыщением водной среды O_2. Поэтому неразумно относить появление аэробов к оксигенированию атмосферы. После палеопротерозоя с появлением полноценной циано-бактериальной группировки первичных продуцентов и сопутствующих им деструкторов следует длительный относительно устойчивый период мезопротерозоя с биосферой приближающейся к современной. Судя по вариациям изотопии углерода керогена ($\delta^{13}C_{орг}$ от -10 до -60‰), азота керогена и осадочных пород ($\delta^{15}N$ от -5 до 35‰), серы сульфидов, сульфатов и барита ($\delta^{33}S$ от -2 до 10‰), железа сульфидов, железистых кварцитов и карбонатов ($\delta^{36}Fe$ от -3 до 0‰), период около 2,8 – 2,5 млрд. лет был связан с перестройкой геохимических процессов в океане. Для серы и железа дополнительная вариация изотопии относится к 2,4 млрд. лет на границе с оксигенированием атмосферы, которому предшествовало окисление в океане [65]. К периоду около 2,2±0,3 млрд. лет относят и ряд перестроек в геологических

процессах, влияющих на состояние географической оболочки, в которой размещается биосфера. Перестройка тектоники ведет к развитию континентально-океанической стадии, перекрывающей сформированные в архее кратоны. Конец собственно микробной биосферы относят к венду после мощного оледенения, за которым последовал кембрийский взрыв биоразнообразия с взаимным приспособлением многоклеточных макроорганизмов к созданной микробиотой системе и микробиоты – к новым экологическим нишам, создаваемым многоклеточными организмами, в том числе к обитанию в пищеварительном тракте голозойных организмов или в межклеточном пространстве Parazoa. Но эвкариотные красные и зеленые макроводоросли появились ранее венда.

Следует еще раз подчеркнуть, что для биосферы наиболее существенно состояние осадочной оболочки, служащей её фундаментом, а не процессы, происходящие в глубинах планеты. Осадочная оболочка создается при выветривании пород в области питания и осаждения продуктов выветривания в депрессиях, составляющих область седиментации, по направлению переноса материала силой тяжести вниз по склону. Выветривание водами осуществляется в два этапа: (1) выветривание коренных изверженных или метаморфизованных пород с образованием кор выветривания с выносом материала, образующего осадочные породы; (2) трансформацией осадочных пород, сформировавшихся в определенной, например морской, среде при контакте с водами иного происхождения, например дождевыми с низким содержанием солей. Каждый этап определяется термодинамическими условиями устойчивости минералов и может быть описан как хемогенная садка или растворение [66]. На контакте твердой фазы с водой в кинетику достижения термодинамически устойчивого состояния вмешивается микробиота, действующая как прямым взаимодействием микроб – минерал, так и опосредованно, создавая пленки на поверхности, иногда органо-минеральные, и влияя на состав раствора.

Для раннего этапа существования географической оболочки можно предположить существование «содового континента», обусловленного повышенным содержанием CO_2 и атмосферным гидрологическим циклом, и бессульфатного бикарбонатно-сидеритового океана, обусловленного сохранением близповерхностного железа до его ухода в глубину. Впоследствии такие условия локально провоцировались плюмами (Ганфлинт, 1,8 млрд. лет). Для микробиоты этот период можно назвать «железный век».

Экстремофильные сообщества

Наша работа имела целью последовательно исследовать разнообразные микробные сообщества, представленные на орографическом профиле континента, используя по возможности крайние случаи с минимальным воздействием растительного покрова, как это было в период формирования биосферы современного типа в протерозое. Схема (рис. 8) приводит варианты микробных сообществ на континенте, которые были последовательно изучены. Результатом исследований явилось убеждение, что приведенная схема трофических отношений может служить руководящим принципом при исследовании самых разнообразных сообществ. Интерес представляют отклонения от неё, вызванные особенностями места обитания, и, конечно, адаптация микроорганизмов к условиям, при сохранении трофической функции.

В качестве сообществ собственно прокариотных микроорганизмов, которые в течение протерозоя определили создание биосферы современного типа, следует анализировать трофические отношения в крайних, экстремофильных условиях существования, ограничивающих развитие высших организмов. Экстремофильные микробные сообщества могут рассматриваться, как своего рода «окна» в протерозой, отнюдь не представляя биоты всей географической оболочки. Эти сообщества относительно просты по своим трофическим связям со средой обитания.

Существует представление, что первоначально микробиота возникла в экстремальных условиях гидротерм. С этим согласуется тот факт, что молекулярная филогения ставит в начало наиболее древних ветвей термофильные организмы, например водородные бактерии *Aquifex*. Здесь уместно заметить, что в том же номере журнала бактериальной систематики, где был описан *Aquifex*, но на последующих страницах был валидирован такой же организм *Calderobacterium*, ранее описанный в журнале «Микробиология» В.Р.Крюковым и соавторами [67]. Поэтому согласно номенклатурным правилам законным оказалось название *Aquifex,* а *Calderobacterium* плотно забыт.

Общий вопрос состоит в том, как шло приспособление организмов к среде обитания: из крайних условий к средним, нормальным, или же из нормальных к крайним? Центробежно или центростремительно?

В настоящее время мы наблюдаем вселение некоторых немногих организмов разных групп из нормальных мест обитания в экстре-

мальные условия и с крайней соленостью, и с высокой щелочностью, и с высокой температурой. Поэтому может быть разумнее рассматривать экстремофилов как представителей *реликтовых* сообществ, сохранившихся от прошлого, чем пионеров в заселении нормальных биотопов. В особом положении здесь стоят обитатели морских гидротерм, поскольку интерстициальные воды океанического дна представляют обширный биотоп для хемосинтезирующих организмов.

В таких экстремофильных сообществах прокариот удается набрать представителей основных физиологически функциональных групп. В гидротермах существенную часть сообщества составляют археи, в содовых озерах – галоанаэробы, но это не означает, что отсутствуют представители других филогенетических линий. Среда предопределяет способ существования и, следовательно, морфологию и экофизиологию независимо от филогенетического происхождения. Положение разных сообществ на континенте представлено на рис. 8. Можно принять как исходное допущение, что такое соотношение соблюдалось на всем протяжении истории Земли.

В качестве примеров я приведу результаты исследований различных экстремофильных сообществ в нашей лаборатории.

Термофилы

Термофильные сообщества газогидротерм нередко рассматриваются как первичные обитатели Земли. Нами были исследованы сначала сообщества термофильных микроорганизмов на примере кальдеры Узон, Камчатка, обобщенные в книжке «Кальдерные микроорганизмы» [68]. В результате этих работ удалось найти в этой экосистеме представителей основных функциональных групп: первичных продуцентов цианобактерий, образующих термофильные маты *Mastigocladus (*ныне *Fischerella)* и преобразующих вулканические эксгаляции в воздух [69]; экстремально термофильных водородных бактерий *Calderobacterium* (ныне *Aquifex*) [70]; термофильных ацетокластических метаногенов *Methanothrix thermophila* [71] (ныне *Methanosaeta*); установить роль мезофильного окисления серы как главного фактора создания резко кислой обстановки на сольфтарных площадках [72]; выявить значение восстановления серы микроорганизмами [73]; открыть гидрогеногенное разложение CO [74]; установить существование термофильной железоредукции [75], но, пожалуй, главное, показать роль микроорганизмов как мощного фактора геохимических преобразований в поверхностной зоне термальных полей [76] [77]. Для термофильных микроорганизмов термальных площадок немалое значение

имеет снесенное со склонов аллохтонное органическое вещество. Примером таких организмов оказались целлюлозоразлагающие бактерии *Anaerocellum thermophilum* (ныне *Caldicellulosiruptor*) [78] и их диссипотрофные спутники - термофильные спирохеты [79]. Все эти исследования позволили дать общую картину происходящего на сольфатарных площадках (рис. 11).

На схеме представлена термальная площадка склона наземного вулкана с особым вниманием к гидрологическому циклу на ней. Работы по биоразнообразию организмов гидротерм были продолжены в лаборатории Е.А. Бонч-Осмоловской, где были последовательно обнаружены представители всех типов питания анаэробов и подробно исследованы их физиология и геномика [80]. Сейчас сложилась довольно полная картина и о разнообразии обитателей гидротерм, и об их биогеохимической функции, прежде всего в глубоководных гидротермах океана, служивших фокусом внимания микробиологов на протяжении четверти века, и составившая целую область микробиологии. Вывод состоит в том, что подводные вулканические экскаляции подвергаются интенсивной бактериальной переработке с созданием автономных хемосинтезирующих сообществ.

Микробное сообщество на термальной площадке

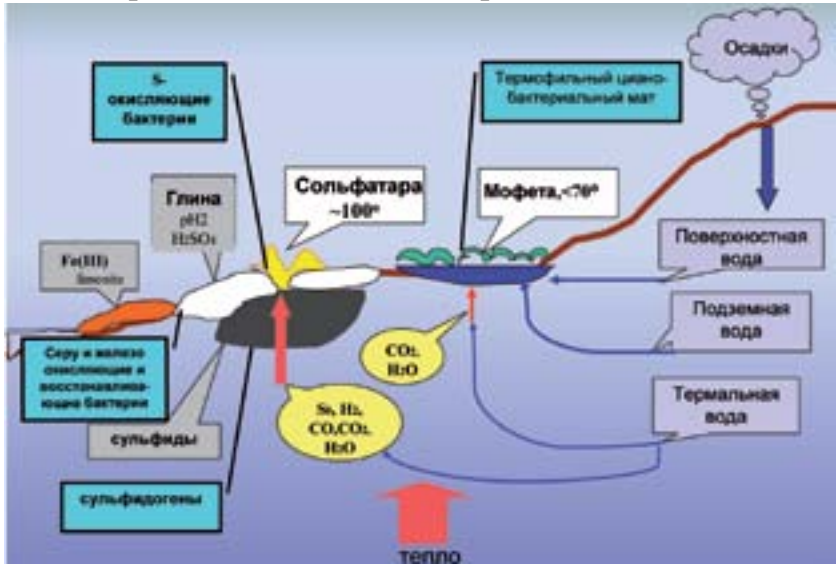


Рис. 11. Схема расположения группировок организмов на термальной площадке наземного вулкана. На схеме особое внимание уделено циркуляции воды и образованию геохимических барьеров с соответствующими микробными сообществами.

Галофилы

Следующим этапом было исследование галофильных водоемов на примере лагун Сиваша. Побудительной причиной к этому были проблемы актуалистической бактериальной палеонтологии – необходимость найти и исследовать современные аналоги древнейших микробных экосистем, представленных строматолитами – литифицированными циано-бактериальными матами. Работы эти были начаты в сотрудничестве с И.Н.Крыловым [81]. Циано-бактериальный мат представляет пример наиболее устойчивого микробного сообщества, существующего на Земле в течение 3,5 млрд. лет, если, конечно, принять обнаруженные в строматолитах микрофоссилии за трихомных цианобактерий, а не иные трихомные микроорганизмы, о чем до сих пор идут споры. В понимании циано-бактериального мата большое значение имеет дефис, означающий кооперацию в сообществе между цианобактериями и иными, преимущественно органотрофными, прокариотами с большим участием серного цикла. Мат имеет то достоинство, что он представляет пачку наложенных друг на друга слоев функциональных группировок и может рассматриваться как одномерная система. Его структура из последовательных слоев групп организмов отражается в текстуре строматолитов [82]. Сообщества цианобактерий и процесс их минерализации послужили материалом для создания актуалистической палеонтологии цианобактерий [83].

Кооперативное сообщество циано-бактериальных матов имеет четкую функциональную структуру, отражающую в слоях в несколько миллиметров структуру колонки Виноградского. Поверхностный слой около 1 мм занимают трихомные цианобактерии, иногда покрытые тонким белесым слоем аэробных бактерий, под ними через белесый слой трихомных серобактерий располагается малиновый слой пурпурных серобактерий с *Thiocapsa* как наиболее характерным представителем, часто в этом слое имеются включения минералов. Далее идет слой деструкции мортмассы цианобактерий с обильными анаэробными органотрофами. Нижний черный слой составляют сульфатредукторы. Ниже эти отмершие слои сохраняются, так что структура мата многократно повторяется и предки служат основанием для потомков. Этот принцип слоистого архитектурного строения является общим для природных сообществ как для торфяных болот, так и для строения колец ствола многолетнего дерева с сохранением отмерших слоев как основы для нарастающих.

Структура галофильных циано-бактериальных матов определяется организмами-эдификаторами, которым сейчас чаще всего служит трихомная цианобактерия *Microcoleus chthonoplastes*, образующая плотные кожистые маты на поверхности осадков из заключенных в общую оболочку и переплетенных как канаты длинных трихомов; пространство между оболочками выполняет функцию водного канала для сообщества и обычно содержит бактерии. В прошлом образование мата часто осуществляли энтофизалиевые цианобактерии [84].

Если цианобактерии и фототрофные бактерии в мате были изучены к началу нашей работы, то анаэробные процессы деструкции оставались в тени. Разложением целлюлозы, обильной в лагунах Сиваша из-за массового развития зеленой нитчатой водоросли *Cladophora sivashensis* начинает путь разложения органического углерода галофильный галоанаэроб *Halocella cellulolytica* [85]. Для галофильных матов характерную группу анаэробов составляли новые тогда галоанаэробы, одновременно описанные А.Ореном [86] и Г.Зейкусом [87], – споровые и неспоровые грамотрицательные бактерии, осуществляющие брожение. Филогенетически они располагаются в основании ветвления «грамположительные бактерии» бескорневого дерева, образуя отдельный кластер, что позволило повысить и таксономический статус с сем. *Haloanaerobiaceae* [88] до порядка *Halanaerobiales* и предложить в нем новое семейство *Halobacteroidaceae* для споровых представителей [89]. Названия галофилов впоследствии были подвергнуты номенклатурной перетасовке А.Ореном [90]. Наши исследования в значительной степени расширили представления о функциональном разнообразии этой группы бактерий. Были открыты алкалофильные галоанаэробы из континентальных содовых озер и гомоацетогены, среди которых гидрогенотрофные литотрофы с респираторным метаболизмом, как *Acetohalobium* [91] и *Fuchsiella alkaliacetigena* [92].

Большой интерес вызвало открытие гомоацетатной бактерии *Acetohalobium*, которая оказалось узловой в согласовании путей обмена в анаэробном сообществе экстремально галофильного мата. Для галофильного сообщества характерными химическими компонентами являются внутриклеточные осмопротекторные вещества как трегалоза, бетаин (эктоин тогда еще не был открыт), которые накапливаются в биомассе. Масса осмопротекторов в цианобактерии-эдификаторе матов *Microcoleus chthonoplastes* достигает при 17% солености 30% биомассы. Поэтому разложение

осмопротекторных веществ представляет характерный трофический маршрут для галофильного сообщества. У *Microcoleus* роль осмопротектора выполняет трегалоза и поэтому здесь важен сахаролитический путь разложения, осуществляемый галобактероидами [93]. Разложение бетаина *Acetohalobium* приводит к образованию метиламинов, которые он сбраживает затем до ацетата. Ранее Т.Н.Жилиной из привезенной И.Н.Крыловым пробы ила из депрессии между подушками классических реликтовых строматолитов Гамелин-Пула в Австралии на метиламинах был выделен первый умеренно галофильный метаноген *Methanococcus halophilus* [94] (ныне *Methanohalophilus)*, а затем из лагун оз. Сиваш экстремально галофильный *Methanohalobium* [95], осуществляющие неконкурентный метилотрофный путь метаногенеза, названный так, поскольку в галофильных сообществах метаногенез уступает место сульфатредукции, обеспеченной избытком сульфата испаряющейся морской воды, но метилотрофные сульфатредукторы отсутствуют. К сожалению, тогда нами были пропущены экстремально галофильные сульфатредукторы, потому что по традиции микроорганизмами круговорота серы занимались ученики С.И. Кузнецова, и мы сочли неэтичным переходить разграничительную линию. Экстремально галофильный сульфатредуктор *Desulfohalobium* был вскоре открыт французами [96]. На поверхности мата заключительный этап разложения органического вещества осуществляют хорошо известные к тому времени ярко окрашенные аэробные органотрофные археи *Halobacteraceae*, для топического положения которых под поверхностью соли мы предположили эвапоритовый путь концентрации органического вещества, когда вместе с солями поднимаются и органические вещества [97]. Пути анаэробного метаболизма в галофильном мате удалось представить в виде трофической схемы, в которой осмысленно располагалось известное тогда разнообразие галофильных анаэробов [98].

Для организмов эндоэвапоритового сообщества критическим приспособлением к среде обитания служит осмотолерантность, обеспечиваемая двумя возможными способами: образованием совместимых осмопротекторов или же высокой концентрацией ионов внутри клетки. Первому пути следует большинство организмов, второй свойственен среди архей галобактериям и натронобактериям, а среди бактерий анаэробным галоанаэробам [99]. Некоторые галоанаэробы, как *Natroniella,* способны выдерживать высокую соленость только за счет энергетического метаболизма, при его ингиби-

ровании они немедленно лизируются [100]. Как характерное свойство организмов, развивающихся в эвапоритовых морских средах, можно было ожидать, что в насыщенных по натрию условиях микроорганизмы будут предпочитать натриевую энергетику. Однако оказалось, что это не так: среди алкалофильных гидрогенотрофных сульфатредукторов действовала как натриевая, так и протонная биоэнергетика, свойственная разным видам этих организмов, окисляющих водород [101]. Таким образом, нам удалось составить необходимое для актуалистических реконструкций представление об одном из древнейших микробных сообществ на Земле как о кооперативной микробной системе. Масштаб эвапоритового процесса и, соответственно, микробиоты, развивающейся в эндоэвапоритовых условиях, очень значителен и оценивается в миллионах кубокилометров. Типично химический процесс испарительного осаждения создает условия для массового развития специфического экстремально галофильного микробного сообщества.

Образование строматолитов из циано-бактериальных матов требует объяснения путей литификации микробных структур. Для этого возможны два пути: механическое накопление минеральных частиц на поверхности биопленки цианобактерий и/или создание условий для осаждения минералов в результате физиологической деятельности микробного сообщества. Последнее предположение кажется особенно привлекательным в связи с автотрофной фиксацией CO_2, которое ведет к созданию щелочных условий вблизи клетки, особенно в области гликокаликса, где смешение с основной жидкой фазой ограничено молекулярной диффузией. Можно полагать вероятным отношение между органическим и карбонатным углеродом 1:1 по уравнению $Ca^{2+} + 2HCO_3^- \rightarrow \downarrow C_{орг} + \downarrow CaCO_3$. Прямое воздействие фотосинтеза на образование карбонатных отложений на поверхности клетки неоднократно пытались доказать [102]. Я сдержано отношусь к такому механизму, хотя он несомненно ведет к пересыщению раствора, поскольку можно наблюдать как в градиенте смешения кальциевых и щелочных вод живые трихомы алкалофильного *Microcoleus* избегают литификации, в то время как мертвые трихомы и чехлы быстро покрываются осадком минералов, хотя следовало бы ожидать противоположной картины. Остается предполагать, что живые клетки на своей поверхности создают физиологический механизм подавления кристаллизации, в то время как мертвые становятся центрами нуклеации и заключаются в минеральные саркофаги [103].

Ключевым механизмом в биогенном обмене неорганического и органического углерода служит фермент карбоангидраза, осуществляющий обратимую гидратацию CO_2 в бикарбонат ион $CO_2 + H_2O \leftrightarrow HCO_3^- + H^+$ [104], [105]. Карбоангидраза действует как при автотрофной фиксации углекислоты, так и при дыхании при выделении CO_2. Поэтому она может опосредовано участвовать как осаждении карбонатов, так и в их растворении при разложении концентрированного взвешенного органического вещества. Имитацию образования слоистой текстуры строматолитов в лабораторной культуре цианобактерий осуществил В.К.Орлеанский [103], [106], нанося на поверхность пленки суспензию $CaCO_3$. Гормогонии цианобактерий выползали наружу, создавая на поверхности осадка новый слой. Биогенно-осадочная гипотеза образования строматолитов предполагает, что образование минерального осадка происходит хемогенным путем, то есть, что сообщество развивается в области спонтанного осаждения $CaCO_3$. Такие условия соответствуют примерно двукратной концентрации современной морской воды например на теплом мелководье за счет испарения воды и дегазации CO_2 в атмосферу при снижении растворимости. Это так называемый «коралловый поток» CO_2 в глобальном круговороте парникового газа с возвратом половины CO_2 в атмосферу по реакции $Ca^{2+} + 2HCO_3^- = \uparrow CO_2 + \downarrow CaCO_3$. Предложенная схема не объясняет, по меньшей мере, двух вещей. Во-первых, строматолиты в настоящее время образуются лишь локально, иногда в местах подземного притока вод. Во-вторых, ископаемые строматолиты сложены преимущественно доломитом $CaMg(CO_3)_2$, образовавшимся так быстро, что слоистая структура циано-бактериального мата сохраняется, хотя органическое вещество в строматолитах практически полностью исчезает. Эпохи доломитизации и образования строматолитов в геологической летописи приблизительно совпадают. В лабораторных опытах нам пока удалось получить только магнезиальный кальцит. Предполагается, что конец эпохи образования строматолитов связан с изменением гидрохимии океана, хотя неизбежна географическая мозаичность. Строматолиты определенно связаны с теплой биосферой, поскольку похолодание вод исключает осаждение карбонатов [107].

В глобальном масштабе строматолитовая оторочка суши континентов играла такую же геоморфологическую роль как рифы фанерозоя, создавая броню от размывания берегов и лагунное зари-

фовое пространство, где может происходить отложение эвапоритов. Отложение эвапоритов из морской воды грубо приблизительно можно разделить на три стадии: >70 г/л происходит отложение карбонатов, >170 г/л – отложение гипса, >300 – отложение галита. Эти стадии характерны как предельные для развития эндоэвапоритового сообщества [108]. Соленость около 17% служит пределом для развития мата *Microcoleus*, выше этой солености вплоть до выпадения галита может развиваться одноклеточная цианобактерия *Halothece* как наиболее характерный и, судя по данным молекулярной идентификации, широко распространенный представитель эндоэвапоритового сообщества. Этим первичным продуцентам сопутствуют разнообразные галофильные деструкторы кооперативного эндоэвапоритового сообщества, представители которых были упомянуты выше. Рисунок 12 дает представление об индикаторных первичных продуцентах солеродных лагун, которым сопутствует обильная бактериальная микробиота. Эвапоритовый процесс, создаваемый физическими условиями вне участия биоты, определяет состав микробиоты, которая трансформирует органические продукты иногда очень обильной первичной продукции евтрофицированных лагун.

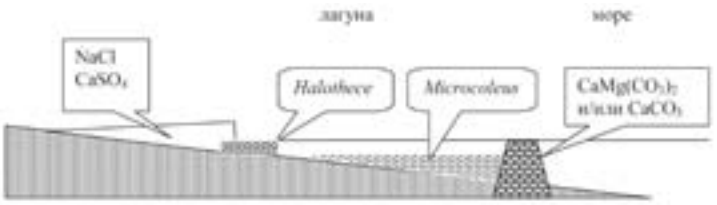


Рис.12. Распределение группировок организмов в аридном климате при образовании эвапоритов. Карбонатный бар, ограничивающий лагуну, не обязательно является продуктом жизнедеятельности организмов, а не латерального перемещения осадков.

Следует отметить, что крайняя солетолерантность эндоэвапоритового сообщества свойственна не только обычно упоминаемым археям *Halobacteraceae*, но и цианобактерии *Halothece*, обильно развивающейся вместе со своими многочисленными бактериальными спутниками в насыщенном рассоле между кристаллами в осадке солей. Такое эндоэвапоритовое сообщество населяет предельно насыщенные рассолы, представляя пример крайней экстремофилии, где цианобактерии служат первичными продуцентами. Высокая продуктивность микробных сообществ лагун издавна считается

вероятным источником $C_{орг}$ нефтематеринских пород. Проблема образования хемогенных осадочных минералов связана с эндоэвапоритовым микробным сообществом, развивающимся в области хемогенной садки. Масштабы процесса очень велики: по имеющимся оценкам за палеозой с сохранившейся летописью эвапоритов через солеродные бассейны прошло $1{,}45 \cdot 10^8$ км^3 рассолов гипсовой стадии и $1{,}76 \cdot 10^7$ км^3 галитовой стадии [109] и таким образом эндоэвапоритовое сообщество, несмотря на свою экстремофильность, является количественно важным фактором в эволюции геосферы. Основываясь на данных М.А. Жаркова, принято учитывать два экстремальных эпизода образования и сохранения соляных гигантов в фанерозое: в эпоху180-250 Ма и 500-700 Ма в результате редкого сочетания условий в географической оболочке (см. [107]).

Относительно солености протерозойского океана нет четких геологических свидетельств, поскольку галит быстро поступает в рецикл и сохранность отложений невысока. Предполагается, что соленость океана в архее была в 1,5 – 2 раза выше современной [110]. Предположение, что океан был горячим и соленым основывается на двух постулатах. Баланс хлора следует соблюсти для всей истории планеты и предполагается, что хлор поступил в гидросферу на ранних стадиях её формирования вместе с водой. Единственный способ извлечь соль из океана – испарение с отложением эвапоритов. Для выпаривания необходимо наличие субаэральной поверхности, которая возникает с появлением суши, то есть континентов. Считается, что это относительно позднее событие в истории планеты. Высокая температура палеоокеана в 55-85^{o}C основывается на данных по ^{18}O в кремнях и предполагается для времени ранее 2,5 млрд. лет. Эта температура лежит за пределами нормального диапазона роста цианобактерий, за исключением небольшой группы термофилов. Соленый горячий океан («тузлук» – рассол, применяемый для консервирования икры) обладает стерилизующим действием. Он обусловливает крайне низкую растворимость O_2. Известные микробиологам галофильные термофилы явно представляют вторичных вселенцев. Отсюда возможно предположение, что микробиота двинулась из холодных пресных внутриконтинентальных вод в богатый кремнием и кальцием океан.

В целом можно сказать, что галофильное микробное сообщество включается в масштабный геологический процесс, вплоть до пределов химической садки минералов, где развивается его эндоэвапоритовый вариант (см. [108]).

Алкалофильное микробное сообщество.

Начать исследование содовых озер с их классического примера самосадочного экваториального содового озера Магади в Центрально-Африканском Рифте нам помог случай и исключительная любезность Советского Посольства в Найроби, Кения, организовавшего для меня во время подготовки Конвенции по биоразнообразию несколько воскресных поездок на этот водоем. Если галофильные сообщества развиваются преимущественно в морских лагунах аридного климата в области хемогенной седиментации, то содовые озера являются типичными внутриконтинентальными водоемами, связанными с характерными для геологических областей питания процессами субаэрального углекислотного выветривания. Конвенция по биоразнообразию, признавшая генетические ресурсы *in situ* национальным достоянием, потом вынудила искать аналогичные биотопы на территории России. Ими стали озера Забайкалья и сравнительно поздно представился случай работать на классическом примере содовых озер – Танатарах в Алтайском крае.

