



Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН

**Институт микробиологии имени С.Н. Виноградского,
ФИЦ Биотехнологии РАН**

**Институт физико-химических
и биологических проблем почвоведения**

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

Институт вулканологии и сейсмологии ДВО РАН

БАКТЕРИАЛЬНАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

**Редактор
А.Ю. Розанов**

**Москва
2021**

УДК 551,553.2

ББК 28.1

Ж 68

ISBN 978-5-907366-01-5

БАКТЕРИАЛЬНАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ. Российская академия наук: Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка; Институт микробиологии имени С.Н. Виноградского, ФИЦ Биотехнологии; Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения; Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова; Институт вулканологии и сейсмологии ДВО РАН. Под ред. А.Ю. Розанова — М.: РАН, 2021 - 124 с.

В монографии изложены результаты многолетних разноплановых исследований по бактериальной палеонтологии, которые касались роли бактерий в пороодо- и рудообразовании земных отложений от древнейших до современных, включая и систему вечной мерзлоты. Для удобства или в помощь читающим, в книге первая глава посвящена описанию современных микроорганизмов.

Монография предназначена для широкого круга: палеонтологов, литологов, биологов, геологов. Кроме этого эта работа может служить прекрасным учебным пособием для студентов, магистрантов и аспирантов высших учебных заведений.

Коллектив авторов — М.М. Астафьева, Е.А. Жегалло,
Е.М. Ривкина, О.С. Самылина, А.Ю. Розанов, Л.В. Зайцева, В.В. Авдонин,
Г.А. Карпов, Н.Е. Сергеева

ISBN 978-5-907366-01-5

© Е.А. Жегалло, Е.М. Ривкина,
О.С. Самылина, А.Ю. Розанов, Л.В. Зайцева,
В.В. Авдонин, Г.А. Карпов, Н.Е. Сергеева. 2021

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие (<i>А.Ю. Розанов</i>)	4
Современные микроорганизмы (<i>О.С. Самылина</i>).....	6
Современная фоссилизация и гейзериты Камчатки (<i>Е.А Жегалло, Л.В. Зайцева, Г.А. Карпов, О.С. Самылина</i>).....	27
Экосистемы вечной мерзлоты — модель для астробиологии (<i>Е.М. Ривкина</i>).....	37
Раннедокембрийские ископаемые микроорганизмы (<i>М.М. Астафьева</i>).....	54
Раннедокембрийские коры выветривания (<i>М.М. Астафьева</i>).....	66
Бактериальный фактор и полезные ископаемые. Фосфориты Хубсугула как модельный объект (<i>Е.А. Жегалло</i>).....	73
Раннепротерозойские фосфориты Кольского полуострова (<i>М.М. Астафьева</i>)	82
Железистые кварциты (джеспилиты) (<i>М.М. Астафьева</i>).....	87
Железомарганцевые руды океанов (<i>Е.А. Жегалло, В.В. Авдонин, Н.Е. Сергеева</i>).....	101
Редкоземельно-ниобиевые руды Томтора (<i>Е.А. Жегалло, А.Ю. Розанов</i>).....	111
Уроки бактериальной палеонтологии (<i>А.Ю. Розанов</i>).....	115

ПРЕДИСЛОВИЕ

В 2002 году было опубликовано пособие по бактериальной палеонтологии для студентов. Это был опыт не самый неудачный, тем более что в его создании принимали участие известные исследователи в области палеонтологии древних толщ, включая наших зарубежных коллег (М. Велш, Ф. Вестал, Р. Хувер). Однако в момент создания этого пособия по бактериальной палеонтологии некоторые положения были не столь очевидными или недостаточно хорошо проработанными. Оценивая итоги бактериально-палеонтологических работ последнего десятилетия, возникла необходимость создать монографию, объединяющую полученные новые данные по бактериальной палеонтологии.

Первая глава посвящена подробному описанию современных микроорганизмов с учетом новейших данных. Она прекрасно проиллюстрирована рисунками, фотографиями и предваряет главы, посвященные различным бактериально-палеонтологическим исследованиям. Познакомившись с ней, будет проще читать последующие главы.

Специальная глава посвящена экосистемам вечной мерзлоты, в ней приведены новейшие данные по исследованию сохранения микроорганизмов при отрицательных температурах. Вечная мерзлота Земли может быть модельным объектом для астробиологии и выбора перспективных районов для поисков жизни на других планетах криогенного типа.

В результате многолетних бактериально-палеонтологических исследований различных горных пород были выбраны два модельных объекта, которые теперь являются эталонами при изучении различных геологических образцов в электронном сканирующем микроскопе. Первым модельным объектом стали раннекембрийские фосфориты Хубсугула, а вторым — современные гейзериты Камчатки, они вошли в данную работу отдельными главами, в которых основной упор был сделан на большой фактический материал — фотографии, полученные на электронном сканирующем микроскопе.

В связи с широким применением разных методов, в том числе электронной микроскопии, открылись возможности изучения органических остатков древних метаморфических пород, поскольку микронные и нанометровые размеры архейских и протерозойских организмов позволяли им часто сохраняться без существенных морфологических нарушений, что, естественно, дало возможность совершенно по-новому оценить состав древних биот и древних обстановок. Стало абсолютно ясно, что прав был В.И. Вернадский в том, что все осадочные породы формируются при том или ином участии бактерий и протистов. Очень важно заключение В.И. Вернадского, а затем Г.А. Заварзина и К. Вёзе, что первые биоты обязательно включали комплекс взаимосвязанных организмов.

Развитие работ по бактериальной палеонтологии привело к существенному удревнению первых находок многих групп организмов, включая эукариот, в том числе и многоклеточных. Так, например, бактериально-палеонтологические исследования древних кор выветривания показали, что жизнь на суше существовала уже в архее. Так, переизучение материалов Б.В. Тимофеева, препаратов, которые хранились в Институте геологии и геохронологии докембрия РАН в Санкт-Петербурге, показало, что его представление о раннем появлении эукариот было верным. Научная общественность в то время (1982) не была готова представить, что на Земле эукариоты появились сразу, когда появились осадочные породы, ознаменовавшие своим присутствием начало геологически документированной летописи Земли.

Важные результаты были получены при бактериально-палеонтологическом изучении джеспилитов. Вошедшие в учебные пособия многих стран популярные представления о резкой оксигенизации около 2,5 млрд лет назад не верны. Ошибка в характере оксигенизации атмосферы на этом рубеже особенно видна из того, что не учитывались джеспилиты Сибири, имеющие более молодой возраст (венд), а джеспилоиды и вовсе бывают девонскими.

Бактериально-палеонтологические исследования привели в ряде случаев к пересмотру палеогеографических построений, что тесно связано с необходимостью коренной ревизии некоторых седиментологических концепций, а те, естественно, принципиально меняют представление о генезисе целого ряда осадочных полезных ископаемых.

Особенно значимые результаты, несомненно, влияющие на представление о развитии Солнечной системы, а, возможно, и галактики, были получены при бактериально-палеонтологическом изучении углистых хондри-тов. Было показано несомненное присутствие на других телах планетного типа прокариот и даже эукариот, что однозначно свидетельствует о наличии воды, атмосферы и магнитного поля у этих небесных тел.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны всем, кто помогал в проведении этой работы, за обсуждение результатов и ценные советы, особенно Г.Т. Ушатинской, а также Р.А. Ракитову за помощь при работе на электронных сканирующих микроскопах. Наша огромная благодарность коллегам из Новосибирска — за возможность использовать их новейшие данные в нашей работе: Н.Л. Добрецову, С.М. Жмодику, Е.В. Лазаревой, А.В. Брянской, В.А. Пономарчук, Б.Ю. Сарыг-оол, И.С. Кириченко, А.В. Толстову, Н.С. Карманову.

Работа поддержана грантами РФФИ №№ 19-29-05003мк и 20-55-44010/20

СОВРЕМЕННЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ

Объектом изучения в бактериальной палеонтологии являются ископаемые микроорганизмы. Однако термин «микроорганизм» — понятие, не имеющее таксономического смысла. Под это определение попадают все организмы, невидимые невооруженным глазом. И таким образом, среди микроорганизмов могут быть как прокариоты, так и эукариоты.

Согласно современной биологической классификации, основанной на генетических различиях организмов, все клеточные формы жизни подразделяются на три домена: археи, бактерии и эукариоты. По строению клеток и бактерии, и археи относятся к прокариотным организмам, то есть в их клетках нет ядра, а генетический материал (нуклеоид) не отгорожен мембранами от цитоплазмы. Клетки эукариот содержат как ядро, так и другие клеточные органеллы, которых нет у прокариот.

Размеры современных микроорганизмов

Отличить в ископаемом материале прокариотные микроорганизмы от эукариотных бывает проблематично. Одним из часто используемых критериев является размер. Причем, как правило, считают, что прокариоты мельче, чем эукариотные микроорганизмы. Во многих случаях это верно, поскольку размеры клеток большинства прокариот находятся в пределах от 0,2 до 10,0 мкм. Однако среди них есть и настоящие гиганты. Самой крупной бактерией, известной в настоящее время, является бесцветная серная *Thiomargarita namibiensis* («серная жемчужина Намибии»). Размер ее клеток может достигать 750 мкм в диаметре, что позволяет увидеть их невооруженным глазом. Шаровидные клетки *T. namibiensis* могут объединяться в цепочки или агрегаты, что делает их еще более заметными. С бактериями этого рода связан известный пример неоднозначной интерпретации палеонтологического материала в неопротерозойских фосфоритах формации Доушаньто (провинция Гуйчжоу, Китай). Глобулярные микрофоссилии, представляющие собой делящиеся клетки с четкими внешними оболочками, изначально были интерпретированы как споры или эмбрионы *Metazoa* (губок или иглокожих). Однако позднее было выдвинуто предположение, что они в действительности могут являться серными бактериями, аналогичными *Thiomargarita*. И, таким образом, был поставлен принципиальный вопрос об уровне организации этих находок: многоклеточные животные или бактерии?

Второй по размеру среди прокариот считается бактерия *Epulopiscium fishelsoni*, которая обитает в кишечнике глубоководной рыбы-хирурга *Acanthurus nigrofusus*. Клетки этой бактерии имеют форму веретена и размеры до 80 × 600 мкм.

Говоря о гигантских прокариотах, особо следует отметить многоклеточные формы, образующие нити (трихомы), способные достигать значитель-

ной длины. Крупные трихомные микроорганизмы распространены среди серных бактерий (*Thiomargarita*, *Thioploca*, *Beggiatoa*) и цианобактерий (*Oscillatoria*, *Lyngbya*). Например, трихомы серных бактерий рода *Thioploca* могут иметь диаметр до 50 мкм и длину до 7 см. Трихомы цианобактерий *Oscillatoria princeps* в толщину могут достигать 80–90 мкм, а в длину — более 3 см. Трихомы *Lyngbya majuscula* достигают в длину 5–7 см и имеют диаметр до 60–80 мкм, к тому же дополнительно окружены индивидуальными чехлами толщиной до 15 мкм.

Самыми мелкими из прокариот являются так называемые ультрамикробактерии. Они имеют диаметр до 0,4 мкм и объем до 0,014 мкм³, что близко к теоретически рассчитанному минимальному размеру клеток. Ультрамикробактерии широко распространены в различных биотопах (почвах, илах, грунтах, морской воде, льдах, кишечнике человека и насекомых и т. д.), где могут составлять значительную долю от общего числа микроорганизмов (до 88%). Среди них встречаются представители свободноживущие (например, морские бактерии *Sphingopyxis alaskensis* и *Candidatus Pelagibacter ubique*), симбиотические (например, виды рода *Holospira*, размножающиеся в микро- или макронуклеусе инфузории *Paramecium caudatum*), а также паразиты бактерий (*Bdellovibrio bacteriovorus*, *Micavibrio admirandus* и *Micavibrio aeruginosavorus*) и высших животных (виды родов *Brucella*, *Mycoplasma*, *Rickettsia*, *Chlamydia*). Диаметр наименьших из ультрамикробактерий составляет всего 0,15–0,2 мкм (150–200 нм), что близко к теоретически рассчитанному минимально возможному размеру клетки и соответствует размерам, характерным для вирусов.

Вирусы — это неклеточные формы жизни, комплексы, состоящие из нуклеиновых кислот и белка, обладающие способностью размножаться в клетках животных, растений и прокариот. Размеры их варьируют в среднем от 20 до 200 нм. Но известны и гигантские вирусы, такие как *Mimivirus* (0,4 мкм в диаметре), *Megavirus* (0,44 мкм), *Mollivirus* (0,6 мкм), *Pandoravirus* (0,5 × 0,8 – 1,2 мкм), *Pithovirus* (0,5 × 1,5 мкм). Первым гигантским вирусом, выделенным в культуру (1992), был *Mimivirus*, который получил свое название благодаря сходству (мимикрии) с бактериями: под световым микроскопом частицы этого вируса изначально были приняты за грамположительные кокки. *Pandoravirus* и *Pithovirus* имеют яйцевидную форму, апикальную пору и плотную оболочку, под которой находится внутренняя липидная мембрана. Оба этих вируса изначально также были ошибочно идентифицированы как бактериальные формы.

Диапазон размеров одноклеточных эукариотических организмов охватывает несколько порядков, и нижняя его граница лежит в пределах менее 1 мкм. Например, зеленая одноклеточная водоросль *Ostreococcus tauri* имеет размер около 0,8 мкм в диаметре. Среди самых мелких представителей эукариот также зеленые водоросли рода *Picochlorum* (1,5–3 мкм в диаметре) и красные водоросли *Cyanidioschyzon merolae* (2 мкм в диаметре). Таким об-

разом, многие одноклеточные эукариоты имеют размеры меньше, чем прокариоты. А некоторые прокариоты и самые мелкие из эукариот — меньше, чем крупные вирусы (рис. 1).

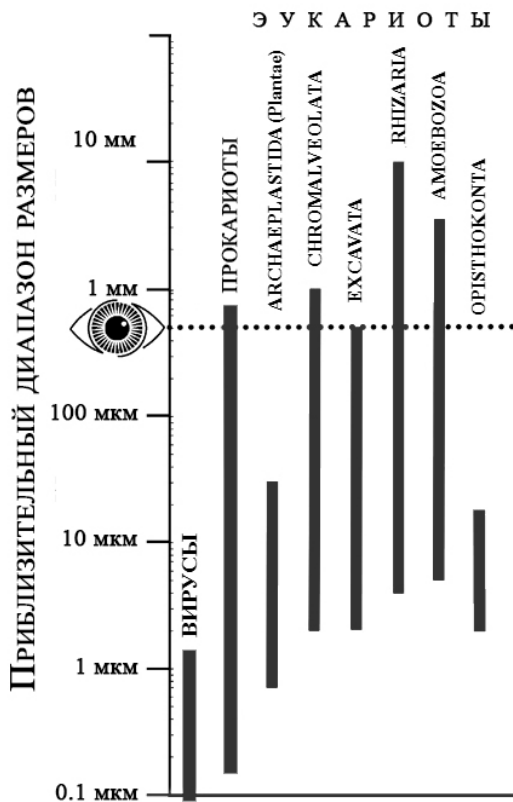


Рисунок 1. Приблизительный диапазон размеров вирусов и индивидуальных клеток прокариот и эукариот (по Caron et al., 2009, с изменениями). Столбцы отражают приблизительный диапазон размеров внутри каждой группы. Пунктирная линия показывает приблизительный предел разрешения человеческого глаза. Примеры малых и больших размеров организмов внутри каждой группы: ВИРУСЫ: *Picornavirus* и *Pithovirus*; ПРОКАРИОТЫ: *Pelagibacter ubique* и *Thiomargarita namibiensis*; ARCHAE-PLASTIDA: *Ostreococcus tauri* и *Chlamydomonas* sp.; CHROMALVEOLATA: *Cafeteria roenbergensis* и *Stentor roeseli*; EXCAVATA: *Bodo saltans* и *Euglena* sp.; RHIZARIA: *Bigelowiella natans* и *Hastigerina pelagica*; AMOEBOZOA: *Platyamoeba* sp. и *Pelomyxa palustris*; OPISTHOKONTA: *Encephalitozoon intestinalis* и *Diaphanoeca grandis*

Морфология прокариот

Одним из важнейших для палеонтологических исследований является понимание морфологического разнообразия прокариот. Основными формами прокариот являются сферические (кокки), удлинённые (палочки, или ба-

циллы) или продолговато-овальные (коккобациллы), извитые или спиралеобразные (вибрионы, спириллы, спирохеты) (рис. 2). Если клетки образуют устойчивые группы (не расходятся после деления), то такие морфологические формы называются:

- диплококки или диплобациллы (две клетки);
- стрептококки или стрептобациллы (цепочки из нескольких клеток, не разошедшихся после делений в одной плоскости);
- тетрады («квадрат» из четырех клеток как результат деления в двух взаимно перпендикулярных плоскостях);
- сарцины («кубик» из 8, 16 и более клеток как результат деления в трех взаимно перпендикулярных плоскостях);
- стафилококки (беспорядочные гроздья из клеток в результате деления в разных направлениях).

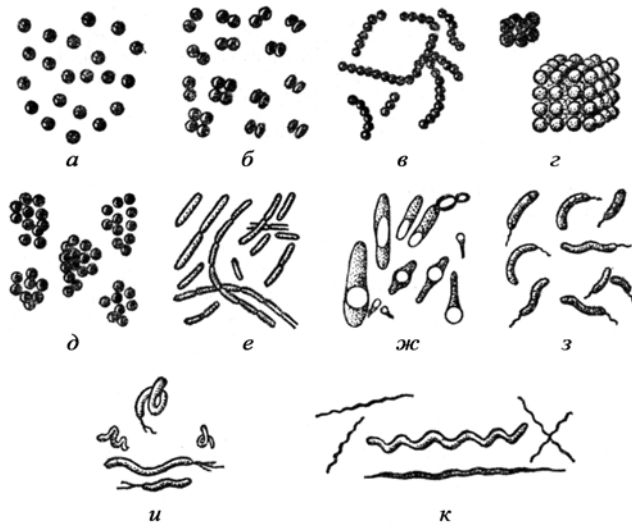


Рисунок 2. Основные морфологические формы прокариот: а) кокки, б) диплококки и тетракокки, в) стрептококки, г) сарцины, д) стафилококки, е) палочки (бациллы), диплобациллы и цепочки бацилл, жс) палочки со спорами, з) вибрионы, и) спириллы, к) спирохеты

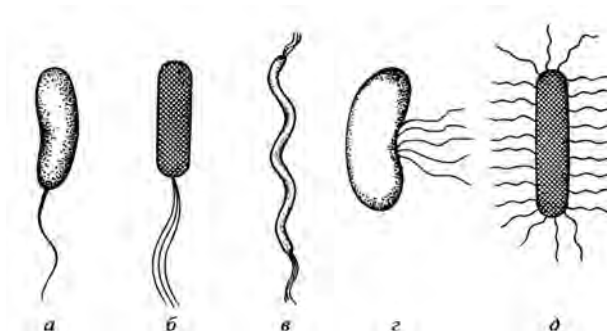


Рисунок 3. Основные типы жгутикования у прокариот: а) монополярное монотрихальное (монотрихи), б) монополярное политрихальное (лофотрихи), в) биполярное политрихальное (амфитрихи), г) латеральное, д) перитрихальное (перитрихи)

Кроме того, клетки могут иметь один или много жгутиков, предназначенных для движения. В зависимости от их количества и расположения различают несколько типов жгутикования: монотрихальное, если жгутик один, или политрихальное, если их много; монополярное, если жгутик(и) расположен(ы) с одного конца клетки, биполярное, если с обоих; латеральное, если жгутики расположены сбоку от клетки, и перитрихальное, если по всей поверхности (рис. 3). Политрихальное жгутикование разделяют на лофотрихальное, если пучок жгутиков расположен с одного конца клетки, и амфитрихальное, если с обоих концов.

Однако этими типичными формами морфология прокариот не исчерпывается (рис. 4). Бывают клетки квадратной, прямоугольной, бобовидной, звездчатой формы. Бывают клетки, имеющие всевозможные выросты: гифы с почками, стебельки, простеки (рис. 5). Некоторые бактерии, такие как представители родов *Mycobacterium*, *Nocardia*, *Corynebacterium*, меняют свою морфологию в течение жизненного цикла, т. е. обладают плеоморфизмом. Актинобактерии образуют ветвящийся мицелий, схожий с грибным (рис. 6). Среди фототрофных бактерий широко распространены многоклеточные нитчатые формы. А среди цианобактерий есть нитчатые формы с истинным ветвлением (рис. 7).

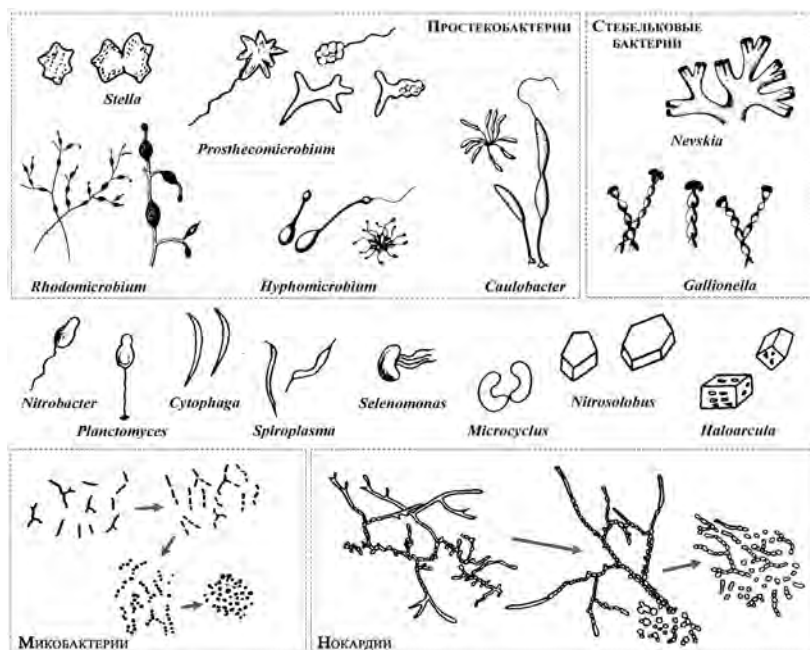


Рисунок 4. Морфологическое разнообразие одноклеточных прокариот. Простекобактерии образуют выросты клеточной стенки различной формы (простеки). Стебельковые бактерии синтезируют внеклеточные слизистые стебельки. Микобактерии и нокардии меняют свою морфологию в течение жизненного цикла

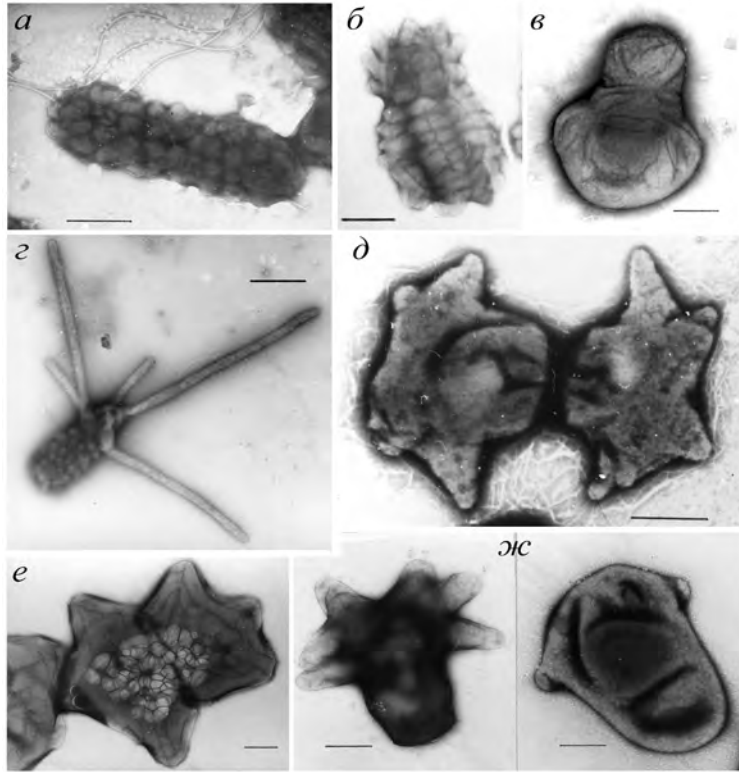


Рисунок 5. Необычная морфология бактерий (фото Л.В. Васильевой, ИНМИ РАН): а) *Prosthecomicrobium polyspheroidum*, б) *Baldia consociatum*, в) *Angulomicrobium tetraedrale*, г) *Prosthecomicrobium hirschii*, д), ж) *Labrys monachus* при росте в различных условиях (морфология изменяется в зависимости от концентрации питательных веществ), е) *Stella vacuolata* с газовыми вакуолями. Фотографии сделаны с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ). Линейка — 0,5 мкм (на г — 1 мкм)

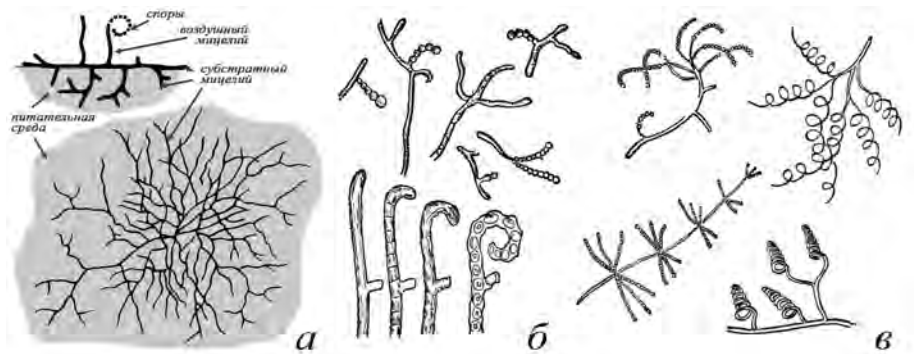


Рисунок 6. Актиномицеты (на примере *Streptomyces*): а) различные типы мицелия (субстратный и воздушный), б) образование спор на воздушном мицелии, в) спорофоры (спороносцы) различной морфологии

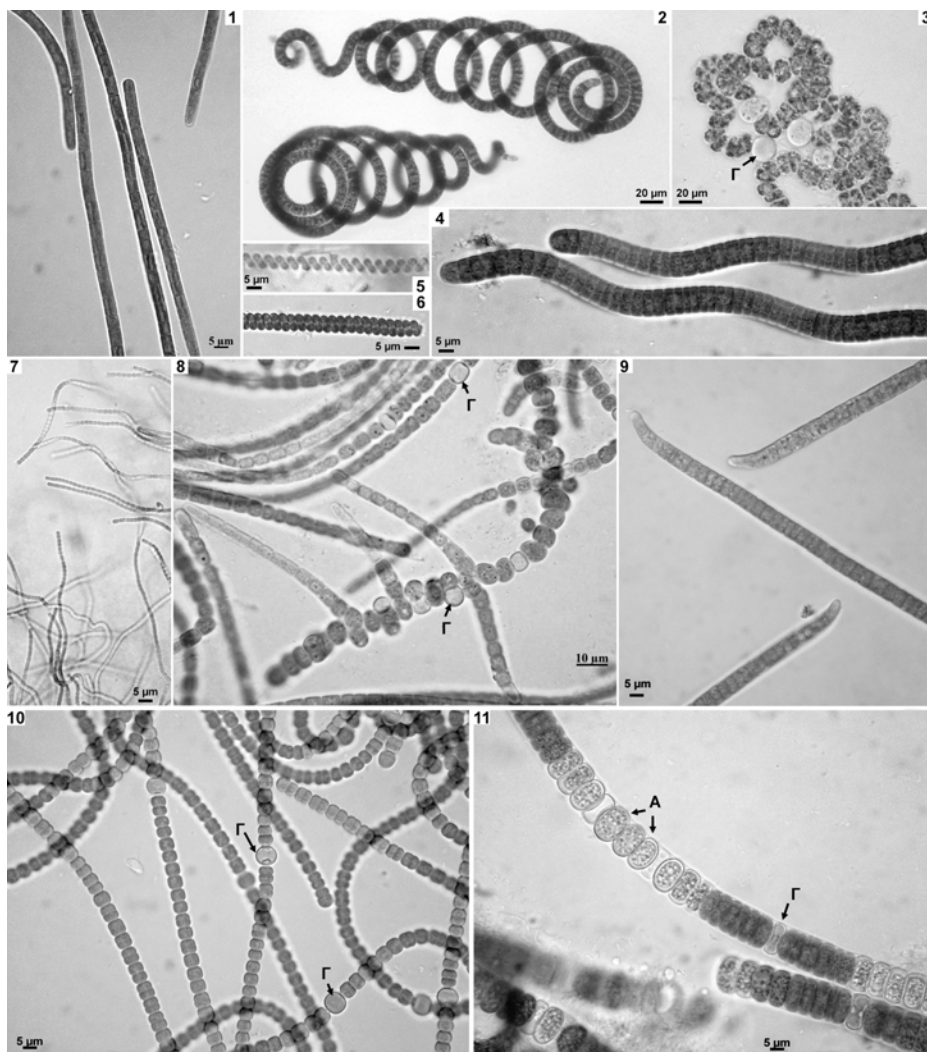


Рисунок 7. Разнообразие морфологии нитчатых цианобактерий: 1) *Sodalinema* sp.; 2) *Limnospira fusiformis*; 3) *Anabaenopsis issatschenkoi* 4) *Limnospira maxima*; 5) *Spirulina major*; 6) *Spirulina subsalsa*; 7) *Nodosilinea* sp.; 8) *Mastigocladus laminosus*; 9) *Phormidium etoshii*; 10) *Nodularia harveyana*; 11) *Nodularia spumigena*. Обозначения: А — акинеты, Г — гетероцисты. Фотографии сделаны с помощью светового микроскопа

Кроме того, отдельные группы прокариот способны к клеточной дифференциации. Например, у актинобактерий образуется два типа мицелия (плотный субстратный, врастающий в питательную среду, и рыхлый воздушный, развивающийся на поверхности субстрата), а также спороносцы и спорангии различной сложности и морфологии (рис. 6). В нитях у некоторых цианобактерий могут образовываться специализированные клетки двух типов: акинеты (покоящиеся клетки, аналогичные спорам) и гетероцисты (служащие для фиксации атмосферного азота) (рис. 7).

Таким образом, морфологические формы прокариот, с одной стороны, относительно просты, а с другой — довольно разнообразны. Точная идентификация микроорганизмов в ископаемом материале на основании только лишь их морфологии не всегда возможна, поскольку экологически и физиологически разные прокариоты, относящиеся к разным систематическим группам, могут иметь одинаковую морфологию и размеры.

Морфология прокариот, наряду с их физиологическими и культуральными свойствами, имела важное значение для их классификации и таксономии (см. Бактериальная палеонтология, 2002). Однако с развитием молекулярно-биологических методов и подходов ситуация изменилась.

Систематика прокариот

В современной систематике прокариот используются три подхода: фенотипический (морфофизиологический), генотипический (молекулярно-филогенетический) и полифазный.

К систематически важным признакам, которые учитываются при фенотипическом подходе, относятся удобные с практической точки зрения культуральные, морфологические, физиологические, биохимические, ультраструктурные, экологические и др. Для построения морфофизиологической классификации, основанной на таком подходе, требуется выделение чистых культур микроорганизмов и анализ их фенотипических признаков в стандартных для группы условиях. Система прокариот, основанная на этих принципах, является классической в микробиологии и в полной мере отражена в Справочнике Берджи по бактериологической систематике (Bergey's Manual of Systematic Bacteriology) и в Определителе бактерий Берджи (Bergey's Manual of Determinative Bacteriology).

Справочник Берджи представляет собой систематический обзор и описание свойств всех известных прокариот, выделенных в чистые культуры. Первое издание Справочника (1984–1989) было основано исключительно на фенотипических признаках. Все прокариоты в нем разделены на четыре отдела (по типу клеточной оболочки), состоящие из секций. Разделение на секции было осуществлено на основании таких признаков, как морфология клеток, наличие/отсутствие чехла, окрашивание по Граму, тип энергетического метаболизма, отношение к кислороду и наличие дифференцированных стадий жизненного цикла.

Определитель Берджи, последнее — девятое — издание которого вышло в 1994 году (русский перевод — в 1997 году), предназначен для идентификации новых культур бактерий по фенотипическим признакам. По своей структуре он соответствует первому изданию Справочника Берджи и удобен с практической точки зрения: все прокариоты разбиты на четыре основные категории и 35 морфофизиологических групп, сопоставимых с отделами и секциями в первом издании Справочника Берджи. Все необходимые для сравнения признаки для удобства использования сведены в таблицы.

Последним изданием Справочника Берджи является второе, которое издавалось с 2001 по 2012 год в печатном виде и включает пять томов, посвященных различным группам прокариот. Начиная с апреля 2015 года Справочник Берджи выходит в электронном виде под названием «Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria»¹ (BMSAB); в нем публикуются актуализированные (обновленные) описания таксономии, систематики, экологии, физиологии и других биологических свойств всех узаконенных (валидных) таксонов прокариот. Оставаясь преимущественно морфофизиологическим в описательной части, это издание отражает молекулярно-филогенетическую таксономию.

Молекулярная филогения прокариот основана на анализе и сравнении нуклеотидных последовательностей определенных генов в геноме. В первую очередь речь идет о гене, кодирующем синтез малой субъединицы рибосомной РНК (16S рРНК для прокариот и 18S рРНК для эукариот). Рибосомы являются обязательными органоидами любой клетки (прокариотной и эукариотной), состоят из РНК и белков, организованных в две субъединицы (большую и малую), и служат для синтеза белка. Таким образом, правильное функционирование рибосом является критически важным для жизни клетки, а мутации, приводящие к невозможности выполнения этих функций, будут губительны. Это значит, что последовательности нуклеотидов в генах, кодирующих рибосомную РНК, должны быть в достаточной степени консервативны на протяжении всей эволюции живых организмов. Наличие рибосомной РНК у всех клеточных организмов без исключения, выполнение в них одинаковых функций (универсальность) и консервативность первичной структуры (нуклеотидной последовательности) стали теми важнейшими характеристиками, благодаря которым рРНК была выбрана для построения «естественной» системы клеточных организмов. Выбор для этой цели малой субъединицы рРНК был обусловлен удобством анализа относительно небольшой (примерно 1600 пар нуклеотидов для 16S рРНК и 2500 п. н. для 18S рРНК) последовательности.

Сопоставление всех организмов по одному гену малой субъединицы рРНК дало возможность построить единую классификацию всего живого мира, а не переходить к разным наборам признаков, что неизбежно при фенотипическом сравнении далеких друг от друга организмов. Именно благодаря этому подходу, предложенному Карлом Вёзе (*Carl Woese*) в середине 1970-х годов, были выявлены три домена живых организмов (в противовес фенотипическому делению на два надцарства прокариот и эукариот): *Bacteria*, *Archaea*, *Eukarya*. Филогенетические взаимосвязи прокариот изображают в виде графов — филогенетических деревьев.

В зависимости от степени гомологии (сходства) нуклеотидных последо-

¹ Сайт для поиска по таксонам в Bergey's Manual:
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/book/10.1002/9781118960608>

вательностей в генах, кодирующих малую субъединицу рРНК, у прокариот выделяют филогенетические таксоны различного ранга. Иерархия таксонов бактерий и архей выглядит следующим образом: домен → фила → класс → порядок → семейство → род → вид → (подвид) → штамм. Для разграничения филогенетических таксонов используют значения сходства между таксонами одного ранга, рекомендованные Международным комитетом по систематике прокариот (International Committee on Systematics of Prokaryotes, ICSP) (табл. 1).

Таблица 1. Иерархия филогенетических таксонов у прокариот

	% 16S		
	10	<i>Bacteria</i>	<i>Archaea</i>
	10–15	<i>Proteobacteria</i>	<i>Crenarchaeota</i>
	-	<i>Gammaproteobacteria</i>	<i>Thermoprotei</i>
	82–88	<i>Enterobacteriales</i>	<i>Thermoproteales</i>
	88–93	<i>Enterobacteriaceae</i>	<i>Thermoproteaceae</i>
	93–95	<i>Escherichia</i>	<i>Thermoproteus</i>
	95–98	<i>E. coli</i>	<i>T. uzoniensis</i>
*	98–100	<i>K-12</i>	<i>Z-605</i>

(-) — В разных филах разный интервал.

* — Название штамма может быть любым по желанию исследователя, выделившего его в культуру.

Вид у прокариот — это совокупность генетически родственных клональных популяций из разных местообитаний или группа генетически родственных коллекционных штаммов. Понятия «клон» и «штамм» не являются таксономическими категориями, но являются базисными в микробиологии. *Клон* у прокариот — это потомство индивидуальной клетки (или трихома), а *штамм* — это популяция микроорганизмов, полученная в результате однократного выделения из природного материала.

Морфофизиологическая и молекулярно-филогенетическая системы прокариот не совпадают. Одна фенотипическая группа может соответствовать одному филогенетическому таксону (например, спирохеты или некоторые группы архей), но чаще бывает наоборот: филогенетически близкие микроорганизмы имеют различные фенотипы, или же фенотипически сходные микроорганизмы принадлежат к филогенетически далеким таксонам. Во втором издании Справочника Берджи все прокариоты разделены на домены *Bacteria* и *Archaea*. В составе домена *Bacteria* описано 26 фил (BI–BXXVI), в составе домена *Archaea* — две (AI, AII). Разнообразие прокариот в Справочнике Берджи ограничено культивируемыми формами, в то время как доступные молекулярно-генетические данные предполагают существование по крайней мере 24–28 архейных и 74–76 бактериальных фил.

В систематике прокариот используется биномиальная номенклатура К. Линнея, согласно которой название вида состоит из двух слов. Например, *Escherichia coli*, где первое слово указывает на принадлежность к роду (*Escherichia*), а второе — на принадлежность к конкретному виду в этом роде. Названия присваивают в соответствии с правилами Международного кодекса номенклатуры прокариот (International Code of Nomenclature of Prokaryotes, ICNP). Исключением являются цианобактерии, которые, несмотря на свою прокариотную природу, формально были отнесены к низшим растениям (как синезеленые водоросли) и до сих пор подчиняются правилам Международного кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений (International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants, ICN). В 1978 году международным коллективом микробиологов во главе с Роджером Стейниером впервые было предложено подчинить номенклатуру цианобактерий правилам «прокариотного» кодекса. С этого момента и до настоящего времени постоянно обсуждается проблема описания новых таксонов цианобактерий и признания ботанических таксонов в рамках «прокариотного» кодекса. Эта ситуация привела к тому, что часть таксонов цианобактерий в настоящее время описана по правилам «прокариотного» кодекса, в то время как подавляющее большинство классических и новых таксонов соответствуют правилам «ботанического» кодекса.

По правилам «прокариотного» кодекса описание и название каждого нового таксона прокариот должно быть опубликовано в международном рецензируемом журнале. Ведущим журналом для описания новых таксонов является International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology (IJSEM). Если таксон был опубликован в другом журнале, то его официальное признание (валидация) будет осуществлено после включения в Список утвержденных названий (Validation List) IJSEM.

Строение прокариотной клетки

Строение клеток микроорганизмов может быть разным и зависит от их таксономической принадлежности. Основным структурным отличием клеток эукариот от прокариот является наличие клеточной компартментализации у первых, т. е. наличие клеточных органелл, окруженных двойными мембранами (например, ядро, митохондрии, хлоропласты). Клетки большинства прокариот устроены проще (рис. 8). Их основными структурными компонентами являются клеточная оболочка, цитоплазма, аппарат синтеза белка (рибосомы) и нуклеоид (ДНК).

Клеточная оболочка может быть устроена довольно разнообразно. Чаще всего клеточные оболочки состоят из нескольких слоев и включают следующие компоненты: *цитоплазматическую мембрану* (ЦПМ), *клеточную стенку* (КС), *полисахаридные слои* (чехлы, капсулы, слизь). В простейшем случае клеточная оболочка представляет собой ЦПМ без дополнительных

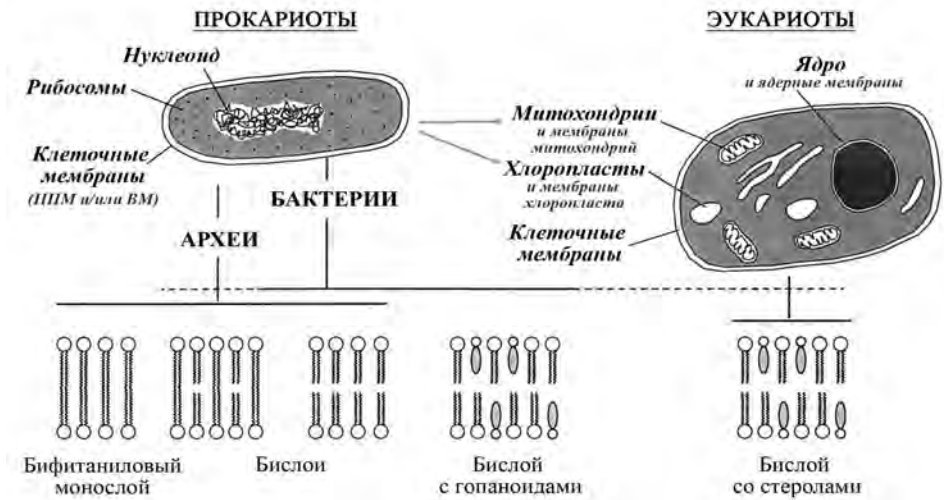


Рисунок 8. Клетки прокариот и эукариот и различия в строении клеточных мембран (по: The biomarker guide, 2005). Обозначения: ЦПМ — цитоплазматическая мембрана, ВМ — внешняя мембрана

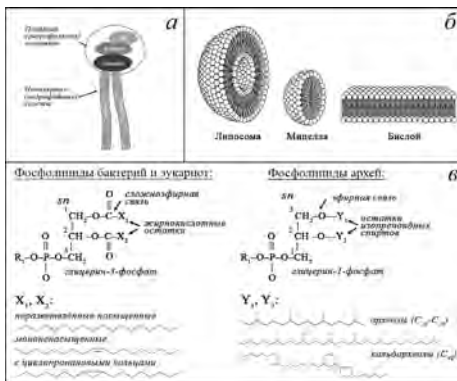


Рисунок 9². Строение фосфолипидов и их самоорганизация в мицеллы, бислои и липосомы. Обозначения: R1 — серин, холин, этаноламин, глицерин и др. полярные группы (см. на рис. 10)

² Химические формулы органических веществ часто записывают в виде *структурных формул*, которые позволяют изобразить на плоскости расположение, порядок и тип связей между атомами в соединении (2D-формулы). Ковалентные связи в структурных формулах обозначаются черточками (— одинарные, = двойные, ≡ тройные), водородные связи — тремя точками (•••). Существует несколько типов изображения структурных формул: 1) в *развернутой* формуле указывают все химические элементы (С, Н, N, P, S, О и т. д.) и все химические связи между элементами; 2) в *более краткой* формуле ковалентные связи с атомами водорода не изображают; 3) в *скелетной* формуле не изображаются атомы С, Н и связи между ними, а связи между двумя атомами С или атомом С и другими атомами обозначаются ломаной линией, в которой вершины и свободные концы — это атомы С, связанные с атомами Н; *бензольное кольцо* в скелетных формулах может обозначаться в виде шестиугольника с окружностью внутри, что указывает на равноправие всех связей (отсутствие простых и двойных связей) между атомами С. Часто также используют смешанное изображение структурных формул, где одну часть соединения представляют в виде скелетной формулы, а другую (например, функциональные группы) — в виде развернутой или краткой формулы. При изображении структурных формул различных макромолекул используются также буквенные сокращения отдельных структурных компонентов (аминокислот в олиго(поли)пептидах, сахаров в олиго(поли)сахаридах).

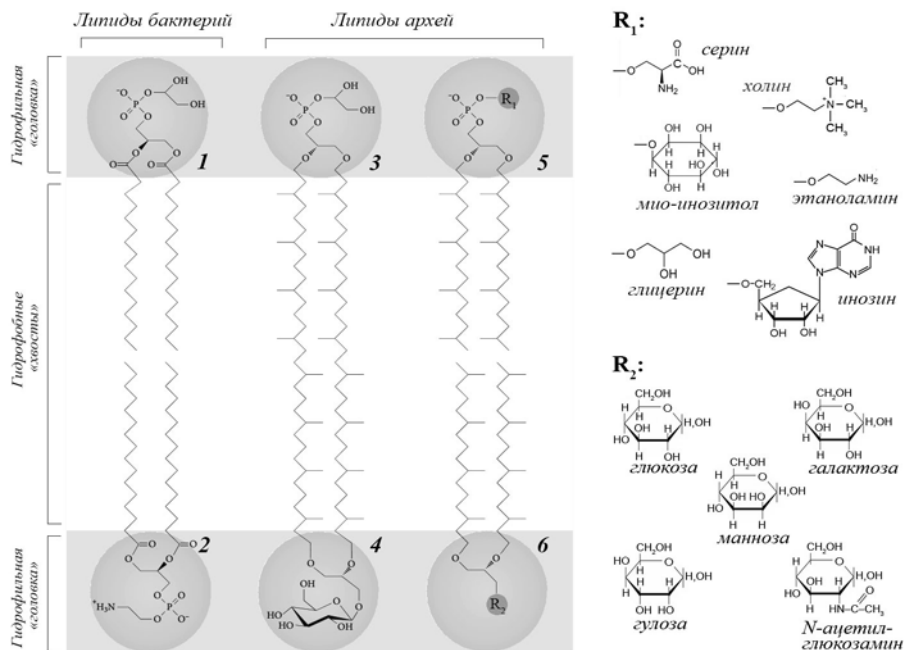


Рисунок 10. Фосфолипиды и гликолипиды бактерий и архей. Фосфолипиды (1, 2, 3, 5) — сложные эфиры многоатомных спиртов и высших жирных кислот, содержащие остаток фосфорной кислоты и соединенную с ней добавочную группу атомов различной химической природы (R₁ — глицерин, серин, инозин, этаноламин, мио-инозитол или аминокептантетролы). Гликолипиды — сложные липиды, образующиеся в результате соединения липидов с углеводами (R₂ — глюкоза, манноза, галактоза, гулоза, N-ацетилглюкозамин и их комбинации). У бактерий наиболее широко распространены липиды фосфатидилглицерин (1) и фосфатидилэтаноламин (2), образующие бислои (1–2). У архей — тетраэфирные липиды, образующие монослой, как например, гликофосфолипиды *Thermoplasma* (3–4). Бислои, образованный диэфирными липидами, характерен, например, для архей отряда *Halobacteriales* (5–6).

слоев (то есть КС отсутствует). Такая оболочка среди бактерий характерна для *Mycoplasma*, среди архей — для *Ferroplasma* и *Thermoplasma* (рис. 14), а среди эукариот — для клеток животных. Отсутствие дополнительных ригидных слоев клеточной стенки обуславливает ярко выраженный полиморфизм таких клеток.

Клеточные мембраны прокариот, также как и эукариот, представляют собой двойной слой (бислои), образованный молекулами фосфолипидов (рис. 9, 10). Фосфолипиды бактерий и эукариот состоят из глицерина, к первому и второму атомам углерода которого сложноэфирными связями (R–CO–O–R) присоединены два остатка жирных кислот, а к третьему — фосфатный остаток. К фосфатному остатку может быть присоединена до-

² Присутствуют только одинарные связи между атомами углерода.

Таблица 2. Сравнение липидов архей, бактерий и эукариот (по: The biomarker guide, 2005)

Класс липидов	Архен	Бактерии	Эукариоты
	+	+	+
	15-25 / 40	12-24	12-24
	<i>sn</i> -2,3	<i>sn</i> -1,2	<i>sn</i> -1,2
	+	+	+
	+	+	+
	+	+	+
	+	-	+
	+	-	-
	-	-/(+)	+
	-	-/(+)	+
	-	+	-/(+)
	-	-/(+)	+

+ — присутствует у всех или большинства представителей;

- — отсутствует;

-/(+) — отсутствует у большинства представителей.

полнительная полярная группа, например аминокислота серин, этаноламин, шестиатомный циклический спирт инозитол, глицерин или холин. Фосфолипиды имеют гидрофильную «головку» и гидрофобный «хвост». Гидрофильная «головка» состоит из глицерина, фосфатного остатка и полярной группы, а гидрофобный хвост — из жирнокислотных остатков. За счет такого строения естественным свойством фосфолипидов является самоорганизация в мицеллы, бислои и липосомы, в которых гидрофильные «головки» обращены в сторону водной среды, а гидрофобные «хвосты» — друг к другу. Липосома представляет собой простейшую оболочку, отграничивающую внутреннее содержимое от внешней среды.

Пути синтеза фосфолипидов археями и другими организмами не одинаковы, поэтому фосфолипиды архей имеют отличия от описанных выше (рис. 9, табл. 2). В частности, у архей они являются производными 1-фосфоглицерина и имеют L-конфигурацию, а не D-, как у бактерий и эукариот. Гидрофильные «головки» связаны с гидрофобными «хвостами» простыми эфирными связями (R–O–R), химически более устойчивыми, нежели

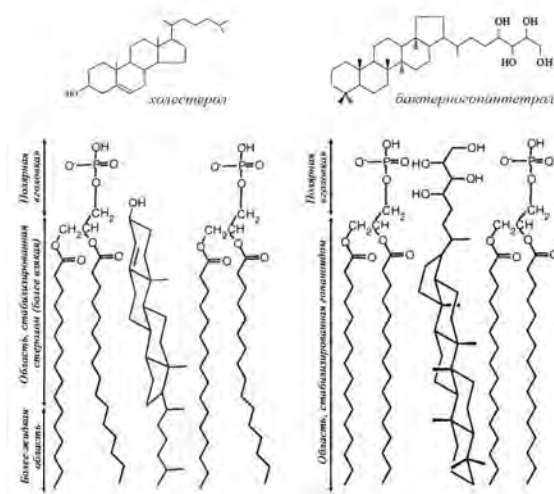


Рисунок 11. Включение стероидов (эукариоты) и гопаноидов (бактерии) в липидные мембраны для повышения их ригидности и стабильности (по: The biomarker guide, 2005)

сложноэфирные (R–CO–O–R). У бактерий и эукариот также иногда встречаются фосфолипиды с простыми эфирными связями, однако основными компонентами мембран они не становятся. Гидрофобные «хвосты» липидов архей имеют более сложное строение, чем у других организмов и представляют собой изопреноидные спирты, образованные из изопреновых ($-\text{CH}_2-\text{C}(\text{CH}_3)=\text{CH}-\text{CH}_2-$) или восстановленных³ изопреновых ($-\text{CH}_2-\text{CH}(\text{CH}_3)-\text{CH}-\text{CH}_2-$) субъединиц, разветвленных за счет метильных групп. Вместо двойных связей изопреноидные «хвосты» могут содержать циклопентановые (пятичленные) кольца. Уникальным свойством мембранных липидов архей является их способность образовывать как бислойную, так и монослойную мембрану за счет того, что «хвосты» двух разных фосфолипидных молекул «сшиваются» с образованием одной молекулы с двумя полярными головками (рис. 8, 10). Эти особенности строения мембранных липидов архей являются приспособлениями, позволяющими им обитать в экстремальных условиях (высокотемпературных, щелочных или кислых).

Хотя фосфолипиды являются преобладающим типом липидов в клеточных мембранах, однако не единственным (табл. 2). В мембранах широко представлены различные гликолипиды, образующиеся в результате соединения липидов с углеводами (без фосфата) (рис. 10). Особое значение для палеонтологии и геологии имеют циклические полиизопреноидные липиды — стероиды и гопаноиды (рис. 11). Стероиды представляют собой тетрациклические соединения с боковой полиизопреноидной цепью (например, C_{27} -стероид холестерин) и типичны для эукариот. Известны лишь единичные примеры прокариот, способных синтезировать стероиды (метилотрофная бактерия *Methylococcus capsulatus*, миксобактерии *Nannocystis exedens* и *Polyangium sp.*). Гопаноиды — пентациклические углеводороды, типичные для бактерий. Простейшим гопаноидом является C_{30} -стероид диплоптен.

Для многих бактериальных гопаноидов характерно наличие удлиненной боковой цепи, как, например, в бактериогопантетроле. Являясь полярными молекулами, стероиды и гопаноиды встраиваются в клеточные мембраны, ориентируясь вдоль молекул фосфолипидов, и повышают упорядоченность и стабильность бислоя (рис. 11). У архей стероиды и гопаноиды не обнаружены.

Липиды мембран являются теми компонентами клеток, которые по своей химической структуре различны у бактерий, эукариот и архей. Они устойчивы к разложению и сохраняются в геологической летописи в виде «молекулярных ископаемых» (рис. 12). Так, археи оставляют после себя фитаны и пристаны (производные фитанола, C_{20} -изопреноидного спирта), бактерии — гопаны (производные гопаноидов), а эукариоты — стераны (производные стероидов).

Наличие *клеточной стенки* (КС) характерно для большинства прокариот (бактерий и архей), а среди эукариот — для грибов, растений и многих протист. КС у грибов состоит из хитина и глюканов, у низших растений, — как правило, из целлюлозы и гликопротеинов (но у диатомовых водорослей — панцирь из кремнезема), у высших растений — из целлюлозы, гемицеллюлозы и пектина, которые придают им жесткость.

Ригидность (жесткость) КС бактерий придает пептидогликан муреин. Это линейный гетерополисахарид, макромолекула которого построена из чередующихся звеньев N-ацетилглюкозамина и N-ацетилмурамовой кислоты (простой эфир молочной кислоты и N-ацетилглюкозамина), соединенных β -1,4-гликозидными связями (рис. 13). Остатки N-ацетилмурамовой кислоты сшиты между собой при помощи коротких пептидов. В результате формируется, по сути, одна гигантская макромолекула, окружающая ЦПМ бактерий в виде «муреинового мешка». По типу строения клеточной стенки бактерии делятся на грамположительные и грамотрицательные (рис. 14). У грамположительных бактерий клеточная стенка состоит из одной цитоплазматической мембраны и толстого слоя муреина с тейхоевыми и липотейхоевыми кислотами. У грамотрицательных бактерий мембран две (цитоплазматическая и внешняя), а между ними в периплазматическом пространстве — муреин. В качестве дополнительного покрова клеточной стенки многие бактерии имеют S-слой, состоящий из молекул белка или гликопротеидов, связанных нековалентно. S-слой полностью покрывает поверхность клетки и придает клеточной стенке дополнительную прочность.

Пептидогликан архей отличается от муреина бактерий и называется псевдомуреин. Его молекулы построены из N-ацетилглюкозамина и N-ацетилгалактозаминуриновой кислоты, соединенных β -1,3-гликозидными связями, а пептидные фрагменты состоят только из L-аминокислот (рис. 13). Отсутствие у архей муреина обуславливает их устойчивость к пенициллину и некоторым другим антибиотикам, ингибирующим синтез пептидогликана эубактерий.