Содовые озера располагаются в бессточных внутриконтинентальных областях аридного климата. Часто они имеют только подземное питание и в этом случае служат гидрологическими окнами в подземную гидросферу. Они образуются в результате углекислотного выветривания горных пород и таким образом выражают концентрированный результат химических процессов в геологической области питания. Высокая щелочность приводит к осаждению кальция по пути миграции вод к конечным водоемам стока, поэтому в них приходят в основном натрий, хлор, сульфат, составляющие макрокомпоненты состава озер. В результате испарения происходит выпадение карбонатных минералов натрия, преимущественно троны $Na_2CO_3 \cdot NaHCO_3 \cdot 2H_2O$, покрывающей поверхность водоема белым льдистым слоем. На следующем этапе происходит отложение NaCl. Эти стадии хорошо различимы на примере группы озер Танатар, где в Соленоозерской степи располагаются галитовые озера, а выше них – содовые.

Масштабы образования внутриконтинентальных содовых озер побудили меня в дополнение к гипотезе «содового океана» С.Кемпе и Е.Дегенса [111], предположить, что щелочные водоемы могли служить центрами возникновения микробного разнообразия [112] на «содовом континенте», как были мною позднее обозначены глобальные масштабы проблемы алкалофилов.

«Содовый континент» принципиально отличается от «содового океана» тем, что в нем основным механизмом предполагается субаэральное углекислотное выщелачивание силикатных пород, приведшее в геологическом прошлом к связыванию CO_2 в карбонаты. Субаквальное зависящее от температуры суммарное волластонитовое равновесие $CO_2 + CaSiO_3 = CaCO_3 + SiO_2$ приводит к образованию кальцита. Исчерпание кальция приводит к преобладанию натрия в растворе.

В связи с наземным субаэральным характером содовых водоемов мною после изучения функционального разнообразия алкалофилов содовых водоемов [113] было сделано и аргументировано предположение о первичном характере наземной микробиоты: «Областью развития биосферы является географическая поверхность Земли, имеющая зональный и мозаичный характер на всем протяжении её истории. Возможен и правомерен вопрос, не было ли первоначальное развитие жизни связано не с океаном («жизнь вышла из моря»), а с эпиконтинентальными водоемами щелочного состава («жизнь вышла из пруда»)? [114]. Предположение это несет особые ограничения для актуалистического подхода: состав атмосферы в период заселения внутренних водоемов суши был заведомо отличным от оксигенированной атмосферы. Критическим поэтому служит вопрос о развитии анаэробных организмов, зависящих от первичных продуцентов, какими могли быть и аноксигенные фототрофы. Поэтому особое внимание было уделено анаэробам [115].

Задачей исследования биоты содовых озер был ответ на вопросы: 1) Является ли сообщество организмов в содовом водоеме автономным в том смысле, что трофические цепи в нем замкнуты? 2) является ли биологическое разнообразие в этих водоемах достаточным для существования основных функциональных групп микроорганизмов? 3) В какой мере современные внутриконтинентальные водоемы можно рассматривать как аналоги древних?

Разнообразие микроорганизмов в высокоминерализованном озере Магади под слоем троны очень велико [116]. Содовые озера, несмотря на экстремальные условия, относятся к гиперэвтрофным местам обитания с массовым развитием микробиоты и практически полным отсутствием эвкариот. Объясняется евтрофикация отсутствием ограничения по минеральному питанию и полной освещенностью. В результате прокариотный биоценоз отличается высокой продуктивностью и накоплением органического вещества.

Позднее обитателей содовых озер предложили называть натронофилами, в отличие от обитателей щелочных условий иного происхождения, например возникающих при аммонификации, с уробактериями как чемпионами по высокому pH, исследованным К.Хорикоши [117]. Ситуация принципиально различна, поскольку аммонификация создает локальные условия в результате микробного разложения мортмассы, а содовые условия возникают в результате масштабного геологического процесса. Гипотеза «содового континента» стимулировала координированные исследования микробиоты содовых озер в Институте микробиологии им. С.Н.Виноградского. Они были обобщены коллективной монографией «Алкалофильные микробные сообщества» [118]. В ней Т.Н.Жилина суммировала результаты своих работ по хемотрофным анаэробам содовых озер (с.158-224); В.М.Горленко (с.225-257) – по аноксигенным фототрофным бактериям; Д.Ю.Сорокин (с. 258-275) – по натронофильным аэробным хемолитотрофным бактериям; Л.М.Герасименко (с.88-157) – по алкалофильным цианобактериям. За полтора десятилетия разработки гипотезы сотрудниками Института была дана полная картина связей между функциональными группировками в сообществе, обоснованная выделением типичных представителей, причем подавляющее большинство видов было описано впервые. Результатом исследования стала схема трофических связей в микробном сообществе содовых озер, аналогичная схемам в других автономных местах обитания. Содовые озера и щелочные источники Бурятии и Монголии стали предметом систематических исследований лаборатории Б.Б.Намсараева в Улан-Удэ как регионально значимые компоненты ландшафта криоаридного климата[119].

Общая трофическая структура системы представлена на схеме, где за исследование отдельных групп отвечали вышеприведенные авторы глав коллективной монографии и их сотрудники (если они были, поскольку большинство охотников за микробами – одиночки, использующие кооперацию лишь для получения некоторых специальных характеристик своих объектов). Трофическая структура анаэробного алкалофильного сообщества, особенно из высокоминерализованных самосадочных озер, оказалась аналогичной структуре галофильного сообщества, хотя в функциональные группировки входили иные организмы, часто на уровне вида.

Более подробная схема для анаэробного органотрофного сообщества с указанием представителей, приведена на схеме трофических взаимоотношений в сахаролитическом маршруте, пополненной Т.Н.Жилиной (см. рис.13, [120]). Среди алкалофильных гидролитиков в современных содовых водоемах степного типа с относительно низкой минерализацией интерес представляет разложение целлюлозы и растительных полимеров. Разложение целлюлозы по классическому маршруту осуществляет облигатно анаэробный *Clostridium alkalicellulosi* с образованием ацетата и трехуглеродных органических кислот. Разложение ксилана осуществляет аэротолерантная анаэробная цитофага *Alkaliflexus imshenetskii*, образующая четырехуглеродные соединения. Типичным примером анаэробных сахаролитических диссипотрофов служат спирохеты [121]. К ним примыкает целый ряд органотрофных анаэробных бродильщиков, характерными продуктами которых служат ацетат и формиат как у сахаролитических *Halonatronum, Amphibacillus, Anoxynatronum, Alkalibacter*. Алкалофильные гомоацетогены представлены описанными Т.Н. Жилиной новыми родами *Natroniella, Tindallia, Natronincola,* термофильными ацетогенными бактериями протеолитического пути – *Thermosyntropha* [122] из африканского озера Богория, описанной В. Светличным, и *Anaerobranca* [123], описанной В.В.Кевбриным. В дополнение к описанным нами алкалофилам недавно в северо-африканских озерах Вади эль Натрун был открыт новый порядок *Natranaerobiales,* аналогичный галоанаэробам, но отличающийся от них филогенетическим положением[124]. В анаэробном сообществе формиат может непосредственно использоваться гидрогенотрофными сульфатредукторами с двумя родами алкалофильных *Desulfonatronovibrio* и *Desulfonatronum*. Сульфатредукторы начинают характерный для содовых озер цикл серы. Их деятельность способствует повышению щелочности за счет физиологического удаления сульфата. Взаимодействия в сообществе представлены на схеме (рис. 13).

Здесь следует обратить внимание на ключевую роль ацетата в системе и ограниченность путей использования его в анаэробных условиях, поскольку алкалофильные ацетокластические метаногены и сульфидогены пока не найдены. Сток для ацетата осуществляется преимущественно через синтрофное разложение, которое требует высокой численности медленно растущих синтрофов как *Contubernalis*. Известные сейчас алкалофильные сульфатредукторы при высокой специфичности каждого из видов в их комбинации используют основные продукты брожений. Роль ацетата не ограничивается энергетическими процессами, поскольку многие

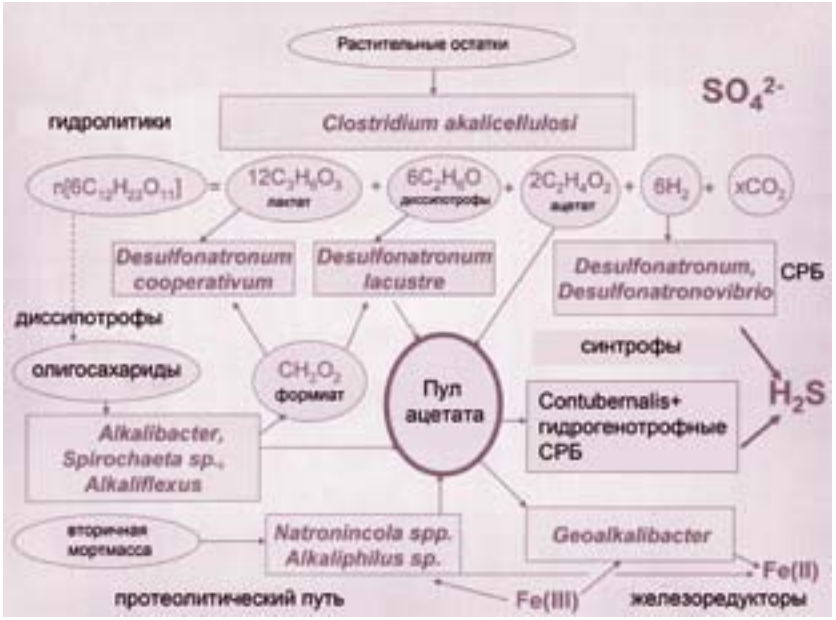


Рис.13. Трофические взаимодействия в анаэробном сообществе осадков содовых озер с репрезентативными организмами (по Т.Н.Жилиной).

литотрофные организмы нуждаются в ацетате как дополнительном источнике углеродного питания; ацетат в низкой концентрации часто вводится в состав сред для их культивирования.

Трофическая система замыкается при выходе продуктов в окислительную зону, которая включает аноксигенных фототрофов в аноксических условиях при дневном освещении, и в область проникновения O_2 из атмосферы. Это относится в первую очередь к ацетату.

Образуемый сульфидогенами сероводород, токсичность и летучесть которого в щелочной среде снижена из-за высокой диссоциацией и образованием полисульфидов, окисляется аэробными бактериями и аноксигенными алкалофильными фототрофами *Ectothiorhodospira, Halorhodospira, Thiorhodospira, Ectothiorhodosinus, Thioalkalicoccus* в фотической зоне [125]. Бактерии аэробного окислительного фильтра в содовых озерах, структура которого суммирована следующей схемой, были описаны Д.Ю.Сорокиным [126] (рис. 14).

При обсуждении этой схемы следует обратить внимание на ряд особенностей в алкалофильной экосистеме, обусловленных её ионным составом. При щелочном pH сероводород склонен обра-

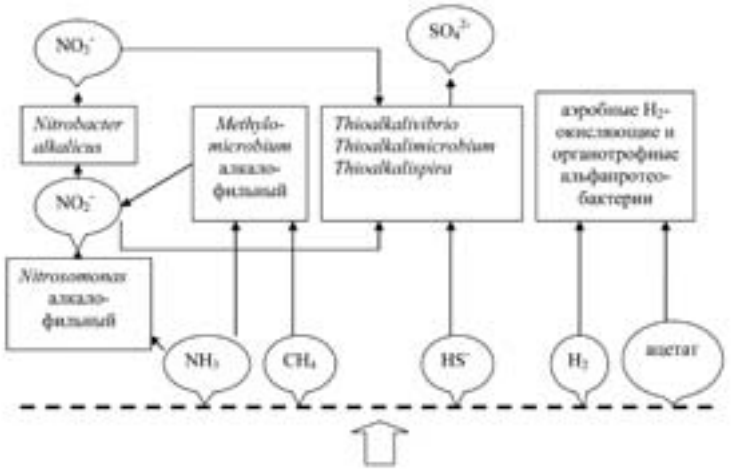


Рис. 14. Алкалофильные хемосинтезирующие аэробы содовых озер (по Д.Ю.Сорокину).

зовывать желтые полисульфиды. Аммоний находится в форме аммиака, и выделенный Д.Ю. Сорокиным алкалофильный метанотроф обладал уникальной для метанокисляющих организмов способностью к окислению аммиака в нитрит. Ферменты окисления метана – метанмонооксигеназа и аммонийоксигеназа – сходны по действию, но проявления такой комбинации свойств на уровне организма пока не было известно.

Неожиданным для алкалофильной экосистемы стало открытие алкалофильных железоредукторов *Geoalkalibacter* [127], способных восстанавливать минералы окисного железа в магнетит и сидерит, создав дополнительный сток для ацетата. Проблема здесь состоит в том, что и субстрат, и продукт реакции железоредукции – нерастворимые в щелочной среде минералы.

Представление о «содовом континенте» как противоположности «содовому океану» за последние годы претерпело изменение с выявлением отсутствия сульфата в океане архея и низким содержанием сульфата в океане протерозоя. Обобщенная картина динамики сульфата в океане предполагает его концентрацию менее 200 мкМ к концу архея, постепенное возрастание после 2,4 млрд. лет до 5 – 10 мМ к началу фанерозоя, с резким подъемом до современных 28 мМ стандартной морской воды [128]. Низкое содержание сульфата сильно влияло на изотопию серы в осадочных сульфидах, образуемых сульфатредукторами. Систематическое облег-

чение изотопов серы осадочных сульфидов по сумме данных начинается лишь с 500 Ма, а до того наблюдаются резкие колебания близь нулевого уровня. Разброс данных свидетельствует о том, что накопление сульфидов происходило мозаично в локальных бассейнах седиментации, в то время как для пелагиали глубоководного океана протерозоя трудно получить репрезентативные данные из-за подвижности океанической коры и плохой сохранности осадков. Нарастание сульфатов коррелирует с оксигенированием атмосферы и предлагается следующее балансовое уравнение $2Fe_2O_3 + 16Ca^{2+} + 16HCO_3^- + 8SO_4^{2-} \rightarrow FeS_2 + 16CaCO_3 + 8H_2O + 15O_2$. В балансовое уравнение не введена первичная продукция $CO_2 + H_2O \rightarrow [CH_2O] + O_2$, необходимая для окислительно-восстановительного баланса. Восстановление сульфата и окислов железа возвращает кислород, поглощенный в реакциях образования сульфата, скорее всего, биогенных, с микроаэрофильными серными бактериями и железобактериями как основными агентами.

Бессульфатный океан мог иметь своими главными анионами хлорид и бикарбонат, то есть соответствовал примененному нами при исследовании анаэробной микробиоты содовых озер составу элективной среды. Отсюда масштаб значения описанного нами алкалофильного анаэробного сообщества возрастает до глобальных размеров. Особый интерес приобретает цикл железа в бессульфатных водоемах, в том числе и содовых. При низком, как в наших опытах, содержании сульфата конечные этапы в каскаде анаэробных реакций завершают метаногены и/или гомоацетогены. Между ними имеются конкурентные отношения, иллюстрированные нами на примере озер Тувы в матрице pH - соленость, когда при повышении общей концентрации солей на смену сульфатредукторам и метилотрофным метаногенам при pH>9 приходили гомоацетогены [55]. Судьба ацетата в этой системе становится ключевой. Помимо потребления ацетата фототрофами возможным путем его использования оказывается диссимиляторное восстановление окислов железа *Geoalkalibacter*.

Мезофилы как основа развития биосферы

Биосфера, её растительный и животный мир, возникли и развивались в нормальных, обычных условиях, которые можно назвать средними, *мезофильными*. Это обратное положение для характеристики условий обитаний экстремофилов: «где трава не растет, и скот не пьет». Для среды развития биоты как раз следует ожидать

средние, «нормальные» условия, пригодные для обычных форм, которых можно назвать мезофилами, нейтрофилами в самом широком смысле. Они занимают достаточно широкую область с варьированием в ней условий обитания.

Мезофилы представляют обратное положение экологическому правилу Тинемана для экстремофилов: «преобладание немногих исключительных форм в необычных местах обитания». Правило Тинемана как раз и было сформулировано в противоположность «норме». Мезофилы характеризуются большим разнообразием с доминированием некоторых видов, особенно социальных, в зависимости от сравнительно незначительного варьирования условий обитания. Общим правилом является высокое биоразнообразие, при относительно малом разнообразии функциональных «физиологических» групп.

Разнообразие мезофилов может быть оценено по филогенетическим клонам в рамках метагеномики. Материалы здесь, в противоположность классической культуральной микробиологии, стремительно накапливаются, но особо следует обратить внимание на «редкую биосферу» в море [129] и в почве[130]. В то время как преобладающую микробную биомассу составляют относительно немногие виды, подавляющее большинство филогенетических «видов» (Operational Taxonomic Units, OTU) присутствует в исключительно малой численности. В почве прерии из известных двух с половиной десятков фил доминировали 9 фил (Proteobacteria, Actinobacteria, Acidobacteria, Chloroflexi, Verrucomicrobia, Bacteroidetes, Planctomycetes, Gemmatimonadales, Firmicutes). Подчеркнуты филы, известные по культуральным методам, в то время как остальные представлены немногими культурами. Отметим, что элективные и, особенно накопительные, методы культивирования способствуют выделению представителей редкой микробиоты, в то время как методы разбавления ориентированы на массовые виды.

Мезофилы образуют согласованную кооперативную систему с высокой степенью взаимозависимости. Первичными в системе служат трофические связи, при выполнении которых на следующем этапе взаимовлияния включаются разнообразные механизмы регуляции состояния организмов и их взаимодействий в сообществах, из них наибольшее внимание привлекли кворум-факторы, факторы перехода от планктонного к прикрепленному росту в биопленоках, не говоря об антибиотиках.

Разнообразие видов способствует сложности связей в сообществах, имеющих тенденцию переходить в консорциумы. Чистая культура, например, в виде одиночной колонии на чашке, по-видимому, представляет пример независимости от сообщества. Традиционно такое состояние независимости считается свойственным микроорганизмам и существует как принятый способ мышления, в применимости которого к природе очень сомневался С.Н.Виноградский.

Эволюция микробиоты шла в условиях нормальных для последующего обитания высокоорганизованных существ и их все возрастающего усложнения при приспособлении к этой нормальной среде. Имеется эмоционально обоснованное стремление вывести эволюцию микробиоты из экстремальных условий, например наземных гидротерм. К этой позиции тяготел и я [68], но сейчас при изменении масштаба рассмотрения склонен смотреть на ситуацию иначе (рис. 15). Что вероятнее: приспособление нормальной миробиоты к экстремальным условиям или же внедрение экстремофилов в «нормальные» условия? Центростремительное или центробежное развитие функционального разнообразия, как изображено на схеме?

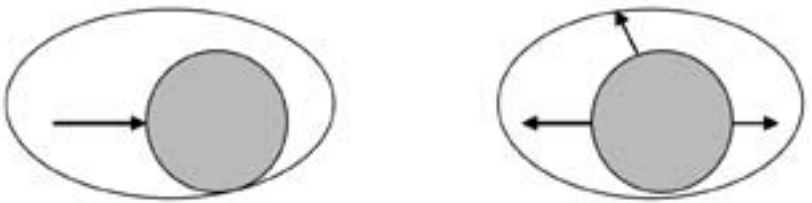


Рис. 15. Адаптация биоты от нормальных условий к экстремальным или наоборот?

В мезофильных условиях имеется полное доминирование цикла органического углерода. Литосфера отделена на суше от области развития биоты слоем осадочных и полностью выветрелых пород, на поверхности которых формируется органо-минеральная пленка примитивной почвы с педогенными минералами, в отличие от коры выветривания. Цикл органического углерода в субаэральных условиях слагается из первичной продукции и более или менее полной микробной деструкции с выносом части $C_{орг}$ в устойчивые к микробному разложению соединения.

Для всей наземной системы свойственны пресные воды с атмосферным гидрологическим циклом как их первоисточником из-за дождевого питания всей наземной географической оболочки. Первичными обитателями дождевых вод служат омброфилы с их характерной системой осморегуляции, минимальными потребностями в минеральных биогенах, транспортными системами, выраженной олиготрофией. Отсюда пресные воды и особенно внутриконтинентальные амфибиальные экосистемы служат центрами распространения наземной биоты в субаэральном пространстве, обусловливая колонизацию суши.

Как сформировалась эта экосистема в течение протерозоя, создав устойчивые биогеохимические циклы за 2 млрд. лет? Имеется единственный ответ: за счет «почвенных водорослей», включающих как цианобактерии, так зеленые водоросли с сопровождающими их органотрофными бактериями-деструкторами и грибами. Они составили наиболее устойчивую систему в истории Земли с источником первичной продукции органического вещества в субаэральных условиях.

Функционально мезофильные органотрофы приурочены к избытку органического вещества водорослевого (в широком смысле) происхождения при ограничении легко доступным веществом и накоплении медленно разлагаемого твердого и модифицированного гумификацией органического вещества. Устойчивое органическое вещество может поступать в каскад геологических реакций.

В море массовую форму, установленную молекулярными методами, представляет олиготрофный органотрофный *Pelagibacter*. Но в чтениях Виноградского было бы неуместно отвлекаться на огромный материал морской микробиологии, существенно отличный от трехфазной наземной системы.

Мезофилы представляют базу развития усложняющейся биоты, которая приурочена к мезофильным нормальным условиям. Отсюда следует вывод, что биосфера в течение протерозоя была создана мезофильной микробиотой, в которой ключевую роль как первичные продуценты играли фототрофные организмы, начинающие цикл органического углерода.

Омброфилы

В отличие от экстремофильных сообществ, где продуцентами выступают приуроченные к таким местам обитания преимущественно цианобактерии, обитатели пресных вод получают свое питание от зеленых водорослей и от растительного покрова на

суше. Эти условия рассматриваются как «нормальные», поскольку разнообразие и массовое развитие биоты сосредоточено именно здесь. Немалое значение имеет и то обстоятельство, что это нормальная среда обитания для человека. К нормальной среде относится и океан с его усредненным и постоянным составом воды. Будучи последовательным, следовало бы признать существование в воздушной среде экстремальным, поскольку оно требует решения проблемы ксерофилии путем создания внутренней водной среды, защищенной от потерь влаги водонепроницаемым покровом. Грибы были, по-видимому, первыми ксерофитами. Прокариоты остались в водной среде.

Развитие микробиоты на субаэральной поверхности зависит от воды. На сушу вода поступает в виде атмосферных осадков, составляющих 119000 км^3/год, из которых 72000 км^3/год снова испаряются. В современных условиях из испаряемой океаном в атмосферу воды на поверхность суши переносится около 10%, что составляет 47000 км^3/год. Эта вода распределяется между ледниками гляциосферы и пресными водами, которые обусловливают речной сток [131]. Баланс потоков и резервуаров воды показывает, что основными резервуарами вслед за океаном (190×10^7 км^3), гляциосферой (2.41×10^7 км^3), подземными водами (2.34×10^7 км^3) служат составляющие лишь небольшую часть гидросферы пресные воды (0.02×10^7 км^3), но этот резервуар отличается малым временем пребывания. Пресные воды постоянно пополняются атмосферными осадками и уходят в речной сток, водосбор которого служит областью питания для осадков бассейнов седиментации. Атмосферные осадки содержат минимальное количество минеральных веществ, в основном растворенных газов и небольшую концентрацию иных веществ, захваченных из пыли и морских аэрозолей. Важнейшим компонентом служит CO_2, обусловливающая углекислотное выщелачивание как глобальный процесс. В атмосферных осадках содержится некоторое количество сульфатов как фотохимического, так и вулканического происхождения. В антропогенную эпоху источником кислых осадков и закисления вод стали продукты сжигания топлив. Как бы то ни было, атмосферные осадки отличаются низким содержанием минеральных веществ, низкой электропроводностью и их состав приблизительно моделируется дистиллированной водой. Атмосферные осадки начинают наземный гидрологический цикл. По содержанию солей воды относятся к ультрапресным с содержанием солей в десятки мг/л и пресным

речным водам, образовавшимся на водосборе после контакта с почвой и имеющим минерализацию около 200 мг/л. Между пресными водами и насыщенными рассолами содовых озер имеются все возможные переходы солености.

На суше 60% выпадающей влаги участвует в атмосферном цикле, а 40% пополняется от испаряющей поверхности океана. Около 40000 км^3/год возвращается в океан речным стоком, часть остается на равнине, где образует разнообразные омбротрофные водоемы, из которых вода стекает водотоками и просачивается в подземные воды. В горах вода конденсируется на орографических высотах и частично стекает, а частично уходит подземным стоком в предгорные области, где служит источником образования озер с подземным питанием; испарение подземных вод в областях с превышением испарения над атмосферными осадками приводит к образованию минерализованных, преимущественно содовых, озер. Наземный гидрологический цикл питается атмосферными осадками, первоначально представляющими чрезвычайно разбавленную «дистиллированную» воду, обладающей максимальной способностью к выщелачиванию, в том числе и отложенных осадочных пород. Состав вод конечного водоема стока – океана – обусловлен двумя факторами: концентрацией речных вод из области питания и обменом с водой, циркулирующей через океаническую кору с гидротермами.

Наземный гидрологический цикл распределяется по профилю катены – наземной стоковой серии в ландшафте. Сами ландшафты так же образуют стоковую серию по орографическому профилю континента (рис.8). Высшую позицию занимают автономные ландшафты, ниже по геоморфологическому профилю распределяются подчиненные ландшафты. Автономные ландшафты имеют дождевое питание, характерными биценозами автономных ландшафтов являются верховые болота с омбротрофным (дождевым) питанием. Низовые болота, приуроченные к речным долинам, выполняют роль геохимических барьеров перед водотоками. Для прибрежных водоемов, подтапливаемых морскими водами, свойственны лагуны, марши, сабхи, расположенные в экотоне между сушей и морем. Обитатели солеродных лагун уже были рассмотрены выше. Все такие биотопы относятся к амфибиальным ландшафтам, в которых влияние донных отложений постоянно распространяется на всю толщу воды. Омбротрофные ландшафты или их части заселены омброфитами – растениями с дождевым

питанием. Для микробных обитателей застойных ультрапресных вод мною было предложено название *омброфилы* [58],[132]. В эту группировку не входят обитатели потоков ультрапресной воды из-под тающего льда, населенные кренофилами.

Омброфильные бактерии следует считать экофизиологической группировкой «нормальной» микробиоты. Круговорот воды предлагает им большую экологическую нишу с десятками тысяч кубокилометров атмосферных осадков в год, из которых лишь небольшая часть задерживается в омбротрофных водоемах. Обитателям пресных вод, в особенности озер как аккумуляторов стекающей с водосбора воды, реже как гидрологическим окнам в подземные воды, посвящена обильная литература с исчерпывающим описанием водорослей-продуцентов в многотомных определителях[133]. Это излюбленный объект биологов. Озера служат типовым примером экосистемы, и круговорот веществ в озерах всесторонне исследован, особенно учениками С.И.Кузнецова [134] в его традициях, у нас в стране. Крайний случай пресных вод и представляют ультрапресные воды, начинающие наземный круговорот воды и замыкающие атмосферный гидрологический цикл. Развитие микробиоты в ультрапресных водах стереотипом мышления «жизнь вышла из моря», воспринимается как нечто необычное. На самом деле омброфилы представляют крайний начальный случай нормальных условий. В современных условиях питание для них поставляют высшие растения, омброфиты в том числе, как аллохтонное органическое вещество, но первичными продуцентами могут быть и цианобактерии, для которых пресные воды представляют излюбленную среду обитания, и зеленые водоросли. Вероятность существования омбротрофных водоемов в субаэральных условиях делает их вероятными претендентами на древнейший экотоп в биосфере. Этот аспект каким-то образом выпал из внимания. Для микробиоты тезисы «из лужи в море» и «из лужи в почву» заслуживают серьезного рассмотрения.

Типичным местообитанием омброфилов следовало бы считать дождевую лужу [135], но такие эфемерные водоемы находятся под сильным влиянием почвы и оживления обитающих в ней организмов. Условием формирования луж служит малая проницаемость их дна, кальматируемого илистой фракцией с глинистыми минералами, склеенными бактериальной слизью. Обычно цианобактерии образуют сплошной покров на дне лужи, особенно осенью на грунте или в талых водах. Они свойственны талым водам островов

Арктики, ультрапресных озер тундры над вечной мерзлотой, где характерными обитателями луж могут быть цианобактерии ностоки и глеокапсы как первопоселенцы [136].

Можно задать вопрос, не следует ли считать омбротрофные биоценозы населенными первичными обитателями суши, поскольку условия для них создались с самого начала возникновения географической оболочки и были более или менее постоянными по своей гидрохимии, может быть более постоянной, чем состав океана?

Современная поверхность суши покрыта почвенно-растительным покровом и этот ландшафт мы воспринимаем как «нормальные» условия для жизни. Первичным продуцентом служит растительность, обладающая опорным углеродным скелетом для существования в недоступном микроорганизмам аэротопе. Растительность имеет повышенное отношение углерода к другим биогенам: $C_{орг}$:$N_{орг}P_{орг}$ = >500:16:1 в древесине, служащей опорным скелетом. В результате деструкторы древесины встречаются с избытком углеродного питания относительно других биогенов. В автономных омбротрофных ландшафтах работает цикл углерода в его наименее осложненном виде. При анаэробной деструкции богатых лигноцеллюлозой растительных остатков сульфатредукция в пресных и, тем более, ультрапресных водах лимитирована недостатком сульфата. Верховые болота служат своеобразными «водонапорными башнями», обусловливающими водное питание равнинных ландшафтов. Конечным результатом анаэробного разложения органического вещества в верховых болотах в условиях дождевого питания оказывается метаногенез с последующим окислением метана аэробными метанотрофами в цикле Зёнгена. В низовых болотах с питанием почвенными водами, обогащенными продуктами химического выветривания, работают все геохимические циклы. Микробиология болот составляет самостоятельный раздел экологии микроорганизмов [137].

Для величайшей равнины мира, на которой в пределах бореального гумидного пояса располагается Россия, омброфилы представляют важнейшую группировку микроорганизмов природных экосистем. Для климатических условий севера Евразии важным ограничением служит низкая температура и связанный с ней медленный рост психрофилов. Поэтому психрофильные организмы представляют особый интерес для природных сообществ.

Водопользование для России определяется поступлением воды в реки из болот и лесо-болотных угодий, покрывающих

площади водосбора. Поэтому омброфильные сообщества водосборных компонентов ландшафта представляют особый интерес. Ацидофильные обитатели сфагнеты изучаются в лаборатории С.Н.Дедыш и представлены ацидофильными органотрофами, в большинстве олигокарбофильными. В сфагнете действует твердый буфер ионообменника на поверхности сфагнов, поддерживающий кислую реакцию среды. Строго говоря, сфагнета не представляет автономного сообщества по циклу органического углерода, поскольку он в ней не замкнут и значительная часть углерода уходит в торф с пребыванием в нем в десяток тысяч лет голоцена. Поэтому микробное сообщество сфагнеты заведомо дефицитно по способности разложения первичной продукции. Молекулярные методы количественной микроскопии выявили в сфагновых болотах большую долю организмов, не поддающихся идентификации известными зондами и, вместе с тем участие таких организмов как ацидобактерии, веррукомикробы, планктомицеты при относительно малом участии характерных для почвы групп.

В лесо-болотных экосистемах бактериальное сообщество выполняет по отношению к микосфере дополнительную роль, поскольку для бактерий недоступен лигнин. Поэтому бактерии здесь включаются в разложение древесины грибами, образуя с ними мико-бактериальное сообщество. Дефис здесь, как и в циано-бактериальном, и в альго-бактериальном сообществе обозначает кооперативные отношения.

Отношения в мико-бактериальном ксилотрофном сообществе приведены на схеме (рис.16) [138], [139]. Осуществляющее твердофазную ферментацию сообщество грибов в аэробной зоне составляет полную трофическую систему, в которой бактерии играют подчиненную роль как диссипотрофы. Они выступают на первый план во влажной гниющей древесине с ограниченным доступом воздуха и в промывных гумусированных водах. Поскольку грибы образуют органические кислоты как продукты обмена, в особенности лимонную и щавелевую кислоты, то первая фаза разложения в мокнущей древесине кислая. В этой фазе развиваются аэробные бактерии, использующие органические кислоты, ацидофильные ацидотрофы. Они представлены широким спектром морфологически разнообразных олиготрофных организмов с характерными представителями ксантобактерами, микроциклусами, планктомицетами. Используя органические кислоты, ацидотрофы переводят систему в следующую нейтральную стадию, где характерными

представителями становятся простекобактерии. К омброфилам можно отнести большую серию обитателей ультрапресных вод [140]. В известной степени к ним относятся обитатели лесо-болотных водосборов [141], с ведущим процессом – разложением древесины. Для территории России они составляют важнейшую микробную группировку природных экосистем. Трофическую цепь начинает гидролизующее древесину сообщество грибов-ксилофагов, со своими отношениями взаимодействия и сукцессии. Бактерии относятся преимущественно к группировке диссипотрофов.

Омброфильные обитатели ультрапресных вод очень чувствительны к NaCl и прекращают рост при концентрации соли менее 1% и электропроводности порядка сотни микросименсов. Чувствительность к другим солям у исследованных представителей меньше, и таким образом они диаметрально противоположны галофилам морских мест обитания.

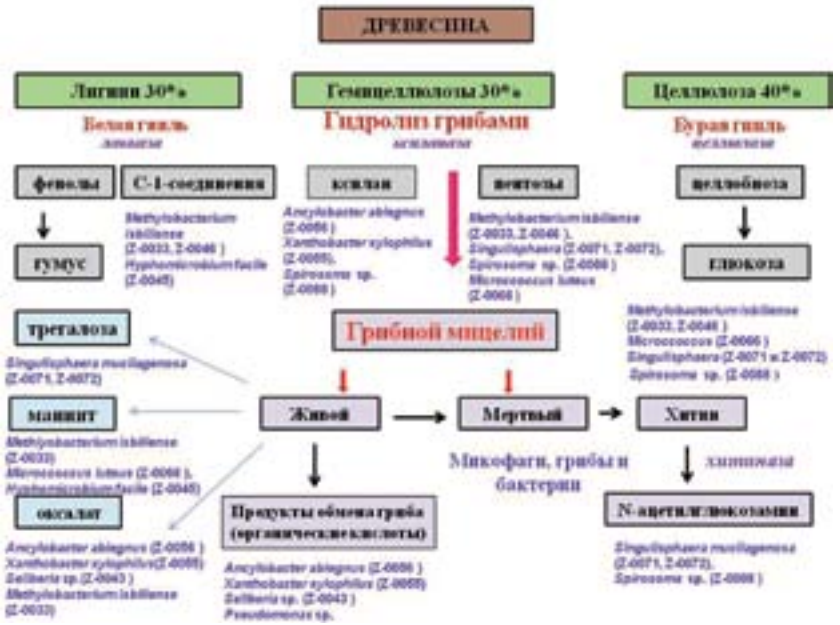


Рис. 16. Мико-бактериальное сообщество ультрапресных вод при разложении древесины. Основные функциональные группировки бактерий. (по: Заварзину Г.А. и Заварзиной А.Г., 2009, [138]; представители участвующих микроорганизмов - по Зайчиковой М.В., 2011, [139]).

В трофической связи с ксилотрофными грибами как продуцентами-гидролитиками развиваются разнообразные представители олиготрофных бактерий, населяющие гумифицированные дистрофные воды. Среди них много известных организмов, но присутствуют и обитатели ультрапресных вод, для которых стандартные коммерческие среды оказываются слишком минерализованными.

Колонизация суши

С омброфилами связан вопрос о колонизации суши. Существует устойчивое убеждение, что «жизнь вышла из моря», основанная на эволюции позвоночных, которые в своей крови несут солевой состав морской воды. Этому взгляду следует противопоставить представление об эволюции растений, из которых лишь немногие как *Zostera* вошли в морскую воду с суши. Условием колонизации суши животными вообще служит наличие на ней пищевой базы, создаваемой растительным покровом с конца силура – начала девона. Что было до этого и как продвинулись в субаэральное пространство беспозвоночные организмы, такие как нематоды и членистоногие? Что они ели? Для создания кор выветривания на суше с признаками участия биоты остается не менее 2,5 млрд. лет. Наиболее вероятным представляется путь из внутренних пресных водоемов на увлажненные пространства, где могли развиваться почвенные цианобактерии и зеленые водоросли [142]. Они могли образовывать почвенные корки. Наиболее наглядны такие корки на солончаках, где трихомы цианобактерии *Microcoleus* пронизывает влажную глину[143].

Строго говоря, завоевание суши происходит лишь с появлением транспортной системы для воды. При этом происходит не столько колонизация суши, сколько выход в *аэротоп* – пространство от твердой поверхности до вершины растительного покрова. Впервые такой выход осуществляет воздушный мицелий мицелиальных организмов, в слабой степени у актиномицетов, но очень выраженный у грибов, где он находится в сантиметровом размерном диапазоне. Мицелиальный образ жизни предполагает возможность создания эффективной транспортной системы по апопласту для влаги и по перипласту для питательных веществ. Воздушный мицелий приобретает смысл только в окислительной атмосфере, поскольку питательную функцию осуществляет субстратный мицелий. Воздушный мицелий не обязательно связан со спороношением, но вопрос о нем как дыхательном приспособлении как-то не обсуждался. Плесневые грибы охотно заселяют об-

сыхающие цианобактериальные или водорослевые маты, покрывая их белым пушистым налетом. Тем более подходящей средой обитания для них служат обсыхающие валы водорослей на влажной почве внутренних водоемов с колеблющимся уровнем воды.

Грибы заселяют преимущественно влажные органические субстраты, если оставить пока в стороне ксерофильную группу литофильных грибов, изучаемых А.А.Горбушиной. Заселение аэротопа началось с разделения на субстратный и воздушный мицелий у грибов. Обычно воздушный мицелий рассматривается как область формирования спор для расселения потоками воздуха. Но занимая значительную часть таллома гриба, воздушный мицелий может играть и трофическую роль, обусловленную газообменом в воздухе, а не медленной диффузией O_2 в пленке воды. При плотном развитии грибной биопленки на влажном органическом субстрате под ней неизбежно создается дефицит кислорода. Возможны следующие варианты приспособления к оксиклину: а) переход на анаэробный образ жизни, в крайнем случае, с потерей мицелиального строения и перехода в дрожжеподобную форму; б) транспорт кислорода по мицелию в область его интенсивного потребления, причем воздушный мицелий при этом играет роль своего рода внешних трахей; в) транспорт питательных веществ в зону дыхания и обратный транспорт энергии (непонятно как) к погруженному мицелию. Вообще развитие грибного мицелия приурочено к узкой зоне проникновения кислорода.

Последующие события, связанные с формированием подлинного аэротопа в растительном покрове, обусловлены появлением лигноцеллюлозного скелета, устойчивого к порывам ветра, с композитным материалом в виде древесины. Растения своей корневой системой усилили выветривание на суше и, соответственно, седиментогенез; усилили атмосферный гидрологический цикл; способствовали захоронению устойчивых лигнифицированных растительных остатков древесины. Захоронение остатков растений с 4-х кратным увеличением отношения C:P по сравнению с морскими продуцентами создавало избыточный балансовый поток O_2 в атмосферу. Принято считать, что в период 635-542 млн. лет назад произошло возрастание O_2 в атмосфере, коррелирующее с появлением крупных билатеральных Metazoa в океане. Этот скачок в оксигенировании отмечен изменением в изотопии переменно-валентных элементов как Fe, S, Mo, хотя значительные зоны в океане оставались аноксическими. Молибден служит индикато-

ром, причем современная морская вода содержит 105 нМ Mo по сравнению с 6 нМ речной и гидротермальной воды; при этом в море обогащение ^{98}Mo составляет 2,3±0.1‰, по сравнению с речными и гидротермальными водами в 0,7‰ и 0,8‰. В результате, в аноксических условиях седиментации δ^{98}Mo = 0,7±0,2‰ имеется два времени перехода для изотопии Mo в сланцах: в период 600-400 Ма с большим разбросом вплоть до минимальных значений и в девоне около 200Ма во всем промежутке от речных 0,7‰ до морских 2‰. Второй период оксигенирования атмосферы согласуется с появлением сосудистых растений на суше.

Переход от лишайникового покрова суши к криптогамному в девоне сохранился в геологической летописи углями девона. В это время появились устьица, и возникла эвапотранспирация. Актуалистический подход допускает аналогию современных биоценозов мохово-лишайниковой тундры как реликтовой экосистемы, соответствующий длительному периоду развития биоты суши в неопротерозое.

Мог ли вопреки принятой идее колонизации суши из моря идти обратный процесс колонизации прибрежных влажных мест исходно пресноводными фитобтонтами? По-видимому, следует принять обе возможности. Разнообразие и обилие цианобактерий во внутренних водоемах заставляет поставить вопрос: происходила ли колонизация суши, или же колонизация океана наиболее древней группой из известных первичных продуцентов? Естественно, что колонизация моря шла через экотоны и прибрежные лагуны, которые представляют собой излюбленные места обитания цианобактерий, спорадически аноксические, с массовым цветением некоторых видов. Эстуарии представляют естественный маршрут для выноса бактерий в море, в то время как обратный путь менее вероятен. Однако если для высших организмов привычной проблемой служит биогеография и пространственное разделение, то проблема физического барьера для распространения для прокариот и их сообществ имеет лишь ограниченное значение, поскольку они могут переноситься воздушными потоками в любом направлении, а не только водой. Сообщества из внутренних водоемов вполне могли попадать в древние моря и находить там условия для своего развития. Итак, проблема колонизации суши с точки зрения микробиолога может быть перевернута: колонизация палеоокеана из внутренних водоемов суши. Такая возможность существует, и наименее опровержима она как раз для ранних этапов

эволюции биосферы. Для меня, однако, более реализуемой представляется возможность более или менее самостоятельного развития микробных сообществ как во внутренних водоемах с выходом биоты на субаэральную поверхность впоследствии, так и развитие древних микробных сообществ в океане. При этом широкий двусторонний обмен представителями между двумя группировками мог осуществляться воздушным путем, как с морским аэрозолем, так и с пылью суши. В современной пыли Центрально-Азиатских пустынь содержание бактерий составляет 10^5–10^7 клеток/г. Эпиконтинентальные моря представляют талассофильные условия, но могут служить путем проникновения микробиоты в обоих направлениях. Цианобактерии, зеленые водоросли, грибы представляют типичных обитателей суши в противоположность преимущественно морским организмам как красные водоросли и разнообразные протисты, часто с их симбиотическими фототрофными продуцентами.

Время появления грибов определяется крайне неопределенно. Палеонтологические данные относят грибы микоризы к времени 480-460 Ма, анализ аминокислотной последовательности белков указывает на появление присутствия зеленых водорослей и основных линий грибов ранее 1 млрд. лет назад, с временем ветвления основных линий грибов около 1,2 млрд. лет. Зеленые водоросли по этим оценкам возникли 1061±109 Ма, всего за 300 Ма до мхов [144].

Следующий очевидный этап представляет лихенизация грибов и конец мезопротерозоя и неопротерозой на суше представляется мне как огромный ягельник. Почвенные водоросли, грибы и лишайники создают достаточную пищевую базу для заселения суши не только деструкторами, но и животными-консументами. Гнус в тундре служит осязаемым следствием заселения животными влажной суши с мелкими омбротрофными водоемами. Древность лишайников как колонизаторов влажного грунта опирается на наблюдения и интерпретацию отпечатков Реталлаком [145]. Лишайники представляют полную автономную систему с находящимся внутри таллома фототрофным продуцентом и органотрофным структурным эдификатором – грибом, который выносит фототрофов в аэротоп к свету. Интерес представляет деструкция органического вещества лишайникового покрова с образованием устойчивых гуминовых соединений тундрового торфяника. Возможным аналогом лишайников служит ассоциация прокариот [146].

Переход сообществ от водной среды к наземной.

Для колонизации суши существенным биоценозом следует считать биологические почвенные корки. «Биологические почвенные корки образуются в результате тесной ассоциации между почвенными частицами и цианобактериями, водорослями, микромицетами, лишайниками, мхами в разных соотношениях, которые живут внутри или непосредственно на поверхности верхних миллиметров почвы» [147]. Из понятия почвенных корок авторы исключают сообщества, где литогенные частицы почвы не склеены этими организмами, как в случае цианобактериальных и водорослевых биопленках на литорали, или же там, где развитие происходит на слое торфа. Исключены из почвенных корок так же биоценозы, где основная биомасса находится над поверхностью почвы в аэротопе как в случае лишайниковых ягельников. Отдельную группировку составляют лишайниковые заросли *Niebla* (Калифорния) и *Teloschistes* (Намибия) из пустынь с морским туманом как источником влаги [148]. Цианобактерии, в особенности виды *Microcoleus*, дают основную массу склеивающего материала для образования корок в засушливых областях за счет секреции слизистого материала. В качестве исключительного события можно упомянуть лишайник, проникающий в морскую воду и заселяющий пластиковый мусор в бухте [149]. Почвенные корки как сложные образования со своей архитектурой не служили предметом палеонтологии, поскольку для изучения палеомикробиоты применялись мацерирующие методы удаления минеральной части.

Важной экофизиологической особенностью цианобактерий служит образование ими гидрофильной слизистой капсулы как внутренней среды для всего микробного сообщества [150]. Цианобактерии хорошо растут на скальных породах, особенно карбонатных, образуя характерные «чернильные подтеки» в местах преимущественного увлажнения. Слизи цианобактерий служат как для создания гидрофильного резервуара влаги, так и для создания устойчивой органо-минеральной конструкции, не поддающейся выдуванию.

Кардинальный вопрос состоит в том, могли ли субаэральные биологические корки с первичными продуцентами образовываться в аноксической атмосфере до 2,4 млрд. лет назад? Могли ли в них присутствовать цианобактерии? Служит ли появление кислорода в атмосфере необходимым условием развития субаэральной жизни на суше? По-видимому, такие корки следует отнести к времени после 1,5 млрд. лет назад в атмосфере с достаточным количеством кислорода.

Для заселения субаэральной поверхности суши можно предположить две последовательности

А) На берегу пресных водоемов образуются влажные валы выброшенных водорослей. Эти валы заселяются мицелиальными гидролизующими организмами, которые могут распространяться далее по влажной поверхности, преодолевая воздушные промежутки между частицами грунта, обладая способной удерживать влагу оболочкой. На следующем этапе появляется воздушный мицелий, который служит не только для распространения спор, но и для транспорта окислителя в субстратный мицелий, находящейся во влажной богатой органическими веществами среде.

Б) На влажной поверхности грунта развиваются почвенные водоросли, преимущественно зеленые, которые служат субстратом для мицелиальных организмов. При этом возможно захватывание фикобионтов в ткань мицелиального организма. Заключительный этап лихенизации, обусловленный интеграционными процессами способен создать разные типы субаэральных симбиотических организмов от корковых лишайников на камнях до кустистых лишайников, представляющих первых обитателей атмосферы как среды обитания.

Таким образом, первым вероятным обитателем и создателем аэротопа, вынесшим фотосинтезирующий компонент в атмосферу, следует считать лишайники. Отсюда можно предполагать, что *лихенизированная микосфера* составила первичных продуцентов на суше, подобно современным ягельникам в тундре. Лишайники не вышли из пресных водоемов, как их компоненты, а были изначально приспособлены к обитанию на воздухе.

Колонизация суши животными представляет запаздывающий этап, возможный только после того как первичные наземные продуценты создали запас утилизируемого органического вещества.

Микробная продукция и утилизация газов в пресноводном сообществе: газотрофы

Формирование атмосферы Земли обусловлено деятельностью микробиоты [151]. Основным фактором трансформации газов атмосферы $CO_2 \rightarrow O_2$ послужила деятельность оксигенных цианобактерий [152] Долгое время остававшиеся между областями альгологии и микробиологии цианобактерии изучались далеко не в соответствии с их биосферным значением, а преимущественно с цветением воды в водоемах, образованием токсических веществ и т.п. В настоящее время биогеохимическое значение цианобакте-

рий вполне осознано, но их экофизиология, при большом биоразнообразии морфовидов остается изученной лишь в общих чертах. Между тем только для цианобактерий бактериальная палеонтология имеет твердую фактическую основу благодаря тому, что их классификация была полностью основана на морфологии – единственном надежно сохраняемом признаке в микрофоссилиях [153].

На заключительном этапе метаболизма омброфильного микробного сообщества болот следует выделить две группировки: анаэробных генераторов газа и бактериальный окислительный газовый фильтр. Генерация газа в искусственных сооружениях моделируется микробным сообществом метантенка, которому был посвящен ряд работ в нашей лаборатории [154].

Генерация метана осуществляется высокоспециализированной группой архей – метаногенами. Трофически они разделяются на три группы: гидрогенотрофных, ацетокластических, метилотрофных, использующих соответственно H_2, ацетат, метилированные соединения. Универсальными способностями обладает метаносарцина, примером которой для пресных низовых болот может служить элегантная *Methanosarcina vacuolata* [155]. При обсуждении кооперативных взаимодействий в сообществе особо следует обратить внимание на недооцененное тогда в погоне за чистыми культурами физическое объединение разнородных трофически связанных организмов в одном агрегате, названном тогда «макроцистой» [10], [156]. Метаносарцина образовывала рыхлую псевдопаренхиму, в межклеточном пространстве которой располагались клостридии и другие спутники, включая сульфатредукторов. Там же на ультратонких срезах были обнаружены и анаэробные микоплазмы [157]. Такой кооперативный агрегат располагал гораздо более широкими возможностями, чем чистая культура. Агрегаты метаносарцины образовывали полые пузыри с газом внутри, которые всплывали на поверхность и оседали, освобождаясь от газа. Скорость их оседания по закону Стокса соответствовала удельному весу около 2, что определялось накоплением карбоната кальция. Одновременно с этими исследованиями в технологии анаэробной очистки сточных вод возник интерес к метантенкам с восходящим потоком, который основан именно на способности метаногенов образовывать оседающие композитные агрегаты. Такие агрегаты с нитчатым метанотриксом (теперь *Methanosaeta*) были исследованы А.Н. Ножевниковой [158].

В связи с температурным фактором для бореального климата особый интерес представляет разветвление трофического маршрута на метаногенез и ацетогенез. Образующийся при брожении H_2 может быть использован либо по реакции $4H_2 + CO_2 = CH_4 + 2H_2O$ метаногенными археями, либо по реакции $4H_2 + 2CO_2 = CH_3COOH + 2H_2O$ гомоацетатными бактериями. Оказалось, что выбор между этими двумя путями зависит от температурного фактора: при пониженной температуре преимущество получают гомоацетогены [159] Для психрофильного разложения органического вещества были известны представители необходимых групп [160]: психрофильная метаносарцина [161], психрофильные гомоацетатные бактерии [162]. Термодинамические условия выбора между двумя путями ацетогенеза или метаногенеза в сообществе в зависимости от температуры впоследствии выявил О.Р. Коцюрбенко, давший поверхность отклика сообщества в зависимости от температуры и pH [163].

Важным сигналом при анаэробном разложении органического вещества служит выделение H_2 [164]. При нарушении кооперации в метабиотическом анаэробном сообществе происходит выделение водорода в концентрации десятков – сотни ppm, поскольку гомоацетатные бактерии обладают меньшим сродством к нему, чем гидрогенотрофные метаногены. Повышенная концентрация H_2 приводит к тому, что блокируется деятельность синтрофных организмов и происходит закисление среды органическими кислотами, ацетатом в первую очередь. Повышенная кислотность среды неблагоприятна для метаногенов, область существования которых связана с областью преобладания бикарбонат-иона. Таким образом, кооперативное анаэробное сообщество регулируется на трофическом уровне сильными обратными связями, в том числе положительными.

В окислительном газовом микробном фильтре следует рассмотреть две группировки: аэробных водородных бактерий и карбоксидобактерий [165],[166]. Сейчас я не стал бы рассматривать водородных бактерий как представителей микрофлоры рассеяния, использующих рассеиваемые из зоны анаэробного разложения газы и низкомолекулярные органические соединения. Удобным названием для их экологической группировки вместе с высоко специализированными метанокисляющими организмами служит обозначение *газотрофы*. Водородные бактерии обладают исключительным сродством к H_2. Они снижают его концентрацию до атмосферной и поэтому обитатели рыхлой почвы представляют эффективный бактериальный окислительный фильтр. Следует до-

бавить, что водород используется многими анаэробами, и выход его из кооперативного сообщества служит признаком нарушения трофических связей. С метанотрофами как окислительным фильтром дело обстоит несколько сложнее, поскольку группа с высоким сродством к CH_4, осуществляющая наблюдаемый в природе процесс, пока не обоснована микробиологически выделенными в культуру представителями. Известных метанотрофов культивируют при нескольких процентах метана в атмосфере. Микробный газовый фильтр представляет явление планетарного масштаба, определяя состав атмосферы (см. [151]). Менее осознана роль газотрофов в обратной связи как защиты от O_2 анаэробных генераторов газов, образующих источники питания для составляющих окислительный фильтр газотрофов.

Идея биотехнологического приложения водородных бактерий, а затем более перспективных метанотрофов в качестве возможных альтернативных источников белкового питания хорошо известна. Водородные бактерии были соблазнительны в связи с замкнутыми системами жизнеобеспечения, поскольку реакции водородного хемосинтеза и дыхания комплементарны при применении электролиза как источника H_2 и O_2: $12H_2 + 3O_2 + 2CO_2 = 2[CH_2O] + 8H_2O$ и $[CH_2O] + O_2 = CO_2 + H_2O$ [167]. Более выгодна реакция окисления метана с высоким выходом биомассы, которая нашла широкое применение во времена Главмикробиопрома и послужила для двадцатилетней концентрации внимания на метанотрофах. Идея была привлекательной, но хемосинтез проиграл улучшению агротехнологических возможностей фотосинтеза в «зеленой революции» с продукцией обычной пищи в агроценозе. Тем не менее, водородные бактерии и, прежде всего, штамм Z-1 нашли свое технологическое применение благодаря многолетней работе Т.Г.Воловой в Красноярске[168].

Принципиальным продолжением работы с кооперативным метанобразующим сообществом стало изучение сообщества, где первичными продуцентами выступали метанокисляющие организмы. Развитие метанотрофов в нейстоне болотного микрокосма дало возможность хорошо проследить их морфологию [169]. Идея окислительного бактериального фильтра с вторичной продукцией биомассы [170] была проверена на микрокосме из низового болота (palus fluviatilus) в подмосковном академическом Абрамцево, расположенном в типичном для России ландшафте с дубово-ельниковым лесом [171]. Это место послужило для целого

ряда работ с нейтрофильными микроорганизмами средней полосы России. В настоящее время область питания болота сильно искажена дачной застройкой.