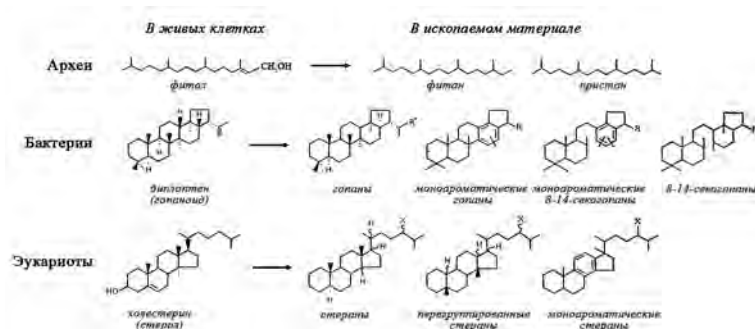


Рисунок 12. Примеры биомаркеров, происходящих из липидов архей, бактерий и эукариот

Разнообразие вариаций в строении клеточной стенки архей больше, чем у бактерий (рис. 14). Так, у архей рода *Methanosarcina* место псевдомуреина занимает другая макромолекула — метанохондроитин. Это линейный гетерополимер, повторяющаяся структурная единица которого состоит из двух N-ацетилгалактозаминов (GalNAc) и одной глюкуроновой кислоты (GlcUA), соединенных β-1,4- и β-1,3-гликозидными связями:



Этот полимер линейный, между его цепочками не образуются пептидные мостики. По химической структуре он похож на хондроитинсульфат, который является основным компонентом соединительнотканного матрикса позвоночных животных.

Клеточные стенки, состоящие из двух мембран, редко встречаются у архей (рис. 14). До недавнего времени род *Ignicoccus* считался среди архей единственным с такой клеточной стенкой. В отличие от бактерий, в периплазматическом (межмембранном) пространстве у *Ignicoccus* отсутствует пептидогликан. Расстояние между ЦПМ и внешней мембраной может быть достаточно большим (до 1 мкм), в нем содержится множество везикул (пузырьков) с ферментами. В клеточной стенке *Ignicoccus* отсутствует ригидный белковый S-слой, но его функцию частично выполняет внешняя мембрана, которая содержит белки, образующие большие стабильные комплексы, имитируя тем самым S-слой.

Для большинства архей типичны клеточные стенки с белковыми S-слоями, одним или двумя. Известны также примеры, когда белковая клеточная стенка помимо S-слоя включает чехол. Так, археи родов *Methanospirillum* и *Methanosaeta* морфологически представляют собой палочки, объединенные в цепочки. Их уникальная клеточная стенка состоит из белкового S-слоя, окружающего каждую клетку и крайне ригидного белкового чехла, окружающего всю цепочку сразу (рис. 14).

Экзополисахариды (ЭПС) — еще один поверхностных слой, который может окружать клетки, нити или группы клеток бактерий. Это полимеры, имеющие важнейшее экологическое значение. Они играют ключевую структурную и защитную роль в микробных сообществах. Экзополисаха-

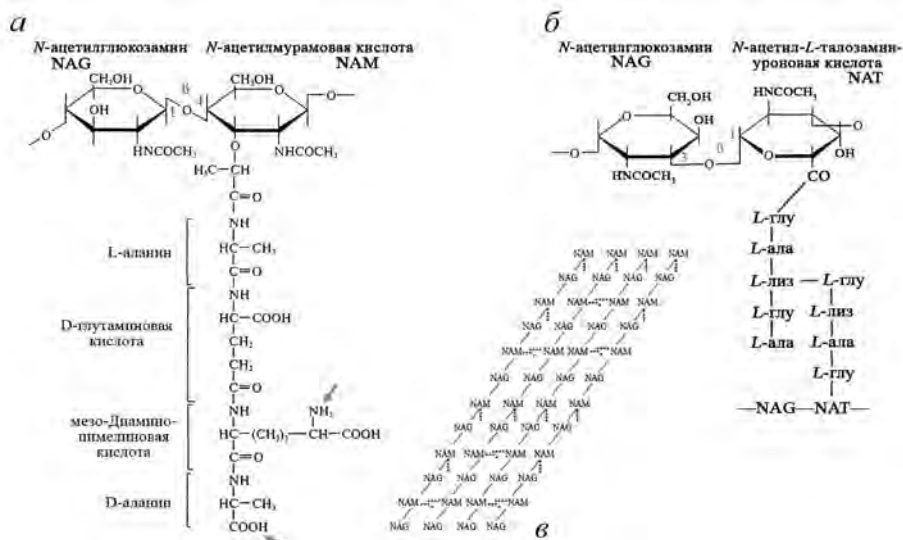


Рисунок 13. Строение муреина бактерий и псевдомуреина архей: а) химическая формула структурной единицы муреина *Escherichia coli* (стрелками отмечены места связывания при образовании пептидных мостиков); б) химическая формула структурной единицы псевдомуреина; в) схема связывания гликановых цепей муреина с помощью пептидных мостиков

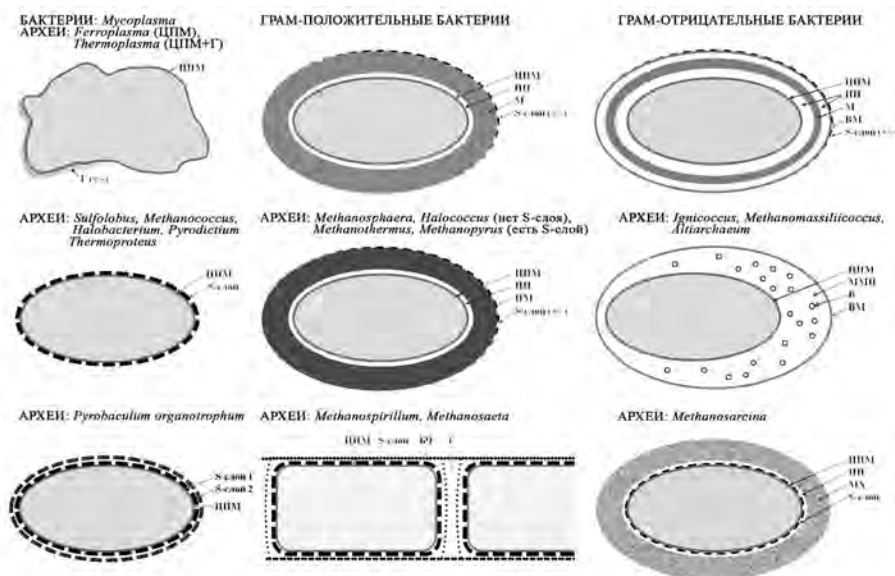


Рисунок 14. Разнообразие клеточных стенок прокариот. Обозначения: БЧ — белковый чехол, В — везикулы, ВМ — внешняя мембрана, Г — гликокаликс, М — муреин, МХ — метанохондритин, ММП — межмембранное пространство, ПМ — псевдомуреин, ПП — периплазматическое пространство, С — спейсер, ЦПМ — цитоплазматическая мембрана, S-слой — белковый S-слой, (+/-) — слой у одних видов может присутствовать, у других — отсутствовать

риды структурно могут быть либо прикрепленными к клеткам (капсульные ЭПС), либо свободными, т. е. выделяемыми в окружающую среду (рис. 15). Капсульные ЭПС в зависимости от толщины, консистенции и внешнего вида формируемой оболочки разделяют на капсулы, чехлы и слизь (слизистый слой). *Чехлы* представляют собой тонкие и плотные полисахаридные оболочки, свободно окружающие клетки, группы клеток или нити (например, у цианобактерий). Чехлы не прикрепляются к клеточным мембранам, поэтому часто можно наблюдать, как микроорганизмы, способные к скользящему движению (в первую очередь, цианобактерии), выползают из чехлов, оставляя их пустыми (в том числе после их минерализации). *Капсулы* отличаются от чехлов тем, что это толстые слизистые оболочки, тесно прилегающие к каждой отдельной клетке и имеющие четкие очертания. Полисахаридные оболочки в виде слизи также толстые и плотно окружают клетки, но в отличие от капсул не имеют какой-либо определенной формы. *Свободные экзополисахариды* — это растворимая часть полисахаридного материала. Они либо отделяются от наружного слоя капсульных ЭПС, либо выделяются микроорганизмами в среду в результате биосинтетических процессов, не связанных напрямую с синтезом капсульных ЭПС.

По химическому составу экзополисахариды являются гетерополисахаридами, т. е. полимерами, в составе которых присутствуют несколько различных моносахаридов. Например, полисахариды цианобактерий построены, как правило, 5–8 (12) различными моносахаридами, а полисахариды, синтезируемые другими бактериями и эукариотическими водорослями, обычно содержат менее четырех видов субъединиц. Наличие пентоз, сульфатных групп и уроновых кислот является еще одной отличительной особенностью ЭПС цианобактерий от ЭПС других прокариот. Сульфатные группы и уроновые кислоты обуславливают анионную (гидрофобную) природу ЭПС, придавая полисахаридам отрицательный заряд и повышая их адгезию. В природных условиях гидрофобность экзополисахаридов свойственна всем бентосным цианобактериям, в то время как планктонные (плавающие) формы и гормогонии (необходимые для распространения) гидрофильны. Благодаря этому свойству цианобактериальные ЭПС формируют гидратированные гели с высоким сродством к катионам, что обуславливает важнейшую роль ЭПС в осаждении минералов (рис. 16).

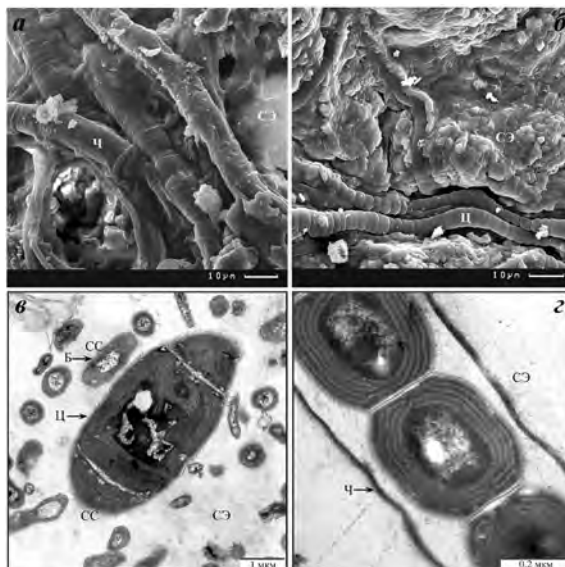


Рисунок 15. Экзополисахариды: а–б) чехлы цианобактерий и свободные полисахариды в галофильных матах (сканирующая электронная микроскопия, СЭМ); в–г) ультраструктурные особенности экзополисахаридов (трансмиссионный электронный микроскоп, ТЭМ): в) продольный косой срез нити цианобактерии *Sodalinea* sp., окруженной слизистым слоем и свободными экзополисахаридами, образующими аморфный матрикс, в который погружены клетки гетеротрофных бактерий, некоторые из которых имеют свой собственный слизистый слой; г) продольный срез нити цианобактерии *Nodosilinea* sp. в чехле, окруженном свободными экзополисахаридами (ТЭМ фото М.А. Синетовой, ИФР РАН). Обозначения: Б — гетеротрофные бактерии, СС — слизистый слой, СЭ — свободные экзополисахариды, Ц — цианобактерия, Ч — чехол

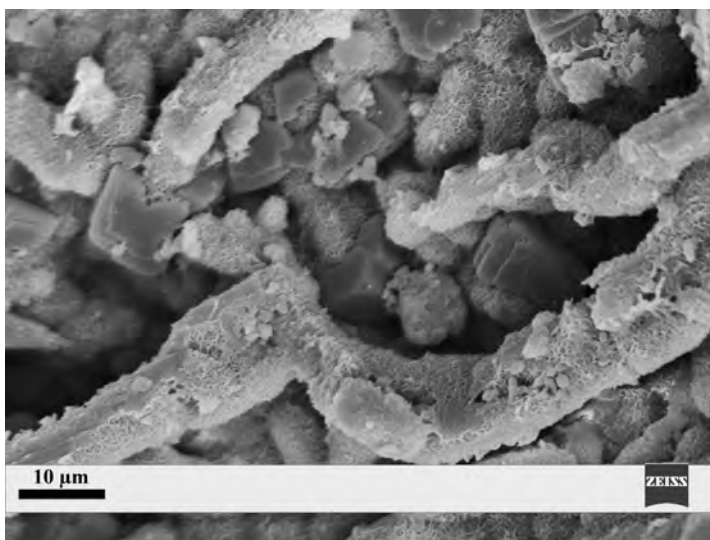


Рисунок 16. Осаждение карбонатных минералов в контакте с ЭПС цианобактерий в содовом озере (фото СЭМ Зайцевой Л.В., ПИН РАН)

Литература

Дуда В.И., Сузина Н.Е., Полищева В.Н., Боронин А.М. Ультрамикробактерии: становление концепции и вклад ультрамикробактерий в биологию // Микробиология. 2012. Т. 81. № 4. С. 415–427.

Пиневиц А.В. Микробиология. Биология прокариотов: Учебник в 3 т. — Спб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2006 (Том 1), 2007 (Том 2), 2009 (Том 3).

Abergel C., Legendre M., Clavier J.M. The rapidly expanding universe of giant viruses: Mimivirus, Pandoravirus, Pithovirus and Mollivirus // FEMS Microbiol. Rev. 2015. V. 39. № 6. P. 779–796. DOI: 10.1093/femsre/fuv037

Bacterial cell walls and membranes / Ed. A. Kuhn. Switzerland: Springer Nature, 2019. 501 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-18768-2>

Bailey J., Joye S., Kalanetra K., et al. Evidence of giant sulphur bacteria in Neoproterozoic phosphorites // Nature. 2007. V. 445. P. 198–201. DOI: 10.1038/nature05457

Caron D.A., Worden A.Z., Countway P.D., Demir E., Heidelberg K.B. Protists are microbes too: a perspective // The ISME Journal. 2009. V. 3. № 1. P. 4–12. DOI: 10.1038/ismej.2008.101

Hug L.A., Baker B.J., Anantharaman K., et al. A new view of the tree of life // Nature Microbiol. 2016. V. 1. Article 16048. DOI: 10.1038/NMICROBIOL.2016.48

Levin P.A., Angert E.R. Small but mighty: cell size and bacteria // Cold Spring Harbor Perspectives in Biology. 2015. DOI: 10.1101/cshperspect.a019216

Meyer B.H., Albers S.-V. Archaeal cell walls. In: eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester, 2020. DOI: 10.1002/9780470015902.a0000384.pub3

Pereira S., Zille A., Micheletti E., et al. 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. DOI: 10.1111/j.1574-6976.2009.00183.x

Rossi F., De Philippis R. Role of the cyanobacterial exopolysaccharides in phototrophic biofilms and in complex microbial mats // Life. 2015. V. 5. P. 1218–1238. DOI: 10.3390/life5021218

Schulz H.N., Jørgensen B.B. Big bacteria // An. Rev. Microbiol. 2001. V. 55. P. 105–137.

Schulz H.N., Schulz H.D. Large sulfur bacteria and the formation of phosphorite // Science. 2005. V. 307. Is. 5708. P. 416–418. DOI: 10.1126/science.1103096

The biomarker guide / K.E. Peters, C.C. Walters and J.M. Moldowan (Eds.). Vol. I. Biomarkers and isotopes in the environment and human history United Kingdom: Cambridge University Press, 2005. 471 p.

The Prokaryotes. Prokaryotic Biology and Symbiotic Associations / E. Rosenberg, E.F. DeLong, S. Lory, E. Stackebrandt, F. Thompson (Eds.). The 4th edition. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-642-30194-0>

Xiao S., Knoll A. Phosphatized animal embryos from the Neoproterozoic Doushantuo Formation at Weng'an, Guizhou, South China // Journal of Paleontology. 2000. V. 74. № 5. P. 767–788. DOI: 10.1017/S002233600003300X

Woese C., Kandler O., Wheelis M. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1990. Vol. 8., P. 4576–4579. DOI: 10.1073/pnas.87.12.4576

СОВРЕМЕННАЯ ФОССИЛИЗАЦИЯ И ГЕЙЗЕРИТЫ КАМЧАТКИ

Одним из модельных объектов бактериальной палеонтологии в результате их многолетнего детального изучения стали гейзериты Камчатки.

Гейзеры — горячие источники, периодически выбрасывающие фонтаны горячей воды и пара под давлением. Они широко распространены в очагах разгрузки современных гидротермальных систем областей активного вулканизма. Вокруг жерла гейзера образуются гейзеритовые слои за счет осаждения коллоидного кремнезема, содержащегося в термальной воде. В зависимости от рельефа места выходов гейзеров и от режима их работы формируются своеобразные постройки гейзерита в виде конусов, башен, столбов, покровов. До недавнего времени не подвергалось сомнению представление о чисто хемогенной природе гейзеритов и о полной литотипности вещества их построек. В конце прошлого века на Камчатке в Долине Гейзеров и на источниках Узона работали сотрудники Института микробиологии им. С.Н. Виноградского, они занимались исследованием термальных источников. Было установлено, что основными обитателями таких источников являются прокариотные организмы, среди которых важное место занимают цианобактерии. Разнообразие цианобактерий в термальных источниках Камчатки велико. Термофильные прокариотные сообщества с доминированием цианобактерий в своем составе, как правило, представляют собой цианобактериальные маты и встречаются при температурах до 60 °С. Типичные термофильные цианобактериальные маты являются сложными системами, состоящими из разнородных компонентов. Они имеют слоистую структуру, легко разделяются на отдельные пласты, число которых зависит от толщины мата, которая может достигать 20 мм. Изучение пленок и матов термофилов на поверхности гейзеритовых построек заставило обратить внимание на сами гейзериты, тем более что тогда уже началось интенсивное исследование различных горных пород и руд на сканирующих электронных микроскопах. Уже первые результаты показали, что утверждение о хемогенной природе гейзеритов ошибочно. Выяснилось, что микроструктура гейзерита очень неоднородна, в высокотемпературной части источников в районе грифонов коллоидный кремнезем отлагается чисто хемогенным путем, а в области распространения термальных микроорганизмов — биогенным, цианобактериальные маты служат своеобразной матрицей, по которой происходит ускоренная опализация в зоне смачивания термальными водами. Таким образом, создаются современные микрослоистые хемогенно-биогенные отложения, иногда значительной мощности.

Визуальный осмотр отложений гейзеров, как правило, показывает их слоистость, при увеличении это особенно заметно. Следует отметить, что обнаруживаемая слоистость представлена двумя типами слоев: слои плотные и рыхлые. Окремненная биота присутствует в обоих типах слоев, но

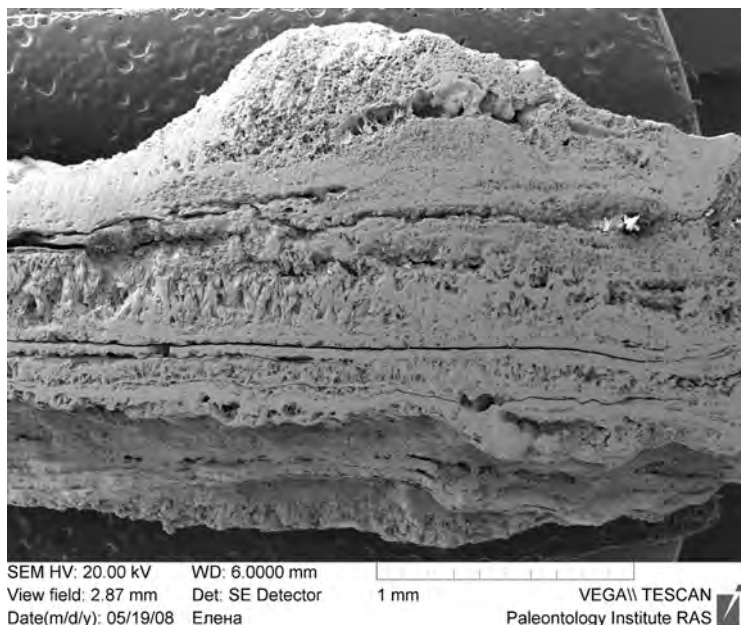


Рисунок 1. Вертикальный срез гейзерита

в «рыхлых, дырчатых» слоях она всегда видна. Предполагается, что осаждение кремния в виде футляров вокруг нитей связано со слизистым покровом самих нитей, а выделяемый клетками экзогенный полисахарид является своеобразной «бактериальной матрицей», способствующей осаждению кремнезема. С увеличением количества кремнезема свободные полости исчезают, и формируется монолитный слой, а клетки в нитях фоссилизуются.

В результате многолетнего детального изучения гейзеритов Камчатки они стали одним из модельных объектов бактериальной палеонтологии.

Биоморфную структуру гейзеритов из разных термопроявлений Камчатки образуют многочисленные остатки фоссилизированных (окремнелых) микроорганизмов, в первую очередь, цианобактерий. Окремнению подвергаются живые организмы, а также их остатки, находящиеся на разных стадиях посмертной деградации, от практически прижизненных форм до значительно измененных. Таким образом, нитчатые цианобактерии могут сохраняться как в виде фоссилизированных трихомов, так и в виде чехлов или их отпечатков, а могут встречаться участки минерализованного свободного ЭПС (гликокаликса). Сохранность различных объектов может сильно отличаться не только в отдельных слоях, но также и в одном образце на небольшом расстоянии друг от друга, что отражает различное физиологическое состояние цианобактерий в составе одного сообщества.

При идентификации микрофоссилий из гейзеритов следует помнить о том, что в зависимости от степени сохранности остатков и степени изученности живых цианобактериальных сообществ в зоне формирования гейзе-



Рисунок 2. Слоистая структура гейзерита, вертикальный скол

ритов, точность определения может варьировать от достаточно общих понятий, таких как «осцилляториевые цианобактерии» или «одноклеточные цианобактерии», до указания определенного вида.

Обычными формами сохранности при окремнении являются: практически неизмененные нити и нити, в которых образующие трихом клетки имеют разную сохранность, пустые чехлы, слабо измененные трихомы без чехлов и разрушенные, распадающиеся на отдельные клетки трихомы.

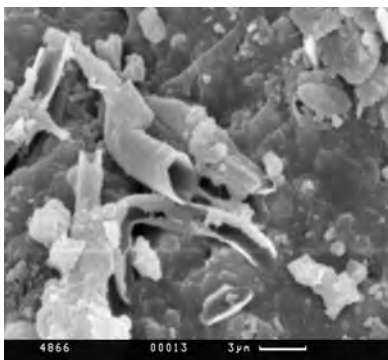


Рисунок 3. Фоссилизированные трихомы нитчатых бактерий в виде гладких полых трубочек

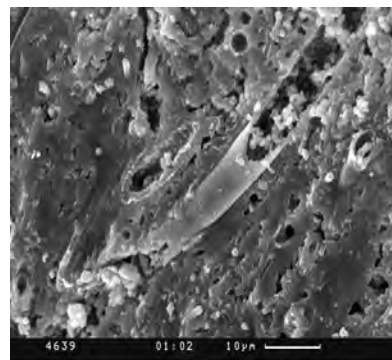


Рисунок 4. Хомогенные глобулы кремнезема



Фоссилизированные трихомы нитчатых бактерий:

Рисунок 5. Один трихом целиком состоит из кремнезема, а второй — полый, с глобулами кремнезема внутри

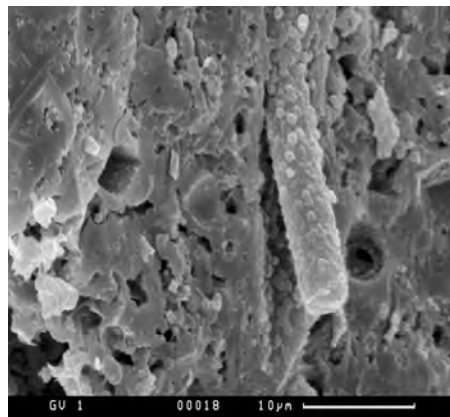


Рисунок 6. Трихом целиком состоит из кремнезема, и его внешняя поверхность покрыта хемогенными глобулами

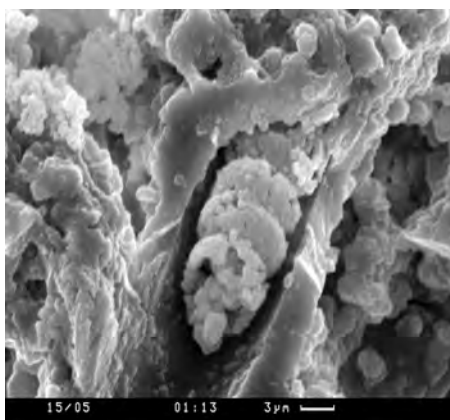


Рисунок 7. Окремненный трихом спиральной цианобактерии *Spirulina* внутри также окремненного слизистого чехла

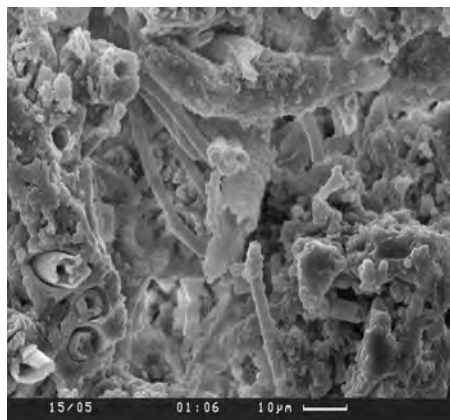
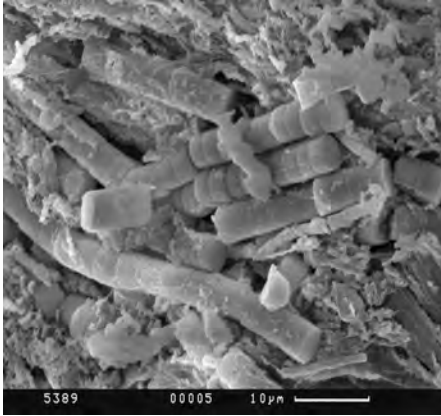


Рисунок 8. Скол гейзерита, на котором видны как полностью окремненные трихомы цианобактерий без чехлов, так и окремненные полые трихомы в окремненных слизистых чехлах



Фоссилизированные кремнеземом трихомы нитчатых цианобактерий с хорошо различимым клеточным строением:

Рисунок 9. Длинные трихомы, хорошо видно клеточное строение нити

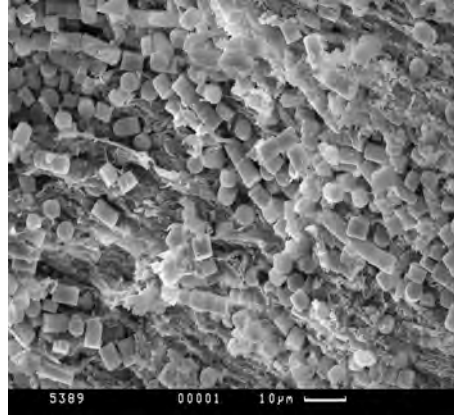


Рисунок 10. Такие же трихомы, как на рис. 9, но распавшиеся на отдельные клетки. В этом случае нитчатые бактерии легко принять за коккоидные формы.

Еще один интересный вариант гейзерита с нитчатыми цианобактериями, достаточно редко встречающийся, но очень наглядный для изучения процессов окремнения последних.