В связи с предполагавшимся значительным вкладом тундры в эмиссию метана тундрами арктического пояса России было необходимо установить. действует ли в этих условиях окислительный метанотрофный цикл. Психрофильные метанотрофы были тогда неизвестны, но М.В. Омельченко впервые удалось выделить и подробно описать организм, послуживший моделью для аналогичных исследований. Низкая температура блокировала в первую очередь синтез белка [172]. Психрофильные метанотрофные бактерии [173] замкнули цикл метана в психрофильном сообществе. Удалось составить схему взаимодействия психрофильных метанобразующих бактерий с метанокисляющими [174], обоснованную культурами новых видов организмов [175]. Цикл метана я в свое время предложил обозначать циклом Зёнгена в честь первоокрывателя метаногенов и метантрофов, имея в виду тесную связь этих двух групп организмов [176].

В 1990-х гг. в связи с рамочной конвенцией по климату микробная эмиссия парниковых газов в атмосферу приобрела особое значение. В связи с этим мною, тогда замкомприроды СССР, было предложено Н.С. Паникову после поездки с ним по меридиану от Сиваша до Воркуты, исследовать роль микробиоты сфагновых болот, предполагавшихся одним из наиболее важных природных источников метана на территории нашей страны. Он очень успешно начал эти работы в биогеохимическом направлении, не придавая значения поискам конкретных агентов в кислых ультрапресных водах сфагновых болот, и доказал чувствительность метанотрофов к ничтожному содержанию нитрата в среде, блокировавшего окисление метана. Стало очевидно, что окисление метана в кислых болотах осуществляют необычные организмы, которые нельзя обнаружить на стандартных средах. Работу по идентификации метанокисляющих организмов в сфагновых болотах провела его сотрудник С.Н. Дедыш, открыв группу ацидофильных метанотрофов, выделив их в чистые культуры, и доказав их присутствие in situ количественной микроскопией новым тогда методом FISH [177]. Вернувшись в Россию, она обобщила свои результаты [178]. В результате сейчас ацидофильные метанотрофы являются хорошо характеризованной группой организмов с рядом представителей родов *Methylocella, Methylocapsa, Methylocystis* [137], [179]. Они вхо-

дят в микробное сообщество дистрофных болотных вод сфагнеты вместе с рядом малоизученных групп микроорганизмов, таких как ацидобактерии, веррукомикробы, планктомицеты [180]. Часть из этих организмов следует отнести к омброфилам.

Особое место в трансформации газов занимает окисление CO водородными бактериями. Первая CO-окисляющая бактерия *Seliberia carboxydohydrogena* была выделена с тем, чтобы проверить давние работы по существованию организмов, окисляющих CO, в существовании которых у биохимиков были основания сомневаться, поскольку CO представляет дыхательный яд [181]. Далее целый ряд таких организмов был описан с А.Н.Ножевниковой [182], [183], [184], [185]. Потом эти организмы, названные мною карбоксидобактериями, вместе с другими, выделенными О.Мейером из лаборатории Г.Шлегеля в Гёттингене, послужили для детального исследования CO-дегидрогеназы. Термин карбоксидобактерии не удержался, и употребительным стал термин карбоксидотрофы.

Чтобы закончить проблему CO-окисляющих организмов, следует сказать об анаэробном окислении CO термофильными организмами в реакции аналогичной паро-газовой конверсии CO + H_2O = H_2 + CO_2, с которой мне пришлось ознакомиться в свое время в поисках источника водорода для водородных бактерий. Эти организмы открыл В.А.Светличный с его удивительно легкой рукой на выделение микроорганизмов, когда он занялся термофилами[186], [187], [188]. Гидрогенные карбоксидотрофные организмы окисляют CO водой, и эта реакция служит для них источником энергии. Их биохимия изучена в связи с идеей водородной энергетики и возможностью энзиматической продукции H_2 из синтез-газа. Работы по термофильным гидрогеногенным карбоксидотрофным микроорганизмам, к которым теперь относится целый ряд новых организмов, были обобщены Т.Г.Соколовой [189]. Должен сознаться, что для меня до сих пор загадкой остается источник CO в природе, достаточный, чтобы обеспечить такую выраженную группу организмов. Можно лишь допустить, что это быстро используемый промежуточный метаболит в сообществе, аналогично нитриту в микробном круговороте азота.

Железо и марганец

В пресных водах цикл железа очень выражен с образованием болотных железных руд. Участие микроорганизмов в этом процессе восходит к Эренбергу, описавшему широко распространенную *Gallionella*, а представление о геологической микробиологии было

сформулировано Андрусовым в конце XIX века. Подробный обзор микробиологии железа и марганца с полным списком литературы недавно представлен А.В.Пиневичем [190].

В воде современного океана цикл железа подавлен, точнее, сведен к образованию мощного слоя железо-марганцевых конкреций на дне океана. В протерозое, напротив, цикл железа в океане был очень выражен, что заставляет предположить иной состав вод океана, преимущественно бикарбонатно-сидеритовый, с геологическими ловушками для образования мощных отложений железа в железо-кремневых формациях (Banded Iron Formation, BIF), состоящих из чередующихся слоев магнетита и гематита. Железо-кремневые формации представляют своеобразные образования, заполняющие трогообразные трещинные структуры длиной в сотни и глубиной до 2-х километров, свидетельствующие о кратковременности их образования. Химический состав их крайне прост с доминированием железа, кремния, кислорода при отсутствии алюминия. Они характеризуются ритмической полосчатой структурой. Это мощные месторождения, образовавшиеся в геологических ловушках в весьма краткий период истории Земли, четко проявляющийся на термодинамической модели эволюции состава атмосферы и океана около 2,2 млрд. лет [191]. К сожалению, внимание к месторождениям железа, которые представляют исключительное событие, оставило вне внимания состояние рассеянного железа в тот период, которое должно было на многие порядки превосходить рудные скопления и создавать окислительный буфер на поверхности.

Н.Л.Добрецов [192] полагает, что источником железа в океане были магматические плюмы, а изменение тектоники с уходом железа в глубокие слои приурочено к периоду ранее 2 млрд. лет назад. Такая интерпретация событий, в общем, принимается сейчас геологами. Актуалистическая интерпретация образования осадочных пород в океане до приблизительно 2 млрд. лет затруднена тем, что состав вод океана был иным, прежде всего с низким содержанием сульфатов и, соответственно иным серным циклом. В связи с этим в нем вероятен цикл метана, но с иным путем анаэробного окисления метана. Для относительно поздних месторождений 1,8 млрд. лет назад, то есть после оксигенирования атмосферы, в кремнях оз. Верхнее в Северной Америке Баргхорном и его учениками было с несомненностью установлено участие железобактерий, положившее начало бактериальной палеонтологии.

Микрофоссилии разнообразных ожелезненых микроорганизмов хорошо распознавались и идентифицировались на шлифах. По своей морфологии эти организмы были сходны с марганец-окисляющими организмами осадков пресных Карельских озер, описанными Б.В.Перфильевым и Д.Р.Габе [193] на основе прямого микроскопирования: *Eoastrion* Баргхорна был совершенным аналогом *Metallogenium invisum* Перфильева. Окисление железа и марганца происходит последовательно при повышении окислительного потенциала: сначала выпадают гидроокислы железа, затем – гидроокислы марганца, часто образующие своеобразные дендриты. Описание организмов Перфильева вошло в определители Берги.

Вскоре после лекции Б.В.Перфильева, когда он описывал свои наблюдения микробного пейзажа в пелоскопах и оговорил присутствие гриба, мне удалось получить совместную культуру *Metallogenium* с грибом, чистую культуру получить не удавалось [194]. Одновременно я описал на ацетате марганца симбиотическую культуру двух псевдомонад, из которых одна образовывала перекись, а вторая разлагала её с отложением окислов марганца [195]. Поэтому у меня возникло представление о симбиотическом развитии двух организмов, и я назвал марганец-окисляющий организм *Metallogenium symbioticum*. В электронном микроскопе было видно, что марганец отлагался в виде конуса вокруг очень тонких нитей [196]. Подчиняясь предвзятой идее и гипнотизированный блестящими микрофотографиями Перфильева, я неправильно интерпретировал собственные результаты: для получения чистой культуры гриба микроманипулятором были изолированы отдельные споры гриба, но на среде с ацетатом марганца происходило образование характерных паучков *Metallogenium* [197]. Правильным выводом было бы признание того, что окисление марганца есть результат внеклеточного действия ферментов гриба, но тогда у меня не было представления о внеклеточных оксидазах. Если бы я правильно интерпретировал свои результаты, вряд ли Б.В.Перфильев и Д.Р.Габе стали лауреатами Ленинской премии, а описание изученных ими форм не попало бы в Определитель Берги [198]. В дальнейшем в мировой литературе история с *Metallogenium* замалчивалась, пероксидазная интерпретация распространяется в основном устно, что говорит об известной тактичности, а сейчас замалчиваются и *Eoastrion, Kakabekia* и другие фоссилии Баргхорна и Аврамика [199]. Но разумно ли замалчивать факты эмпирических наблюдений, как в живой природе, так и в прошлом, для меня сомнительно. Им нужно дать иную интерпретацию, но факт остается фактом.

К настоящему времени микробное окисление марганца исследовано очень глубоко как геологически значимый процесс. Единственным агентом, ответственным за окисление марганца у бактерий являются медьсодержащие ферменты (MCO, multicopper oxidases). Они осуществляют перенос одного электрона, используя медь как кофактор и восстанавливая O_2 в воду. Обычно MCO окисляют фенолы, но лакказы грибов способны окислять Mn(II) в Mn(III) и Mn(IV). MCO были идентифицированы в *Pseudomonas putida* (*CumA*-ген), *Leptothrix discophora* (*mofA*-ген, *Pedomicrobium* (*moxA*-ген) [200], *Bacillus* (*mnxG*) [201]. Марганец пероксидазы и MCO могут действовать совместно, причем пероксидаза использует H_2O_2, образуемую MCO. В обоих случаях продуктом служит Mn(III). Сходный механизм работает у бактерий за счет каталазы/пероксидазы у *Mycobacterium* и каталазы-пероксида у *Arthrobacter*, вовлеченного в окисление Fe, Mn [202]. У *Erythrobacter* маганец-окисляющий фермент был найден как в растворимой, так и в мембраносвязанной фракции, указывая на его поверхностное расположение. Он был связан с хиноном PQQ, стимулировавшим окисление марганца [203].

Идея о побочном окислении железа в перекисном механизме была иллюстрирована В.В.Балашовой (ранее Епихина) на примере *Mycoplasma laidlawii*. Рост этого хорошо известного организма зависел от присутствия в среде каталазы. Когда каталазу заменили солями железа, происходил рост с отложением окислов железа на поверхности клетки. Железо снимало токсический эффект окисленных продуктов микроаэробного обмена [204].

В то время Ф.В.Чухров предпринял работу по минералогическому описанию гидратированной формы окислов железа как эфемерного минерала ферригидрита. Наилучшим источником минерала служило массовое развитие железобактерий, в особенности *Leptothrix ochraceae*. В этих работах как микробиолог приняла участие В.В.Балашова. *Leptothrix* до сих пор остался в числе некультивируемых организмов. *Gallionella* удается культивировать в микроаэрофильных условиях на сульфиде железа как предложил К.ван Ниль и реализовал Вольф, но этот метод скрытно предполагает участие тионовых бактерий, окисляющих сульфид. В пробирке образуется миниатюрная колонка Виноградского, в которой *Gallionella* образует белесый поясок на некотором расстоянии от поверхности. Способность *Gallionella* к автотрофному росту была установлена в таких культурах. Эта модель до некото-

рой степени отражает в миниатюре образование отложений железных руд вблизи месторождений массивных сульфидов.

Развитие железобактерий в болотах определяется поступлением двухвалентного железа в форме бикарбоната. Восстановление железа представляло хорошо известный факт, но было непонятно, происходит ли восстановление в побочных реакциях, или же служит энергодающим процессом. Наиболее прямым решением было бы исследование обмена литоавтотрофного организма. Объектом были выбраны водородные бактерии, исследовавшиеся тогда в лаборатории. В нашей работе 1979 г. В.В.Балашова показала, что на ферригидрите происходит рост в бескислородной атмосфере водородной бактерии с H_2 как восстановителем, сопряженный с восстановлением железа [205]. Среда Шлегеля, рутинно использовавшаяся тогда для водородных бактерий, перегружена 1/15 М фосфатным буфером, поэтому продуктом восстановления железа стал минерал вивианит. Эта работа опередила публикации Д.Ловли и стала первым доказательством существования диссимиляторной железоредукции – большой области микробиологии природных процессов, энергично развитой в США Д.Ловли и К.Нильсеном в прошедшие десятилетия. Обнаруженный нами железоредуцирующий организм не получил названия, и это, конечно, было ошибкой, ведущей к утрате приоритета в открытии диссимиляторной железоредукции, обозначенного названиями *Schewanella* и *Geobacter* с магнетитом как продуктом восстановления.

Для цикла железа в протерозое и образования BIF особое значение имеет гидротермальный источник железа и, соответственно, термофильное восстановление железа в магнетит. Первым объектом для обнаружения процесса послужили термальные источники Узона с тщательным анализом минеральных продуктов восстановления [75]. Работа велась с ацетатом как донором электрона, поскольку этот субстрат исключал химическую редукцию железа. Чистой культуры получить не удалось и впоследствии оказалось, что действовала синтрофная комбинация микроорганизмов. Далее А.И.Слободкиным и другими авторами был выделен большой ряд термофильных железоредукторов [206]. Для организмов железного цикла принципиальное значение имеет окислительно-восстановительный потенциал, поскольку железо довольно быстро приходит в термодинамическое равновесие с жидкой фазой, если оно не заключено в кристаллическую решетку минерала.

Месторождения железа образуются в геологических ловушках. Общая схема вероятного участия железоредукторов в образовании BIF представлена на схеме Д.Г.Заварзиной (рис.17), где уточнены источники железа в гидротермах. Повышенный вынос железа в океан палеопротеорозоя, вероятно, был связан с упомянутыми выше магматическими плюмами, что отражает современные идеи геологов. Уточнение изотопной геохронологии привело сейчас к представлению о том, что образование BIF было крупномасштабным эпизодическим и мозаичным событием. В цикле железа существенно рассеянное состояние основных масс элемента. Для оксигенной атмосферы важно микроаэрофильное окисление железа, для которого необходимо участие микроаэрофильных железобактерий, обнаруженных Э.Баргхорном. С переходом к плейт-тектонике условия изменились, и вынос железа сократился. Существенно иметь в виду, что железный цикл несовместим со стратифицированным сульфидным океаном мезопротерозоя, поскольку в этом случае следует предполагать иммобилизацию железа в виде сульфидов. Схема окисления сульфидов железа в палеоокеане с выносом железа в водную толщу, наподобие описанной для *Gallionella* модели, не рассматривается. По моему мнению, наибольший интерес в биогеохимическом отношении имеет не магнетит BIF, а сидерит, представляющий продукт полного восстановления железа при избытке восстановителя. Для биосферы в целом большее значение имеет состояние рассеянного железа, чем его месторождения.

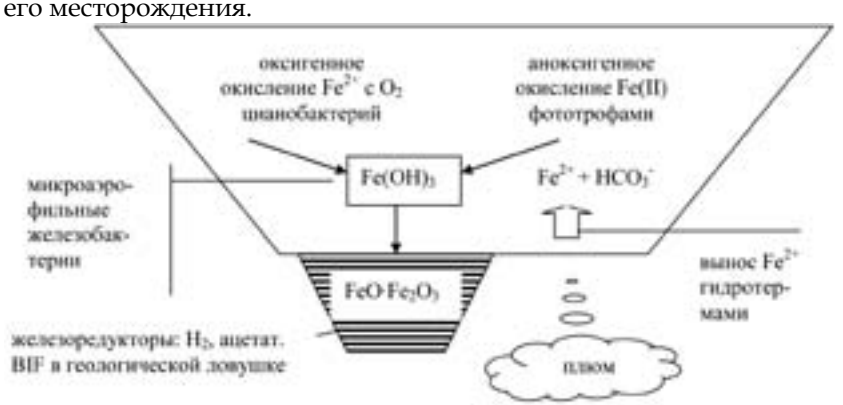


Рис. 17. Предполагаемая схема участия микробиоты в круговороте железа в палеопротерозойском океане (по Д.Г.Заварзиной, модифицировано).

Для железорудной формации Великих Озер с возрастом 1,8 млрд. лет, после того как образовались основные месторождения Криворожского типа и вполне были развиты циано-бактериальные сообщества, К.Конхаузер предположил эпизод с выходом железного плюма в океан как источником железа и дал убедительную схему формирования Ганфлинтского месторождения [207].

Особый случай представляет восстановление железа в содовых озерах. При высоком pH и кислородной атмосфере миграция железа исключена. Микробное взаимодействие происходит с твердой фазой. Поэтому ожидать восстановления железа в таких условиях не приходилось. Тем не менее, железоредукторы были обнаружены в пробах осадков из содовых озер Азии и Африки. (см. [127]) Продуктами окисления были и магнетит, и сидерит, хотя избыток карбонат-иона заставлял предполагать преимущественное образование сидерита. Предметом сомнений о существовании специализированных железоредукторов остается возможность сохранения способности восстанавливать аморфную окись железа организмами, осуществляющими в природе иную функцию, например восстановления серы или иных переменновалентных элементов как селен.

Возникновение прокариотной биосферы

Суммируя развитие прокариотной биосферы, неизбежно обратиться к ранее изложенному, допуская краткие повторения.

Свидетельством древнейшей экосистемы, существование которой документировано геологической летописью, сейчас признаются карбонатные биогенные строматолиты Strelley Pool Chert (Пилбара, Австралия) с возрастом 3,45 млрд. лет. Они образовались в щелочных аноксических озерных водах при высоком pH и возможным вкладом вулканизма. Аналогичные строматолиты с возрастом 3.2 – 3.4 млрд. лет обнаружены в Барбертоне, Ю.Африка. В их образовании участвовали трихомные организмы, которые интерпретируют как микрофоссилии цианобактерий или иных аноксигенных фотосинтетиков [208]. Отсюда гипотетическое предположение о содовых озерах как колыбели жизни [112] получает геологическое подтверждение как древнейшая известная экосистема. Впрочем, сейчас я склонен считать, что экстремальные условия не были исходными для микробного биоразнообразия, а исходными были скорее “нормальные” условия, в настоящее время перекрытые позднейшей биотой, для которой такие условия были оптимальными, и поэтому не сохранившие в полной мере своих первоначальных обитателей.

Относительно экстремофилии установилось предубеждение, что первоначальными обитателями Земли были экстремофилы, особенно термофилы (см. рис. 15). По-моему, это чисто психологический стереотип поисков необычного. Экстремофилы обрисовывают крайние пределы микробной жизни. Здесь действует правило Тинемана, о преимущественном массовом развитии относительно немногих видов. Экстремофилы проникают в эти условия, приспосабливаясь к ним как к защищенной от конкуренции нише. В действительности, разнообразная и массовая микробная жизнь должна была развиваться в оптимальных для нее условиях, то есть при близкой к нейтральной реакции среды, обеспечиваемой карбонат-бикарбонатным буфером и поддерживаемый твердым буфером карбоната кальция как резервуаром; при оптимальной для роста температуре 20±5°; высокой активности воды a_w в пресной или слабо минерализованной воде; стресс-факторы должны были быть минимальными. Здесь вероятны высокая конкуренция и биоразнообразие из-за тонкого приспособления к относительно узким биологическим нишам. Были ли такие условия в архее? Из-за мозаичности географической оболочки отрицать возможность существования умеренных условий трудно.

Образно говоря, экстремальные условия заселяются чужеродными вселенцами в них из области оптимальных условий, а не наоборот. Поэтому гипотезы о происхождении микробного разнообразия из гидротерм мне кажутся очень надуманными. Отсюда следует вывод о предпочтительном развитии в пресной воде луж, имеющих более или менее постоянный состав на протяжении истории Земли как конденсированных паров воды с растворенными газами атмосферы. Оптимальным мне представляется амфибиальный ландшафт (вроде гречневой каши с молоком, которого может быть больше или меньше) с сильно развитым контактом твердой, жидкой, и газообразной фаз.

Первоначальными обитателями субаэральной поверхности, предпочтительной для фотосинтеза, можно предполагать *омброфилов*, использующих дождевые воды, и *ксерофилов*, использующих конденсаты водяного пара в виде росы или тумана. Омброфилы имеют более постоянные условия развития, без периодических стресс-факторов усыхания и переживания.

Можно сказать, что центральными группировками в развитии прокариотной биосферы, а, следовательно, и биосферы вообще, были для субаэральной поверхности повсеместные «аталассофильные эурибактерии» с пресной водой и увлажненной

поверхностью как предпочтительными местами обитания. Для океана проблема не может быть сформулирована с такой наивной определенностью, поскольку гидрохимия раннего океана отличалась от современной, и что происходило в относительно однородной массе вод пелагиали как среде обитания, сказать трудно. Нынешние морские «эурибактерии» там вряд ли доминировали. Больший интерес вызывают обитатели дна с хемосинтезом как первичным продуцентом органического вещества за счет поступления эндогенных газов.

Колыбелью жизни следует считать «нормальные», то есть близкие к среднему, амфибиальные ландшафты, где при высокой продуктивности и высоком разнообразии возможна экспансия в наиболее распространенные ландшафты. Высокая продуктивность обеспечивается доступностью света как источника энергии и доступностью минеральных веществ из-за выгодного соотношения жидкой, твердой и газовой фазы на границе литосферы, гидросферы, атмосферы. Понятие «амфибиального ландшафта» очень широкое, распространяясь от увлажненных земель гумидного климата с омбротрофным (дождевым) питанием внутренних частей суши до мелководных участков моря со свободным обменом с открытой водой океана. Термин «амфибиальные ландшафты» поэтому удобен для суммарного обозначения различных типов мест обитания, где осуществляется смешение жидкой и твердой фазы. Особое положение среди амфибиальных ландшафтов занимают экотоны континентов и океана, где в наибольшем масштабе происходило развитие сначала циано-бактериальных матов, а затем происходил обмен между обитателями моря и суши.

В самых общих чертах можно представить следующую модификацию взаимодействия микробных циклов под воздействием тектонических процессов на протяжении истории Земли (рис. 18).

А) В период господства плюм-тектоники и наличия вблизи поверхности магматических железистых масс доминируют сидеритово-бикарбонатный океан и содовый континент как результаты углекислотного выветривания коры архея. Железо определяет окислительно-восстановительный режим океана. В этих условиях CO_2 и O_2 атмосферы оказываются быстро связанными в твердых фазах осадочных пород. Для соединений серы, за исключением локальных условий, преобладает фотохимический путь MIF (mass independent fractionation), который недостаточен для продукции сульфатов океана. Химическое выветривание силикатов ведет к накоплению доломитов.

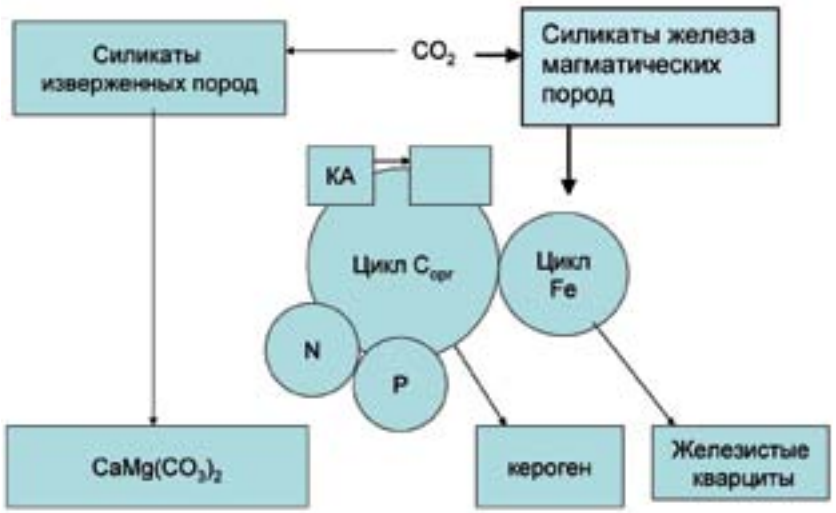
Б) На следующем этапе с 2,4 млрд. лет начинается оксигенирование атмосферы, которому может предшествовать дневное оксигенирование водоемов фотической зоны как области развития циано-бактериальных сообществ. Одновременно начинает функционировать бактериальный сульфид-сульфатный цикл, как определяющий окислительно-восстановительное состояние океана. Образование сульфидов подавляет цикл железа. Образование доломитов как преимущественной формы осадочных карбонатов продолжается. Микробный мир помимо прямого участия в геохимических реакциях обусловливает целый спектр биотически опосредованных процессов, связанных с изменением E_h – pH условий в зонах развития микробных сообществ.

В) С распространением эвкариот около 1 млрд. лет назад появляется возможность внутриклеточного образования $CaCO_3$, и известняков как преимущественных осадочных пород биогенного происхождения. Скелетная функция вовлекает и другие элементы, например кремний, в биологические циклы. В атмосфере происходит существенная смена её состава по биогенной реакции $CO_2 \rightarrow O_2$. Углекислотное выветривание в значительной степени становится биогенным по реакции $C_{орг} \rightarrow CO_2$.

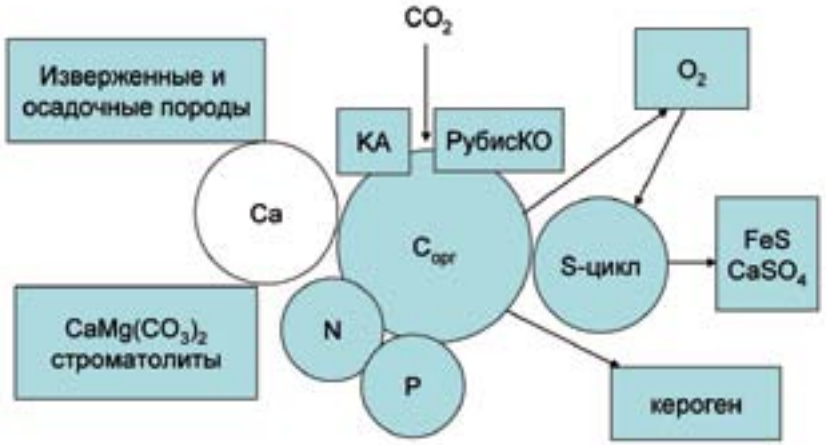
Постоянным вопросом о появлении жизни служит устойчивость организмов в геологическом времени. Из самых общих соображений В.И.Вернадский постулировал, что изначальными обитателями Земли должны были быть разнокачественные организмы, включенные в циклический круговорот углерода. Возражением против такой трактовки может быть существование хемосинтезирующего сообщества, получающего свои источники питания из эндогенных источников, прежде всего H_2. Такие сообщества «глубинной биосферы» стали известны как обитатели газогидротерм. Выход на полноценную глобальную сбалансированную систему для них пока не получается из-за недостатка окислителей. Единственным возможным кандидатом поставщика акцепторов электрона служит окислительная фотохимия стратосферы. Проблематичным, но крайне интересным, можно считать анодное окисление с участием твердой фазы минералов Земли.

Сильным аргументом против возникновения жизни на Земле оказывается недостаток времени после катастрофических событий, остановивших изотопные часы. Поэтому следует анализировать альтернативную гипотезу происхождения жизни на Земле.