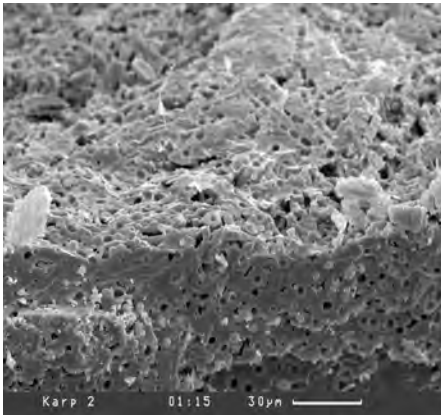


Рисунок 11. Гейзерит сложен окремненными трихомами нитчатых цианобактерий, состоящих из клеток, в сливном матриксе

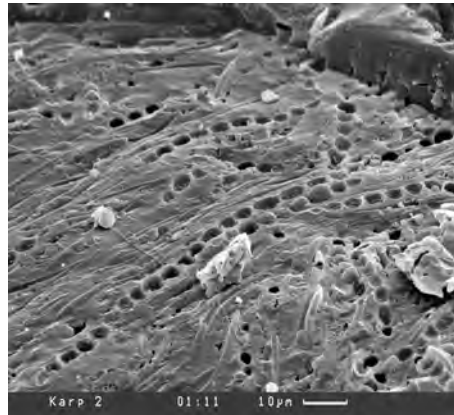


Рисунок 12. Благодаря хорошей сохранности определяется видовая принадлежность бактерий: длинные трихомы, состоящие из цепочек клеток, — это цианобактерии *Mastigocladus laminosus*; и трихомы, представляющие собой тонкие, гладкие полые трубочки, — это цианобактерии *Phormidium* sp.

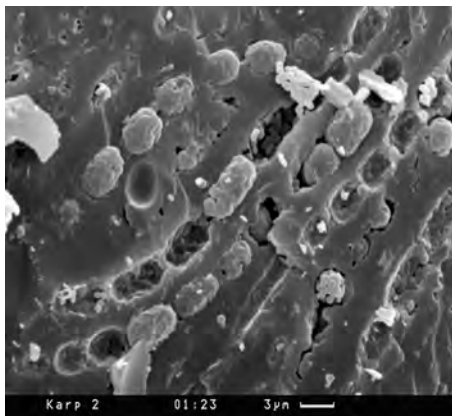


Рисунок 13. Стенки клеток цианобактерий состоят из опала, а на внутренней поверхности клеток видны глобулы опала, которые хемогенно осаждались на уже окремненные клеточные стенки

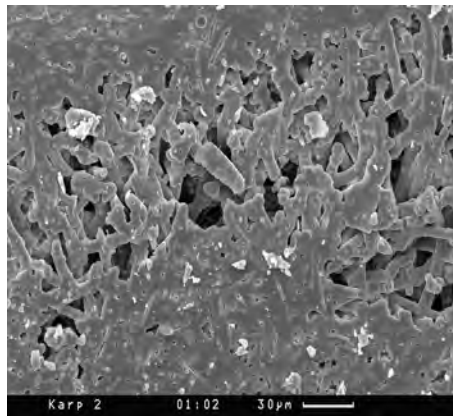


Рисунок 14. В ряде случаев в плотном гейзерите могут быть полости, в которых наблюдаются минерализованные трихомы цианобактерий *Phormidium sp.*, окруженные аморфным кремнеземом

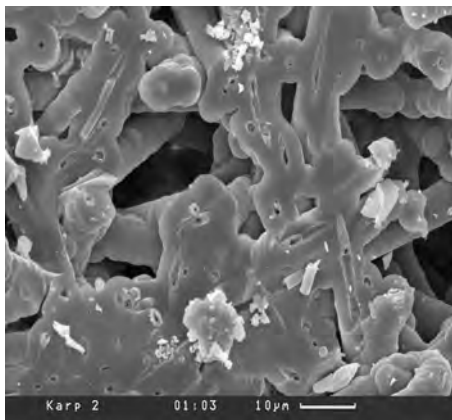


Рисунок 15. Трихомы гладкие, тонкие (диаметром около 1 микрона), клетки вытянутые, внутри пустые, стенки клеток состоят из опала, их хорошо видно на поперечных и продольных сколах

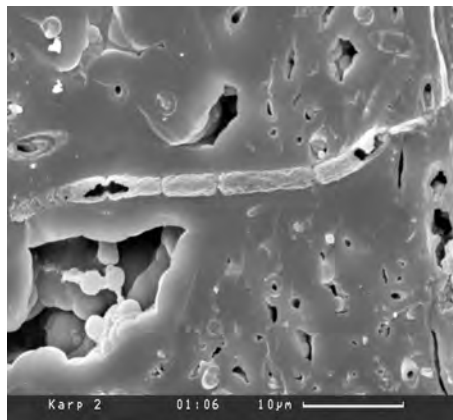
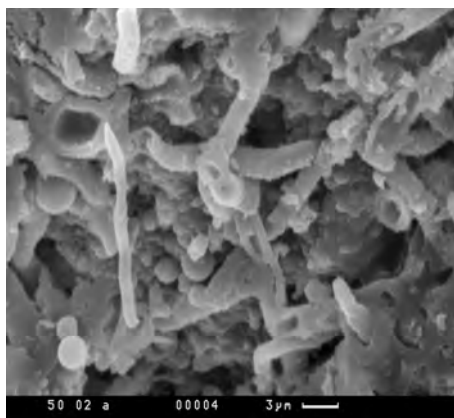


Рисунок 16. Гейзерит с запечатанным внутри отдельным окремненным фрагментом трихома, состоящего из клеток



Фоссилизированные чехлы цианобактерий в виде хорошо выраженных трубочек:

Рисунок 17. Пустые чехлы и чехлы с выползавшими из них трихомами цианобактерий (в нижней части снимка)

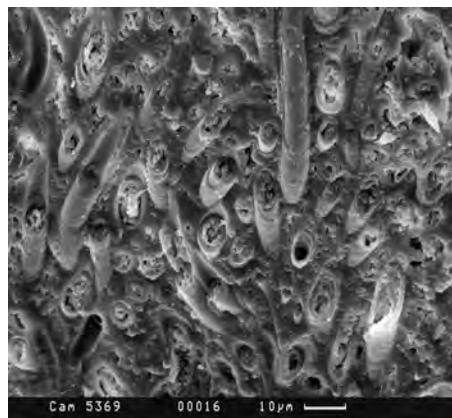
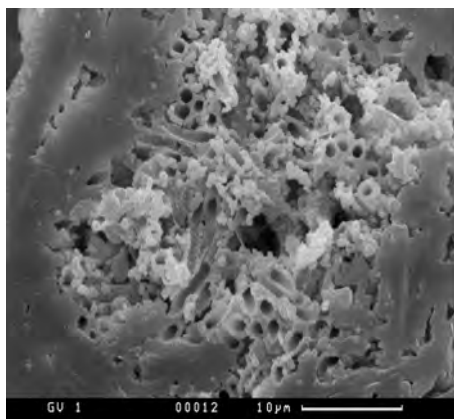
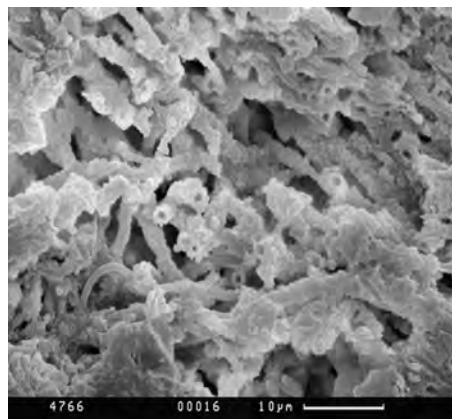


Рисунок 18. Трихомы цианобактерий в плотно облегающих их чехлах погружены в свободный экзополисахарид (гликокаликс)

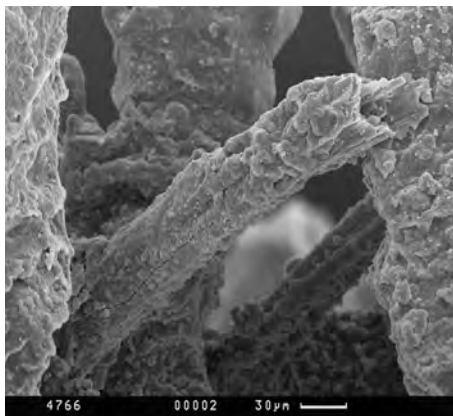


19



20

Рисунки 19–20. Пустые чехлы цианобактерий с гладкой внутренней стороной и неровной наружной стороной вследствие неравномерного осаждения кремнезема, из-за этого и толщина чехла в разных местах разная. Могут сливаться с гликокаликсом



Чехлы цианобактерий:

Рисунок 21. Чехол цианобактерии, объединяющий вместе несколько трихомов; внутри него видны трихомы

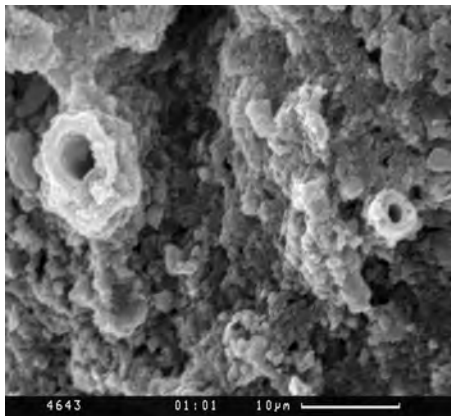


Рисунок 22. Пустые чехлы цианобактерий с гладкой внутренней стороной и неровной наружной стороной, сливающейся с гликокаликсом

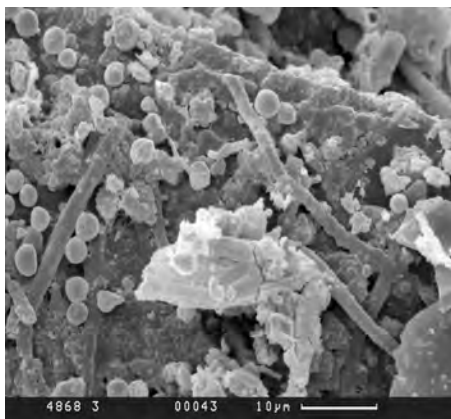


Рисунок 23. Окремненные коккоидные цианобактерии и трихомы нитчатых форм

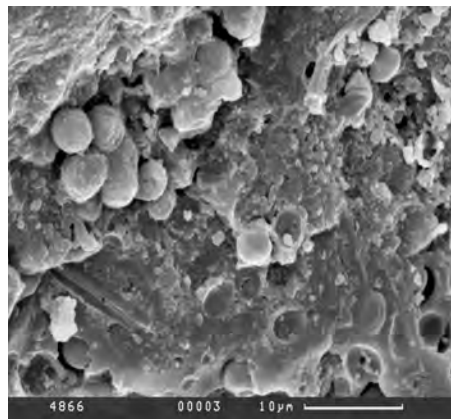


Рисунок 24. Окремненные коккоидные цианобактерии и их отпечатки на гликокаликсе

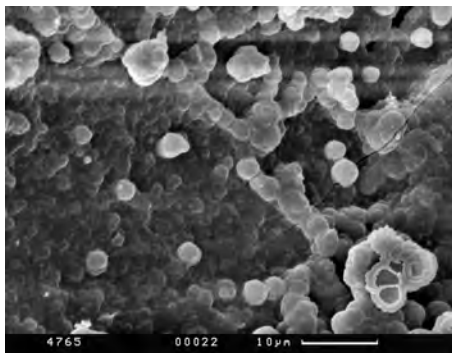


Рисунок 25. Биопленка, образованная коккоидными цианобактериями вместе со свободным ЭПС. Коккоидные бактерии были определены как *Chroococcus* sp.

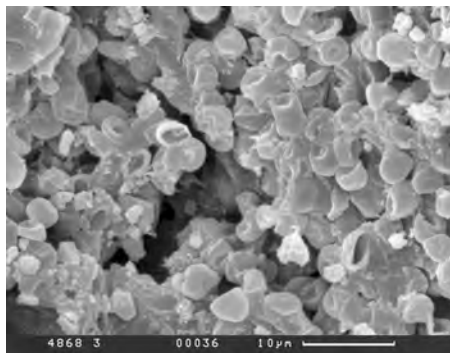


Рисунок 26. Разные варианты сохранности кокков цианобактерий — круглые, деформированные, полые

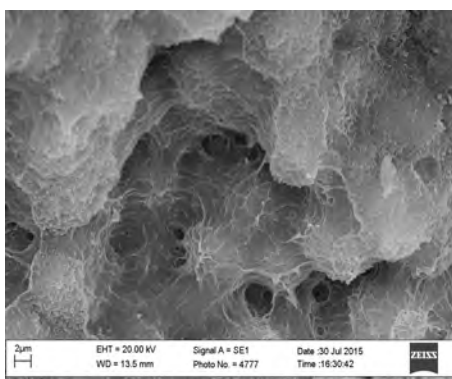


Рисунок 27. Ячеистая структура экзополисахарида (гликокаликса) в составе гейзерита

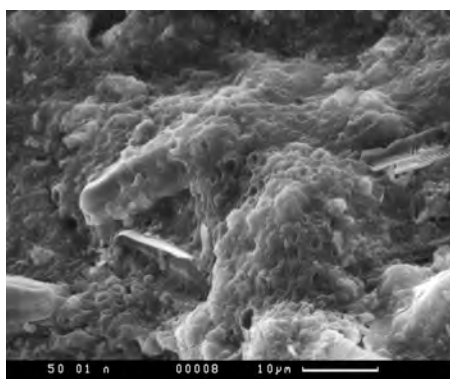
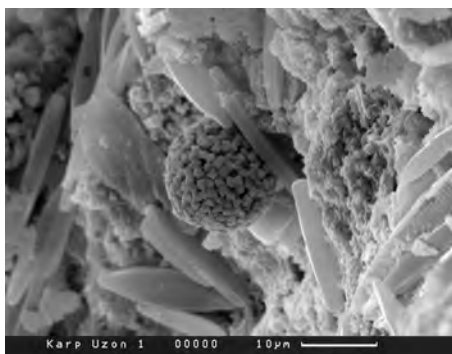
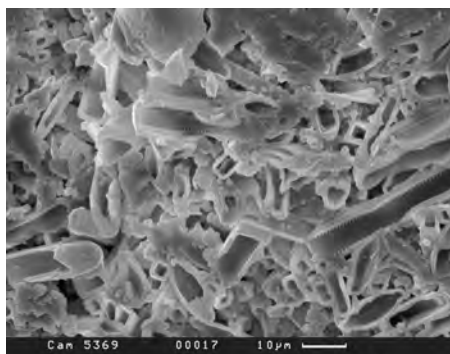


Рисунок 28. Гликокаликс с коккоидными бактериями и диатомовыми водорослями



29



30

Рисунки 29–30. Скопления диатомовых водорослей в гейзеритах.
На рис. 29 — фрамбоид пирита, образованный бактериями

Коккоидных цианобактерий в массе гейзерита всегда значительно меньше, чем нитчатых. Как правило, они встречаются совместно с ними, местами образуя тонкие прослой, или линзочки. В гейзеритах коккоидные цианобактерии можно наблюдать в виде минерализованных клеточных стенок, минерализованных целиком кокков, отпечатков клеток и самих кокков в ЭПС.

Уже после образования очередного слоя гейзеритов, т. е. в зоне с более низкой температурой, в них могут развиваться низшие грибы и актиномицеты. Их гифы и плодовые тела и нити также могут подвергаться окремнению, но в меньшей степени

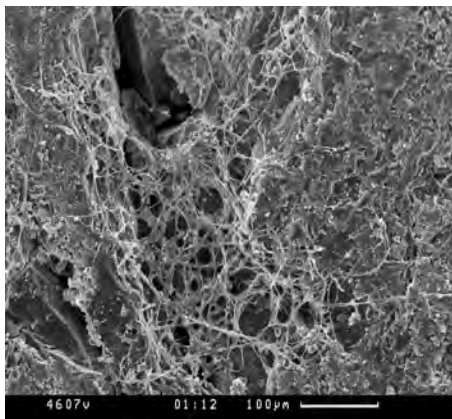


Рисунок 31. Актиномицеты в гейзерите

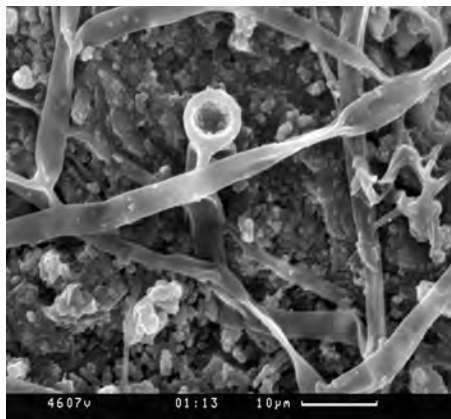


Рисунок 32. Гифы и плодовое тело низших грибов

Литература

Карпов Г.А., Жегалло Е.А., Герасименко Л.М., Орлеанский В.К., Зайцева Л.В., Самылина О.С. Биолитогенез в современных в гейзеритах Камчатки. Владивосток. Дальнаука. 2016.–70 с.

ЭКОСИСТЕМЫ ВЕЧНОЙ МЕРЗЛОТЫ — МОДЕЛЬ ДЛЯ АСТРОБИОЛОГИИ

Вечномерзлые отложения Арктики и Антарктиды являются природными экосистемами, обладающими уникальной особенностью — возможностью естественной низкотемпературной консервации биологического материала и содержащейся в нем генетической информации. Другими словами, вечная мерзлота — ключ к событиям земной действительности периода кайнозоя, включающий возможность палеореконструкций температурного режима; условий и факторов, определяющих типы и условия формирования существовавших ранее ландшафтов; биогеохимических процессов и разнообразия биоты, вовлеченной в них на момент формирования мерзлоты до воздействия на эти экосистемы антропогенных факторов.

В условиях изменяющегося климата и возможной деградации мерзлоты весь погребенный в мерзлых толщах пул позднекайнозойских организмов и генетических ресурсов, таких как биогазы, фрагменты РНК и ДНК, пигменты, белки и внеклеточные ферменты, может быть встроен в современные биогеохимические процессы, формируя биоразнообразие и оказывая влияние на круговорот биогенных элементов и образование парниковых газов. С учетом появления современных подходов для изучения микробных сообществ, таких как метагеномика, протеомика и др., и тенденций развития биотехнологии, повышается роль генетических ресурсов, скрытых в вечной мерзлоте, и расширяются перспективы их использования. Помимо вопросов прикладного характера разностороннее изучение древних отложений зоны вечной мерзлоты дает возможность ответить на важнейшие фундаментальные вопросы: как долго в мерзлоте может сохраняться жизнь; каков метаболический статус микроорганизмов, сохранивших свою жизнеспособность в условиях постоянных низких температур; идут ли биохимические реакции, направленные на репарацию ДНК; закрепляются ли генетически адаптивные процессы, которые способствуют сохранению клетками устойчивости к неблагоприятным факторам; насколько современные и мерзлотные палеомерзлотные микроорганизмы одной видовой принадлежности отличаются генетически. Другой спектр вопросов, связанный с изучением вечной мерзлоты, включает: качественную и количественную оценку запасов законсервированного в мерзлоте органического вещества; скорость процессов его трансформации в современных почвах зоны вечной мерзлоты; температурный мониторинг многолетнемерзлых пород; влияние подстилающих многолетнемерзлых пород на формирование современного ландшафта; оценка вклада эмиссии парниковых газов, сопряженных с деградацией мерзлоты. Третий блок научных исследований раскрывает астробиологические аспекты исследования: среди объектов, приуроченных к зонам распространения вечной мерзлоты, криопэги (засоленные грунты и линзы рассолов внутри мерзлых толщ морского происхождения) — это единственные образования со свободной водой, характеризующиеся постоянными отрицательными температурами, высокой соленостью, воздействием фоновой ионизирующей радиации вмещающих пород и изолированно-

стью от воздействия внешних факторов. Высказанное предположение о том, что криопэги — это единственно возможный вид свободной воды в мерзлых толщах Марса, дает возможность использовать галофильно-психротрофное сообщество микроорганизмов криопэгов в качестве прототипа марсианской микробной жизни, способного пролить свет как на проблемы возникновения, так и на изучение механизмов и адаптационных стратегий сохранения жизни на планетах криогенного типа.

Вечная мерзлота как экосистема

Вечная мерзлота, согласно определению, данному энциклопедией «Британика» (<https://global.britannica.com/science/permafrost>), — это осадочные отложения, находящиеся при температуре ниже 0°C в течение более двух лет. Вечномерзлые отложения занимают около 20% территории Земли, что дает безусловное право считать Землю планетой криогенного типа, как и все другие планеты Солнечной системы, за исключением Меркурия и Венеры.

Исходя из определения, главным показателем, на основании которого отложения могут быть отнесены к вечномерзлым, являются отрицательная температура и время пребывания пород в этих условиях. В многолетнемерзлых отложениях твердая фаза (лед) составляет 93–98% всей воды, свободная вода отсутствует, но может присутствовать так называемая незамерзшая вода, доля которой составляет 1,5–7%. Количество и толщина пленок незамерзшей воды зависит от температуры и гранулометрического состава пород. По мнению исследователей, именно тонкие пленки незамерзшей воды, обволакивающие минеральные и органические частицы, предохраняют микробные клетки от механического разрушения кристаллами льда, делают возможным транспортировку (отвод) конечных продуктов метаболизма, защищая микробные клетки от биохимической смерти, а также создают условия для реализации метаболических реакций, поддерживающих жизнеспособность микроорганизмов на протяжении геологически значимого времени — от нескольких тысяч до миллионов лет. Таким обра-

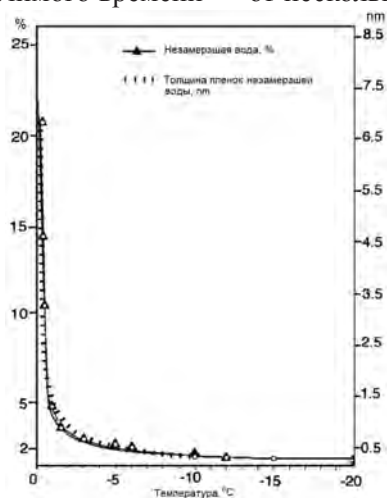


Рисунок 1. Количество незамерзшей воды, определенное экспериментально, и рассчитанная толщина пленок незамерзшей воды в многолетнемерзлых породах (Anderson, 1967)

зом, незамерзшая вода является основной экологической нишей для микроорганизмов. Вместе с тем маловероятно, что в этих пленках, толщина которых не превышает нескольких нанометров (рис. 1) и существенно меньше размера микробной клетки, возможно деление бактериальных клеток, то есть размножение (Gilichinsky & Rivkina, 2011). Количество незамерзшей воды и толщина пленок не зависят от льдистости, но зависят от температуры вечномерзлых отложений и уменьшаются с ее понижением (Anderson, 1967).

В мерзлых отложениях морского происхождения встречаются переохлажденные линзы свободной воды — криопэги, с минерализацией до 250 г/л. Эти уникальные образования характеризуются постоянно отрицательными температурами, высокой соленостью и изолированностью от воздействия внешних факторов.

Агрегатное состояние воды чрезвычайно важно для характеристики условий существования микроорганизмов, так как именно доступность воды предопределяет потенциальную возможность деления клеток. Это дает основание считать, что в мерзлых отложениях, в которых вода присутствует только в виде льда и пленок незамерзшей воды, микробные клетки не могли делиться с момента промерзания толщи, и в этом случае можно считать, что возраст микроорганизмов равен возрасту промерзания. В случае криопэгов, где присутствует свободная вода, исключить деление клеток нельзя, поэтому, в общем случае, микроорганизмы из переохлажденных рассолов могут оказаться моложе самих криопэгов.

Важным для астробиологии объектом являются также замерзшие вулканические отложения. Практически все продукты извержения, например на Камчатке, находящиеся выше отметки в 1000 м, представляют собой многолетнемерзлые породы. В приполярных территориях высотная граница мерзлоты вулканов расположена значительно ниже.

Поскольку на планетах криогенного типа, таких как Марс, согласно современным данным, возможно существование вечной мерзлоты под поверхностным слоем марсианской породы, можно предположить, что именно там сохранились следы древних экосистем, а вечная мерзлота Земли может быть модельным объектом для астробиологии и выбора перспективных районов для поисков жизни на других планетах криогенного типа.

Криосфера

Земная криосфера состоит из двух частей: *гляциосферы* (снег и лед) и *криолитосферы*, которая включает в себя многолетнемерзлые отложения и сезонно-мерзлые горизонты, содержащие, соответственно, древние и современные жизнеспособные микроорганизмы. В состав криолитосферы помимо снега, льда и мерзлых пород входят еще переохлажденные насыщенные водой облака и верхние слои атмосферы. Таким образом, криолитосфера занимает огромное пространство от верхних слоев атмосферы до подошвы антарктического ледяного щита и представляет собой уникальную часть биосферы.

Гляциосфера

Биота гренландского ледяного щита возраста 120 тыс. лет и антарктического щита возраста 400 тыс. лет широко изучена до глубины более 3 км. Возраст самого древнего льда, так же как возраст находящихся в них бактерий, в настоящее время вызывает дискуссии. На сегодняшний день наиболее древние льды — это ледяная шапка Гулия (Gulia) на Тибетском плато возраста более 500 тыс. лет, подошва антарктического щита в районе озера Восток — 2 миллиона лет, лед с прослоями пепла в долине Бикона (Антарктида) — 8,1 миллиона лет.

Микроорганизмы и другие следы жизни во льду рассматриваются как репрезентативная модель внеземных экосистем, подобных покрытому льдом спутнику Юпитера (Европа) или ледяному спутнику Сатурна (Энцелад). Обычно численность микроорганизмов в снеге и сезонном ледяном покрове не превышает 10^2 кл/г (количество микробных клеток в грамме породы или почвы естественной влажности). Такая же численность жизнеспособных микроорганизмов наблюдается в кернах из древних ледяных щитов. Основным путем проникновения этих микроорганизмов является, скорее всего, ветровой перенос.

В микробной популяции льда доминируют клетки размером менее 3 мкм, и численность микробных клеток резко возрастает с увеличением запыленности льда.

Местообитанием микроорганизмов в этой экосистеме являются узкие прожилки жидкой воды внутри льда, а также прослой, содержащие значительное количество минерального материала, и, соответственно, пленки незамерзшей воды. Количество микробных клеток вдоль скважины на озере Восток уменьшается с увеличением возраста льда.

В Гренландском льду хорошо сохраняется относительно молодая (2–4 тыс. лет) геномная ДНК, а также вирусы бактерий и растений возраста от 0,5 до 100 тыс. лет. Вирусы демонстрируют устойчивость к длительному пребыванию во льду. К сожалению, это касается и вирусов человека. Было показано, что в Арктике РНК гриппа А сохраняется в высокой концентрации в сезонном озерном льду.

В обзоре «Биосфера льда» (Prisco and Christner, 2004) а также в монографии «Жизнь в древнем льду» (Life in Ancient Ice, edited by John D. Castello & Scott O. Rogers, 2005) широко представлены данные, связанные с микробной заселенностью современных и древних льдов.

Криолитосфера

Наиболее заселенной частью криосферы является криолитосфера, или вечная мерзлота, распространенная на четвертой части Земной суши.

Вечная мерзлота является составной частью Арктики, это — северная часть Северной Америки и Евразии и свободные ото льда районы Антарктиды и Гренландии. Альпийская, или горная, мерзлота широко распро-

странена в высоких горах на всех континентах: в Европе, Западном Китае, Северной и Южной Америке. Существует также в прибрежная (шельфовая) мерзлота, распространенная в Северном Ледовитом океане и вокруг Антарктиды.