А



Б



В

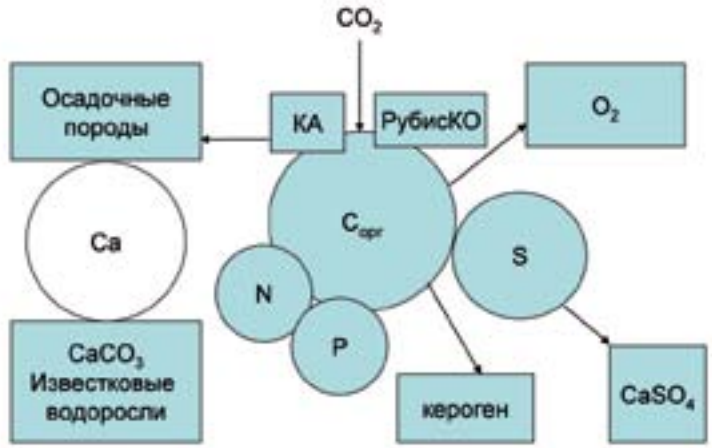


Рис.18. Предполагаемые модификации сопряженных микробных циклов под воздействием тектонических процессов в истории Земли на основе периодизации (по: А.О. Богатикову, В.И. Коваленко, Е.В. Шаркову, 2010, [209]).

А. Аноксический бессульфатный океан с доминированием плюм-тектоники >3 млрд лет тому назад.

Б. Мезопротерозой с началом выраженного серного цикла в океане при низкой концентрации сульфата и появлением субаэральных красноцветных пород < 2,5 млрд. лет тому назад.

В. Фанерозой с современными биогеохимическими циклами.

Астробиологическая гипотеза появления жизни на Земле.

Гетерогенная гипотеза предполагает участие в образовании планеты разнородного космического материала, который включает космическую пыль, каменные метеориты, железные метеориты, кометные тела «грязного льда». Возникновение жизни на Земле сталкивается с трудностью уложить этот процесс в краткий промежуток времени до появления свидетельств существования жизни и с трудностью представить абиологическую систему, порождающую жизнь. Астробиологическая гипотеза появляется как альтернатива возникновению жизни на Земле как аргумент от противного, предполагая, что жизнь могла возникнуть на иных космических телах в иное время. Аргументация в пользу астробиологической гипотезы появления жизни на Земле сводится к следующему.

Свидетельства жизни, включая бесспорные микрофоссилии и биогенные строматолиты имеют возраст 3,45 млрд. лет (Пилбара, Барбертон). Обсуждаемые палеонтологические свидетельства жизни относятся к 3,8 млрд. лет.

Не обнаружены осадочные породы старше 3,9 млрд. лет (Исуа, Акилеа). Ранее этого периода произошли события, уничтожившие осадочную оболочку и сбившие изотопный хронометр. Не пережили его и минералы, исключая цирконы с возрастом 4,2 млрд. лет, почему-то сохранившие изотопный хронометр. На вопрос о том, могла ли биота, если она была, пережить эти события, следует, по-видимому, отрицательный ответ. Реконструкции возможной жизни в гадее по-видимому относятся к анализу фальш-старта.

К периоду ранее 3,9 млрд. лет относится усиленная метеоритная бомбардировка, предполагаемая по Луне, поскольку на Земле геологическая летопись ранее этого периода нарушена. Тектонисты отказываются рассматривать период ранее 3,9 млрд. лет как не имеющий геологических свидетельств; их реконструкции основываются на гипотетической сравнительной планетологии [209].

Метеориты имеют возраст 4,6 млрд. лет и в них обнаружены минерализованные бактериоморфные тела уровня морфологической организации трихомных цианобактерий.

Предположение, что после 3,9 млрд. лет или во время метеоритной бомбардировки произошла инокуляция планеты сообществом астробиологического происхождения, нельзя исключать. Появление развитой микробной жизни через сотню миллионов лет после катастрофического события с метеоритной бомбардировкой допускает возможность заноса жизни извне с крупными космическими телами категории «грязного льда» комет.

Предположение о панспермии в виде некоего целостного сообщества с пулом генов позволяет обойти многие вопросы возникновения, ограничиваясь констатацией наблюдаемых эволюционных изменений. Реконструкция пионерного сообщества исходит из того, что условия примитивной географической оболочки служили селективным фактором, причем изначально существовали и климатическая зональность, и ландшафтная мозаичность географической оболочки, допускавшие возможность разного рода «колыбелей» для последующего распространения из них по планете. Время архея около 1 млрд. лет допускает возможность начала действия биологического фактора на биосферу. В особенности эти предположения относятся к хемосинтезирующим микроорганизмам с газовым питанием: гидрогенотрофам и организмам метанового цикла. Гидрогенотрофы представляют наиболее вероятную группировку для ранних этапов развития биоты.

Обсуждая предположение об астробиологическом происхождении жизни, следует решить несколько задач, каждая из которых может рассматриваться как препятствие к принятию гипотезы. К этим задачам относятся:

Существование родительского космического тела, условия на котором хотя бы частично совпадали с состоянием географической оболочки Земли 3,9±0,1 млрд. лет назад. Пока такое тело неизвестно, хотя Марс рассматривается как возможный кандидат.

Возможность транспорта, включающая совместимое с жизнью: 1) отделение от родительского тела; 2) транспорт в космическом пространстве в течение времени, допускающего выживание; 3) импакт без уничтожения транспортера при приводнении.

Возможность развития импортированного сообщества в условиях географической оболочки Земли.

Несколько проблем имеют обязательные условия и задаются для биолога автоматически.

Исходное сообщество было автономно, поскольку иначе оно не могло существовать на родительском теле.

Импортированное сообщество так же должно было быть автономным в условиях Земли. Трофические связи в сообществе должны были соответствовать в общих чертах тому принципу баланса в метаболизме, который мы наблюдаем в современных сообществах.

Топические условия на родительском теле и Земле должны были перекрываться.

Вопрос состоит в том, какое микробное сообщество могло развиваться на поверхности Земли с её составом гидросферы и атмосферы 3,8 млрд. лет назад? Реконструкция возможных событий предполагает их актуалистический анализ на основе экофизиологии сообществ микроорганизмов.

Автономность обеспечивается первичной продукцией автотрофов. Здесь возможны два варианта: 1) фотосинтез с верхним пределом <70°C; хемосинтез на всем протяжении существования жидкой воды. Первый миллиард лет существования микробиоты на Земле плохо реконструируется на основе принципа актуализма вследствие: 1) аноксического состава атмосферы; 2) бессульфатного океана; 3) иного состава коры выветривания, но ведущего к сходным конечным продуктам, поскольку породы были отличны, но минералы сходны. Общие тенденции эволюции геосферы и биосферы реализовывались через мозаику географических условий на региональном и локальном уровнях. Актуалистические реконструкции могут опираться на мозаичность географической оболочки ранней Земли.

Требуется реконструировать древнее микробное сообщество и его экосистему, первичная продукция в которой обеспечивает наблюдаемое в осадочных породах докембрия *количество* (концентрацию) биогенного органического вещества. Биомаркеры служат здесь лишь дополнительным индикатором возможных участников.

Астробиологическая гипотеза, как бы осторожно к ней не относиться, должна рассматриваться наряду с другими столь же предположительными сценариями появления жизни на Земле.

Аддитивная эволюция

Попытка объяснить все разнообразие явлений природы через эволюционное развитие, представив его как суммарный продукт истории каждого объекта и прослеживая его эволюцию, распространена в сознании современных естествоиспытателей. Способ рассмотрения меняется с масштабом событий. Если перейти от видообразования к более крупному масштабу по времени и пространству, то историзм выявляет принцип аддитивности – наложения настоящего на прошлое, причем условием существования настоящего является непротиворечивость со средой его возникновения, иначе понимаемая как его целесообразность. Сохранение прошлого есть условие существования настоящего – таков основной тезис аддитивной эволюции. Он основан на кооперации разнородного.

Представление об аддитивной эволюции вытекает из изменения масштабов рассмотрения, которое ясно выявляется для микробиолога в сопоставлении своих микроскопических объектов с их ролью в масштабах мегабиологии, региональных и глобальных размеров, если предметом служит роль микроорганизмов в природе.

Аддитивная эволюция ведет к антиномии прошлого и настоящего в противопоставлении двух тезисов:

Прошлое не имеет значения для настоящего, поскольку все взаимодействия осуществляются здесь и сейчас.

Настоящее реализуется в рамках прошлого, сохранение которого является условием бытия настоящего.

В действительности эти тезисы не являются альтернативными. Первый определяет мгновенное состояние системы в настоящий момент. На футбольном поле не имеет значения то, что было, как только мяч отбит от своих ворот, нужно использовать имеющуюся в это мгновение расстановку игроков на поле. Настоящее, собственно говоря, не относится к эволюции, поскольку не учитывает

время. Настоящее целесообразно, поскольку оно существует. Для микроорганизмов целесообразность проявляется в кооперативном взаимодействии в сообществе и в экосистеме. Время при взаимодействии фигурирует лишь в геобиофизическом смысле как времена транспорта между компонентами экосистемы, кинетики химических реакций, биологического времени с темпом размножения особей в популяции. Оно относительно коротко: минуты, часы, сутки, сезоны года. Трофическая система микробного сообщества представляет наилучший пример необходимого первого уровня значимости – без еды не проживешь. Далее следует множество факторов регуляции как на коллективном (популяция), так и кооперативном (сообщество) уровнях. Их можно суммарно обозначить как способы адаптации для популяции однородных организмов, а для сообщества как смену доминирующих видов в сукцессии. В первом случае генетика действует непосредственно, во втором – опосредованно. В сообществе адаптация может идти как сукцессия под действием внутренних факторов, меняющих расстановку игроков на поле, так и привлечением извне уже существующих где-то видов. Для микробных сообществ с повсеместным переносом зародышей с пылью привлечение извне особенно значимо, изобретать ничего не надо, можно воспользоваться имеющимся вовне.

Для эволюции в широком смысле предсуществование в виде минорных компонентов в прошлом хорошо известно с излюбленным примером млекопитающих и динозавров, причем первые долгое время существовали в тени вторых. Оно проявляется в эпохи кризисов и основательно документировано палеонтологией. Это резерв биоразнообразия. В микробологии даже введено понятие «rare biosphere» для выявляемых достаточно чувствительными молекулярно-биологическими методами крайне немногочисленных представителей иных филогенетических линий, чем основная масса. Например, разнообразие микроорганизмов в зоне гидротермальных выходов в Северной Атлантике на один-два порядка превышает величины для любого микробного места обитания. Доминирует относительно небольшое число популяций во всех пробах, но тысячи малочисленных популяций отвечают за наблюдаемое филогенетическое разнообразие. Они и составляют «редкую биосферу», которая несет почти неисчерпаемый источник геномных инноваций. Члены редкой биосферы высоко дивергентны и могут иметь существенное влияние на эволюцию как источник генов[129].

Понятие «редкой биосферы» явно не имеет значения для протекающих биосферных процессов, основанных именно на массовых формах, а не «краснокнижных» раритетах; оно приложимо к биоразнообразию. Словосочетание «раритетная микробиота», может быть, точнее выразило бы смысл явления. В обычной микробиологической технике трюк состоит в том, что посев в новую среду, особенно в варианте накопительных культур с длительным временем инкубации, может вызывать к жизни именно эту минорную компоненту биоразнообразия, дав ложное представление о состоянии системы.

Эволюция биоты вступает в действие с появлением новых видов. Происхождение видов в этом смысле точно отражает суть биотической эволюции. Другой вопрос в том, как она происходит. Путем ли мутаций, ведущих к последовательному усложнению, или же в рамках комбинаторного перемешивания генов путем вариантов латерального переноса, как предположил К.Вуз для микробного разнообразия в приведенном выше отрывке из его работы? По-видимому, можно принять, что у прокариот в отсутствие полового процесса путь мутаций преобладает для внутренней сферы клетки, а путь латерального переноса – для функционально значимой внешней сферы организма, лишая смысла «организменное дерево» и создавая матрицу комбинаторных сочетаний.

Унаследованное из XIX века и школьных курсов стереотипное мышление предполагает, что происходит отбор наиболее приспособленных и, соответственно, наиболее совершенных с вытеснением примитивных форм. На самом деле в природе мы наблюдаем представителей всех этапов эволюции, которые каким-то способом уживаются друг с другом, более того, зависят друг от друга. Изложенные выше принципы организации микробной биосферы и действия в ней кооперативных сообществ показывают, что биосфера в целом не может существовать без согласованной системы взаимодействующих групп микроорганизмов, которые остаются единственными катализаторами циклов азота, серы, железа, в меньшей степени фосфора, о котором не было упомянуто, хотя циано-бактериальные сообщества ответственны за создание отложений микритовых фосфоритов [210]. Тезис Виноградского 1896 г. о биосфере как «огромном организме» остается в силе.

Здесь уместно привести слова юного А.Гумбольдта (рис.19), которые в эпоху Виноградского и Вернадского еще не были забыты.

Наблюдение за индивидуальными частями деревьев и трав никоим образом не может рассматриваться как география растений. Скорее география растений прослеживает связи и отношения, которыми все растения связаны друг с другом, обозначает, в каких странах они находятся, в каких атмосферных условиях они живут, говорит о разрушении пород и минералов определенными примитивными формами водорослей и какими именно корнями деревьев, описывает поверхность земли, в которой образуется гумус. Это то, что отличает географию от такого изучения природы, которое ложно называют естественной историей; зоология (зоогнозия), ботаника (фитогнозия) и геология (ориктогнозия) все образуют части изучения природы, но они изучают только формы, анатомию, процессы и тому подобное индивидуальных животных, растений, металлов или ископаемых. История Земли, более тесно связанная с географией, чем с описанием природы, но пока еще никем не исследованная, изучает сорта растений и животных, обитавших на примитивной Земле, их миграции и вымирание большинства из них, генезис гор, долин, образование пород и рудных жил.

Alexander von Humboldt. Flora Fribergensis. 1790

Рис. 19. Программное заявление А.Гумбольдта о примате географии над естественной историей. Под географией понимается прослеживание связей и отношений между существующими организмами.

Почему в настоящем сохранились все предшествовавшие слои биосфер прошлого? Отвечая на этот мировоззренческий вопрос, я пришел к заключению, что ***сохранение прошлого есть условие существования настоящего.*** Эволюция происходит наложением нового на систему прошлого, с возможной частичной заменой представителей функциональных группировок. Такую картину можно обозначить как аддитивную эволюцию. Соотношение нового и старого можно представить простейшей схемой (рис. 20).

Очевидно, что новое может реализоваться, только имея условия для своего существования. Противоположное предположение абсурдно, поскольку обитатель не может существовать без среды обитания, а иной среды обитания кроме существующей в тот момент биосферы нет. Поэтому, кстати, астробиологическая гипотеза о заселении географической оболочки планеты, независимо от того, действительна ли она или ложна, удобна как стартовая точка для непротиворечивого описания последующей эволюции биосферы. Новое использует имеющиеся функциональные позиции и создает новые возможности для старого. Бактериолог легко себе может представить, как более сложные организмы служат только новой экологической нишей для микроорганизмов. Все голозой-

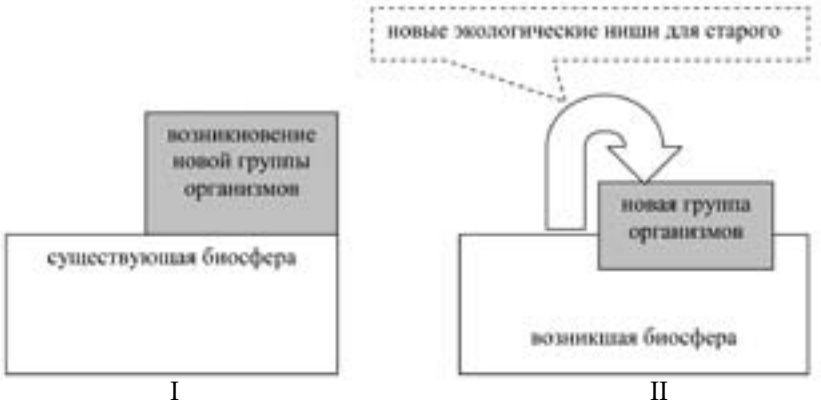


Рис. 20. Аддитивная эволюция и ее этапы. Сохранение прошлой биосферы как базы и необходимого условия для развития нового (I). Инкорпорирование нового в прошлое (II).

ные животные в своем пищеварении зависят от бактериального населения микробного тракта. Растения как автотрофы гораздо более автономны, чем все гетеротрофы, но и они зависят и от микоризы, и от ризосферы, но прежде всего от сложившейся системы циклов в экосистеме и биосфере в целом.

Новое не разрушает существующую систему функциональных компонентов, а дополняет её. Замена, или субституитивная эволюция, безусловно, играет свою роль в устойчивом существующем сообществе, особенно в пределах популяций и видов. Для биосферной сукцессии не имеет особого значения, служат ли первичными продуцентами цианобактерии или зеленые водоросли, или же и те и другие. Однако суть состоит в сохранении общей функциональной структуры системы. При этом в крупном масштабе, независимо от исполнителей отдельных ролей, кооперативные целесообразные отношения играют определяющую роль для сосуществования разнородного.

Отсюда и мировоззренческая позиция для сторонника «естественного права»: в соответствии с изложенным, системные закономерности господствуют над случайными, ссылка на конкуренцию и «рыночные» отношения, как обоснованные естественными закономерностями, не оправданы в крупном масштабе. Природа не имеет цели как запланированной задачи, но она целесообразна как взаимосогласованная система. Кооперация означает «социализм» как взаимодействие во имя целого, независимо от технического способа его поддержания, вплоть до централизовано-авторитарного, в противоположность индивидуализму во имя эгоистических интересов особи, реализуемых как капитализм.

Нетрудно проследить аддитивную эволюцию биосферы и составляющей её биоты в предельно крупном масштабе (рис.21). При уменьшении масштаба вплоть до особей и популяций кооперативные взаимоотношения становятся все менее явными. А филогения вообще уводит в сторону от решаемой задачи. Аддитивную эволюцию биосферы иллюстрирует предельно упрощенная схема с примерной датировкой событий в миллиардах лет, причем каждый временной срез предполагает существование автономной системы в течение сотен миллионов лет – временной масштаб несопоставим с происхождением видов и других таксонов. Новое вписывается в старое как его часть. Для биосферы эволюция биоты, в том числе осуществляемая конкуренцией, служит лишь средством для биогеохимической сукцессии с ведущим циклом углерода, в котором на протяжении миллиардов лет определяющую роль играли бактерии.

Последовательность появления доминирующих групп организмов на базе существующей устойчивой системы

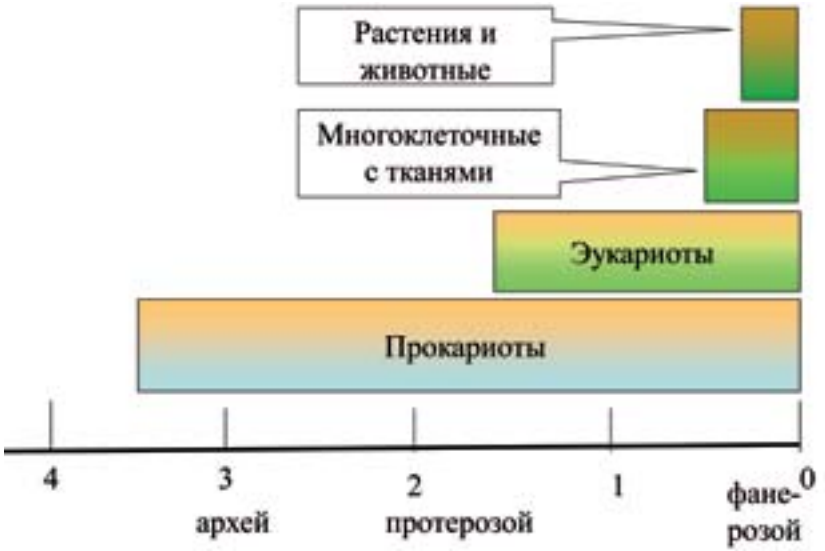


Рис. 21. Усложнение биоты в процессе аддитивной эволюции как наслоение на биосферы прошлого (в шкале миллиардов лет).

Общепринято представление об эволюции как последовательном замещении всё более сложными группами организмов примитивных, воспринимаемое как движение по пути к совершенствованию. Предполагается, что примитивные формы обречены на вымирание. Системный анализ и фактическое состояние мира биоты свидетельствуют об ином: примитивные формы процветают в эволюционирующем мире, составляя его основу. Численность бактерий в современной биосфере, по моей консервативной оценке, 10^{28}–10^{29} особей. Подавляющую часть времени эволюции биосфера находилась, и находится ныне, в области воздействия микробного сообщества, преимущественно прокариотного. Биосфера современного типа с кислородной атмосферой и типичными биогеохимическими циклами сформировалась в протерозое, который считается эпохой исключительного господства микробного мира. Именно на протерозое необходимо концентрировать внимание, рассматривая эволюцию гео-биосферных систем.

Традиционная версия эволюции путём последовательного накопления признаков и усложнения, доказавшая свою состоятельность для многоклеточных организмов фанерозоя, оказывается слишком запутанной для прокариот, даже при условной классификации по рибосомальным генам. Сходное положение имеется и для одноклеточных и колониальных протист. Изучая эволюцию биосферы как целостной системы, не следует опираться на видовой уровень. Даже уровень родов и более крупных таксонов нужно использовать аккуратно, поскольку для биосферы значима функциональная роль компонентов в системе, а она может осуществляться филогенетически неродственными организмами. Например, нитрификацию способны выполнить и бактерии, и археи, сульфатредукцию – представители очень удалённых друг от друга линий дельта-протеобактерий, фирмикут, самостоятельной ветви термофильных сульфатредукторов, наконец, археи. Поэтому о функции филогенетически установленного рибосомального клона организмов в природе можно сказать очень немногое и то лишь предположительно, тем более для отдалённого прошлого. Филогения функциональных генов пока разрознена и еще не даёт обобщенной картины. В принципе в биосфере элементарной единицей системы являются организмы, а не гены – элементы организма. Понять роль микроорганизмов в биосфере помогла отвергнутая в пользу современной «научной филогенетической таксономии» первоначальная морфо-физиологическая

классификация родов бактерий как целесообразно соответствующих своей функциональной нише, которая была предложена для объяснения функционирования бактерий в природе как двигателей круговорота жизни.

При обсуждении эволюции биосферы постоянной ошибкой оказывается почти невольное нарушение пространственно-временного масштаба рассмотрения и выход за пределы анализируемого явления. Эволюция биосферы протекает в течение почти 4 млрд. лет и исследовать эволюцию биоты в ней на уровне видообразования нельзя – слишком велика разница временного масштаба геологических и частных биологических событий. От происхождения видов приходится переходить к происхождению очень крупных таксонов или, иначе, *жизненных форм* в широком функциональном смысле, описываемых в микробиологии морфо-физиологическими родами как отражениями требований экологической ниши. При региональном экосистемном подходе становится важным понятие леса, а не отдельного, даже крупного, таксона деревьев. Тем более это относится к эволюции микроорганизмов и их сообществ. Эволюция биосферы протекает в пределах сопряженной с ней эволюции географической оболочки, в которую биосфера вложена и на которую, помимо биоты, влияют собственные абиотические закономерности развития. Эволюция биосферы не равна эволюции биоразнообразия. В какой мере генетические закономерности, установленные при происхождении видов, значимы в рассматриваемом масштабе? Есть ли возможность заменить ими крупные функциональные группировки в экологической системе биосферы? Ответы на эти вопросы, по меньшей мере, неясны.

Предвзятой является попытка трактовать эволюцию биосферы исключительно с генетических позиций. Такой подход вполне достаточен для объяснения явлений биоразнообразия на организменном уровне. Однако он оказывается ложным, если изменён масштаб рассмотрения. *Негенетическая эволюция* начинается с эволюции сообществ, которая значима при рассмотрении эволюции биосферы. Сообщество не имеет своего генома, оно собирается из организмов разного филогенетического происхождения, чтобы существовать в определённых внешних условиях (биотопе). Сообщество формируется комбинаторно, заполняя имеющиеся в нём возможности взаимодействующими филогенетически различными видами.

Когда эволюция биосферы рассматривается в крупном масштабе, неизбежно возникает традиционный и непродуктивный спор о сводимости макроэволюции к микроэволюции. Разные подходы нужны при анализе эволюции бактериального мира и высших организмов. Вырождение принципа точного самовоспроизведения с появлением полового процесса у высших организмов вызывает необходимость запрета генетического обмена между организмами разных видов и ставит ограничение на число возможных комбинаций. Отсюда следует зависимость от последовательности происхождения для высших организмов и, соответственно, построение генеалогического (филогенетического) дерева. У прокариот обмен генетической информацией протекает иначе и включает обмен небольшими участками генома в ходе латерального переноса, прежде всего эгоистическими генетическими элементами, включающими и вирусы. Полногеномный анализ бактерий показывает наличие у них резерва трофических возможностей, иных, чем те, которые выявляются основанной на отборе элективной методикой Виноградского–Бейеринка. Разница заключается в масштабе рассмотрения и переходе от популяций к сообществам функционально разных видов. Можно ли рассматривать метагеном сообщества как целостность, и в каких пределах такое допущение обосновано? Или же мешок генов сообщества, описываемый метагеномом, функционально реализуется только через организмы как реально существующие единицы жизни? Биосферный подход вынуждает исходить из организменного уровня.

Между сходными организмами существенны отношения конкуренции, между функционально разнородными организмами конкуренция ограничена и возможны отношения кооперации. Естественный отбор здесь направлен на соответствие системе, в которой имеются экологические (функциональные) ниши, прежде всего обусловленные возможностью получения энергии. Именно поэтому трофическая система микроорганизмов отличается полнотой трофических связей и использования доступной энергии. С изменением масштаба рассмотрения соотношение «макроэволюция : микроэволюция» трансформируется в соотношение «кооперация : конкуренция». Последняя вступает в дело внутри однородных по функции групп на основе признаков следующего за трофической нишей уровня значимости, например, на уровне морфологии для цианобактерий и тем более для водорослей и растений. Адаптивное значение морфологии выявляется при оценке физических условий существования в рамках геобиофизики.

Изменение масштаба рассмотрения вынуждает перейти от обычных представлений о генетически обусловленных процессах видообразования с конкуренцией как движущей силой естественного отбора к принципиально иной логической схеме *аддитивной эволюции*. В ней важна биосферная функция, а не происхождение. Аддитивность описывает взаимодополняющую тенденцию развития биоразнообразия. Естественный отбор определяется соответствием кооперативной системе, обеспечивающей возможность существования. В «биологическом времени» биосферные процессы для биомов должны быть приблизительно замкнуты по материальному балансу в географической оболочке. Поскольку полной замкнутости циклов нет, происходит исчерпание резервуаров и накопление продуктов. Вследствие этого эволюция геобиосферной системы протекает как *биогеохимическая сукцессия*.

Сопряжённую эволюцию географической оболочки и биосферы можно приблизительно разделить на этапы, в которых на протяжении всех 4 млрд. лет присутствует мир бактерий (прокариот); около 1 млрд. лет назад начинается массовое развитие эвкариот; 0,6–0,7 млрд. лет назад распространяются тканевые водоросли и животные; 0,6 млрд. лет назад происходит образование скелетов во внутренней среде организмов с вовлечением не входящих в биомассу элементов; 0,4 млрд. лет назад (ранний девон) появляется растительный покров (рис. 22). При этом каждый последующий этап накладывается на предыдущий, в недрах которого он возникает, и система которого поэтому оказывается условием его существования. Такую картину эволюции удобнее изобразить лестницей, а не деревом. Лестница блоков даёт наглядную картину крупномасштабной аддитивной эволюции.