В многолетнемерзлых отложениях, мощность которых достигает нескольких сотен метров, микробные клетки — представители различных групп — адсорбированы на органических и минеральных частицах. Численность микроорганизмов достигает нескольких миллионов кл/г. Температурный диапазон мерзлых отложений, в которых были обнаружены жизнеспособные микроорганизмы, весьма широк: от отложений с постоянной температурой $-1/-2$ °C около южной границы мерзлоты в Сибири и в некоторых свободных ото льда оазисах антарктического побережья (район ст. Беллинсгаузен) до самой низкой температуры ($-17/-18$ °C) на острове Элсмир, Канада (80° с. ш.) и в Сухих долинах Антарктиды (78° ю. ш.).

Жизнеспособные микроорганизмы обнаружены в мерзлых толщах на глубине 400 м в дельте р. Макензи, Канада, и высоте 4700 м на Тибетском нагорье. Возраст изолированных клеток при этом соответствует длительности пребывания осадочных отложений в мерзлом состоянии, которая, в свою очередь, варьирует от нескольких тысяч до 2–3 миллионов лет на северо-востоке Сибири и до 5–8 миллионов лет в Антарктиде. Жизнеспособные микроорганизмы — это огромная масса живого материала, которая является исключительной особенностью вечномерзлых отложений; и, принимая во внимание мощность криолитосферы (50–1000 м), можно заключить, что в вечной мерзлоте содержится во много раз больше адаптированных к низким температурам микроорганизмов, чем в современных почвах. Источником микроорганизмов в многолетнемерзлых отложениях является почвенный покров или холодные водные экосистемы, а в ледяных отложениях — атмосфера и атмосферный перенос.

Общая численность микроорганизмов, определенная методом эпифлуоресцентной микроскопии, составляет в сибирской и канадской арктической мерзлоте 107–108 кл/г. В мерзлоте Сухих долин Антарктиды по сравнению с Арктикой общая численность микробных клеток на два порядка ниже — 105–106 (Gilichinsky et al., 2007).

В антарктической мерзлоте по сравнению с арктической также наблюдается заметно меньшая численность и разнообразие жизнеспособных микроорганизмов, выросших на питательных средах. Микробиологический анализ образцов из различных регионов показал, что доля жизнеспособных бактерий в вечномерзлых отложениях, демонстрирующих рост на питательных средах, варьирует от 103–106 кл/г, и составляет 0,01–1,5% от общей численности микроорганизмов, определенных методом флуоресцентной микроскопии. Стоит заметить, что адаптированные к холоду микроорганизмы из вечномерзлых отложений показывают оптимальный рост при комнатной температуре, то есть они не являются психрофилами, а представляют собой преимущественно психротрофов.

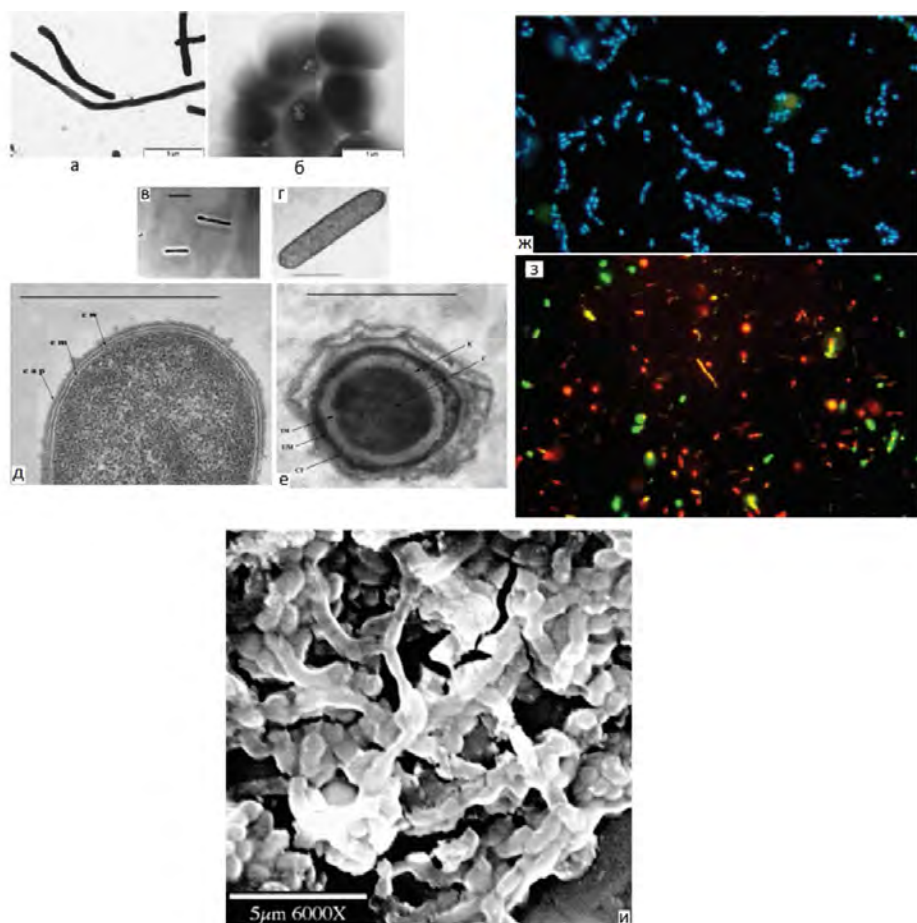


Рисунок 2. Бактерии из вечной мерзлоты Арктики:

a, б) психротолерантная бактерия *Exiguobacterium sibiricum*, выделенная из многолетнемерзлых отложений Колымской низменности и растущая при 0 °C (Rodrigues et al., 2006): *a* — негативно окрашенные клетки, *б* — внутри клетки видны гранулы;

в–е) анаэробная психротолерантная спорообразующая бактерия *Clostridium tagluense* sp. из вечномерзлых отложений Канады (Suetin et al., 2009): *в* — фазовый контраст, бар — 10 мкм; *г, д* — ультратонкие срезы активно растущих клеток, бар — 1 мкм; *е* — ультратонкие срезы споры, бар — 1 мкм, *sw* — клеточная стенка, *cm* — цитоплазматическая мембрана, *sar* — капсула, *C* — ядро, *K* — кортекс, *IM* — внутренняя мембрана, *OM* — внешняя мембрана, *CT* — оболочка споры;

ж–и) факультативно анаэробная психротолерантная спорообразующая бактерия *Carnobacterium pleistocenium* sp., изолированная из туннеля Фокс (Fox) в многолетнемерзлых породах, Аляска (Pikuta et al., 2005): *ж* — DAPI-окрашенные клетки, *з* — клетки, окрашенные красителями Live/Dead, *и* — электронные фотографии, полученные с помощью эмиссионно-сканирующего микроскопа Hitachi S-4000, бар — 5 мкм

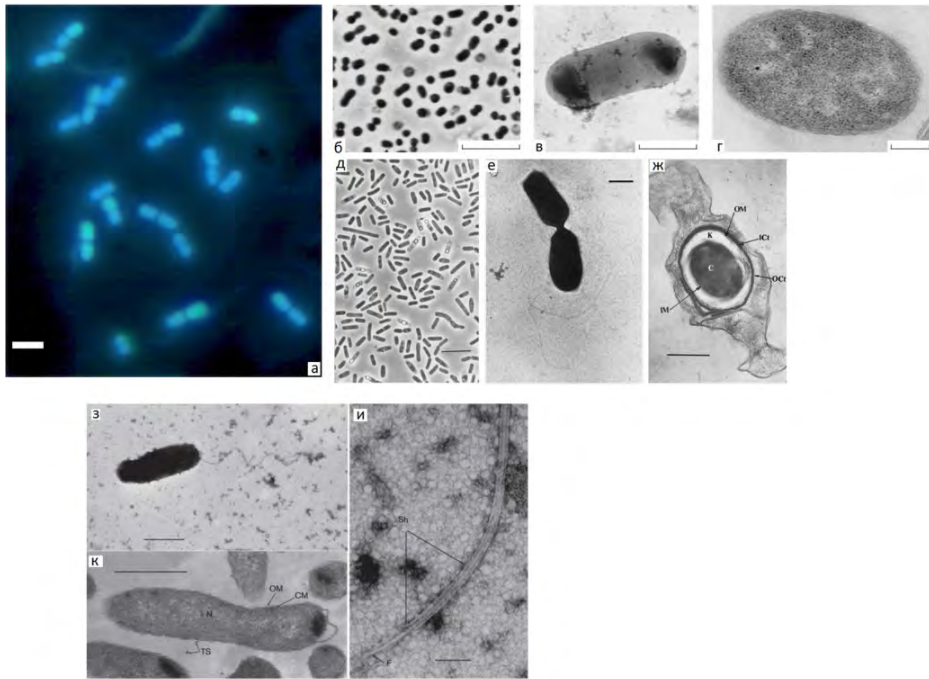


Рисунок 3. Бактерии из криоплат:

а) психротолерантная бактерия *Psychrobacter cryohalolentis*, выделенная из Колымского криоплата. Эпифлуоресцентная микроскопия, краситель (Bakermans et al., 2006), бар — 1 мкм;

б–г) аэробная психротолерантная бактерия *Psychrobacter muriicola*, выделенная из Колымского криоплата (Shcherbakova et al., 2009): б — фазовый контраст, бар — 5 мкм, в — негативное окрашивание, бар — 1 мкм, г — ультратонкие срезы, бар — 0,5 мкм; д–ж) анаэробная психрофильная спорообразующая бактерия, оптимально растущая при температуре 5–6 °C, *Clostridium algoriphilum*, выделенная из Колымского криоплата (Shcherbakova et al., 2005): д — фазовый контраст, бар — 10 мкм, е — негативно окрашенные клетки, бар — 1 мкм, ж — тонкие срезы споры, бар — 1 мкм;

з–к) факультативно анаэробная психротолерантная бактерия *Celerinatantimonas yamakensis*, выделенная из Ямальского криоплата (Shcherbakova et al., 2013): з — негативное окрашивание, бар — 1 мкм; и, к — тонкие срезы, TS — табулярные структуры; OM — внешняя мембрана; N — нуклеоид; CM — цитоплазматическая мембрана; F — жгутик; Sh — оболочка, бар — 0,5 мкм

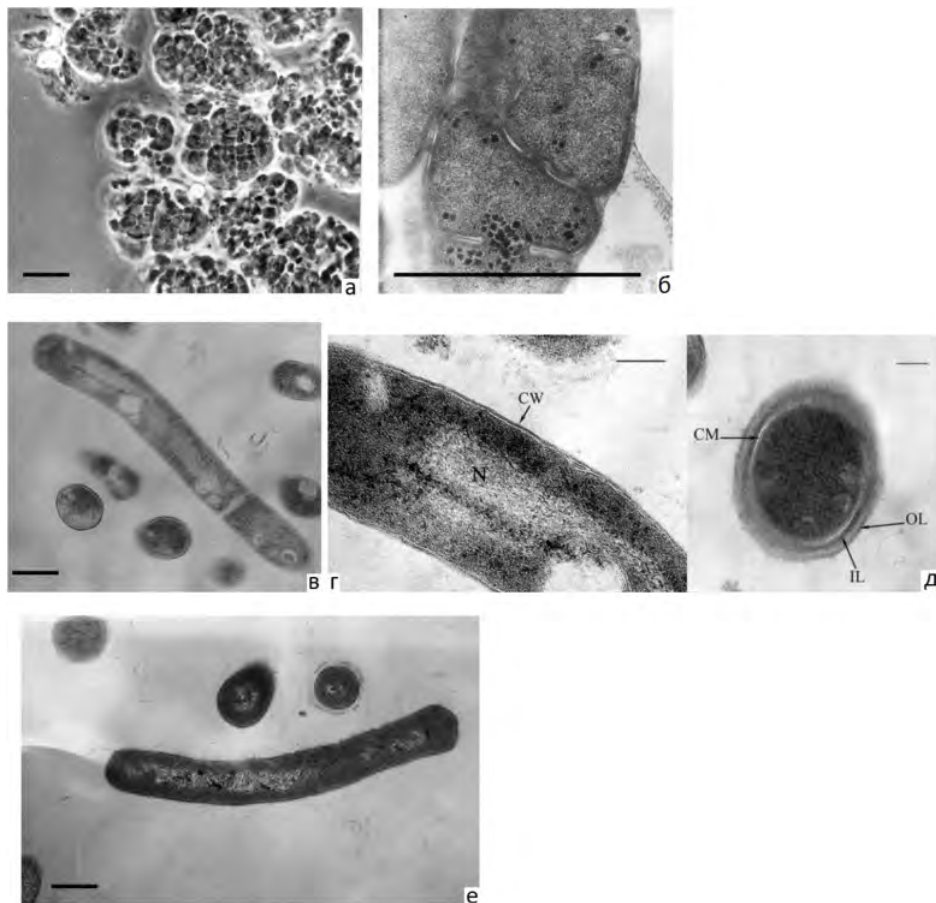


Рисунок 4. Метанобразующие археи:

а, б) Methanosarcina, изолированная из голоценовых многолетнемерзлых аласных отложений Колымской низменности (Rivkina et al, 2007): *а* — фазовый контраст, *б* — ультратонкие срезы (черные точки — включения полифосфатов), бар — 1 мкм; *в–д) Methanobacterium arcticum* sp., выделенная из Колымской мерзлоты голоценового возраста (Shcherbakova et al., 2011): тонкие срезы, *в, г* — показывающие палочковидные и, *д* — цистоподобные клетки. CM — цитоплазматическая мембрана, CW — клеточная стенка, IL — внутренний слой клеточной стенки, N — нуклеоид; OL — внешний слой клеточной стенки, *в* — бар — 1 мкм, *г, д* — бар — 100 нм; *е) Methanobacterium veterum*, выделенная из отложений позднеплиоценового возраста (более 1 млн лет), Колымская низменность (Krivushin et al., 2010). Бар — 1 мкм

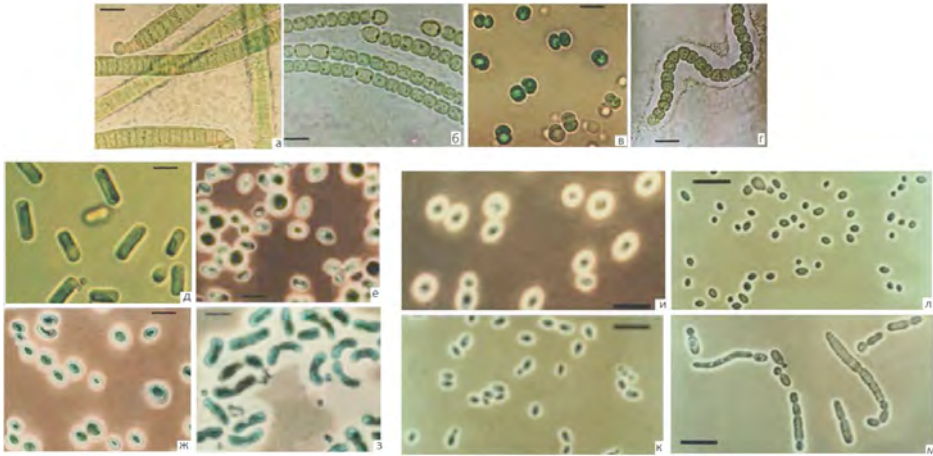


Рисунок 5. Фотосинтезирующие микроорганизмы и дрожжи (Вишневская, 2020).
а–д) цианобактерии из многолетнемерзлых отложений Антарктиды: а — *Oscillatoria* sp., б — *Anabaena* sp., в — *Chlorococcales* sp., г — *Nostoc* sp., бар — 40 мкм;
е–з) одноклеточные зеленые водоросли из многолетних отложений Колымской низменности: д — *Stichococcus* sp., е — *Chlorella saccharophila*, ж — *Pseudococcomyxa*, з — *Chodatia tetrallantoidea*, бар — 40 мкм;
и–м) дрожжи, выделенные из многолетнемерзлых отложений Колымской низменности: и — *Cryptococcus albidus*, рост при 4 °С; к — *Rhodotorula aurantiaca*, рост при 4 °С; л — *Cystofilobasidium infirmominiatum*, рост при 4 °С, м — *Cystofilobasidium infirmominiatum*, рост при –4°С, бар — 40мкм

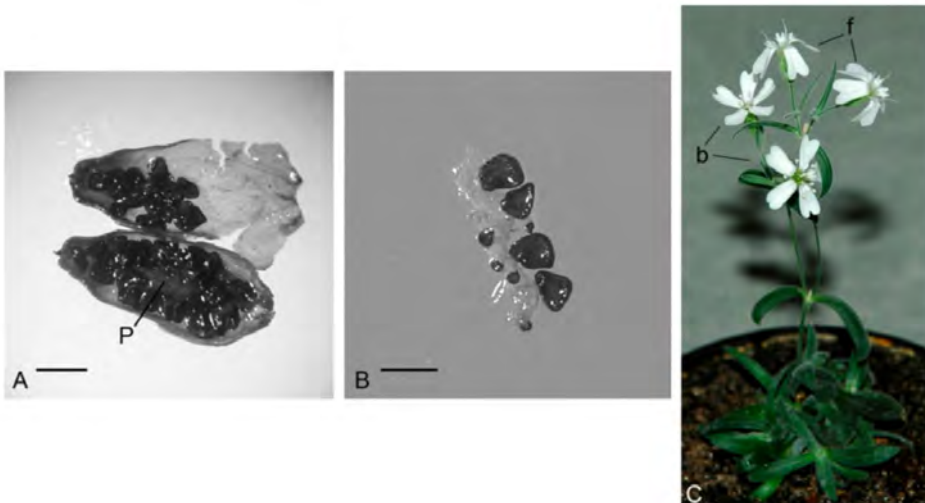


Рисунок 6. Семена (а, в) и растение *Silene stenophylla* (с), полученное из семян, обнаруженных в норе суслика, погребенной в вечной мерзлоте более 30 000 лет назад (Yashina et al., 2012), бар — 1 мм

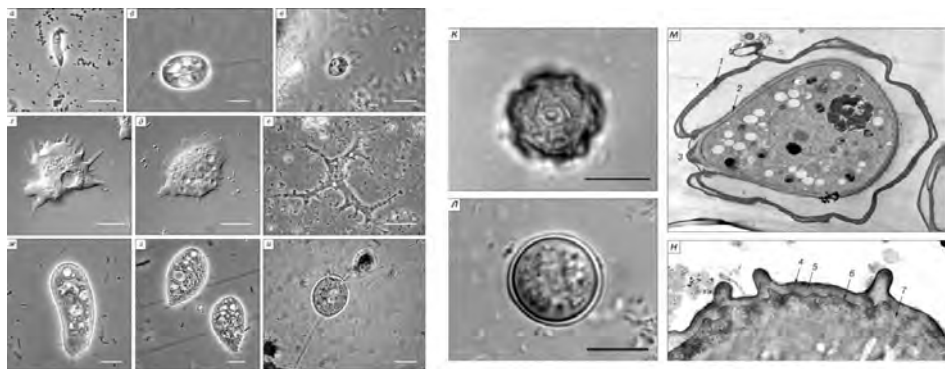


Рисунок 7. Протисты, выделенные из многолетнемерзлых отложений (Шатилов и др., 2010):

a-e — фазовый контраст; *g, h* — дифференциальный интерференционный контраст; *a-e* — жгутиконосцы; *g-e* — голые амёбы; *ж-и* — инфузории, бар — 10 мкм; *к-м* — цисты покоя протист: *к, л* — дифференциальный интерференционный контраст; *м, н* — трансмиссионная электронная микроскопия; *к, м* — *Acanthamoeba sp.*; *л, н* — *Colpoda inflata*; 1, 4 — эктоциста; 2, 6 — эндоциста; 3 — пора; 5 — мезоциста; 7 — гранулярный слой, бар — 10 мкм

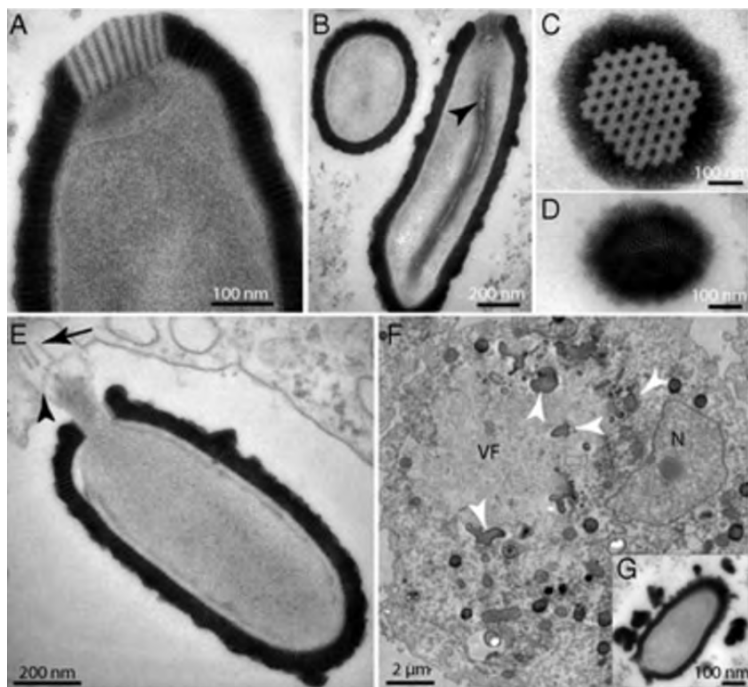


Рисунок 8. Визуализация цикла репликации *Pithovirus sibericum* в *Acanthamoeba castellanii*. Электронная микроскопия. (Legendre et al., 2014): *A* — апекс частицы *Pithovirus sibericum*, выполненный из 15 нм разнесенных полос; *B* — две проекции частиц *Pithovirus sibericum* (поперечная и продольная секции); *C* — вид на апекс сверху, видна шестиугольная ячеистая структура; *D* — вид снизу; *E* — проникновение вирусной частицы в вакуоль *Acanthamoeba castellanii*; *F* — созревание вирионов на поздней стадии инфекции

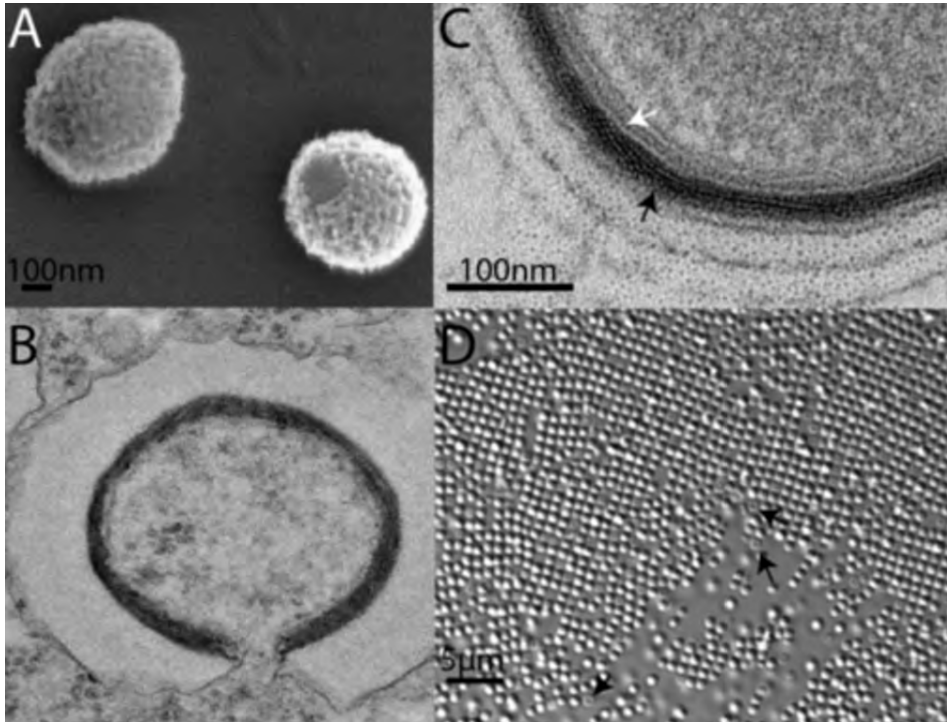


Рисунок 9. Изображения вирусных частиц *Mollivirus sibericum* (Legendre et al., 2015): *A* — сканирующая электронная микроскопия (СЭМ), две отдельные частички, показана структура апекса. *B* — трансмиссионная электронная микроскопия (ТЭМ). Ультратонкий срез открытой частицы после слияния ее внутренней липидной мембраны с мембраной фагосомы. *C* — увеличенный фрагмент тегумента вирусной частицы. Черной стрелкой показан слой, состоящий из сетки фибрилл, а под ним внутренние мембраны (белая стрелка). *D* — световая микроскопия (DIC x 63), показаны частицы вируса, некоторые имеют углубление на вершине, показано стрелками

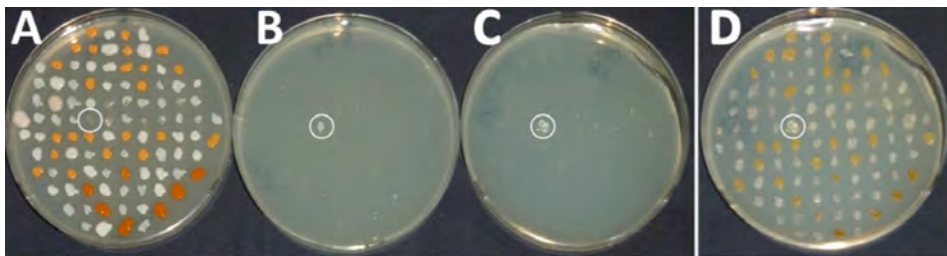


Рисунок 10. Модельный марсианский эксперимент (Nicholson et al. 2013). Рост изолятов из мерзлоты Колымской низменности на среде TSBYS. Все изоляты инкубировались 30 суток при температуре 0 °C в следующих условиях: *A* — земная атмосфера и земное давление; *B* — атмосфера Марса (CO₂) и земное давление; *C* — атмосфера Марса (CO₂) и давление Марса (7мбар); *D* — та же чашка Петри, что и в эксперименте *C*, после дополнительной инкубации при комнатной температуре, в атмосфере и давлении Земли. Микроорганизм, показавший рост в условиях Марса, был определен как *Carnobacterium inhibens* subsp. *gilichinskyi* (Nicholson et al. 2015)

Разнообразие организмов вечной мерзлоты

Вечная мерзлота, включая криопэги, представляет собой хранилище разнообразных бактерий: аэробных, анаэробных, спорообразующих и неспорообразующих, грамположительных и грамотрицательных (рис. 2, 3). Во многих отложениях, в основном озерного и морского происхождения, присутствуют жизнеспособные метанообразующие археи (рис. 4). Из вечномерзлых отложений выделены и описаны фотосинтезирующие микроорганизмы: цианобактерии и зеленые водоросли (рис. 5). Там обнаружены дрожжи (рис. 5), актино- и микромицеты, также продукты метаболизма: внутри- и внеклеточные ферменты (инвертаза, каталаза, протеаза и амилаза), пигменты (хлорофилл а и б, феофитин) и биогенный метан. Помимо этого в вечномерзлых отложениях обнаружены биологические объекты более высокого порядка — мхи. Из некоторых семян удалось получить живое растение. В вечной мерзлоте были обнаружены протисты: амёбы, инфузории и флагеллаты (рис. 7). В последние два года в вечной мерзлоте Арктики обнаружены гигантские вирусы — паразиты акантамеб *Pithovirus sibericum* (рис. 8) и *Mollivirus sibericum* (рис. 9), представляющие собой абсолютно новые, ранее неизвестные классы гигантских вирусов.

С точки зрения астробиологии, важным результатом является то, что из вечномерзлых отложений Колымской низменности была выделена бактерия, растущая в условиях, приближенных к марсианским. Этот микроорганизм, определенный как новый подвид рода *Carnobacterium* и получивший название *Carnobacterium inhibens subsp. gilichinskyi*, в отличие от других изолятов показал оптимальный рост в атмосфера CO₂ при давлении 2 мбар и температуре 0 °C (рис. 10).

Вечная мерзлота может рассматриваться в качестве природного подземного хранилища, в котором в течение длительного времени существуют постоянные физико-химические и температурные условия. Именно постоянство этих характеристик позволяет нам рассматривать условия, существующие в вечной мерзлоте, не как экстремальные, а, скорее, как стабильные. При отрицательных температурах скорость биохимических реакций и биологических процессов становится низкой, что обеспечивает сохранность биологических объектов.

Жизнь при отрицательных температурах

Сама по себе отрицательная температура не является лимитирующим фактором для роста микроорганизмов. В лабораторных условиях микроорганизмы способны делиться при культивировании их на питательных средах с добавлением глицерина при температуре –10 °C. Это согласуется с нижним температурным пределом для роста микроорганизмов. Условия с температурой –10 °C и соленостью 200 г/л присутствуют внутри линз криопэгов — переохлажденных водных рассолов в вечномерзлых отложениях,

где метаболическая активность была показана в эксперименте с использованием резазурина в качестве индикатора дыхания. Позже в лабораторных экспериментах наблюдалось включение D-[^{14}C]-глюкозы в бактериальную биомассу криопэггов при $-12\text{ }^{\circ}\text{C}$, что также подтвердило способность микроорганизмов криопэггов к метаболическим реакциям при отрицательных температурах.

Большинство исследователей полагают, что, по крайней мере, часть микробного сообщества вечномерзлых отложений, около 20%, может размножаться при температурах от -2 до $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$, тогда как 95% бактерий, выделенных из вечной мерзлоты, не растут вообще или очень плохо растут при температурах выше $30\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Выживание биоты в мерзлых и переохлажденных соленых экосистемах кайнозойского возраста, а также в пермско-триасовых соляных залежах (Чудинов, ПИН) — пример уникальной адаптации бактерий. Важно было понять, связана ли устойчивость этих клеток к соли с их толерантностью к низким температурам. Эксперименты показали, что при отрицательных температурах галофильные бактерии выживают лучше, чем негалофильные, и способны сохранять жизнеспособность при температуре $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ в присутствии 25% NaCl.

Вечная мерзлота — это в основном психро-галотолерантное микробное сообщество, оно может быть описано как сообщество выживших, для которых пребывание в «голодных» условиях является нормальным физиологическим состоянием. Можно заключить, что микробное сообщество вечной мерзлоты представляет собой только «избранных» представителей, которые смогли адаптироваться к условиям, существующим в этих отложениях, и имеющих эффективный аппарат репарации, что позволило ему, в отличие, например, от многих микроорганизмов современных тундровых почв, сохранить жизнеспособность в вечной мерзлоте.

Возможно, поэтому, бактерии, обнаруженные в вечномерзлых отложениях, встречаются и в арктических тундровых почвах, в то время как многие типы бактерий, выделенные из современных арктических почв, не были встречены в вечномерзлых отложениях.

Сохранение жизнеспособности микроорганизмами при отрицательных температурах в течение геологического времени позволяет предположить возможность метаболических реакций в вечномерзлых отложениях.

Некоторые факты косвенно подтверждают, что древние микроорганизмы могут участвовать в осуществлении биогеохимических реакций в условиях отрицательных температур и дефицита питательных веществ *in situ*: способность иммобилизованных ферментов в вечной мерзлоте быстро активироваться; присутствие метастабильных сульфидов железа и способность расти на питательных средах после воздействия фоновой радиации в течение миллионов лет. Выживаемость микроорганизмов в мерзлоте предполагает возможность репарации ДНК, т. е. существование механизма репараций, сопоставимого по скорости с процессом накопления повреждений в геноме. Процесс адаптации к условиям вечной мерзлоты подразумевает реализацию некоторых процессов, таких как синтез холодаадаптированных белков и метаболические реакции при отрицательных температурах. Исследования

показали, что антарктические лишайники могут быть метаболически активными при -17°C ; были получены доказательства новообразования ДНК и белков при температуре от -12 до -17°C , что говорит о возможности деления клеток в снежном покрове Южного полюса. В экспериментах с радиоактивно меченым субстратом было показано, что древние микроорганизмы в вечномерзлых отложениях возраста от 600 тысяч до 1 миллиона лет не находятся в состоянии абсолютного покоя. Включение меченого углерода из $\text{CH}_3^{14}\text{CO}_2^-$ в бактериальные липиды при температурах до -20°C показало, что в древних вечномерзлых породах возможен анаболический метаболизм. Используя ^{14}C меченые субстраты: бикарбонат, $\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$, и ацетат, $^{14}\text{CH}_3\text{CO}_2^-$, было продемонстрировано, что идет процесс метанообразования, осуществляемый естественной популяцией метанообразующих архей вечномерзлых отложений позднеплиоценового и голоценового возраста при температурах до $-16,5^{\circ}\text{C}$ (минимальная температура мерзлоты в Арктике) и даже до -28°C (температура мерзлоты Антарктиды в районе долины Бикон), доказывающий способность микроорганизмов к энергетическому метаболизму — осуществлению окислительно-восстановительных реакций после длительного пребывания в вечной мерзлоте (Gilichinsky et al., 2007).

С биологической точки зрения, доза, получаемая в результате естественной радиации, 1–2 миллигреев в год, источником которого являются минералы, рассеянные в мерзлых породах Арктики, не достаточна для полной стерилизации микробных комплексов. Вместе с тем фоновое излучение, не являясь фатальным, способно привести к селекции и вызвать значительное повреждение ДНК древних клеток. Однако сам факт роста микроорганизмов из вечномерзлых пород на питательных средах подразумевает их способность к репарации ДНК, то есть позволяет считать, что скорость разрушения ДНК в мерзлоте ниже скорости ее репарации. Используя молекулярно-биологические подходы и непосредственное измерение продукции CO_2 в вечномерзлых отложениях, эти исследователи нашли доказательства тому, что сохранение жизнеспособности в течение длительного времени тесно связано с метаболической активностью и репарацией ДНК, как механизмом поддержания этой жизнеспособности.

Анализ полных геномов микроорганизмов, выделенных из вечной мерзлоты, выявил в них гены, ответственные за продукцию липолитических ферментов. Дальнейшие исследования позволили получить и проанализировать полученные белки. Было показано, что как эстеразы, так и липазы, продуцируемые психротолерантной бактерией *Psychrobacter cryohalolentis*, выделенной из Колымского криопэга, обладают активностью и стабильностью в широком диапазоне температур от 0 до $30\text{--}35^{\circ}\text{C}$, причем, для эстеразы EstPc уровень относительной активности 85–90% остается практически одинаковым в интервале между 30 и 0°C .

В последние 15 лет микробное сообщество различных биотопов начали оценивать с использованием современных молекулярных методов: ПЦР амплификации 16S rPHK генов природных бактерий и архей, 18S rRNA генов эукариот и метагеномики.

Факт длительного сохранения бактериальных, архейных и грибных ДНК был отмечен в относительно молодых отложениях позднеплейстоценового

и голоценового возраста в вечномёрзлых отложениях Канадской Арктики и Тибетского плато, а также в более древних отложениях поздеплиоценового и раннеплейстоценового возраста Сибири.

Исследования показывают, что в большинстве экосистем ДНК обычно разрушается довольно быстро. В литературе на сегодняшний день установлен предел сохранения ДНК — 400–600 тыс. лет в вечномёрзлых породах. В более древних образованиях ПЦР-амплификация выделенных фрагментов ДНК, по словам некоторых исследователей, не проходила. Однако этот предел не является до конца установленным, и исследования, направленные на выделение и анализ тотальной ДНК из более древних отложений, необходимо, безусловно, продолжать, потому что ответ на этот вопрос позволяет трезво оценивать возможность поисков ДНК и микробных клеток в мерзлоте Марса.

Следует заметить, что одной из слабых сторон вечной мерзлоты Земли, как модели для астробиологии, является несопоставимость возраста вечной Земли с возрастом мерзлоты на других планетах криогенного типа. Как известно, самая древняя мерзлота на Земле, в лучшем случае имеет возраст нескольких десятков миллионов лет (Сухие долины Антарктиды), тогда как возраст мерзлоты Марса составляет миллиарды лет. Для того чтобы как-то разрешить эту проблему, следует попытаться найти самую древнюю мерзлоту на Земле и самую молодую на Марсе. На Земле таким объектом являются Сухие долины Антарктиды. Анализ данных снимков, полученных с камер наблюдений за поверхностью Марса (DTM provided by Mars Express High Resolution Stereo Camera, HRSC), позволил предположить, что наиболее молодую мерзлоту на Марсе надо искать в районе его северного полюса, где, вероятно, находятся относительно молодые вулканы и продукты их извержения, возраст которых может быть сопоставим с возрастом мерзлоты Земли. Было показано, что термофильные микроорганизмы, связанные с деятельностью вулканов, сохраняют жизнеспособность в вечной мерзлоте. Из многолетнемерзлых отложений антарктического острова Десепшен (Deception island) были изолированы бактерии, принадлежащие роду *Geobacillus*, с оптимальной температурой роста 62–65 °C. Это дает нам надежду на возможность находок следов жизни и в мерзлых вулканических отложениях Марса.

В обзоре “Earth’s perennially frozen environments as a model of cryogenic planet ecosystems” (Rivkina et al., 2018) обобщены последние результаты исследований жизнеспособной биоты многолетнемерзлых отложений Земли. Самые последние сведения о фотосинтетических микроорганизмах, сохранивших жизнеспособность в вечной мерзлоте, приведены в обзоре “Insights into community of photosynthetic microorganisms from permafrost” (Vishnivetskaya et al., 2020).

Выводы

Вечномерзлые породы кайнозоя — это экосистемы, не испытывавшие на себе воздействие антропогенных факторов, а микробные клетки, сохранившие жизнеспособность, их гены и продукты жизнедеятельности являются свидетелями былых эпох. Микробиологические и молекулярные исследования палеобиологических объектов в вечномерзлых отложениях расширяют наши знания о пространственно-временной границе биосферы и создают новое направление в четвертичной геологии, геокриологии, бактериальной палеонтологии и экзобиологии. Возможно, что в будущем генетические ресурсы могут оказаться более важными природным компонентами, чем геологические, а микроорганизмы вечномерзлых отложений, так же как их метаболиты, белки и ферменты, могут оказаться уникальным, еще мало изученным ресурсом для биотехнологии. Помимо этого, сам факт сохранения жизнеспособных микроорганизмов в вечной мерзлоте, способность их к метаболическим реакциям при отрицательных температурах и продукции холодоактивных ферментов делает вечную мерзлоту Земли одной из немногих природных моделей для экзобиологии.

Литература

- Щербакова В.А., Чувильская Н.А., Ривкина Е.М., Печерицына С.А., Суевтин С.В., Лауринавичюс К.С., Лысенко А.М. и Гиличинский Д.А. Новая галотолерантная бактерия из криопэга в вечной мерзлоте: описание *Psychrobacter muriicola* sp. NOV. Микробиология. 2009. 78 (1). С. 98–105.
- Шатилов А.В., Шамакова Л.А., Губин С.В., Гиличинский Д.А. Жизнеспособные простейшие в вечной мерзлоте Арктики// Криосфера Земли. 2010. XIV (2), С. 69–78.
- Anderson, D. M. Ice nucleation and substrate-ice interface//Nature, 1967. 216. P. 563–566.
- Bakermans C., Tsapin A.I., Souza-Egipsy V., Gilichinsky D.A., and Neilson K. H. Reproduction and metabolism at -10°C of bacteria isolated from Siberian permafrost//Environmental Microbiology, 2003. 5 (4). P. 321–326.
- Castello J. D., and Rogers S. O. (eds.), Life in Ancient Ice. Princeton: Princeton University Press. 2005. 328 p.
- Gilichinsky D.A. & Rivkina E.M. Permafrost Microbiology In: Encyclopedia of Geobiology (Eds. Reitner J., Thiel V.) Springer-Verlag. 2011. P. 726–732.
- Gilichinsky D., Wilson, G., Friedmann E. I., McKay, C., Sletten R., Rivkina E., Vishnivetskaya T., Erokhina L., Ivanushkina N., Kochkina G., Shcherbakova V., Soina V., Spirina E., Vorobyova E., Fyodorov-Davydov D., Hallet B., Ozerskaya S., Sorokovikov V., Laurinavichyus K., Shatilovich A., Chanton J., Ostroumov V., and Tiedje J. Microbial populations in Antarctic permafrost: biodiversity, state, age, and implication for astrobiology//Astrobiology, 2007. 7 (2). P. 275–311.
- Gilichinsky Michael, Demidov Nikita, Rivkina Elizaveta.. Morphometry of

volcanic cones on Mars in perspective of Astrobiological Research // International journal of astrobiology. 2015. 14 (4). P. 537–545.

Krivushin K.V., Shcherbakova V.A., Petrovskaya L.E., Rivkina E.M. *Methanobacterium veterum* sp. nov., from ancient Siberian permafrost // J Syst Evol Microbiol. 2010. 60. P. 455–459.

Legendre Matthieu, Julia Bartoli, Lyubov Shmakova, Sandra Jeudy, Karine Labadie, Annie Adrait, Magali Lescot, Olivier Poirot, Lionel Bertaux, Christophe Bruley, Yohann Couté, Elizaveta Rivkina, Chantal Abergel, and Jean-Michel Claverie. Thirty-thousand-year-old distant relative of giant icosahedral DNA viruses with a pandoravirus morphology// PNAS. 2014. 111 (11). P. 4274–427.

Legendre Matthieu, Audrey Lartigue, Lionel Bertaux, Sandra Jeudy, Julia Bartoli, Magali Lescot, Jean-Marie Alempic, Claire Ramus, Christophe Bruley, Karine Labadie, Lyubov Shmakova, Elizaveta Rivkina, Yohann Couté, Chantal Abergel, Jean-Michel Claverie. In-depth study of Mollivirus sibericum, a new 30,000-y-old giant virus infecting Acanthamoeba //PNAS. 2015. 112 (38). P. E5327– E5335.

Nicholson Wayne, Krivushin Kirill, Gilichinsky David, and Schuerger Andrew. Growth of Carnobacterium spp. from permafrost under low pressure, temperature, and anoxic atmosphere has implications for Earth microbes on Mars// PNAS. 2013. 110 (2). P. 666–671.

Pikuta E.V., Marsic D., Bej A., Tang J., Krader P. and Hoover R.B. *Carnobacterium pleistocenium* sp. nov., a novel psychrotolerant, facultative anaerobe isolated from permafrost of the Fox Tunnel in Alaska// International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2005. 55 (1). P. 473–478.

Priscu J.C., and Christner B.C. Earth's icy biosphere. In Bull, A. T. (ed.), Microbial Diversity and Bioprospecting. 2004. Washington: ASM Press. P. 130–145.

Rivkina E., Shcherbakova V., Laurinavichius K., Petrovskaya L., Krivushin K., Kraev G., Pecheritsina S., and Gilichinsky D., Biogeochemistry of methane and methanogenic archaea in Permafrost// FEMS Microbiology Ecology. 2007. 61. P. 1–15.

Rivkina E., Abramov A., Spirina E., Petrovskaya L., Shatilovich A., Shmakova L., Scherbakova V., Vishnivetskaya T. Earth's perennially frozen environments as a model of cryogenic planet ecosystems// Permafrost and Periglacial Processes. 2018. 29 (4): P. 246–256.

Rodrigues D. F., Goris J., Vishnivetskaya T., Gilichinsky D., Thomashow M. F., and Tiedje J. M., Characterization of Exiguobacterium isolates from the Siberian permafrost. Description of Exiguobacterium sibiricum sp. nov. Extremophile. 2006. 10. 285–294.

Vishnivetskaya T.A., Almatari A.L., Spirina E.V., Wu, X., Williams, D.E., Pfiffner, S.M. and Rivkina, E.M.. Insights into community of photosynthetic microorganisms from permafrost// FEMS Microbiology Ecology. 2020. 96 (12). P. 229.

Yashina S., Gubin S., Maksimovich S., Yashina A., Gakhova E., and Gilichinsky D. Regeneration of whole fertile plants from 30,000-y-old fruit tissue buried in Siberian permafrost// PNAS, 2012. 109 (10). P. 4008–4013.

РАННЕДОКЕМБРИЙСКИЕ ИСКОПАЕМЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ

К докембрию, или криптозою, относят интервал от формирования самых древних из известных земных пород — около 4 млрд лет назад до массового появления разнообразных скелетных организмов в основании томмотского яруса кембрия. Хотя докембрийский (AR–PR) этап истории Земли по длительности превышает 85% всей истории планеты, а раннедокембрийский (AR–PR₁) — более 80%, долгое время этот период оставался вне возможности изучения палеонтологами.

Этот огромный промежуток геологического времени (AR–PR₁) — почти 3,45 млрд лет — подразделяется на два эона: архейский (4–2,5 млрд лет) и протерозойский (от 2,5 млрд до 530 млн лет). Биосфера в то время была в основном микробиальной. Практически все докембрийские ископаемые можно подразделить на несколько категорий:

1) ископаемые микроорганизмы — остатки микроорганизмов, заключенные в породу;

2) строматолиты — макроскопические биогенно-осадочные образования, заключающие остатки фоссилизированных микроорганизмов;

3) протисты и многоклеточные эукариоты;

4) химические ископаемые в широком смысле включают химические доказательства прошлой жизни — биомаркеры, органические соединения и биологически фракционированные стабильные изотопы, например, углерода.

Об участии бактерий в некоторых процессах, таких как накопление Fe и S благодаря деятельности железо- и серобактерий, впервые начал говорить в конце XIX века Н.И. Андрусов. Затем, в самом начале XX века, в 1903 году, изучая коричнево-красные джеспилиты возрастом 2,8–1,6 млрд лет, Ч. Лейс предположил их биогенное происхождение.

В.И. Вернадский в своих дневниках (1922), исходя из структуры и геохимических особенностей различных осадочных пород, пришел к такому заключению: в геологической истории Земли не удастся обнаружить периода — сколь угодно древнего, когда образование всех известных для него осадков происходило бы заведомо абиогенным путем. Следовательно, заключал он, если мы будем твердо стоять на почве эмпирических обобщений (а не всякого рода «общих соображений»), то нам придется признать, что жизнь существовала на Земле всегда — «биосфера геологически вечна». В 1926 году была опубликована его работа «Биосфера» (переиздана в 1967 году), в которой он пишет, что биосфера — это стойкая динамическая система, равновесие, установившееся в основных своих чертах ... с «археозоя». Стойкость биосферы Вернадский связывал с тем обстоятельством, что «функции жизни в биосфере — биогеохимические функции — неизменны в течение геологического времени». Все функции живых организмов в биосфере (образование газов, окислительные и восстановительные процессы, концентрация химических элементов и тому подобное) не могут выполняться организмами какого-то одного вида, а лишь их комплексом. Отсюда вытека-

ет чрезвычайно важное положение, разработанное Вернадским: биосфера Земли сформировалась с самого начала как сложная система, с большим количеством видов организмов, каждый из которых выполнял свою роль в общей системе. Без этого биосфера вообще не могла бы существовать, то есть стойкость ее существования была сразу обусловлена ее сложностью.

Единомышленником Вернадского был А.Г. Вологдин, который изучал под поляризационным микроскопом разнообразные горные породы различного возраста (протерозой — мезозой) от джеспилитов до фосфоритов и минеральных образований зоны выветривания. Вологдин, изучая железистые кварциты (джеспилиты) Курской магнитной аномалии, указал на присутствие железобактерий в этих породах. Направление своих исследований он назвал геологической микробиологией.

Микробиальные сообщества существуют (и существовали) в разных условиях и в зависимости от этого сильно различаются. Тем не менее трофические взаимоотношения между различными группировками микроорганизмов сходны в общих чертах. В планктонном сообществе организмы развиваются одиночно или в небольших агрегатах. В ископаемое состояние они переходят в виде донных осадков или береговых штормовых выбросов, где особенно благоприятны условия захоронения. Но эти тафоценозы не отражают пространственной структуры сообщества в естественном состоянии. Наиболее высока вероятность сохранения бентосных сообществ. В подобных захоронениях (например, цианобактериальных матах) часто сохраняется их прижизненная структура.

Для микроорганизмов вообще и бактерий в частности характерна прекрасная сохранность в ископаемом состоянии, хотя долгое время считалось, что микроорганизмы хорошо сохраняются только в кремнистых породах. Впервые это было обнаружено Е. Баргхурном и С. Тайлером. Говоря о древнейших микроорганизмах, мы всегда подразумеваем фоссилизированные, или ископаемые, микробы. Наиболее подвержены минерализации клеточные стенки, цитоплазма и гликокаликс — внеклеточное полисахаридное вещество, выделяемое бактериями. Материал, обогащенный полисахаридами, легко хелатизирует (связывает) минералы. Таким образом, происходит фоссилизация, в результате органическое вещество часто полностью замещается минералами, образуя тем самым псевдоморфозы. Фоссилизация микроорганизмов происходит невероятно быстро, часто за несколько часов или даже минут, поэтому обнаруженные в результате изучения довольно обильные остатки бактерий, а иногда и протистов, представлены почти исключительно микрофоссилиями.

В результате бактериально-палеонтологических исследований сильно расширились представления о древнейших этапах эволюции жизни на Земле. Обнаружение широкого распространения фоссилизированных остатков микроорганизмов в древних осадочных и вулканогенных разрезах говорит о том, что их сообщества были важнейшим фактором эволюции биосферы и, прежде всего, осадкообразования на поверхности Земли, начиная с архея. Однако при изучении древнейших микроорганизмов мы сталкиваемся со значительными затруднениями, которые обусловлены последующим метаморфизмом осадков.

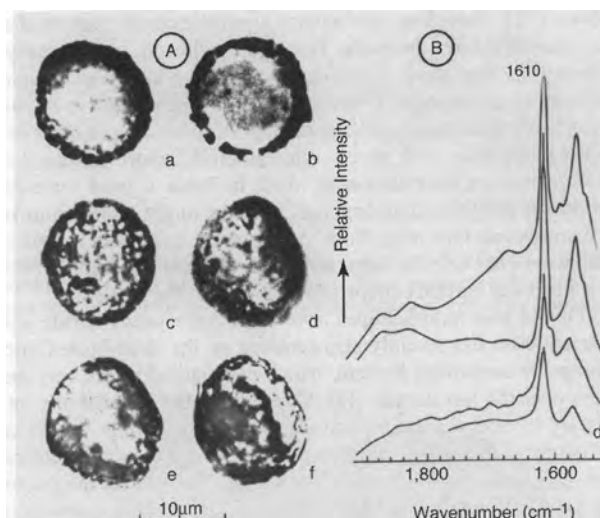


Рисунок 1. А — сравнение *Huroniospora* sp.: (a–c) железистая формация Ганфлинт, Онтарио (~2,0 млрд лет) с *Isuasphaera* sp. (d–f) из метаосадков железокаменного пояса Исуа, Гренландия (~3,8 млрд лет). Отчетливый маргинальный (краевой) ободок, наблюдаемый на некоторых экземплярах, можно трактовать как реликты первоначальной клеточной стенки. Б — рамановские спектры, полученные из *Huroniospora* sp., как из отдельных частиц (a), так и из шлифов (b), сравнение этих спектров со спектрами *Isuasphaera* sp. (c–d), полученными при тех же условиях. Сходство спектров предполагает и сходство остаточных органических компонентов микрофоссилий из Ганфлинта (*Huroniospora* sp.) и Исуа (*Isuasphaera* sp.). Выступающий пик (1610 см⁻¹) указывает на ароматические двойные связи между атомами углерода молекулярной структуры. Это характерно для эукариот (по Schidlowski, 1995)

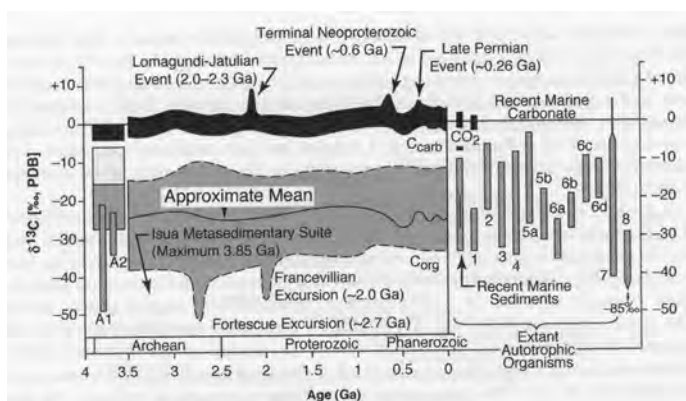


Рисунок 2. В левой части — данные анализов ¹³C/¹²C для включений углерода в зерна апатита из зеленокаменного пояса Акилия 3,85 млрд лет (A1) и из нескольких железистых формаций Исуа (A2). В правой части — вклад в современную биомассу — (1) С3 растений, (2) С4 растений, (3) САМ растений, (4) эукариотных водорослей, (5 а, б) природных и культивируемых цианобактерий, (6) группы фотосинтетических бактерий (не цианобактерий), (7) метаногенных бактерий и (8) метанотрофных бактерий. Данные A2 (Исуа) практически совпадает с данными для эукариотных водорослей (4) (по Schidlowski, 2005)

Модели позднеархейской Земли указывают на разнообразие вероятных местообитаний для древнейших организмов. В мелководных прибрежных условиях можно предположить сообщества микробиальных матов, возможно, с участием цианобактерий, осуществлявших окислительный фотосинтез. В илах и нижней части микробиальных матов, по всей видимости, присутствовали анаэробные фотосинтезирующие и метаногенные. В приповерхностных водах, вероятно, процветал фотосинтетический планктон.

Ископаемые микроорганизмы

Долгое время самыми ранними проявлениями жизни на Земле было принято считать раннеархейские ископаемые бактерии, обнаруженные в отложениях с возрастом 3,5–3,3 млрд лет серии Онфервахт зеленокаменного пояса Барбертон Южной Африки и серии Варравуна кратона Пилбара Австралии, в разрезах которых преобладают вулканогенные и вулканогенно-осадочные породы. Об этом писали еще в 1983 году Дж. Шопф и М. Вальтер.

Эти раннеархейские ископаемые бактерии морфологически неотличимы от современных. Бактерии с точки зрения эволюции являются довольно сложно организованными организмами и представляют высокий уровень развития. Предполагается, что самые ранние бактерии из зеленокаменных поясов Барбертон Южной Африки и Пилбара Австралии создавали микробные маты на поверхности осадка. Детальные седиментологические и микрорепалеонтологические исследования обнаружили тесную связь микробных матов с гидротермальной деятельностью в мелководных условиях.

Но в конце прошлого века появились первые работы по древнейшим осадочным породам Земли — зеленокаменному поясу Исуа в Гренландии. Возраст этого пояса 3,8 млрд лет. Данные изотопного анализа углерода из них свидетельствовали о существовании жизни практически с самого начала образования осадочных горных пород. Эти данные многократно критиковались, но так и не были опровергнуты. Мало того, они были подтверждены опубликованными М. Шидловским в 1995 году изображениями предполагаемых бактериальных тел из Исуа (рис. 1).

Изотопный анализ, проведенный Шидловским в том же году, показал, что принципиальное отличие анализируемых им остатков бактериальных тел из Исуа (3,8–3,7 млрд лет) и микрофоссилий из формации Ганфлинт (2 млрд лет, оз. Верхнее, Канада) отсутствует. Это дало возможность предположить присутствие в формации Исуа остатков таких высокоорганизованных для того времени организмов, как эукариотические водоросли (рис. 1–2).