Существенно, что функционально значимые переходы в эволюции биосферы во многом связаны с геобиофизическими событиями. Вместе с тем для каждого этапа эволюции необходимо определять материальный баланс, основываясь на цикле органического углерода, который можно считать способом оценки эволюции биосферы в химических терминах. Ведущим в последовательности кооперативных комплексов биоты является эволюция первичных продуцентов органического вещества, то есть автотрофов – хемосинтетиков и фотосинтетиков. Деструкторы и консументы – ведомые в биосферной системе.

Аддитивная эволюция, основанная на кооперации, противопоставляется субституитивной (замещающей) эволюции со своди-

мым к конкуренции естественным отбором. Замещение, конечно, имеет место, но, как показывает анализ палеонтологического материала в крупном масштабе, оно преимущественно следует за вымираниями, заполняя экологические ниши, а не вытесняя из них организмы. Вымирания ограничивают аддитивность эволюции при переходе к более детальному анализу. Причины их далеко не всегда ясны и чаще всего трактуются как результат изменения географической оболочки; обычно предполагается изменение гидротермических условий. Внутренние причины вымираний обычно не столь очевидны, и могут быть связаны с избыточной эксплуатацией трофической базы. Кризису и смене доминирующей биоты часто предшествует так называемое архаическое разнообразие, при котором из комбинаторного множества исходных форм субдоминантов преимущество получает одна, дающая начало доминирующим впоследствии ветвям разнообразия (правило «бутылочного горлышка») [50].

Общая картина ранней эволюции прокариотной биосферы рисуется следующим образом, причем не следует упускать из виду её постоянную мозаичность. В истории биосферы, начиная с 3,8 млрд. лет назад идёт гонка за рекордной цифрой древности заведомо биологических объектов. Успеху препятствуют ограниченность доступного материала соответствующего возраста и доказательств сингенетичности наблюдаемых биологических объектов. При всех сомнениях в отношении частных фактов их сумма принимается достаточной для признания раннего существования жизни. Фактический материал представлен микрофоссилиями бактериального размера и морфологии, строматолитами как свидетельствами сообществ микроорганизмов, осадочным органическим веществом – керогеном, изотопным составом органических веществ, согласуемостью минерального и изотопного состава с деятельностью микробиоты. Впрочем, сейчас происходит хорошо согласованная попытка усомниться в свидетельствах раннего присутствия жизни на Земле, отодвигая её начало на 0.4 млрд. лет позднее начала осадочной летописи.

Критическим считается время около 2,4 млрд. лет назад, которое описывается как великое оксигенирование атмосферы (Great Oxygenation Event – GOE), когда появились красноцветные субаэральные породы с гематитом и минералами Fe(III). Оксигенирование было по меньшей мере неравномерным. Минералогические свидетельства сингенетичного отложения гематита, имеющие детальную изотопную датировку (2,7 млрд. лет назад), обнаружены в Варравууна, на северо-западе Австралии. Установить время перехода атмосферы в оксигенированное состояние можно только по субаэральным отложениям на суше, а не субаквальным осадкам. Гидросфера в области фотосинтеза служила источником кислорода, тогда как атмосфера – стоком. Состояние географической оболочки планеты менялось под действием микробиоты. Источником кислорода в атмосфере считается деятельность цианобактерий, фотохимический поток от фотодиссоциации паров воды признается недостаточным по мощности, хотя диссипация водорода в атмосферу предполагается как причина окислительной смерти планет земной группы. При обсуждении биотического оксигенирования атмосферы часто упускают из вида, что оно должно быть сбалансировано эквивалентным накоплением керогена как резервуара восстановленного углерода. Соответствующее современному разнообразие цианобактерий, судя по окремненным микрофоссилиям, устанавливается ранее 2 млрд. лет назад, когда палеонтологическая летопись становится репрезентативной, а появление их, по предельно осторожным оценкам, возможно до 2,7 млрд. лет назад. Парадоксом признается отсутствие морфологической эволюции в группе цианобактерий на протяжении 2 млрд. лет. Не следует ли рассматривать как парадокс не доказанную персистентность цианобактерий, а вымирание отдельных групп организмов, которым нет современных аналогов? Поскольку оксигенирование атмосферы стало возможно только после широкого распространения цианобактерий, то более раннее их присутствие в биосфере – вероятный факт, и именно так интерпретировали некоторые древние микрофоссилии. В России время окислительного перехода представлено изученным меридиональным разрезом обнажений от позднего архея Кольского полуострова до раннего протерозоя Приладожья. Хорошо представлен протерозой в Сибири.

На начальном этапе существования гидросферы возможно образование «*железного (сидеритового) океана*» с концентрацией железа до 5 мг/л, что считается несовместимым с оксигенированной атмосферой. Так, для формации Кромберг (возраст 3,416 млн. лет) в поясе Барбертон (Южная Африка) установлено, что в мелководных бассейнах фотосинтетические маты формировались по сидериту ($FeCO_3$), причём появление минералов окисленного железа в ископаемых слоях приписывается последующему окислению

грунтовыми водами. В первоначальных эвапоритовых осадках присутствует нахколит ($NaHCO_3$), свидетельствуя о высоком содержании бикарбоната и щёлочности поверхностных вод океана в архее. Здесь же обнаружены нитевидные отложения органического углерода. Отложение сидерита указывает на отсутствие кислорода в системе [211]. Период от первых отложений окислов железа 3,8 млрд. лет назад (Исуа, Гренландия) до примерно 2 млрд. рассматривается как «железная биосфера», обусловленная наличием Fe^{2+} в гидросфере. В этот период формируются гигантские месторождения железистых кварцитов на разных континентах. Следует иметь в виду, что месторождения железа оцениваются лишь в 1/100 00 от массы железа в поверхностной оболочке. Гораздо большее значение имеет состояние рассеянного железа, характеризуемого тёмноцветными породами с Fe(II). Доминирование железа как типоморфного элемента той эпохи предположительно обусловлено временем образования двуслойной магмы, когда обогащённые железом расплавы ушли вниз[192]. Это сидерофильная эпоха архея – палеопротерозоя, начинающегося сидерием. Переход Fe(II)↔Fe(III) катализируется бактериями: в окислительном направлении железобактериями, в восстановительном – железоредукторами. Нет никаких ограничений для предположения о доминировании в тот период сидерофильной микробиоты, а для 1,9 млрд. лет имеются её микрофоссилии. Конец времени образования железистых кварцитов относится к 1,8 млрд. лет назад (формация Ганфлинт озера Верхнее в Канаде).

Около 2,5 млрд. лет назад произошла кардинальная и достаточно резкая перестройка географической оболочки планеты. В атмосфере появляется кислород, присутствие которого фиксируется по красноцветным субаэральным отложениям. Около 2 млрд. лет назад возникает *сульфатный океан*. До этого периода, судя по изотопии, источником сульфатов были фотохимические реакции в атмосфере, хотя серный цикл с накоплением слоёв барита по гипсу действовал, по меньшей мере, локально, в некоторых ландшафтах и ранее 3 млрд. лет назад. Серный цикл современного типа с микробной сульфатредукцией и окислением сульфидов в сульфаты устанавливается в океане около 2 млрд. лет назад, что имело особое значение для появления стратифицированного сульфидного океана в мезопротерозое.

Гидрохимия океана современного типа формируется ранее 1 млрд. лет назад. Океан перемешан в гораздо меньшей степени,

чем атмосфера, и гораздо более инерционен. Он стратифицирован по глубине. Сильное влияние на него оказывают гидротермальные процессы на дне и обновление дна под действием геологических процессов, периодичность которых около 0,2 млрд. лет. Мозаичность географической оболочки распространяется и на океан, хотя в значительно меньшей степени, чем на суше, из-за циркуляции вод. Мелководные участки океана, выходящие на континентальные платформы в виде окраинных и эпиконтинентальных морей, отличаются от пелагиали. Они служат местом образования карбонатных осадочных пород, по которым происходит сток кислорода из атмосферы. Их образование устраняет возможность убегающего парникового эффекта в атмосфере, с одной стороны, а с другой – создаёт твёрдый буфер для близкой к нейтральной реакции осадочной оболочки. Питающим механизмом является углекислотное выщелачивание изверженных горных пород. Моделирование химического выветривания в архее – раннем протерозое указывает на значительное сходство с современными процессами и возможность применения принципов актуализма [212]. Для карбонатных пород существен переход от преимущественного образования доломитов ($CaMg(CO_3)_2$) к известнякам ($CaCO_3$), совпадающий по времени с распространением строматолитов как литифицированных циано-бактериальных матов. Строматолиты сменяются рифогенными структурами уже в фанерозое. Рифы – наиболее наглядный пример прямого воздействия биоты на геоморфологию. И строматолиты, и рифы играют роль брони на окраинах суши, предохраняющих её от размыва. Как фактор образования рельефа рифы сменяют биогермы строматолитовых поясов, но выполняют сходную биосферную геобиофизическую функцию.

Факт распространения эвкариот в океане основывается на массовом присутствии микрофоссилий «акритарх», интерпретируемых как цисты одноклеточных водорослей. Это событие происходит ранее 1,2–1,3 млрд. лет назад, завершая господство исключительно прокариотной биосферы. Появление эвкариот в биосфере – предмет оживлённых споров. Отдельные находки акритарх относятся к раннему протерозою. Раннее появление эвкариот подтверждено анализом ископаемых индикаторных органических соединений – биомаркеров, свойственных только эвкариотам, – в породах, имеющих возраст 2,7 млрд. лет. По экофизиологическим свойствам аэробные эвкариоты требуют оксигенированного океана или хотя

бы его участков – «кислородных оазисов». Поэтому интерпретация ранних находок микрофоссилий или химических маркеров как указания на существование эвкариот требует дополнительного объяснения среды их обитания.

Важнейший источник кислорода и органического углерода – водоросли – никоим образом не представляют собой монофилетической группы, они различны по происхождению. Несколько позднее происходит смена колоний многоклеточными организмами у красных и иных водорослей, и у них как общая закономерность морфогенеза давно установлены параллельные морфологические ряды. Объяснения этой закономерности, обнаруженной ещё XIX в. и исследованной в 1920-х годах, нет, а современное химико-генетическое мышление их просто игнорирует. Почему водоросли разного происхождения сходны морфологически? Нитчатые красные водоросли, сходные с бангиевыми, найдены в кремнях Канады (возраст 1,2 млрд. лет), зелёные ветвящиеся водоросли (возраст более 1000 млн. лет), аналогичные вошериевым, – в окраинном палеоводоёме в Лаханде (Сибирь).

Около 0,8 млрд. лет назад происходит взрыв разнообразия эвкариот с появлением разнообразных групп протист. Около 1 млрд. лет назад на открытых участках моря должны были включиться зоофильтраторы «биофильтра-2» академика А.П. Лисицына. Биофильтр-2 меняет характер седиментации, способствуя быстрому осаждению фекальных пеллет. Численность бактериального планктона в современном океане оценивается в 10^{28} клеток, в нынешних условиях она регулируется выеданием фильтраторами, которые для своего существования требуют плотности более 10^5 клеток/мл. В период становления биосферы до появления эвкариот и голозойного питания такой механизм не действовал и, следовательно, плотность пикопланктона лимитировалась светом, доступностью минерального питания, в первую очередь фосфатов. Другим ограничивающим фактором могли служить вирусы водорослей и цианофаги. Численность вирусов в современном океане оценивается в 10^{30}. Но в отличие от неразборчивых фильтраторов, вирусы видо- и штаммоспецифичны. Поэтому они могут порождать волны преобладания определённых видов, но их влияние на общее содержание цианобактерий и водорослей ограничено.

Для геохимической эволюции биосферы важно другое обстоятельство. Около 0.5 млрд. лет назад появляется скелетная функция, свойственная только эвкариотам, с внутриклеточным образованием биоминералов. Происходит резкое изменение циклов кальция, кремния и некоторых других элементов. Вместо внеклеточных прямых и опосредованных метаболических процессов в окружающей клетку среде у эвкариот биоминералы формируются внутри клетки вне зависимости от среды. Для скелета необходимо внутриклеточное образование биоминералов. У прокариот биоминералы осаждаются внеклеточно и их сохранение зависит от внешней среды. Переход от внеклеточного к внутриклеточному образованию минералов коррелирует по времени с переходом от доминирования доломитов к доминированию известняков. Специальную проблему составляют фосфориты, которые, с одной стороны, выводят фосфор из круговорота, а с другой – обеспечивают высокую сохранность микрофоссилий. Месторождения фосфоритов почти повсеместно связаны с развитием циано-бактериальных матов. У эвкариот и тканевых организмов, даже при формировании скелета из межклеточных спикул, биоминералы защищены от непосредственного воздействия внешней среды. Это особенно существенно для цикла кальция, поскольку обусловливает возможность образования карбонатов не только в «тёплой биосфере» с пониженной растворимостью двуокиси углерода. Критическим этапом следует считать появление известковых водорослей, преимущественно красных, образующих карбонатные корки даже в холодных водах. В относительно холодных водах кальциевый скелет имеют кокколитофориды фитопланктона. Наличие скелета свойственно животным, включая радиолярии и фораминиферы, относящиеся к протистам. С началом образования скелетов состав морских осадков принципиально меняется на биогенные.

В девоне (0.4 млрд. лет назад) на суше появляется растительный покров из сосудистых растений с углеродным скелетом из лигноцеллюлозы. Растительный покров влияет на атмосферный гидрологический цикл в результате эвапотранспирации и возникновения нового пути транспорта для воды, определяемого устьичным аппаратом и сосудистой проводящей системой, которая начинается с корней. Растения выходят в аэротоп. Биогенное изменение атмосферного гидрологического цикла оказывает принципиальное влияние на субаэральные процессы выветривания. Жизнь на суше становится аналогичной современной биосфере с растениями-продуцентами и животными-консументами. Возникновение внутриорганизменных транспортных процессов на суше, вероятно, имело место значительно раньше, когда появились мице-

лиальные организмы – грибы. Здесь особенно важно разделение таллома гриба на субстратный и воздушный мицелий, причем последний представляет реальный выход в аэротоп. Ограничена ли функция воздушного мицелия функцией распространения, или же она связана с использованием газообразного кислорода воздуха? В этом случае грибная микосфера могла сформироваться не ранее, чем произошли оксигенирование атмосферы и распространение эвкариот, причём микосфера должна была развиваться по ковру первичных продуцентов. Время появления альго-грибного сообщества и примитивной почвы пока трудно датировать. Если субаэральные коры выветривания с профилем, аналогичным почвам, образовались ранее 2 млрд. лет назад, то появление собственно почв может быть датировано по появлению органо-минеральной оболочки на литогенных минералах и образованию гумуса. Самый древний гумус с идентификацией гуминовых кислот открыт в 2009 г. в Подмосковье и относится к карбону, когда уже была растительность. В полной мере выйти в аэротоп в микосфере могли кустистые лишайники, где гриб осуществляет транспортную и защитную функции по отношению к автотрофному компоненту. В эпоху микосферы суша могла представлять собой огромный ягельник. В связи с этим следует снова обратить внимание на консорциумы и симбиотические ассоциации с кооперативным взаимодействием функционально разнородных далеко отстоящих друг от друга филогенетически организмов как единые особи живого мира. Они могли способствовать образованию автономных микроэкосистем.

С переходом к фанерозою можно оборвать рассмотрение ранней эволюции гео-биосферных систем. Эта область знаний находится в стадии интенсивного накопления материала, и изложенное выше отражает её текущее состояние, которое может измениться уже к моменту публикации. Микробиологу разумно закончить изложение до формирования тканевой многоклеточной биоты в период венда. С этого периода начинается история становления биосферы современного типа. Эволюция биоты в ней шла путем последовательного усложнения, которое было в фокусе внимания биологов, начиная с самого признания факта эволюции. По-видимому, здесь следует находиться в русле накопленных обобщений, не ограничивая, однако, свое внимание примером эволюции позвоночных, поскольку для биосферы, а значит и для собственного существования, они имеют количественно подчи-

ненное значение. Скорее нужно мысленно иметь в виду эволюцию первичных продуцентов и их сообществ, поскольку эволюция животных является в биосферном отношении производной от неё.

Заключение

Вместо заключения полезно привести тезисы, первоначально сформулированные мною для семинара Г.И.Марчука в 2007, в котором участвовали преимущественно не-биологи, и которым поэтому было необходимо напомнить некоторые основные положения рассматриваемой области знания. Эти тезисы дополнены.

Тезисы

I. Биосфера

1. Биосфера представляет самоподдерживающуюся экосистему, основанную на взаимодействии биоты и геосферы.

2. Биосфера находится внутри части геосферы – географической оболочки планеты.

3. Биосфера термодинамически обусловлена поступлением энергии извне либо путем хемосинтеза, либо фотосинтеза в качестве первичной продукции органического углерода.

4. Первая биосфера была микробной как показывают наблюдения.

5. Как она возникла и что считать её началом?

6. Как она развивалась и есть ли у неё конец или она продолжается до настоящего времени?

7. Началом биосферы следует считать появление первых организмов.

8. Предбиологическая эволюция не относится к истории биосферы.

9. Сумма химических компонент не представляет организма.

10.Организм есть самовоспроизводящаяся система, и он обладает свойствами не присущими его компонентам.

11. Начало биосферы можно рассматривать как: а) возникновение жизни на Земле; б) астробиологическое внеземное происхождение жизни; в) появление жизни на Земле как датированное эмпирическое наблюдение.

12. Гипотеза астробиологического происхождения жизни поддерживается наблюдениями бактериоморфных тел в метеоритах и дает возможность прослеживать эволюцию биосферы с метеоритной бомбардировки 3.9 млрд. лет назад до настоящего времени.

II. Виртуальная и реальная биосфера.

1. Виртуальная эволюция микробной биосферы строилась на представлении об эволюции микробов от простого к сложному, от брожения к фотоавтотрофии.

2. Виртуальная эволюция микробов строится на реконструкции филогении по изменению генов.

3. Реальная эволюция ранней биосферы начала выясняться с появлением бактериальной палеонтологии на основе геологической датировки событие.

III. Система как целостность

1. Подобно тому, как организм не есть сумма компонентов, и, тем более, один компонент, биосфера представляет не сумму организмов, а систему взаимодействующих компонентов.

2. Свойства системы не сводятся к свойствам компонентов, а она обладает новыми («эмерджентными») свойствами, возникающими из взаимодействия (связей) между компонентами.

3. Система представляет новую целостность, которую можно рассматривать как компонент (подсистему) большей системы.

4. Кооперативные отношения в сообществе предполагают его совместимую с существованием целесообразную структуру и не согласуются с конкуренцией («рынком») как единственным руководящим принципом образования.

IV. Циклы

1. Самоподдержание биосферы основано на циклических механизмах, получивших название биогеохимических циклов.

2. Биогеохимические циклы катализируются микроорганизмами.

3. Циклы не могут осуществляться одним организмом, а требуют системы взаимодействующих разнородных организмов.

4. Взаимодействие разнородных организмов осуществляется в рамках кооперативного сообщества.

5. Организмы, находящиеся в одном месте в одно время, не обязательно образуют интегрированное сообщество с кооперативными связями.

V. Цикл органического углерода

1. Ведущим циклом биосферы является цикл органического углерода.

2. Цикл $C_{орг}$ включает ветвь продукции из CO_2 и ветвь деструкции до CO_2

3. С циклом $C_{орг}$ сопряжены биогеохимические циклы других элементов.

4. Постоянство состава биомассы определяет количественное сопряжение циклов биогенных элементов, проходящих через резервуар биомассы.

VI. Эволюция как саморазвитие системы

1. Эволюция биосферы не сводится к эволюции биоты.

2. Эволюция географической оболочки зависит от внутренних причин теплового режима Земли и от внешних астрономических причин, прежде всего от Солнца, изменяющих состояние географической оболочки.

3. Геосфера для биоты ограничена географической оболочкой и как вмещающая система определяет возможности эволюции биоты

4. Представление о «физиологии Земли» основано на преувеличении значения обратных связей в природе по сравнению с прямыми.

VII. Ранняя эволюция биоты

1. Реальная эволюция ранней биосферы прослеживается на основе бактериальной палеонтологии.

2. Не все, что выглядит как бактерия, является таковым, вследствие ограниченности общего геометрического пространства форм для физических тел.

3. Не все, где обнаруживаются бактерии, создано ими.

VIII. Бактериальная палеонтология и палеомикробиология

1. Деятельность микробиоты оценивается по производимым ею химическим изменениям.

2. Химическая деятельность микробиоты включает как прямой катализ реакций, так и опосредованное изменение среды обитания.

3. Геохимическая деятельность палеомикробиоты фиксируется в сингенетичном минералообразовании.

4. Геохимическая деятельность палеомикробиоты прослеживается по изотопному составу продуктов жизнедеятельности в прямых биологических реакциях, в то время как опосредованные могут вести к ошибочной интерпретации.

IX. Приоритеты биогеохимии

1. Приоритеты микробной биогеохимии определяются масштабами, то есть количеством вещества, вовлеченного в процесс.

2. Крупномасштабные изменения ведут к *биогеохимической сукцессии,* составляющей основу эволюции биосферы.

X. Этапы биогеохимической сукцессии от настоящего к прошлому

1. Доминирование кислород-углекислотного цикла с формированием кислородной атмосферы с 2.4 млрд. лет в палеопротерозое.

2. Доминирование серного цикла при формировании сульфатного океана.

3. Доминирование железного цикла при формировании железистых кальцитов.

4. Достаточен ли дисбаланс в цикле органического углерода для обеспечения такой сукцессии?

5. Возможна ли предбиотическая эволюция географической оболочки за счет фотохимических реакций?

XI. Примат палеоботаники

1. Цикл органического углерода начинается автотрофной фиксацией углекислоты.

2. Ствол эволюции биоты определяется последовательным возникновением сообществ новых продуцентов на морфологической основе:

– Цианобактерий
– Фототрофных протист
– Водорослей и наземных растений
– Сосудистых растений с выходом в аэротоп.

3. Эволюция продуцентов сопряжена с эволюцией осмотрофных деструкторов в цикле органического углерода:

– Анаэробных бактерий
– Аэробных бактерий
– Грибов

4. Эволюция консументов производна от эволюции продуцентов.

XII. Вечность микробной биосферы

1. Все вновь возникающее должно быть совместимо с существующим.

2. Чтобы существовать, новое должно сохранить старое как функциональную структуру системы.

3. Новое может существовать, заняв функциональную позицию старого.

4. Новое вписывается в старое

5. Поскольку микробная система была первоначальной, её сохранение есть условие существования всех последующих биосфер.

6. Все мы вышли из циано-бактериального сообщества.

7. Эволюция биосферы протекает как аддитивный процесс, где настоящее налагается на сохраняемое прошлое.

XIII. Границы биосферы

1. Геофизические границы биосферы определяются границами существования микробного мира, точнее, мира прокариот.

2. Усложнение по мере эволюции ведет к сужению границ существования в природе.

3. Представляет ли усложнение вырождение?

XIV. Чего не могут микробы?

1. Прокариотное строение клетки несовместимо с фаготрофным питанием частицами.

2. Отсутствие эндопласта ограничивает транспорт диффузией.

3. Диффузия ограничивает размеры временем переноса.

4. Размеры ограничивают дифференциацию.

5. Ограничение дифференциации ограничивает усложнение.

XV. Общие закономерности развития микробного мира

1. Прокариоты отличаются от эукариот цитологическим строением клетки.

2. Клетки эубактерий цитологически сходны при различии химического состава компонент.

3. Не следует ли из этого сходства, что не филогения, а функция создает пространство возможностей?

4. Не представляет ли пространство возможностей более общие законы природы, чем случайности происхождения?

XVI Устойчивая прокариотная биосфера

1. Устойчивость понимается как существование в течение геологически длительного времени.

2. Устойчивость не может быть обеспечена использованием нерегенерируемого резервуара.

3. Как микробы создают устойчивую биосферу?

XVII. Химическое разнообразие прокариот

1. Замкнутость химической системы означает, что конечный продукт превращений тот же, что первоначальный субстрат: материальный баланс представляет цикл почти замкнутый; слово «почти» указывает на причину биогеохимической сукцессии.

2. Микробы получают энергию от окислительно-восстановительных реакций, достаточную для поддержания вида как специфического катализатора.

3. Катализируя окислительно-восстановительные реакции катаболизма микробы поддерживают замкнутую систему реакций.

XVIII. Устойчивость функциональной структуры микробного сообщества

1. Необходимость существования взаимодополняющих трофических функций определяет устойчивость существования не вида, а кооперативного сообщества.

2. Кооперация в микробном сообществе осуществляется путем химических взаимодействий, равноценных для них трофической структуре сообщества.

3. Трофическая структура автономных микробных сообществ построена по единообразному принципу, служащему инвариантом для разных топических условий.

XIX. Микробное сообщество как целостность

1. Единообразие трофической структуры позволяет предсказывать существование недостающих компонент.

2. Согласно правилу Виноградского все, что создается биотой, должно ею же и разлагаться. Для каждого субстрата существует своя специфическая группа организмов.

3. Как же образуются устойчивые органические вещества от гумуса до керогена?

XX. Кооперативное микробное сообщество

1. Биогеохимическая сукцессия есть условие *аддитивной эволюции*. В аддитивной эволюции главным явлением представляется построение кооперативных сообществ с заполнением вакантных возможностей и с подчиненной ролью конкуренции как движущей силы субституитивной («дарвиновской») эволюции.

2. Кооперативные микробные сообщества представляют функционально значимые целостные компоненты экосистем. В сообществе действуют коллективные взаимодействия в популяциях, конкуренция между популяциями, кооперация на уровне трофических и пространственных взаимоотношений.

3. Кооперативные микробные сообщества построены по единому плану трофических взаимодействий с полным использованием доступной энергии в каскаде реакций. Сообщество предполагает взаимодействие и взаимозависимость, а не только общее местонахождение, обусловленное топическими факторами.

4. Кооперативные микробные сообщества целесообразно конструируются из наличного числа видов микроорганизмов негенетическим путем

привлечения извне функционально соответствующих видов с заполнением возможных вакансий в структуре сообщества.

5. Кооперативное микробное сообщество вписывается в экосистему, которая представляет негенетическое образование, поскольку в ней участвует абиогенная «гео-» составляющая.

XXI. Реликтовые микробные сообщества

1. Персистентность микробных сообществ позволяет выяснить их функциональную структуру там, где она не осложнена последующими наслоениями.

2. Персистентным сообществами являются микробные сообщества экстремальных мест обитания, куда эукариоты проникли лишь как одиночные вторичные вселенцы.

3. Представления о биосфере прошлого на основе реликтовых микробных сообществ лишь ограничено применимы к экосистемам палеопротерозоя и архея в связи с иным составом атмосферы и иной гидрохимией океана.

4. Представления о постоянстве микробиоты прошлого условны, хотя можно основываться на необходимости доминирующих функциональных групп в наиболее распространенных на данном этапе истории ландшафтах.

XXII. Эволюция биосферы есть эволюция экосистем

1 Кооперативное микробное сообщество вписывается в экосистему, которая представляет негенетическое образование, поскольку в ней участвует абиогенная «геосферная» составляющая.

2. Эволюция биосферы есть эволюция экосистем. Эволюция экосистем обусловлена эволюцией географической оболочки, выражающейся в эволюции ландшафтов, в геологическом прошлом отраженной в фациях. Ландшафты представляют мозаику обитаемой части географической оболочки.