Данные по изотопному анализу углерода и серы подтверждают вывод о переработке органического вещества в архейских осадках бактериями, в том числе метаногенами (микроорганизмами, производящими метан), а также то, что разнообразное сообщество хемотрофов, связанное с гидротермами, существовало в мелководных (или со средней глубиной) бассейнах. Есть свидетельства древнейшей микробиальной жизни в вулканических породах возрастом 3,235 млрд лет. Эти доказательства представлены ископае-

мыми нитевидными формами, перекрученными в различных направлениях, встреченными в массивных сульфидных отложениях (Кратон Пилбара в Австралии). Такой тип отложений связывают с условиями, характерными для черных курильщиков. Он предполагает, что описанные им микроорганизмы обитали на дне архейского моря ниже фотической зоны при высоких температурах. Это соответствует оптимальным температурам роста термофильных бактерий (около 70 °C). Высокие температуры не преграда для развития микробной жизни, предполагается, что при подводных извержениях, когда температура пород падает ниже 113 °C, жизнь уже может существовать. Причем колонизация вулканогенных пород происходит везде, куда только может проникнуть морская вода, — показано на примере вулканических стекол. При этом происходит микробная колонизация и поверхности субстрата, и самой толщи породы.

Дальнейшие исследования подтвердили существование жизни на Земле практически сразу после прекращения метеоритной бомбардировки. Есть и сомнительные данные о том, что первые следы жизни отмечены даже в отложениях (зеленокаменный пояс Нуввуагиттук, Квебек, Канада), возраст которых может приближаться к 4,28 млрд лет (возраст пород однозначно не определен). Эти железистые «осадочные» породы интерпретируются как придонные отложения эфемерных водоемов, связанные с гидротермальными выходами. В них были обнаружены гематитовые трубочки микронного размера, по морфологии сходные с филаментами микроорганизмов из современных гидротерм. Рядом с трубочками обнаружены графитовые гранулы — углеродистый материал, апатит и карбонатные «розетки» — углеродистые кольца. «Розетки» вполне могли образоваться и в результате абиогенных процессов. Но вместе с ними обнаружен апатит, который является косвенным признаком биологической активности. Изотопный анализ углерода графитов говорит об их биогенном происхождении. Проанализировав и соединив все данные, можно говорить о существовании микробialного сообщества, обитавшего, по всей видимости, в столь отдаленное время — в архее. Исключительно низкая степень метаморфизма этих зоархейских пород позволила сохраниться беспорядочно расположенному органическому углероду с пиритом, апатитом, карбонатом и слоистыми силикатами и предоставила возможность поиска возможных остатков следов наиболее примитивной жизни. Применение рамановской спектроскопии позволило выявить потенциально биологическую природу этих образований.

На анализе соотношения изотопов углерода в графитах, заключенных в древнейших метаосадочных породах Северного Лабрадора, Канада (3,95 млрд лет), было установлено: графиты имеют биогенное происхождение и, соответственно, 3,95 млрд лет тому назад существовали живые организмы. Данные о наличии следов ранней жизни, которая процветала в водных бассейнах по крайней мере 3,7 млрд лет назад, подтвердили морфология и изотопный анализ углерода в зернах графита сланцев Исуа.

Строматолиты

Подробно строматолиты и строматолитообразование были описаны в учебнике по бактериальной палеонтологии (2002). Поэтому останавливаться на этом мы не будем. Можно только добавить, что в 2016 году была опубликована одна из интереснейших находок последних лет — местонахождение метакарбонатных пород с возрастом 3,7 млрд лет в зеленокаменном поясе Исуа. В этих отложениях зафиксированы древнейшие строматолиты высотой 1–4 см. Таким образом, ископаемые бактериальные структуры встречаются в зеленокаменных поясах с самого начала реально документированной геологической летописи.

Химические ископаемые

К ископаемым этого типа можно отнести все отложения и формы, которые были признаны биогенными на основании изотопных анализов углерода и серы.

Кроме того, в архейских пиллоу-лавах (кратон Пилбара, Австралия) были обнаружены интересные микрофоссилии — трубчатые структуры микронного размера, минерализованные титанитом (CaTiSiO_4) с остаточным органическим углеродом, сохранившимся вдоль их краев. Возраст титанита в трубчатых структурах по данным U-Pb датировки — архейский — 3,35 млрд лет. Предполагается, что эти структуры идентичны следам микробиальной жизнедеятельности в офиолитах и современных базальтах. Причем микробиальная активность способствовала биогенному выщелачиванию базальтовых стекол, обрамляющих пиллоу-лавы и гиалокластиты. Подобное микробиальное разложение базальтовых стекол было зафиксировано в хорошо сохранных офиолитах и в современной океанической коре.

К химическим ископаемым можно отнести и биомаркеры, или хемофоссилии. Изучение их крайне важно.

Предполагаемые эукариоты

На то, что биогенные микрофоссилии архея не ограничиваются прокариотами, указывают также морфология и размеры некоторых форм.

Так, например, в архее кратона Пилбара, Австралия (3,0–3,4 млрд лет) были обнаружены довольно крупные (20–70 x 15–35 мкм) чечевицевидные формы с грубой поверхностной структурой. Похожие или, скорее, аналогичные формы были ранее обнаружены в архее Южной Африки (зеленокаменный пояс Барбертон, 3,4 млрд лет) и интерпретированы как «возможные микроорганизмы». Сравнение морфологии, пространственного распределения и фаций Австралийских и Южно-Африканских форм показало, что они выделяются среди прочих раннеархейских микрофоссилий и нельзя исключить их родственных связей. Вели они, вероятно, планктонный образ жизни. Было сделано предположение (на основании данных по изотопии углерода), что чечевицевидные микроорганизмы были, вероятно, автотрофами.

Морфология этих форм и их размеры дают возможность предположить, что они могли быть эукариотами.

Органостенные микрофоссилии с возрастом 3,2 млрд лет были найдены в мелководных отложениях (в раннеархейских сланцах и алевролитах серии Мудис (Moodies) зеленокаменного пояса Барбертон Южной Африки. Это фоссилизированная популяция крупных (до 300 мкм в диаметре) углеродистых сфероидных форм. Был проведен изотопный и химический (рамановская микроспектроскопия) анализ. На основании этих анализов, тщательного морфологического анализа и анализа вероятных условий осадконакопления разные авторы сделали разные выводы. Более осторожные отметили связь этих микрофоссилий с цианобактериями, хотя они намного крупнее всех известных цианобактерий. Другие отнесли эти крупные сфероидальные формы к акритархам, т. е. к эукариотам.

Справедливости ради надо сказать, что Б.В. Тимофеевым (1982). первым были опубликованы достоверные находки фоссилизированных остатков эукариот из архейских отложений. Он описал акритархи из верхнего архея Центральной Карелии и Среднего Приднепровья. Традиционно же первое появление эукариот относят к ганфлинтскому времени раннего протерозоя (Schopf, 1983; Knoll, 1994; Сергеев, 2002).

Поэтому были проведены полевые работы для сбора дополнительного каменного материала из архея Карелии, и был пересмотрен ряд препаратов из коллекции Тимофеева (рис. 3).

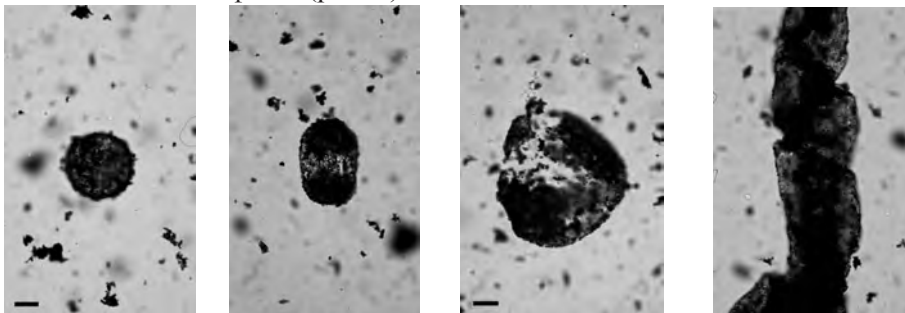


Рисунок 3. Экземпляры предполагаемых эукариот из коллекции Б.В. Тимофеева

Микроорганизмы, встреченные в повторно изученных породах, можно разделить на три группы: микроорганизмы, đồngовозрастные с вмещающими породами; эндолиты, т. е. формы, обитавшие в уже образованных породах; и, наконец, формы, представляющие современное засорение.

К первой группе относятся микроорганизмы, обитавшие непосредственно в бассейне осадконакопления независимо от того, принимали они участие (прямое или косвенное) в процессе образования породы или нет. Отличительная черта микроорганизмов, đồngовозрастных с вмещающими породами — это их слияние с породами. В этом случае микроорганизмы представляют как бы одно целое с породой, или же вся порода буквально сложена микроорганизмами.

Вторая группа — эндолиты — обитают в трещинах пород, а также в

пространства между зёрнами породы. Кроме того, они могут всверливать-ся в карбонатные породы или частицы. К этой группе организмов могут относиться бактерии, грибы, водоросли и лишайники. Эндолиты широко распространены и описаны из разнообразных местообитаний, включая холодные пустыни.

Биоморфные инситные образования представлены нитевидными, натечными, коккоидными формами и т. д. В результате исследований также были получены данные, позволяющие подтвердить возможность присутствия эукариот уже в архее.

1. Нитевидные и палочковидные формы встречены в углеродсодержащих сланцах, кварцитах (метапесчаниках) и туфогенно-осадочных породах. Большая часть этих структур представлена нитями диаметром, как правило, порядка 3–5 мкм, длина которых может достигать (или даже превышать) 100 мкм (рис. 4). На снимках видны довольно толстые чехлы нитчатых форм. Поверхность их негладкая, бугорчатая. В левом верхнем углу снимка виден продольный разрез чехла, который показан рядом в увеличенном виде. Интересно, что чехол изнутри покрыт мелкими ($d < 0,5$ мкм) сферическими гранулами, по всей видимости, опаловыми. Это изображение напоминает начальную стадию выпадения опала, когда в клеточной оболочке образуются островки из сросшихся сферических гранул. Процесс подобного окремнения микроорганизмов был изучен на современных естественных объектах из термальных источников кальдеры Узон на Камчатке, где он происходит при концентрации кремнезема не меньше предела насыщения. Судя по морфологии и размерам, архейские нитчатые структуры, вероятно, относятся к цианобактериям. Интересно отметить, что в одном образце обнаружена структура, напоминающая цианобактериальный мат (рис. 5).

2. Коккоидные формы в лопийских породах Хизоваары (2,8–2,7 млрд лет) также встречены как в углеродсодержащих сланцах, так и туфогенно-осадочных породах. Эти формы представлены несколькими модификациями.

В углеродсодержащих сланцах, туфопесчаниках (метапесчаниках с примесью кислого вулканического материала), туфогенно-осадочных и осадочных породах встречены довольно своеобразные коккоидные формы. Химический состав их соответствует составу вмещающих пород. Эти кокки представляют собой округлые формы диаметром порядка 2–5 мкм, которые почти всегда образуют скопления (рис. 6.).

Поверхность этих сфер покрыта как бы «пушистой» оболочкой, довольно плотной и толстой, облегающей каждый кокк в отдельности. На некоторых экземплярах наблюдаются трещины в этом покрове. Наличие подобной орнаментированной оболочки является признаком, характерным как для прокариот, так и для эукариот.

Другие группы обнаруженных в углеродсодержащих сланцах коккоидных структур связаны с ожелезнением.

Во-первых, это несколько более мелкие (диаметр до 2 мкм), ожелезненные округлые формы, как правило, соединенные в цепочки или образующие сплошную массу (рис. 7).

Во-вторых, это одиночные кокки, имеющие неровную бугорчатую поверхность, диаметром 3–4 мкм, вкрапленные в породу (рис. 8).

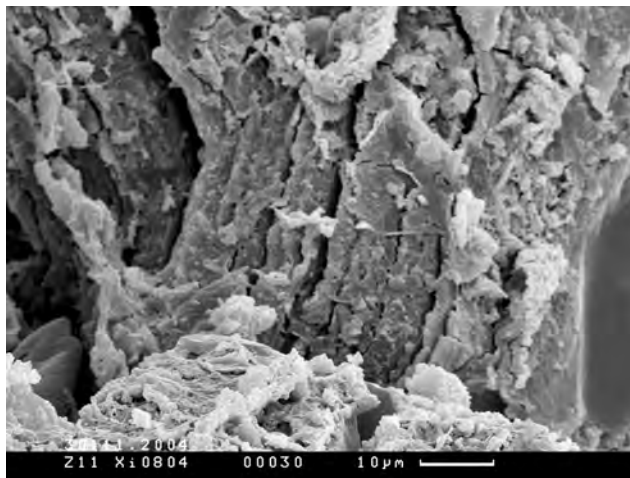


Рисунок 5. Структура, напоминающая слой цианобактериального мата

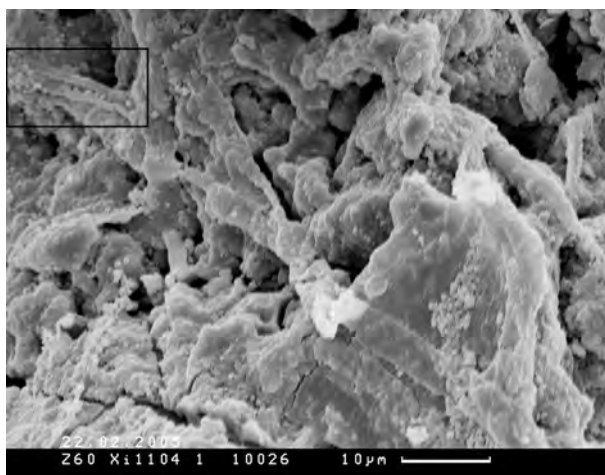


Рисунок 4. Нитевидные формы в архейских углеродсодержащих сланцах Хизоваары; в рамке — чехол изнутри покрыт мелкими ($d < 0,5$ мкм) сферическими гранулами, по всей видимости, опаловыми

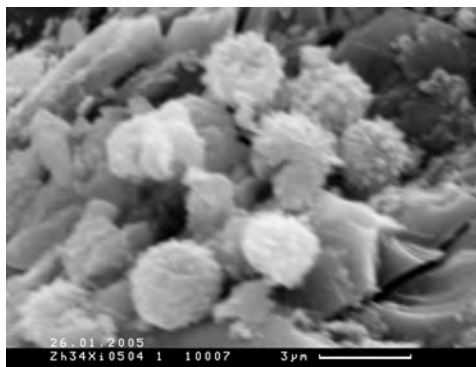
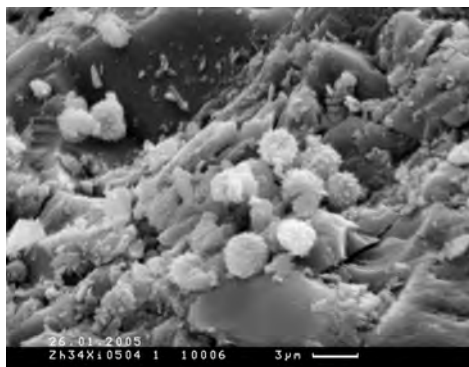


Рисунок 6. Коккоидные формы из метапесчаника, туфопесчаника



Рисунок 7. Коккоидные структуры, связанные с ожелезнением из углеродсодержащих сланцев, и их химический анализ. Мы предполагаем, что эти структуры — ожелезненные остатки коккоидных бактерий или железобактерий. Однако не исключено, что они являются эндолитами

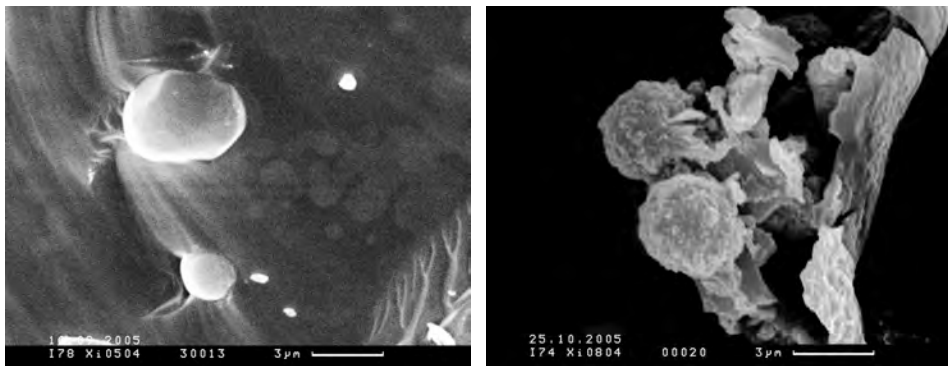


Рисунок 8. Одиночные коккоидные формы, отмеченные лишь в туфогенно-осадочных породах

В-третьих, это более крупные сферические формы диаметром порядка 10 мкм (рис. 9–10). Они особенно интересны тем, что представлены кокками (состоящими в основном из кремния и железа) с сильно шероховатой (пупырчатой) поверхностью.

В некоторых случаях эти коккоидные формы покрыты довольно толстой, неровной, бугорчатой, пузырчатой оболочкой (чехлом или покрывалом), в химическом составе которой резко превалирует железо (рис. 9 а).

Можно предположить, что этот покров — не что иное, как ожелезненный гликокаликс, покрывавший эти формы при жизни. Есть и другое, несколько менее вероятное предположение, что ожелезненный покров — это вторичное образование, которое может быть связано с деятельностью эндолитов. Внутреннее строение этих коккоидных структур, по всей видимости, пред-

ставлено на рис. 10 в середине и говорит о довольно сложной структуре этих форм.

Раннедокембрийские прокариотные и эукариотные формы известны не только в морских отложениях, но и в континентальных, поскольку микроорганизмы играют определенную роль не только в образовании пород и минералов, но и в их преобразовании.

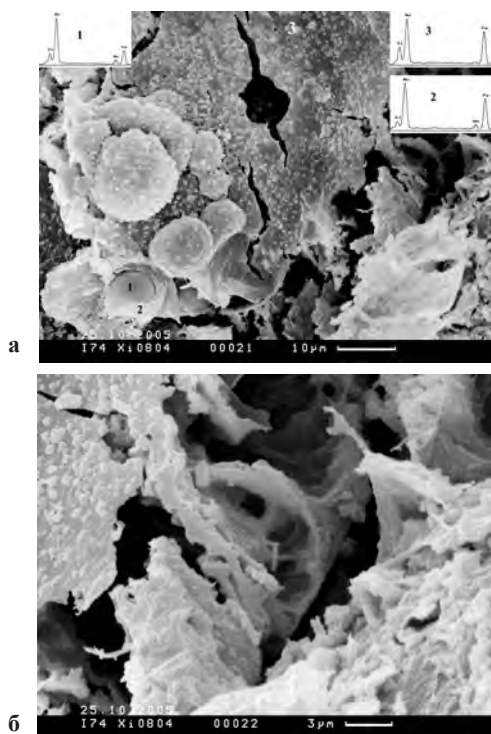


Рисунок 9. Коккоидные формы с шероховатой поверхностью и их химический анализ. Рис. 9 б — увеличенный фрагмент рис. 9 а — есть подозрение, что присутствует какая-то коническая форма с септами (может быть, зеленая водоросль)

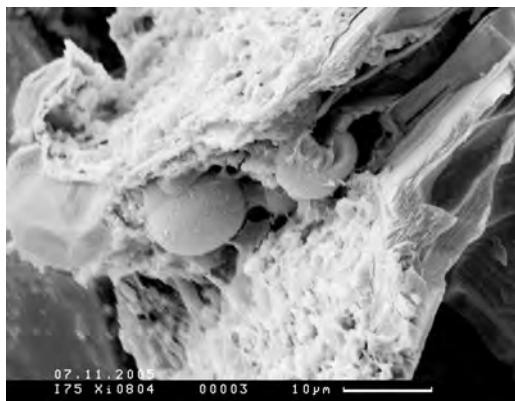


Рисунок 10. Коккоидные формы с шероховатой поверхностью

Литература

- Астафьева М.М.* Архей Карелии и бактериальная палеонтология. Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. М.: Т-во научных изданий КМК. 2006. С. 120–128.
- Астафьева М.М.* Ископаемые микроорганизмы архея // Палеонтол. Журн. 2019. № 3. С. 15–26.
- Бактериальная палеонтология. М., ПИН РАН, 2002. 188 с.
- Заварзин Г.А.* Развитие микробных сообществ в истории Земли // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М., Наука: 1993. С. 212–221.
- Ископаемые бактерии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах. Научное издание. *Астафьева М.М., Герасименко Л.М., Гептнер А.Р. и др.* / Научные редакторы *Розанов А.Ю., Ушатинская Г.Т.* — М.: ПИН РАН, 2011. 172 с.
- Маслов В.П.* Строматолиты (их генезис, метод изучения, связь с фациями и геологическое значение на примере ордовика Сибирской платформы). Труды Геол. Ин-та. Вып. 41. М., Изд-во АН СССР, 1960. 188 с.
- Розанов А.Ю.* Условия жизни на ранней Земле после 4.0 млрд лет назад // Проблемы происхождения жизни. М.: ПИН РАН, 2009. С. 185–201.
- Розанов А. Ю., Астафьева М.М.* Архейские эукариоты: новый взгляд // Палеонтол. Журн. 2020. № 1. С. 3–5.
- Тимофеев Б.В.* Микрофитофоссилии раннего докембрия. Л.: Наука. 1982. 128 с.
- Buik R.* Ancient acritarchs // *Nature*. 2010. V. 463. P. 885–886.
- Dodd M.S., Papineau D., Grenne T., Slack J.F., Rittner M., Pirajno F., O'Neil J., Little C.T.S.* Evidence for early life in Earth's oldest hydrothermal vent precipitates // *Nature*. 2017. V. 543. P. 60–65.
- Lowe D.R.* Stromatolites 3,400-Myr old from the Archaean of Western Australia // *Nature*. 1980. V. 284. P. 441–443. [Chapters 1, 7, 8, 9]
- Nutman A.P., Bennett V.C., Friend C.R.L., Van Kranendonk M.J., Chivas A.R.* Rapid emergence of life shown by discovery of 3,700-million-year-old microbial structures // *Nature*. 2016. V. 537. P. 535–539.
- Ohtomo Y, Kakegawa T., Ishida A, Nagase T., Rosing M.T.* Evidence for biogenic graphite in early Archaean Isua metasedimentary rocks // *Nature Geoscience*. 2014. V. 7. P. 25–28.
- Rasmussen B.* Filamentous microfossils in a 3235-million-year-old volcanogenic massive sulphide deposit // *Nature*. 2000. V. 405. P. 676–679.
- Rozanov A. Yu., Astafieva M.M.* The Evolution of the Early Precambrian Geobiological Systems // *Paleontological Journal*. 2009. Vol. 43. No. 8. P. 911–927.
- Schidlowski M. A.* 3800-million-year isotopic record of life from carbon in sedimentary rocks // *Nature*. 1988. V. 333. P. 313–335.
- Schidlowski M.* Carbon Isotopes as Biogeochemical Recorders of Life over 3.8 Ga of Earth History: Evolution of a Concept // *Precambrian Res.* 2001. V. 106. P. 117–134.
- Schidlowski M. A.* Paleobiological and biogeochemical vestiges of early terrestrial biota: baseline for evaluation of extraterrestrial evidence // *Perspectives in astrobiology*. Ser. I: Life and behavioural science. 2005. IOS press. P. 146–169.
- Schopf J.W.* (ed.) *Earth's biosphere, its origin and evolution*. Princeton: Princeton Univ. Press. 1983. 544 p.

РАННЕДОКЕМБРИЙСКИЕ КОРЫ ВЫВЕТРИВАНИЯ

Осадочные породы, продукты выветривания, известны уже на самых ранних этапах геологической истории Земли. Как в фанерозое, так и в докембрии коры выветривания являются единственными достоверными свидетельствами существования континентальных обстановок и зачастую становятся единственными источниками информации об условиях экзогенных процессов, а значит и условиях, в которых происходило развитие биосферы.

Архей

Например, в корах выветривания Северной Карелии (~2,8 млрд лет) была обнаружена предположительно эукариотная форма (рис. 1), интерпретация которой вызвала значительные затруднения.

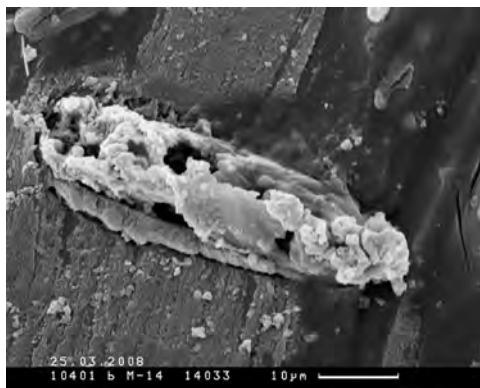


Рисунок 1. Удлиненно-овальная форма, длина которой превышает 50 мкм, ширина больше 15 мкм. Вероятно, имеется минерализованная оболочка толщиной 2–3 мкм, которая частично разрушена. По всей видимости, эта форма относится к эукариотам, (раковинным амебам). Архейская (лопийская) кора выветривания, оз. Воронье, Лехтинская структура, Карелия (~2,8 млрд лет)

Позднее было отмечено существенное сходство описываемой формы с раковинными амебами, т. е. с эукариотами. В породах архея и раннего протерозоя «раковинные амебы» единичны. Тогда как в позднепротерозойских отложениях Гранд-Каньона (массив Чуар) раковинные амебы обильны. Можно предположить, что обнаруженные бутылочковидные формы, напоминающие раковинных амёб, одновозрастны с вмещающими их породами, т. е. жили одновременно с осадконакоплением, что позволяет говорить о возможном существовании представителей эукариот не только в позднеархейских морях, но и в континентальных условиях.

Наиболее обильны в архейских корах выветривания нитчатые бактериальные формы. Большой частью это нити диаметром от 1 до 3 мкм, иногда длиннее — до 5–6 мкм (рис. 2). Обычно нити представляют единое целое с породой или слагают ее целиком (рис. 3).

Коккоидные формы не столь многочисленны. Диаметр обнаруженных кокков порядка 2 мкм. Встречены как скопления кокков, так и одиночные кокки. Поверхность кокков часто неровная, шероховатая. Иногда наблюдаются многочисленные следы кокков, по-видимому, порода буквально сложена коккоидными структурами (рис. 4a–d), иногда покрытыми биопленкой.