3. Именно бактерии в таксономическом смысле, включая цианобактерии, ответственны за обустройство планеты и создание на ней биосферы. Археи при всем разнообразии своих функциональных возможностей, не имеют способности к фотосинтезу и их сообщества могут использовать лишь хемосинтетическую первичную продукцию. Эвкариоты как изначальные аэробы и генетические химеры могли включиться в трофические цепи лишь относительно поздно, привнеся способность захвата для пищеварения твердых частиц.

4. Колыбелью жизни следует считать «нормальные», то есть близкие к среднему, амфибиальные ландшафты, где при высокой продуктивности и высоком разнообразии возможна экспансия в наиболее распространенные ландшафты. Амфибиальные ландшафты сочетают части гидросферы, литосферы, атмосферы в пределах совместимого с биотой времени переноса веществ.

5. Время для обустройства планеты – поздний архей-палеопротерозой. Бактерии обустраивали, прежде всего, комфортные «нормальные» условия, в которых потом развивалась высокоорганизованная биота, перекрывая бактериальные экосистемы. Бактерии проникали в экстремальные места обитания, распространяясь центробежно, а не с периферии области своего обитания. Экстремальные места обитания – рефугиумы микробных сообществ, а не их колыбель. Предвзятая идея об экстремофилах как первичных обитателях неуютной земли не обоснована. Наиболее вероятные аналоги первопоселенцев – пионерские сообщества в нормальных условиях в нынешних автономных ландшафтах.

6. Вся жизнь происходит из воды. Она нуждается в капельно-жидкой воде как условии жизнедеятельности прокариот. Вода на Земле находится в состоянии гидрологического круговорота, включающего: (1) атмосферный пар; (2) пресную воду атмосферных осадков на субаэральной поверхности; (3) конечные водоемы стока, аккумулирующие растворенные соли и осадки и создающие водную поверхность для испарения водяного пара – океан в географическом смысле. Поступление воды в атмосферный цикл определяется испарением, пропорциональным субаэральной поверхности, температуре, обновлению поверхности ветром. Атмосферный цикл дополнен подземными водами, в которых наиболее существенным фактором служит их взаимодействие с океанической корой и её гидротермами.

7. Атмосферный цикл предполагает пресную воду лужи и иных водоемов как первичную форму водной среды на субаэральном пространстве. Отсюда следует две возможности: (1) Субаквальная: жизнь распространялась из океана с подводными гидротермами как постоянно обводненной, питаемой эндогенным притоком веществ и хемосинтезом как источником первичной продукции, и, (2) Субаэральная: жизнь развивалась в водоемах, находящихся в контакте с атмосферой и получающей экзогенную энергию от Солнца с фотосинтезом как источником первичной продукции.

8. Отсюда возможен вывод: жизнь пришла на поверхность океана с поверхностными водами с суши. Жизнь пресных вод на суше хорошо изучена, но никогда не рассматривалась как первоначальная форма обитания из-за гипноза тезиса «жизнь пришла из моря», справедливого для позвоночных, но не для первичных продуцентов в основании трофической пирамиды: цианобактерии – типичные пресноводные организмы, которые могли вселиться в море через амфибиальные прибрежные ландшафты, аналогичные внутриконтинентальным соленым озерам.

9. Древний океан архея – раннего протерозоя отличался по своей гидрохимии от современного и был, скорее всего, бикарбонатно-сидеритовым, а не хлоридно-сульфатным по анионному составу. Сульфатным океан стал одновременно с оксигенированием атмосферы. Самое понятие океана как единой хорошо перемешанной водной массы для этого периода неясно, а возможна мозаика сообщающихся крупных водоемов.

10 Пресноводные цианобактерии способны образовывать покров на влажной поверхности глинистых равнин от ультрапресных дождевых с омброфилами до соленых такыров с галофилами, как в гумидной, так и аридной зонах, будучи первичными продуцентами и инициируя почвенный цикл органического углерода.

XXIII.Планета бактерий

1. Именно кооперативные бактериальные сообщества создали биосферу как обитаемую часть планеты.

Литература и примечания

1. *Виноградский С.Н.* О роли микробов в общем круговороте жизни. СПб., 1897. 27с.

2. The Proterozoic biosphere. A multidisciplinary study. / *Schopf J.W.*, *Klein C.* (eds). Cambridge Univ Press, 1992. 1348p.

3. *Заварзин Г.А.* Почкующиеся бактерии // Микробиология. 1961. Т.30. №5. С.952-973.

4. *Заварзин Г.А.* Ядерный аппарат и цикл развития *Hyphomicrobium vulgare* // Микробиология. 1960. Т.29. №1. С. 38-42.

5. *Zavarzin G.A.*, *Legunkova R.* The morphology of *Nitrobacter winogradskii* // J.Gen.Microbiol. 1959. V.21. №.1. P. 186-190.

6. *Knoll A.H.* Life on a young planet. The first three billion years of evolution on Earth. Princeton Univ. Press., 2003.277p.

7. *Nisbet E.G., Grassineau N.V., Howe C.J, Abel P.I., Regelous M., Nisbet R.E.R.* The age of Rubisco: the evolution of oxygenic photosynthesis // Geobiology. 2007. V.5. P. 311-335. (P.328).

8. *Миходюк О.С., Ивановский Р.Н., Заварзин Г.А.* Транспортные системы для карбоната у экстремально натронофильной цианобактерии *Euhalothece* sp. // Микробиология. 2008. Т.77. С.465-471;

Миходюк О.С., Герасименко Л.М., Акимов В.Н., Заварзин Г.А. Экофизиология и полиморфизм одноклеточной экстремально натронофильной цианобактерии *Euhalothece* sp. Z-M001 из озера Магади // Микробиология. 2008. Т. 77. С. 805-813.

9. Международный кодекс ботанической номенклатуры (Венский кодекс). М.: КМК, 2009. 282 с.

10. *Жилина Т.Н., Заварзин Г.А.* Образование цист метаносарциной // Микробиология. 1979. Т.48. №3. С.451-456.

11. *Пиневич А.В.* Микробиология. Биология прокариотов. В 3 т. Том I. СПб.: Изд-во СПб ун-та, 2007. 352с.

12. *Заварзин Г.А.*Микробное сообщество в прошлом и настоящем // Микробиол. журн. (Киев). 1989. Т.51. №6. С. 3-14.

13. *Winogradsky S.* Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Bakterien. (I. Zur Morphologie und Physiologie der Schwefelbakterien). Leipzig: Arthur Felix,1888. 120p.

14. *Заварзин Г.А.* Фенотипическая систематика бактерий: пространство логических возможностей. М.: Наука, 1974. 142с.

15. *Fritsch F.* The structure and reproduction of the Algae. Cambridge Univ. Press, 1965. V.1,791 p. V.2, 939p.

16. *Fott B.* Studies in phycology. Prague: Academia, 1969. 304p. (P.6).

17. *Гайдуков Н.А.* О конвергенциях, компликациях и филогенетической системе дробянок и водорослей // Русский архив протистологии. 1926. Т. 5. С. №2. С.269-298. (С.282).

18. *Woese C.R.* A new biology for a new century // Microbiol. Molecular Biology Revs. 2004. V.68. P. 173-186.

19. *Komárek J., Anagnostidis K.* Cyanoprokaryota. 2 Teil. Oscillatoriales. Süβwasserflora von Mitteleuropa. Band 19/2. München: Elsevier, 2007. 759 p.

20. *Хайлов К.М., Празукин А.В, Смолев Д.М., Юрченко Ю.Ю.* Школа биогеоэкологии. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. - 325с.

21. *Заварзин Г.А.* К понятию микрофлоры рассеяния в круговороте углерода // Журн. общ. биол. 1970. Т.31: 386–393.

22. *Васильева Л.В., Заварзин Г.А.* Диссипотрофы в микробном сообществе // Микробиология. 1995. Т.64. №2. С.239-244.

23. *Жилина Т.Н., Заварзин Г.А.* Методы культивирования и выделения метанобразующих бактерий // Теоретические и методические основы изучения анаэробных микроорганизмов. Пущино-на-Оке: Наука, 1978. С.68-90.

24. *Боднар И.В., Жилина Т.Н., Заварзин Г.А.* Выделение водорода из метиламинов галофильными метанобразующими бактериями // Микробиология. 1987 Т.56. №3. С. 501-503.

25. *Заварзин Г.А., Жилина Т.Н., Дулов Л.Е.* Алкалофильный сульфидогенез на целлюлозе комбинированными культурами. // Микробиология. 2008. Т. 77. С.472-482.

26. *Zavarzin G.A.* Diversity of cyanobacterial mats // In: Fossil and recent biofilms. A natural history of life on Earth. / *Krumbein W.E., Paterson D.M., Zavarzin G.A* (eds). Dordrecht.: Kluwer Academic Publishers, 2003. P.141-150.

27. *Заварзин Г.А., Колотилова Н.Н.* Введение в природоведческую микробиологию. М.: Изд. Дом «Университет», 2002. 255с.

28. *Заварзин Г.А.* Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука, 2003; 2004. 348с.

29. *Кузнецов С.И.* Развитие идей С.Н.Виноградского в области экологической микробиологии. Чтение им. С.Н.Виноградского II. 11 октября 1972 г. М.: Наука, 1974. 62 с.

30. *Кара-Мурза С.Г.* Манипуляция сознанием. М.: Эксмо, 2008. 864 с. (см. гл.11, §2, с.257-270).

Следует заметить, что приемы манипуляции сознанием в полной мере относятся и к научной литературе, не говоря о пара-научной журналистике как средстве воздействия на неспециалистов. Типичным примером орудия манипуляции приоритетами можно считать журнал Nature. К той же точке зрения приходит известный палеоботаник В.А.Красилов.

См. *Красилов В.А.*Палеонтология и парадигмы современного естествознания // Экология и жизнь. 2009 . Т.5. №90. С.6-12.

31. *Заварзин Г.А.* Недарвиновская область эволюции // Вестник РАН. 2000. Т.70. №5. С.403-411.

32. *Заварзин Г.А.* Логика биологии и современное мировоззрение // В кн.: Науки о жизни и современная философия/ Ред. *Лисеев И.К.* – М.: «Канон $^{+}$» РООИ «Реабилитация», 2010. С. 302-317.

33. *Заварзин Г.А.* В поисках общих законов эволюции// Природа. 1988. №2. С.123-124.

34. *Моисеев Н.Н.* Алгоритмы развития. М.: Наука, 1987.С.294.

35. *Вольф Х.* Пролегемоны. / Пер. Жучкова В.А. // Христиан Вольф и философия в России. СПб., 2001;

Разумные мысли и Боге, мире и душе человека, а также и всех вещах вообще, сообщенные любителям истины Христианом Вольфом / Пер. Жучкова В.А. // Христиан Вольф и философия в России. СПб., 2001.

36. См. *Заварзин Г.А.* О познании. Заметки натуралиста // Вестник РАН. 2009. Т.279. №5. С.439-449;

Заварзин Г.А. Противоречивость осознания природы естествоиспытателем // В кн.: Философия науки. вып.14: Онтология науки / РАН Ин-т философии. М.: ИФ РАН, 2009. С.25-42.

37. *Хайдеггер М.* Ницше и пустота. М.: Алгоритм; Эксмо, 2006. 304с.

«В XIX веке говорить о ценностях, мыслить ценностями стало делом привычным. … *Науку полагают свободной от ценностей, всякое оценивание относя в сторону мировоззрения.* Ценность, как и все ценностное, становится позитивистской заменой метафизического» (с.30). И далее: «Ценность есть ценность, пока она признается и значима (Der Wert ist Wert, insofern er gilt)» (с.31).

38. *Winogradsky S.N.* Sur la classification des bacteries // Ann. Inst. Pasteur. 1952. V.82. P. 125-131.

39. *Заварзин Г.А.* Естественные классификации бактерий // *Заварзин Г.А.* Какосфера. Философия и публицистика. М.: Ruthenica, 2011.(460 с.). С.425-459.

40. *Омелянский В.Л.* Основы микробиологии. 9е издание, пересмотренное и дополненное Б.Л. Исаченко и Б.П. Эбертом. М.: Учпедгиз, 1941. 416 с.

41. *Стейниер Р., Эдельберг Э., Ингрэм Дж.* Мир микробов. (Перевод с англ.). В 3 тт. М.: Мир, 1979.

42. Bergey's Manual of determinative bacteriology; 6th edition. / *Bread R.S., Murray E.G.D. and Hitchens A.P.*, eds. Baltimore: The Williams and Wilkins Co, 1948.

43. *Zavarzin G.A., Stackebrandt E., Murray R.G.E.* A correlation of phylogenetic diversity in the Proteobacteria with the influences of ecological forces // Can.J.Microbiol. 1990. V.37. P. 1-6.

44. *Линней К.* Философия ботаники. М.: Наука, 1989. (Перевод издания 1751г.).

«Все, что встречается на земле, принадлежит *элементам* и *натуралиям*. *Элементы* просты, *натуралии* сложны благодаря божественному искусству. Натуралии распределяются по трем царствам природы: *камней, растений, животных*» (с.9). Х.Вольф употреблял вместо «натуралий» более обобщенное понятие «составных вещей» (Zusammengesetztedinge).

45. *Ohmoto H., B.Runntgar, L.R.Kump, M.L.Fogel, B.Ramber, A.D.Anbar, P.L.Knauth, D.R.Lowe, D.Y.Sumner, Y.Watanabe.* Biosignatures in ancient rocks: a summary of discussions at a field workshop on biosignatures in ancient rocks // Astrobiology. 2008. V.8. №5. P. 883-907.

46. *Розанов А.Ю., Заварзин Г.А.* Бактериальная палеонтология // Вестник РАН. 1997. Т.67. №3. С.241-245.

47. The timetree of life / *Blair S.B., Kumar S.*(eds.), 109 authors. N.Y.: Oxford Univ. Press, 2009. 550p.

48. *Сергеев В.Н., Семихатов МА., Федонкин М.А.* и др. Основные этапы развития докембрийского органического мира: сообщение 1. Архей и ранний протерозой // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2007. Т.15. С.23-28.

49. *Сергеев В.Н., М.А.Семихатов, М.А.Федонкин, Н.Г.Воробьева.* Основные этапы развития докембрийского органического мира: сообщение 2. Поздний протерозой // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2010. Т.18. С. 3-34.

50. *Заварзин Г.А.* Начальные этапы эволюции биосферы // Вестник РАН. 2010. Т.80. №12. С.1085-1098.

51. *Адушкин В.А., Витязев А.В., Печерникова Г.В.* В развитие теории происхождения и ранней эволюции Земли // В кн.: Проблемы зарождения и эволюции биосферы/ *Галимов Э.М.* (ред.). М.: Книжный дом «Либроком», 2008. С.275-296.

52. *Вернадский В.И.* Биосфера. Л.: 1926.

53. *Виноградский С.Н.* Микробиология почвы. Проблемы и методы. Пятьдесят лет исследований. М.: Изд. АН СССР, 1952. 524с.

54. *Heidegger M.* Was ist Metaphysk? Frankfurt a. M.: Klosterman. 15 Auflage. 1998.

55. *Заварзин Г.А., Жилина Т.Н., Пикута Е.В.* Вторичные анаэробы в галоалкалофильном сообществе озер Тувы. Микробиология. 1996. Т.65. С. 546-553;

Пикута Е.В., Лысенко А.М., Жилина Т.Н. Распространение *Desulfonatronovibrio hydrogenovorans* в содовых озерах Тувы // Микробиология. 1997. Т.66. С.262-268;

Zhilina T.N., Zavarzin G.A., Rainey F.A., Pikuta E.V., Osipov G.A., Kostrikina N.A. Desulfonatronovibrio hydrogenovorans gen. nov., sp. nov , an alkaliphilic sulfate-reducing bacterium // IJSB. 1997. V.47. P.144-149;

56. *Zavarzin G.A.* On geographic and biospheric approach to the evolution of microbial communities // Paleontology. 1996. V.30. P. 648-656.

57. *Nichols G.* Sedimentology and stratigraphy. 2nd edition. Chichester: Wiley-Blackwell, 2009. 419p.

58. *Заварзин Г.А.* Планета бактерий // Вестник РАН. 2008. Т. 78 №4. С. 328-336.

59. *Лейн А.Ю, Иванов М.В.* Биогеохимический цикл метана в океане/ *Лисицын А.П.* (ред). М.: Наука, 2009. 576 с.

60. *Canfield D.E.* A new model for Proterosoic ocean chemistry // Nature. 1998. V.386. P.450-453.

61. *Zavarzin G A.* Microbial Cycles // In: Encyclopedia of Ecology, 5 vols. / *Jørgensen S. E., Brian D. F.* (eds.). V.3. Global Ecology. Oxford: Elsevier, 2008. P. 2335-2341.

62. *Заварзин Г.А.* Литотрофные микроорганизмы. М.: Наука, 1972. 322 с.

63. *Заварзина А.Г.* Реконструкция возникновения палеопочв на основе современных процессов гумусообразования // В кн.: Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. М.: ПИН РАН, 2010. С. 36-75.

64. *Vanderbroucke M., Largeau S.* Kerogen origin, evolution and structure // Organic geochemistry. 2007. V.38. P. 719-833.

65. *Thomazo C., Pinti D.L., Busigny V., Ader M., Hashizume K., Philippot P.* Biological activity and the Earth's surface evolution: insights from carbon, sulfur, nitrogen and iron stable isotopes in the rock record // C.R. Paleovol. 2009. V.8. P. 665-678.

66. Kinetics of water-rock interaction / *Brantley S.L., Kubicki F.D., White A.F.* (eds). Springer, 2008.

67. *Крюков В.Р., Савельева М.Д., Пушева М.А. Calderobacterium hydrogenovorans*: gen. nov. and sp. nov., экстремально термофильная водородная бактерия и ее гидрогеназная активность // Микробиология. 1983. Т.52. С.611-618.

68. *Заварзин Г.А., Карпов Г.А., Горленко В.М., Головачева Р.С., Герасименко Л.М., Бонч-Осмоловская Е.А., Орлеанский В.К.* Кальдерные микроорганизмы / *Заварзин Г.А* (отв. ред.). М.: Наука, 1989. 120 с.

69. *Герасименко Л.М, Заварзин Г.А*. Обмен H_2, CO_2, O_2, CH_4 в цианобактериальных сообществах // Микробиология. 1982. Т.51. С.718-722.

70. *Савельева Н.Д., Пушева М.А., Палеева М.А., Семенов Я.В., Крюков В.Р., Заварзин Г.А.* Штамм *Calderobacterium hydrogenophilum* - продуцент цитохрома С. / Авт.свид. д.с.п., № 3871194/28-13.

71. *Ножевникова А.Н., Ягодина Т.Г.* Термофильная ацетатиспользующая метанобразующая бактерия // Микробиология. 1963. Т.52. С.477-481.

72. Заварзин Г.А., Васильева Л.В., Трыкова В.В. Об участии микроорганизмов в поствулканических процессах // Изв.АН СССР, сер.биол. 1967. №4. С. 605-611.

73. *Бонч-Осмоловская Е.А., Заварзин Г.А.* Термофильные бактерии, восстанавливающие серу, и формирование ими геохимического барьера // В кн.: *Заварзин Г.А.* и др. Кальдерные микроорганизмы. М.: Наука, 1989. С. 98-112;

Светличный В.А., Слесарев А.И., Светличная Т.П., Заварзин Г.А. Caldococcus litoralis gen.nov., sp.nov. - новая морская экстремально термофильная архебактерия, восстанавливающая элементарную серу // Микробиология. 1987. Т.56. №5. С. 831-838.

74. *Светличный В.А., Соколова Т.Г., Герхардт М., Заварзин Г.А.* Новая группа анаэробных термофильных карбоксидобактерий // ДАН СССР. 1990. Т.314. №3. С. 742-744.

75. *Слободкин А.И., Ерощев-Шак В.А., Кострикина Н.А., Лаврушин В.Ю., Дайняк Л.Г., Заварзин Г.А.* Образование магнетита термофильными анаэробными микроорганизмами // Доклады АН. 1995. Т.345. С.694-697.

76. *Заварзин Г.А., Карпов Г.А.* Роль бактериальных факторов в современном гидротермальном минералообразовании кальдеры Узон // ДАН СССР. 1983. Т.264. №1. С. 244-247.

77. *Карпов Г.А., Ерощев-Шак В.А., Заварзин Г.А.* Роль биогенного фактора в формировании среды зоны аргиллизации в областях разгрузки современных гидротермальных систем и сольфатарных полей // Вулканология и сейсмология. 1984. №2. С.64-74.

78. *Светличный В.А., Светличная Т.П., Черных Н.А., Заварзин Г.А. Anaerocellum thermophilum* gen.nov.sp.nov. – экстремально термофильная целлюлозолитическая эубактерия из горячих источников Долины Гейзеров // Микробиология. 1990. Т.59. №5. С. 871-879.

79. *Аксенова Е.Ю., Светличный В.А., Заварзин Г.А. Spirochaeta thermophila* sp.nov. – новая термофильная спирохета, выделенная из прибрежных гидротерм о. Шиашкотан // Микробиология. 1990. №6. С.1050-1057.

80. *Бонч-Осмоловская Е.А.* Высокотемпературные глубинные микробные сообщества – возможный аналог древнейших экосистем.? // В кн: Проблемы происхождения жизни. М.: ПИН РАН, 2009. (258 с.). С. 202-214.

81. *Заварзин Г.А., Крылов И.Н.* Циано-бактериальные сообщества - колодец в прошлое // Природа. 1983. №3. С.59-68.

82. *Раабен М.Е., Орлеанский В.К.* Строматолиты – живые буквы каменной летописи Земли // Природа. 1998. №11. С.68 – 85.

83. *Герасименко Л.М.* Актуалистическая палеонтология циано-бактериальных сообществ. Научный доклад докторской диссертации. М., 2002.

84. *Сергеев В.Н., Нолл Э.Х., Заварзин Г.А.* Первые три миллиарда лет жизни: от прокариот к эвкариотам // Природа. 1996. N6. С. 54-67.

Сергеев В.Н., Герасименко Л.М., Заварзин Г.А. Протерозойская история цианобактерий и их современное состояние // Микробиология. 2002. Т.71. №6. С.725-740.

85. *Simankova V., Chernich N.A., Osipov G.A., Zavarzin G.A. Halocella cellulolytica* gen.nov.,sp.nov., a new obligately anaeroboc, halophilic, cellulolytic bacterium // Syst. and Appl. Microbiol. 1993. V.16.№ 3. P. 385-389;

Симанькова М.В., Заварзин Г.А. Анаэробное разложение целлюлозы в озере Сиваш и гиперсоленых лагунах Арабатской косы // Микробиология. 1992. Т. 61. С.288-293.

86. *Oren A. Clostridium lortetii* sp. nov., a halophilic obligately anaerobic bacterium producing endospore with attached gas vacuoles // Arch. Microbiol. 1983. V. 136. P.42-48.

87. *Zeikus J.G., Hegge P.W., Tompson T.E., Phelps T.Y., Langworthy T.A.* Isolation and description of *Haloanaerobium praevalens*, gen.nov. and sp. nov., an obligately anaerobic halophile common to Great Salt Lake sediments // Curr. Microbiol. 1983. V.9. P.225-234.

88. *Oren A., Paster B.J., Woese C.R. Haloanaerobiaceae*: a new family of moderately halophilic, obligately anaerobic bacteria // Syst. Appl. Microbiol. 1984. V. 5. P. 71-80.

89. *Tourova T.P., Boulygina E.S., Zhilina T.N., Hanson R., Zavarzin G.A.* Phylogenetic study of haloanaerobic bacteria by 16S Ribosomal RNA sequences analysis // System. Appl. Microbiol. 1995. V.18. P.189-195;

Rainey F.A., Zhilina T.N., Boulygina E.S., Stackebrandt E., Tourova T.P., Zavarzin G.A. The taxonomic status of the fermentative halophilic anaerobic bacteria: description of *Haloanaerobiales* ord. nov., *Halobacteroidaceae* fam. nov., *Orenia* gen.nov. and further taxonomic rearrangement at the genus and species level // Anaerobe. 1995. V.1. P.185-199.

90. *Oren A.* Change of the names *Haloanaerobiales*, *Haloanaerobiaceae*, and *Haloanaerobium* to *Halanaerobiales, Halanaerobiaceae*, and *Halanaerobium*, respectively and further nomenclatural changes within the order *Halanaerobiales* // Int.J. Syst. Evol. Microbiol. 2000. V.50. P. 2229-2230.

91. *Жилина Т.Н., Заварзин Г.А.* Новая экстремально галофильная гомоацетатная бактерия *Acetohalobium arabaticum* gen.nov. sp.nov. // ДАН СССР. 1990. Т.311. №3. С.745-747;

Кевбрин В.В., Жилина Т.Н., Заварзин Г.А. Физиология гомоацетогенной бактерии *Acetohalobium arabaticus* // Микробиология. 1995. Т.64. С.134-138.

92. *Zhilina T.N., Zavarzina D.G., Tourova T.P.* Isolation of the first hydrogenotrophic alkaliphilic homoacetogenic bacterium from the soda lakes Tanatari (Altay Region, Russia) // 8th Int. Congress on Extremophiles, 12-16 Sept. 2010. Ponta Delgada, Azores. P.240.

93. *Жилина Т.Н., Заварзин Г.А*. *Halobacteroides lacunaris* - новый сахаролитический анаэробный экстремально галофильный организм из лагунного гиперсоленого оз.Чокрак // Микробиология. 1990. Т.60. №4. С.714-724.

94. *Жилина Т.Н.* Новая облигатно галофильная метанобразующая бактерия // Микробиология. 1993. Т.52. С.375-382;

Wilharm T., Zhilina T.N., Hummel P. DNA-DNA homology of methylotrophic halophilic methanogenic bacteria and transfer of *Methanococcus halophilus* to the genus *Methanohalophilus* as *Methanohalophilus halophilus* comb. nov. // Int. J. Syst. Bacteriol. 1991. V.41. P.558-562.

95. *Жилина Т.Н., Заварзин Г.А*. *Methanohalobium evestigatus* n.gen., n.sp. - экстремально-галофильная метанобразующая архебактерия // ДАН СССР. 1987. Т. 293. №2. С.464-468.

96. *Ollivier B., Hatchikian C.E., Prencier G., Guezennec J., Garcia J.L. Desulfohalobium retbaense* gen.nov. sp.nov., a halophilic sulphate-reducing, salt-requiring bacterium from sediments of a hypersaline lake in Senegal // Int. J. Syst. Bacteriol. 1991. V.41. P.74-81.

97. *Zavarzin G.A.* Archaeobacteria in microbial communities // Журн.общ.биол. 1991. Т.52. №3. С.293-318.

98. *Жилина Т.Н., Заварзин Г.А*. Анаэробные бактерии-деструкторы в галофильном цианобактериальном сообществе // Журн.общ.биол. 1991. Т.52. №3. С.302-318;

Zhilina T.N., Zavarzin G.A. Extremely halophilic methylotrophic anaerobic bacteria // FEMS Microbiol. Revs. 1990. V. 87. P. 315-322;

Заварзин Г.А., Герасименко Л.М., Жилина Т.Н. Цианобактериальные сообщества лагун Сиваша. // Микробиология. 1993. Т. 62. С. 113-1126;

Жилина Т.Н. Галофильное метанобразующее сообщество микроорганизмов. Научный доклад докторской диссертации. М., 1992.

99. *Деткова Е.Н.* Физиология, биохимия и биоэнергетика галофильных и алкалофильных ацетогенных бактерий. Дисс. канд. биол. наук. Библ ИНМИ РАН. М., 2003;

Деткова Е.Н. Осмоадаптация галоалкалофильных бактерий из содовых озер // В кн. Алкалофильные микробные сообщества. Труды ИНМИ РАН. Т. 14. М., 2007. С.348-373.

100. *Zhilina T.N., Detkova E.N., Rainey F.A. Natroniella acetigena* gen. nov., sp. nov., an extremely haloalkaliphilic, homoacetic bacterium, a new member of *Haloanaerobiales* // Curr. Microbiol. 1996. V.32. P.320-326;

Пушева М.А., Питрюк А.В., Деткова Е.Н., Заварзин Г.А. Биоэнергетика ацетогенеза экстремально алкалофильных гомоацетатных бактерий *Natroniella acetigena* и *Natronoincola histidinovorans* // Микробиология. 1999. Т.68. №5. С.651-656.

101. *Пушева М.А., Питрюк А.В., Заварзин Г.А.*. Na^+ и H^+-зависимый синтез АТФ у экстремально алкалофильных анаэробов // Доклады Академии наук. 2000. Т.374. №6. С.833-835.

102. *Arp G., Reimer A., Reitner J.* Photosynthesis induced biofilm calcification and calcium concentrations in Phanerozoic oceans // Science. 2001. V.292. P.1701-1704.

103. *Заварзин Г.А., Орлеанский В.К., Герасименко Л.М., Пушко С.Н., Ушатинская Г.Т.* Лабораторные модели циано-бактериальных матов щелочного геохимического барьера // Микробиология. 2003. Т.72. №1. С.93-98.

104. *Пронина Н.А.* Организация и физиологическая роль CO_2-концентрирующего механизма при фотосинтезе водорослей // Физиология растений. 2000. Т.47. С.706-714.

105. *Куприянова Е.В, Маркелова А.Г., Лебедева Н.В., Герасименко Л.М., Заварзин Г.А., Пронина Н.А.* Карбоангидраза алкалофильной цианобактерии *Microcoleus chthonoplastes //* Микробиология. 2004. Т.73. С.307-311.

106. *Герасименко Л.М., Орлеанский В.К.* Актуалистическая палеонтология цианобактерий // Труды Института микробиологии РАН им. С.Н.Виноградского. Т.12. М.: Наука, 2004. (423 с.). С.80–108.

107. Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / *Семихатов М.А., Чумаков Н.М.* (ред.). М.: Наука, 2004. 299с.

108. *Sahl J.W., Pace N.R., Spear J.R.* Comparative molecular analysis of endoevaporitic microbial communities // Appl.Environ.Microbiol. 2008. V.74. P.6444-6446.

109. *Богашева Л.Р*. Род галогенных вод в формировании месторождений полезных ископаемых М.: ГЕОС, 2007. 167с.

110. *Knauth L.P.* Temperature and salinity history of the Precambrian ocean: implications for the course of microbial evolution // Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology. 2005. V.219. P.53 - 69.

111. *Kempe S., Degens E.T*. An early soda ocean? // Chem. Geol. 1985. V.53. P.95-108.

112. *Заварзин Г.А.* Эпиконтинентальные содовые водоемы как предполагаемые реликтовые биотопы формирования наземной биоты // Микробиология. 1993. Т.62. С.789-800.

113. *Заварзин Г.А., Жилина Т.Н., Кевбрин В.В.* Алкалофильное микробное сообщество и его функциональное разнообразие // Микробиология. 1999. Т.68. С.579-599.

114. *Заварзин Г.А.* Образование содовых условий как глобальный процесс // В кн.: Алкалофильные микробные сообщества. Труды ИНМИ РАН. Т.14. М.: Наука, 2007. с.8-57. (С. 51).

115. *Заварзин Г.А.* Алкалофильное микробное сообщество как аналог наземной биоты протерозоя // В кн.: Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю.Розанова. М.: Т-во научных изданий КМК. 2006. С. 97-119.

116. *Zavarzin G.A., Zhilina T.N.* Anaerobic chemotrophic alkaliphiles // In: Journey to Diverse Microbial Worlds / *Seckbach J.* (ed). The Netherlands. Kluwer Academic Publishers. 2000. P. 191-208.

117. *Horikoshi K. Akiba T.* Alcalophilic microorganisms: a new microbial world. N.Y.: Springer, 1982. 213p.

118. Алкалофильные микробные сообщества. Труды Института микробиологии им. С.Н.Виноградского РАН. Т. 14. /*Гальченко В.Ф.* (ред.). М.,: Наука, 2007. 398 с.

119. *Намсараев З.Б., Горленко В.М., Намсараев Б.Б., Бархутова Д.Д.* Микробные сообщества щелочных гидротерм. Новосибирск: Изд. СО РАН, 2006. 108 с.

120. *Жилина Т.Н.* Хемотрофные анаэробы микробных сообществ содовых озер // В кн. Труды Института микробиологии им. С.Н.Виноградского РАН. Т.14./ *Гальченко В.Ф.* (ред.). М.: Наука, 2007. С.158-224.

121. *Zhilina T.N., Zavarzin G.A., Rainey F., Kevbrin V.V., Kostrikina N.A., Lysenko A.M. Spiroachaeta alkalica* sp.nov., *Spirochaeta africana* sp.nov., *Spirochaeta asiatica* sp.nov., alkaliphilic anaerobes from the continental soda lakes in Central Asia and East African Rift. // Int. J. Syst. Bacteriol. 1996. V.46. №1. P.305-312.

122. *Svetlitshnyi V., Rainey F., Wiegel J. Thermosyntropha lipolytica* gen. nov., sp. nov., a lipolytic, anaerobic, alkalitolerant, thermophilic bacterium, utilizing short-chain and long-chain fatty acids in syntrophic coculture with a methanogenic archaeum // Int. J. Syst. Bacteriol. 1996. V.46. P.1131-1137.

123. *Kevbrin V.V., Boltyanskaya Y., Garnova E., Wiegel J. Anaerobranca zavarzinii* sp.nov., an anaerobic alkalithermophilic bacterium isolated from Kamchatka thermal fields // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2008. V.58. P.1486-1491.

124. *Mesbah N., Hedrick D.B., Peacock A.D., Rohde M., Wiegel J. Natroanaerobius thermophilus* gen nov. sp.nov., a halophilic, alkalithermophilic bacterium from soda lakes of the Wadi An Natrun, Egypt, and proposal of *Natranaerobiaceae* fam.nov. and *Natrananaerobiales* ord.nov. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2007. V.57. P.2507-2512.

125. *Горленко В.М.* Аноксигенные фототрофные бактерии содовых озер // В кн: Алкалофильные микробные сообщества. Труды ИНМИ РАН. Т.14. 2007. С.348-373.

126. *Sorokin D.Y., Kuenen J.G.* Haloalkaliphilic sulfur-oxidizing bacteria in soda lakes // FEMS Microbiol. Rev. 2005 V.29. P. 685-702.

127. *Заварзина Д.Г., Колганова Т.В., Булыгина Е.С., Кострикина Н.А., Турова Т.П., Заварзин Г.А. Geoalkalibacter ferrihydriticus* gen.nov. sp.nov. – первый алкалофильный представитель сем.Geobacteraceae, выделенный из содового озера // Микробиология. 2006. Т.75. С.775-785.

128. *Lyons T.W., Gill B.J.* Ancient sulfur cycling and oxygenation of the early biosphere // Elements. 2010. V.6. P.93-99.

129. *Sogin M.L., Morrison H.G., Huber J.A., Welch D.M., Huse S.M., Neal P.R., Arrieta J.A., Herndl G.H.* Microbial diversity in the deep sea and underexplored «rare biosphere» // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2006. V.103. P. 12115-12120.

130. *Elshahed M., Youssef N.H., Spain A.M., Sheik C., Najar F.Z., Sukharnikov L.O., Roe B.A., Davis J.P., Schloss P.D., Bailey V.L., Krumholz L.R.* Novelty and uniknesss patterns of rare members of the soil biosphere // Appl. Environ. Microbiol. 2008. V.74. P. 5422-5428.

131. *Libes* S. Introduction to marine biogeochemistry. 2 ed. Amsterdam: Elsevier, 2009. 909 p.

132. *Заварзин Г.А.* Омброфилы – обитатели равнин. // Природа. 2009. №6. С.3-14.

133. *Komárek J., Anagnostidis K.* Cyanoprokaryota. 2 Teil. Oscillatoriales. Süβwasserflora von Mitteleuropa. Begründet von A.Pascher. Продолжающееся издание. Тома 19/1, 19/2: 19/1. 1Teil Chroococcales. München : Elsevier, 1998 – 548 p. 19/2 2 Teil Oscillatoriales. Heidelberg: Spektrum Akademische Verlag, 2005 . – 759 p.;

Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Синезеленые водоросли // В кн. Определитель пресноводных водорослей СССР / Голлербах М.М. (ред). М.: ГИЗ «Советская наука», 1953. 652 с.

134. *Кузнецов С.И.* Микрофлора озер и её геохимическая деятельность. Ленинград: Наука, 1970. 440 с.

135. *Заварзин Г.А., Алексеева Т.В.* Лужа: омброфильное циано-бактериальное сообщество. // Микробиология. 2009. Т.78. №4. С.1-6.

136. Структурно-функциональная организация фитоценозов на Крайнем Севере/ *Гецен М.В., Назаров С.К.* (ред.). Коми Научный центр УрО РАН, Сыктывкар, 1994. 152 с.

137. *Заварзин Г.А, Дедыш С.Н.* Микробные процессы в болотных экосистемах: изменение природных вод под влиянием деятельности микроорганизмов //В кн: Изменение окружающей среды и климата. Программа №16 Президиума РАН / *Лаверов Н.П.*, ред. Том IV. Процессы в биосфере: изменения почвенно-растительного покрова и территориальных вод РФ, круговорот веществ под влиянием глобальных изменений климата и катастрофических процессов. М.: Изд. «Пробел», 2008. С.80-97.

138. *Заварзин Г.А., Заварзина А.Г.* Ксилотрофы и микофильные бактерии при образовании дистрофных вод //Микробиология. 2009. Т.78. №6. С.805-813.

139. *Зайчикова М.В.* Диссипотрофные бактерии ксилотрофного сообщества в пресноводных экосистемах. Автореферат канд. дисс. М., 2011.

140. *Vasylieva L.V., Omelchenko M.A., Berestovskaya Yu.Yu., Lysenko A.M., Abraham W.R.*, *Dedysh S.N., Zavarzin G.A.* New psychro-active representative of the genus *Asticcacaulis*, *Asticcacaulis benevestidus* sp.nov., isolated from tundra soil // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2006. V. 56. P.2083-2088;

Куличевская И.С., Зайчикова М.В., Деткова Е.Н., Дедыш С.Н., Заварзин Г.А. Larkinella arboricola sp. nov. – новая спиралеобразующая бактерия филогенетической группы *Bacteroidetes*, выделенная из микробного сообщества разлагающейся древесины. Микробиология. 2009. Т.78. №6. С.780–785;

Дедыш С.Н., Куличевская И.С. Планктомицеты: загадочные красавцы из мира бактерий //. Природа. 2010. №5. С.27–35.

141. *Куличевская И.С., Белова С.Э., Комов В.Т., Дедыш С.Н., Заварзин Г.А.* Анализ филогенетического состава бактериальных сообществ малых лесных озер и верховых болот на водосборах Верхней Волги // Микробиология. (в печати).

142. *Штина Э.А., Голлербах М.М.* Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143с.

143. *Potts M.* Dessication tolerance of prokaryotes // Microbiol. Rev. 1994. V.58. P.755-805.

144. *Heckman D.S., Geiser D.M., Eidell B.R., Stauffer R.L., Kardos N.L., Hedges S.B.* Molecular evidence for early colonization of land by fungi and plants // Science. 2001. V.293. P. 1129.

145. *Retallack G.J.* Cambrian-Ordovician non-marine fossils from South Australia // Alcheringa. 2009. V.33. P. 355-391.

146. *Зенова Г.М., Омарова Е.О., Курапова А.И., Орлеанский В.К., Шадрин Н.В.* Модельные ассоциации Cyanoprokaryota и актиномицетов. // Альгология. 2010. Т.20. № 3. С. 312 – 318.

147. Biological Soil Crusts: Structure, Function and Management / *Belnap J., Lange O.I* (eds). Berlin-Heidelberg:, Springer-Verlag, 2001. 503p.

148. *Wynn-Wiliams D.D.* Cyanobacteria in deserts – life at the limit? // In: The ecology of cyanobacteria / *Whitton B.A., Potts M.*. (eds). Kluwer Acad. Publ., 2000. P. 341-366.

149. *Sanders W.B, Moe R.L., Ascaso C.* The intertidal marine lichen formed by the pyrenomycete fungus *Verrucaria tavarensiae* (Ascomycotina) and the brown alga *Petroderma muculiforme* (Phaeophyceae): thallus organization and symbiont interaction // American J. of Botany. 2004. V.91. №4. P. 511-522.

150. *Pereira S., A.Zille, Micheletti E., Moradas-Ferreira P., De Phillipps R., Tamagnini P.* Complexity of cyanobacterial exopolysaccharides: composition, structures, inducing factors and putative genes involved in their biosynthesis and assembly // FEMS Microbiol. Rev. 2009. V.33. P. 917-941.

151. *Заварзин Г.А.* Бактерии и состав атмосферы. М.: Наука, 1984. 189с.

152. *Пиневич А.В., Аверина С.Г.* Оксигенная фототрофия. СПб.: Изд. СПбГУ, 2002. 236 с.

153. *Сергеев В.Н.* Окремненные микрофоссилии докембрия: природа. классификация и биостратиграфическое значение // Труды ГИН. Вып. 567, М.: ГЕОС, 2006. 280 с.

154. *Заварзин Г.А., Бонч-Осмоловская Е.А*. Микробиологическое получение топлив // Микробиология. 1977. Т.46. №6. С. 988-996;

Бонч-Осмоловская Е.А. Взаимоотношение микроорганизмов в метанобразующей популяции. Рукопись кандидатской диссертации. М., 1978. – 143 с. Библ. ИНМИ РАН.

155. *Жилина Т.Н., Заварзин Г.А.* Сравнительная цитология метаносарцин с описанием *Methanosarcina vacuolata* sp.nov. // Микробиология. 1979. Т.48. №2. С. 279-285.

156. *Жилина Т.Н., Заварзин Г.А.* Трофические связи между метаносарциной и ее спутниками // Микробиология. 1973. Т.42. №2. С.266-273.

157. *Жилина Т.Н., Заварзин Г.А.* Микоплазма в культурах метаносарцины // Микробиология. 1979. Т.48. №3. С. 558-560.

158. *Ножевникова А.Н., Чудина В.И.* Морфология термофильной ацетатной метановой бактерии *Methanothrix thermophila* n.sp. // Микробиология. 1984 . Т.53. С. 756-760.

159. *Заварзин Г.А., Коцюрбенко О.Р., Соловьева Т.И., Ножевникова А.Н.* Температурный порог при развитии метаногенного или ацетогенного микробного сообщества из почвы тундры // Доклады РАН. 1993. Т. 329. №6. С. 116-118.

160. *Коцюрбенко О.Р., Ножевникова А.Н., Заварзин Г.А.* Анаэробное разложение органического вещества психрофильными микроорганизмами // Журнал общей биологии. 1992. Т.53. С.159-175.

161. *Жилина Т.Н., Заварзин Г.А*. Образование метана при низкой температуре чистой культурой метаносарцины // ДАН СССР. 1991 Т.317. №5. С. 1242-1245.

162. *Kotsurbenko O.R., Simankova M.V., Nozhevnikova A.N., Zhilina T.N., Bolotina N.P., Lysenko A.M., Osipov G.A.* New species of psychrophilic acetogens: *Acetobacterium bakii* sp. nov., *A.paludosum* sp.nov., *A.fimetarium* sp.nov. // Arch. Microbiol. 1995. V.163. P.29-34.

163. *Kotsurbenko O.R.* Trophic interactions in the methanogenic microbial community of low-temperature terrestrial ecosystems // FEMS Microbiol. Ecology. 2005. V.53. P. 3-13.

164. *Боднар И.В.* Роль водорода в регуляции обмена микробных сообществ. Рукопись кандидатской диссертации. М., 1988. 128 с. Библиотека ИНМИ РАН.

165. *Заварзин Г.А.* Принадлежность водородных бактерий и карбоксидобактерий к микрофлоре рассеяния. // Микробиология. 1976. Т.46. №3. С.20-22.

166. *Заварзин Г.А.* Водородные бактерии и карбоксидобактерии. М.: Наука, 1978. 205 с.

167. *Заварзин Г.А.* Микробиология XXI веку. «Знание», сер. биол. М., 1981.

168. *Волова Т.Г. , Севастьянов В.И., Шишацкая Е.И.* Полиалканоаты (ПОА) – биоразрушаемые полимеры для медицины. Новосибирск: изд. СО РАН, 2003. 330с.

169. *Намсараев Б.Б., Заварзин Г.А.* Трофические связи в культуре, окисляющей метан // Микробиология. 1972. - Т.41. №6. С. 999-1006.

170. *Намсараев Б.Б., Заварзин Г.А.* Потенциальная способность микрофлоры низового болота к потреблению горючих газов. Микробиология. 1974 . Т. 43. №2. С. 338-342.

171. *Намсараев Б.Б.* Взаимоотношения микроорганизмов при окислении метана. Рукопись кандидатской дисс. М., 1974. – 131 с. Библ. ИНМИ РАН.

172. *Омельченко М.В.* Психрофильный метанотроф и его спутники. Рукопись кандидат. дисс. М., 1994. - 133с. Библ. ИНМИ РАН.

173. *Омельченко М.В., Савельева Н.Д., Васильева Л.В., Заварзин Г.А.* Психрофильное метанотрофное сообщество из почвы тундры // Микробиология. 1992. Т.61. №6. С. 1072-1077.

174. *Берестовская Ю.Ю., Васильева Л.В., Честных О.В., Заварзин Г.А.* Метанотрофы психрофильного микробного сообщества заполярной тундры России // Микробиология. 2002. Т. 71. №4. С. 538-544.

175. *Заварзин Г.А.* Микробный цикл метана в холодных условиях // Природа. 1995. № 6. С. 3-14.

176. *Zavarzin G.A.* Soehngen psychrophilic cycle // Ecol.Chem. 1995. V.4. №1. P.3-12.

177. *Dedysh S.N., Panikov N.S., Liesack V.* et al. Isolation of acidophilic methane-oxidizing bacteria from northern peat wetlands // Science. 1998. V.282. P.281-284.

178. *Дедыш С.Н.* Ацидофильные метанотрофные бактерии. Рукопись докторской диссертации. М., 2005. –235с. Библ. ИНМИ.

179. *Dedysh S.N., Berestovskaya Yu.A., Vasylieva L.V., Belova S.E., Khmelenina V.N., Suzina N.E., Trotsenko Yu.A., Liesack W., Zavarzin G.A. Methylocella tundrae* sp.nov., a novel methanotrophic bacterium from tundra wetlands // Int.J.Syst.Evol. Microbiol. 2004. V.54. C.151-156.

180. *Kulichevskaya I.S., Ivanova A.O., Belova S.E., Baulina O.I., Bodelier L.E., Rijpstra W.I.C., Dampste J.S.S., G.A.Zavarzin, S.N.Dedysh. Schlesneria paludilcola* gen. nov., sp.nov. the first acidophilic member of the order *Planctomycetales*, from *Sphagnum*-dominated boreal wetlands // Int. J. Syst. Evolut. Microbiology. 2007. V.57. P.2680-2687.

181. *Заварзин Г.А., Санжиева Э.У.* Окисление окиси углерода *Seliberia carboxydohydrogena //* ДАН СССР. 1971. Т. 196. №4. С. 956-958.

182. *Ножевникова А.Н., Заварзин Г.А*. К таксономии СО-окисляющих бактерий // Изв.АН СССР сер. биол. 1974. №3. С. 436-439.

183. *Zavarzin G.A., Nozhevnikova N.A*. CO-oxidizing bacteria // In: Microbial production and utilization of gazes. Akad.Wissensch zu Göttingen, 1974. P. 207-213.

184. *Nozhevnikova N.A, Zavarzin G.A*. Aerobic carboxydobacteria // Microbial Ecology. 1977. V.3. P. 305-326.

185. *Ножевникова А.Н., Юрганов Л.И.* Цикл атмосферной окиси углерода и использование ее бактериями // В кн. Роль микроорганизмов в круговороте газов в природе / ред. *Заварзин Г.А.* М.: Наука, 1979. С.178-204.

186. *Светличный В.А., Соколова Т.Г., Герхардт М., Заварзин Г.А.* Новая группа анаэробных термофильных карбоксидобактерий // ДАН СССР. 1990. Т.314. №3. С. 742-744.

187. *Svetlichny V.A, Sokolova T.G., Gerchardt M., Ringpfeil M., Kostrikina N.A., Zavarzin G.A. Carboxydothermus hydrogenoformans* gen.nov.,sp.nov., a new CO-utilizing thermophilic anaerobic bacterium from hydrothermal environments of Kunashir Island // System. Appl. Microbiol. 1991. V.14. P. 254-260.

188. *Svetlichny V.A., Sokolova T.G., Gerchardt M., Kostrikina N.A., Zavarzin G.A.* Anaerobic extremely thermophilic caroxydotrophic bacteria in hydrotherms of Kuryl islands // Microbial.Ecol. 1991. V. 21. P. 1-10.

189. *Соколова Т.Г.* Термофильные гигрогенотрофные карбоксидотрофные прокариоты. Рукопись докт. дисс. М., 2007. Библ. ИНМИ РАН.

190. *Пиневич А.В.* Микробиология железа и марганца. СПб.: Изд.СПбГУ, 2005. 374 с.

191. *Дроздовская А.А.* // В кн. Жизнь: происхождение и эволюция в энерговзаимодействиях Земли с космосом. Киев, 2009. С.50-86.

192. *Добрецов Н.Л.* О ранних стадиях эволюции геосферы, биосферы и проблемах ранних оледенений // Проблемы происхождения жизни. М.: ПИН РАН, 2009. С.168-184.

193. *Перфильев Б.И., Габе Д.Р.* Капиллярные методы изучения микроорганизмов. М.- Л.: Изд. АН СССР, 1961. 534 с.

194. *Заварзин Г.А.* Симбиотическая культура нового марганецокисляющего организма // Микробиология. 1961. Т.30. №4. С. 393-395.

195. *Заварзин Г.А.* Симбиотическое окисление марганца двумя видами *Pseudomonas* sp. // Микробиология. 1962. Т.31. №4. С. 336-338.

196. *Zavarzin G.A. Metallogenium symbioticum* // Ztschr. allg. Mikrobiologie. 1964. V.4, №.5. P390–395

197. *Заварзин Г.А, Епихина В.В.* Симбиотический рост *Metallogenium //* ДАН СССР. 1963. Т.148. №4. С. 933-934.

198. *Zavarzin G.A. Hirsch P.* Genus *Metallogenium* Perfiliev and Gabe, 1961 // in: Bergey's Manual of Determinative Bacteriology, 8th edition / *Buchanan R.E., Gibbons N.E*., eds. Baltimore: The Williams and Wilkins Co, 1974. P.163-164.

199. *Awramik S.M., Barghoorn E.S.* The Gunflint microbiota // Precambrian Research. 1977. V.20. P.357-374.

200. *Larsen E.L., Sly L.I., McEwan A.G.* Manganese (II) absorption and oxidation by whole cells and a membrane fraction of *Pedomicrobium* sp. ACM 3067 // Arch. Microbiol. 1999. V.171. P.257-264.

201. *Ridge J.P., Lis M., Larsen E.I., Fegan M., McEwan A.G, Sly L.I.* A multicopper oxidase is essential for manganese oxidation and laccase-like activity in *Pseudomonas* sp. ACM 30676 // Environ.Microbiol. 2007. V, 9. P. 944-953.

202. *Anderson C.R., Dick G.J., Chu M.-L., Bräuer S, Cho J.C., Tebo B.M. Aurantimonas manganoxidans* sp.nov and *Aurantimonas litoralis* sp.nov representatives of a globally distributed clade of Mn-oxidizing *Alphaproteobacteria* from the order *Rhizobiales* // Geomicrobiol. J. 2009. V.26. P.189-198.

203. *Johnson H.A., Tebo B.M.* In vitro studies indicate a quinone is involved in bacterial Mn(II) oxidation // Arch. Microbiol. 2008. V.189. P. 59-69.

204. *Балашова В.В., Заварзин Г.А.* Окисление железа *Mycoplasma laidlawii //* Микробиология. 1972. Т.41. №5. С. 909-911.

205. *Балашова В.В., Заварзин Г.А*. Анаэробное восстановление окисного железа водородной бактерией // Микробиология. 1979. Т.48. №5. С.773-778.

206. *Слободкин А.И.* Термофильные железовосстанавливающие прокариоты. Рукопись докт. дисс. М., 2008. – 336 с. Библ. ИНМИ РАН.

207. *Konhauser K.* Introduction to geomicrobiology. Oxford: Blackwell Publ., 2007. 425 p.

208. *Allwood A.C., Walter M.R., Burch I.W., Kamber B.S.* 3.43 billion-year old stromatolite reef from Pilbara Craton of Western Australia: ecosystem insights to early life on Earth // Precambrian Res. 2007. V.158. P.198-227.

209. *Богатиков О.А., Коваленко В.И., Шарков Е.В.* Магматизм, тектоника, геодинамика Земли: связь во времени и в пространстве // Труды Института геологии руд, месторождений, петрографии, минералогии и геохимии РАН: новая серия. вып. 3 М.: Наука, 2010. – 606 с.

Авторы утверждают: Континентальная кора Земли на 70-80% образована породами архея. Первичная сиалическая кора была многократно переработана, что приводило к «обнулению» изотопных хронометров, из-за чего создается впечатление о более позднем происхождении сиалического вещества архейской коры. Следствием образования коры должна была быть мощная дегазация. Она происходила при формировании первичной коры 4,48-4,40 млрд лет и «тогда

появились атмосфера и гидросфера, объем которых не менялся существенно во времени». Таким образом, атмосфера и гидросфера являются древнейшими образованиями, сохранившимися на поверхности Земли. Вскоре после аккреции внешняя оболочка подверглась расплавлению. Затвердевание магматического океана привело к формированию сиалической первичной коры. «Биосфера могла возникнуть только на собственно геологической стадии развития Земли, после затвердевания глобального магматического океана и охлаждения её поверхности вплоть до возможности существования на ней, что имело место около 4,4 млрд лет назад» (с.351).

210. *Goncharova I.V., Gerasimenko L.M., Zavarzin G.A., Ushatsinskaya G.T.* Formation of mineral phosphate microtubes in the presence of halophilic cyanobacterium *Microcoleus chthonoplastes*. // Current Microbiol. 1993. V.27. P.187-190.

211. *Tice M.M., Lowe D.R.* Photosynthetic mats in the 3.416-Myr-old ocean // Nature. 2004. V.431. P.549-552.

212. *Розен О.М., Аббясов А.А., Аскаентова Н.В., Злобин В.Л., Мигдисов А.А., Сафронов В.Т., Толкачикова А.А., Трусов А.И., Чехович П.А., Ярошевский А.А*. Седиментация в раннем докембрии: типы осадков, метаморфизированные осадочные бассейны, эволюция терригенных отложений // Труды Геологического института, Вып. 569. М.: Научный мир, 2006. 400 с.