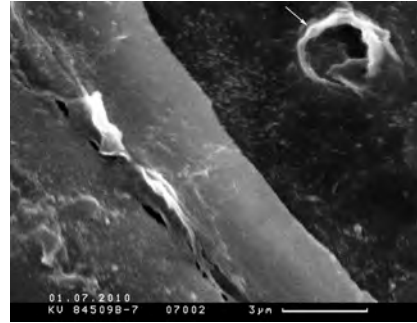
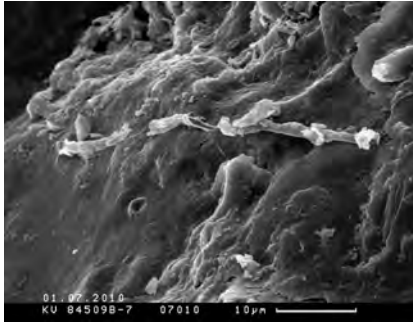


Рисунок 2. Полые нитевидные формы в породах Ципрингской структуры: *а* — остатки длинной одиночной нити (диаметр < 3 мкм), в нижней части рисунка — поперечный срез нити (диаметр < 3 мкм), частично заполненный породой; *б* — также поперечный срез нити (диаметр < 3 мкм), частично заполненный породой

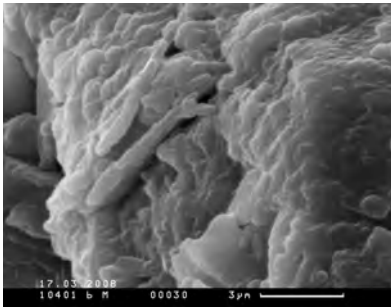


Рисунок 3. Фрагмент породы, состоящей из fossilized биопленки с нитевидными и коккоидными формами из архейской (лопийской) коры выветривания (~2,8 млрд лет) оз. Вороньего (Лехтинская структура, Карелия)

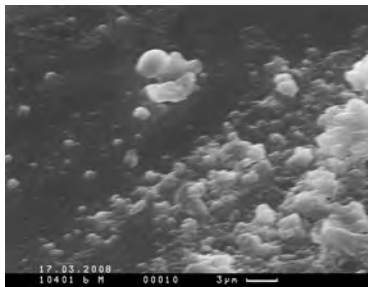
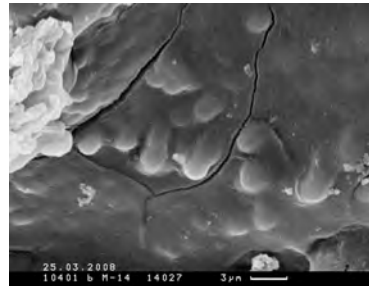
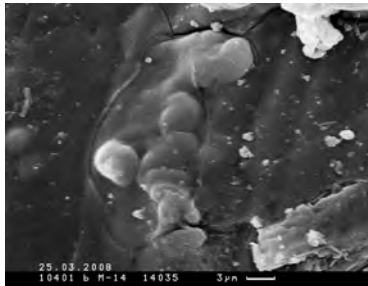


Рисунок 4. Фрагмент породы, состоящий из разрушенных кокков, гантелевидных форм (*а-б*) и обрывков нитей (*с*), покрытых биопленкой из архейской (лопийской) коры выветривания (~2,8 млрд лет) оз. Вороньего (Лехтинская структура, Карелия)

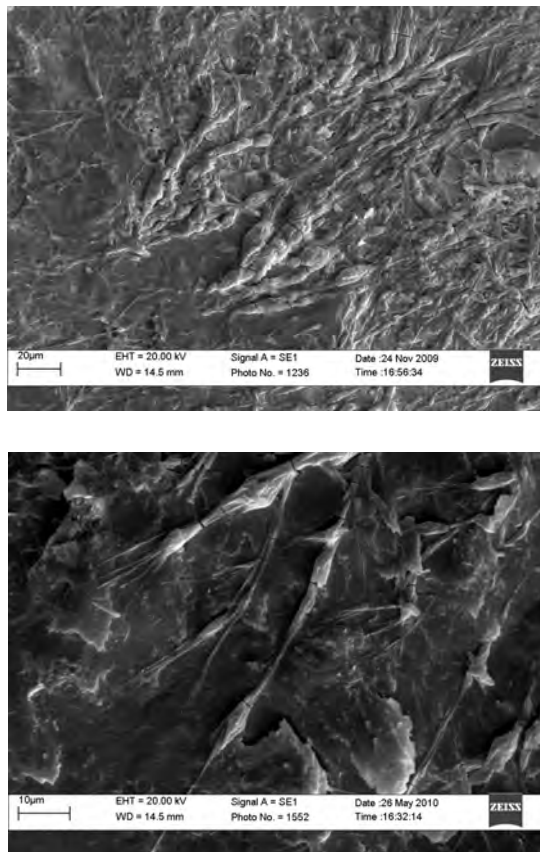


Рисунок 5. Фоссилизированные водорослевидные формы *Gazavazinia kolae* (Rozanov et Astafieva, 2013) — разветвленные кустиковидные формы с ярко выраженными различиями между главными нитями и боковыми ветвями, однако иногда интенсивно развитыми оказываются вертикальные нити. Голотип — изображение 1236 от 24.11.2008.

Ранний протерозой

Следует также отметить находку сложно организованных микрофоссилий из керна скважины, пробуренной на западном фланге Имандра-Варзугского рифтогенного пояса (Кольский п-ов). Скважина вскрыла коры выветривания с возрастом $> 2,448$ млрд лет — т. е. практически на границе архей — протерозой. Обнаруженные ископаемые, судя по морфологии, относятся к многоклеточным эукариотам, вероятно, красным или зеленым водорослям. Характеристики изображенных ископаемых форм близко напоминают некоторых современных представителей родов *Draparnaldia* и *Draparnaldiella* (зеленые водоросли). Формам было дано название *Gazavazinia* (рис. 5).

К субстрату они прикрепляются посредством округло-овальных уплощенных оснований, которые на электронных снимках выглядят как бутылковидные формы или округло-уплощенные нашлепки (рис. 6).

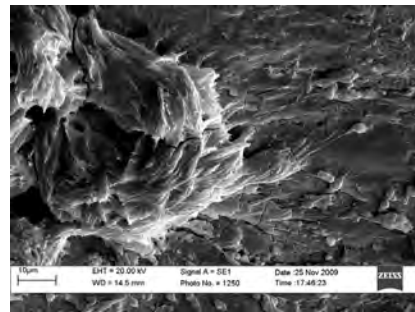
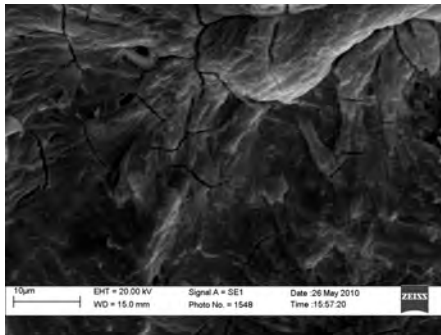
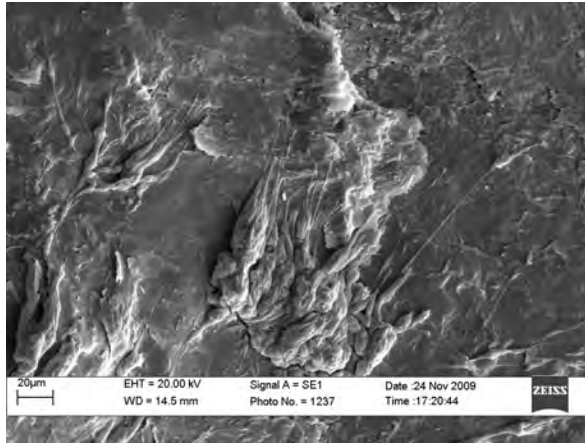


Рисунок 6. *Gazavazinia* — к субстрату они прикрепляются посредством округло-овальных уплощенных оснований, которые на электронных снимках выглядят как бутылковидные формы или округло-уплощенные нащепки

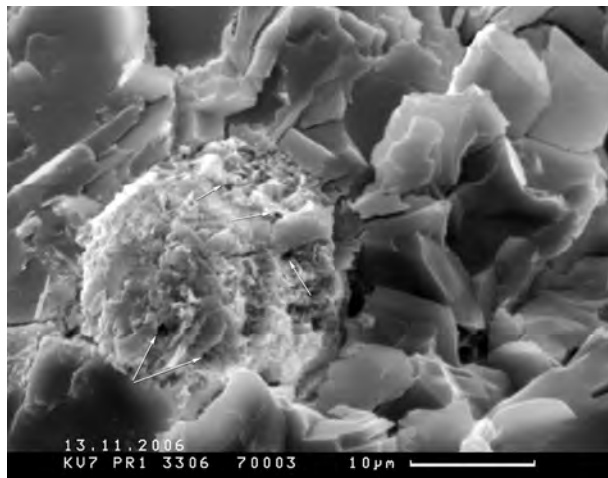


Рисунок 7. Крупная шаровидная форма диаметром до 20 мкм с неровной бугристой поверхностью. Форма полуразрушена, однако видно, что она была неоднородной. Найдена в предъятулийской коре выветривания (~2,3 млрд лет; нижний протерозой) Сев. Приладожья

Следует отметить, что нельзя полностью исключить возможность и грибной природы найденных ископаемых.

Столь высокий уровень организации форм, имеющих возраст более 2,4 млрд лет, говорит о том, что в это время уровень оксигенизации атмосферы был гораздо выше, чем предполагалось ранее (причем даже наиболее поздняя реконструкция нуждается в изменении), и что средние поверхностные температуры не могли отличаться от современных более чем на 15–20°.

Интересны довольно крупные шаровидные формы. Они полуразрушены, и видно, что они были неоднородными. Среди них встречены шарообразные формы диаметром 15–30 мкм (рис. 7). Наличие правильно расположенных округлых отверстий, возможно, пор, предполагает их эукариотную природу.

В нижнепротерозойских корах выветривания кроме эукариотных форм обнаружены и остатки/отпечатки цианобактерий. О том, что это цианобактерии, говорят видимые следы клеток, из которых состоит нить. Часто нити представляют единое целое с породой или слагают ее целиком (рис. 8). Некоторые экземпляры напоминают смятые чехлы цианобактерий *Microcoleus* (рис. 9).

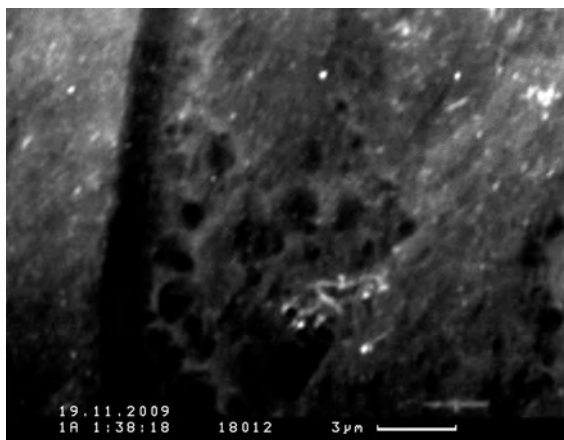


Рисунок 8. Нитевидные формы со следами деления на клетки (Имандра–Варзуга), вероятно, цианобактерии. Видно, что порода «насыщена» подобными нитями, практически состоит из них

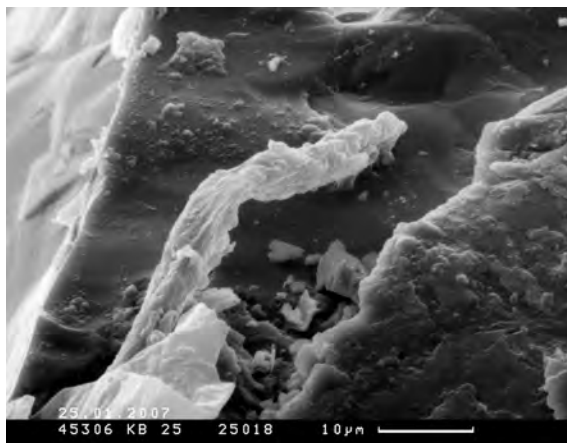


Рисунок 9. Фрагмент нитевидной формы диаметром около 5 мкм, напоминающий смятый чехол цианобактерий. Нижнепротерозойская (~2,4 млрд лет) кора выветривания, оз. Паанаярви (Сев. Карелия)

Присутствуют и биопленки. Биопленки образуются обычно, когда бактерии испытывают недостаток питательных веществ. Поскольку твердые поверхности обладают свойством собирать и концентрировать растворенные питательные вещества, бактерии часто прикрепляются к твердым поверхностям. Прикрепленные к подобным поверхностям бактерии растут и делятся по мере питания, причем биомасса часто увеличивается настолько, что образуются видимые пленки, или биопленки, состоящие из слоев бактерий.

Интересна каплевидная форма (длина 10–12 мкм, ширина порядка 6–7 мкм), зауженный конец которой переходит в узкую (диаметр 1–2 мкм) нить (рис. 10). Поверхность формы гладкая. Нить погружается в породу, сливаясь с ней.

Обнаружены участки породы, которые сложены структурами, напоминающими дырки от кокков или, что менее вероятно, срезы пустых чехлов бактерий. Встречены также фрагменты пород, состоящие практически полностью из разрушенных кокков, гантелевидных форм и обрывков нитей.

Химический состав микрофоссилий в корях выветривания во всех случаях идентичен составу вмещающих пород. Это служит косвенным подтверждением того, что микробиологический комплекс одновозрастен с вмещающими породами. Вероятнее всего, зафиксированные в породах микроорганизмы играли роль катализатора — при их участии происходило разложение минералов, слагающих породы, и преобразование их в глинистые минералы коры выветривания.

Таким образом, уже в раннем докембрии микроорганизмы, бактерии, возможно цианобактерии и даже, возможно, одноклеточные эукариоты сопровождали и способствовали образованию кор выветривания, т. е. коры выветривания изначально формируются при участии бактерий. Можно думать, что существует непрерывный ряд от кор выветривания к прими-

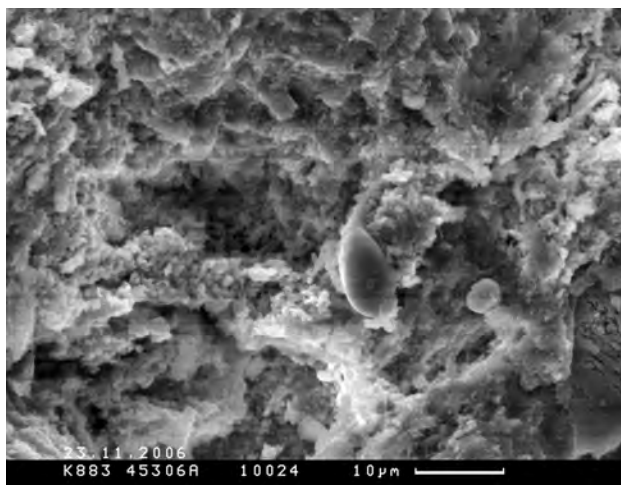


Рисунок 10. Каплевидная форма, зауженный конец которой переходит в узкую нить. Оз. Паанаярви (~2,4 млрд лет)

тивным почвам и к настоящим почвам. Нахождение ископаемых микроорганизмов древних кор выветривания принципиально важно, поскольку позволяет сделать вывод о том, что уже в столь отдаленное время суша была ими заселена.

Выводы

Жизнь на нашей планете появилась практически с началом геологической летописи. Представлена эта древнейшая жизнь была бактериями, возможно, археями (морфологически отличить эти группы в ископаемом состоянии невозможно), не исключено присутствие цианобактерий, а значит и процесса фотосинтеза. Также отмечается присутствие эукариот уже в архее (даже в эоархее), намного раньше традиционно принятого срока их появления. Современные бактериально-палеонтологические исследования изменили наши представления о древнейших этапах эволюции жизни на Земле. Доказано, что сообщества микроорганизмов в древних осадочных и вулканогенных разрезах были важнейшим фактором эволюции биосферы и, прежде всего, осадкообразования на поверхности Земли, начиная с архея.

Присутствие ископаемых бактерий и, вероятно, эукариот в раннедокембрийских корях выветривания говорит о том, что жизнь существовала на суше уже в столь отдаленные времена.

Литература

Розанов А.Ю., Астафьева М.М., Вревский А.Б., Алфимова Н.А., Матреничев В.А. Микрофоссилии раннедокембрийских континентальных кор выветривания Фенно-скандинавского щита // Отечеств. Геол. 2008. № 3. С. 83–90.

Astafieva Marina M., Rozanov Alexei Yu., Hoover Richard B. Multicellular algae from Lower Proterozoic (2.45 Ga) weathering crusts of Kola Peninsula // Proc. SPIE, 2011. Vol. 8152. 815204-1 — 815204-10.

Astafieva M.M., Alexei Yu. Rozanov A.Yu. Bacterial-paleontological study of Early Precambrian weathering crusts // Earth Science Research. 2012. V. 1. No. 2. P. 163–170.

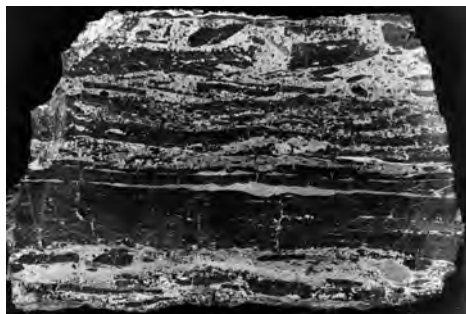
БАКТЕРИАЛЬНЫЙ ФАКТОР И ПОЛЕЗНЫЕ ИСКОПАЕМЫЕ. ФОСФОРИТЫ ХУБСУГУЛА КАК МОДЕЛЬНЫЙ ОБЪЕКТ

Фосфоритами принято считать осадочные породы, больше чем на 50% сложенные фосфатными минералами — кальциевыми фосфатами, относящимися к группе фторапатита. Фосфориты относятся к неметаллическим полезным ископаемым, они добываются как сырье для производства необходимых для сельского хозяйства минеральных удобрений (суперфосфатов и аммофосов) и фосфорной кислоты.

Хотя фосфориты изучают уже более 150 лет, универсальной концепции образования фосфоритов нет. Во-первых, из-за того, что первичный источник фосфора является полигенным и для каждого конкретного случая нужно определить пропорции того или иного фактора (биогенный, снос с суши, апвеллинг, вулканизм и т. д.). Во-вторых, места накопления отложений могут быть также разными. Фосфориты являются преимущественно морскими породами, хотя в редких случаях они могут образовываться и на суше (озерные). Но даже морские условия образования фосфоритов достаточно различны: от сублиторали до верхней части континентального склона (глубина около 500 м); от полуизолированных морей, проливов до океанов. В-третьих — способ отложения, имеется в виду форма первичного накопления фосфата. Именно этот аспект фосфоритообразования вызывал массу споров, и существовали разные гипотезы фосфоритообразования: биолитная, хемогенная (химическая), биогенно-хемогенная (биохимическая), биогенно-диагенетическая, вулканогенная, метасоматическая.



1



2

Рисунки 1–2. Образцы фосфорита: 1 — состоит целиком из монофосфата; 2/3 натуральной величины; 2 — черные слои — фосфорит, светлые — карбонат; 2/3 натуральной величины

Сотрудниками Совместной Советско-Монгольской Палеонтологической экспедиции в течение ряда лет проводилось изучение вендско-кембрийских отложений Западной Монголии, результатом работ стало создание региональной зональной шкалы для этих отложений и выделение очень богатых фаунистических комплексов SSF (мелких скелетных ископаемых) с много-

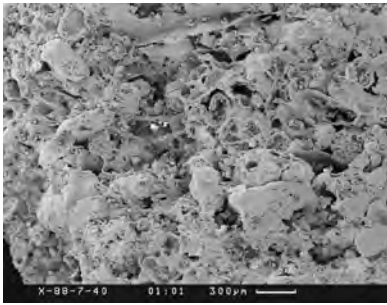
численными фосфатными проблематиками. И поэтому следующим интересным объектом исследований был выбран север Монголии, где были в вендско-кембрийских отложениях найдены фосфориты, образующие одно из крупнейших в мире фосфоритовых месторождений — Хубсугульское. Фосфориты найдены в отложениях хэсэнской свиты. Их возраст вначале определялся как венд-раннекембрийский, и большинство литологов считали их эталоном хемогенного образования фосфоритов. Задачей исследований были поиски палеонтологических остатков и уточнение времени образования фосфоритового бассейна.

При изучении фосфоритов Хубсугула применялись разные методы. Наиболее результативным оказалось использование сканирующего электронного микроскопа (СКАНА) с микроанализатором. Образцы фосфоритов были послойно отобраны из нескольких разрезов месторождения, что позволило детально изучить все литологические разности породы. Для исследования фосфоритов в сканирующем электронном микроскопе с микроанализатором была разработана специальная методика. Из образцов вырезались плоские пластинки, делались прозрачные непокрытые шлифы или использовались свежие сколы породы. Для каждого типа фосфоритов необходимо подбирать оптимальный вариант. Поверхность осторожно протравливают слабой (3–5%) соляной кислотой в течение 1–5 минут, затем тщательно промывают водой.

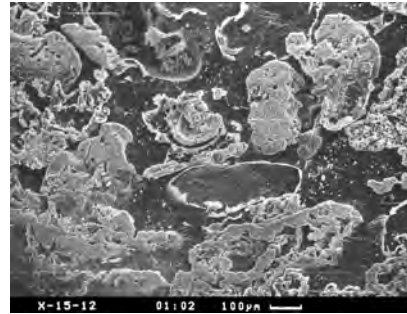
В 1987 году в результате электронно-микроскопических исследований в хубсугульских фосфоритах было установлено, что фосфориты состоят преимущественно из микрожелвачков, образованных биоморфными структурами, которые были определены как фоссилизированные цианобактерии. Таким образом, фосфориты Хубсугула стали первым объектом бактериальной палеонтологии (Розанов, Жегалло, 1989). Позднее было установлено, что во всех разностях пород месторождения фосфориты являются фосфатизированным цианобактериальным матом, значительно реже в них встречаются микроонколиты и микростроматолиты. Найденные фосфатизированные цианобактерии практически не отличались от современных минерализованных экземпляров цианобактерий. В дальнейшем серией совместных опытов с микробиологами было установлено, что фосфатизация органики является быстрым процессом, что позволяет сохраниться всем тонким структурам, а в породе фосфатизированные объекты сохраняются без изменений. SSF встречаются редко и только в карбонатных прослоях, но по их находкам был уточнен возраст фосфоритов — томмотский раннего кембрия.

Хубсугульские фосфориты стали первым модельным объектом бактериальной палеонтологии. В процессе их изучения была разработана методика подготовки образцов для просмотра их на сканирующем электронном микроскопе, методика самого исследования образцов для выявления в них ископаемых бактерий. Благодаря большому разнообразию найденных остатков были выделены разные формы сохранности бактерий и выявлены условия их образования.

На всех фотографиях, приведенных ниже, все фосфориты протравлены слабой (3–5 %) соляной кислотой, в результате карбонат растворяется, благодаря чему фосфатная часть рельефно выступает.

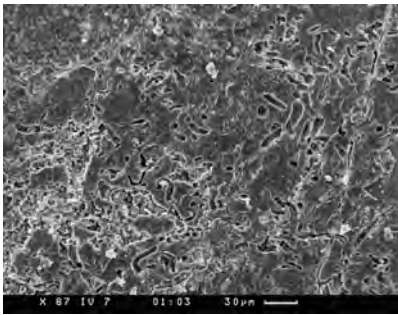


3

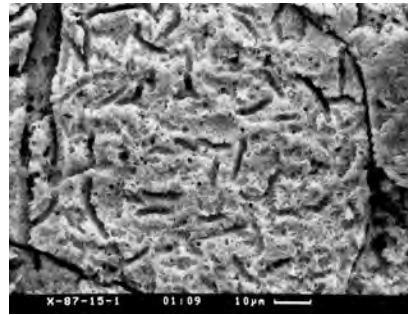


4

Рисунки 3–4. Микрзернистые фосфориты: 3 — поверхность микрзернистого фосфорита, состоящего из микрожелвачков; 4 — пластинка микрзернистого фосфорита, видно внутреннее строение желвачков, представляющих собой фрагменты бактериального мата

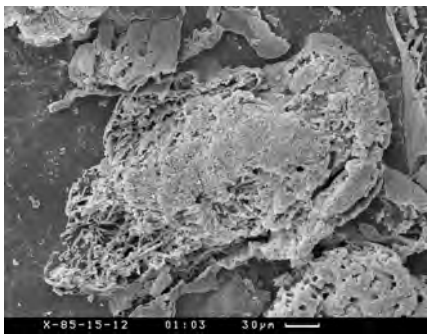


5

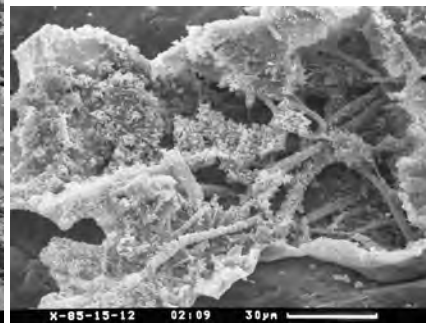


6

Рисунки 5–6. Монофосфатные пластинки, целиком состоящие из фосфата. От бактерий остались трубчатые или туннельные полости

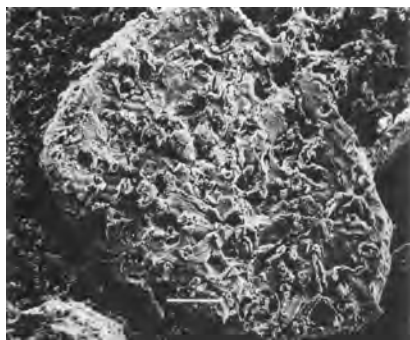


7

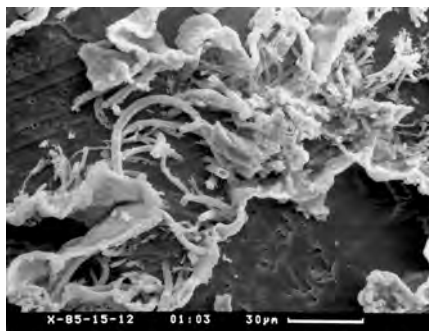


8

Рисунки 7–8. Отдельные фосфатные желвачки: 7 — желвачок состоит из более плотной внутренней части и в краевых частях — ажурной, состоящей из переплетающихся нитчатых бактерий; 8 — ажурный желвачок, нитчатые бактерии разного диаметра; на некоторых видны мелкие коккоидные бактерии; хорошо видна биопленка, которая является наружной стенкой желвачка

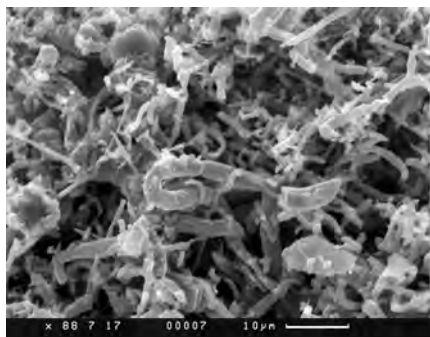


9

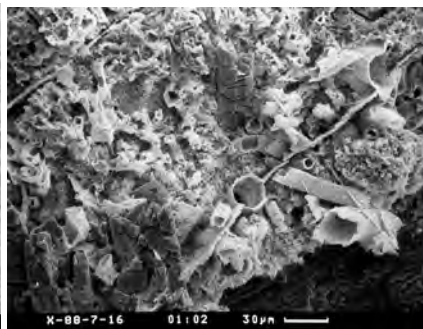


10

Рисунки 9–10. Фосфатные микрожелвачки: 9 — плотный желвачок, состоит из нитей цианобактерий в гликокаликсе; 10 — ажурный желвачок, состоит из отдельных цианобактерий, представляющих собой полые трубочки



11



12

Рисунки 11–12. Фрагменты фосфатизированного цианобактериального мата: 11 — мат в виде плотных нитей разного размера; 12 — цианобактериальный мат, состоящий из полых трубочек разного диаметра

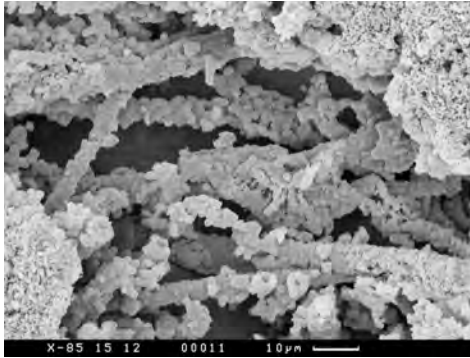


13

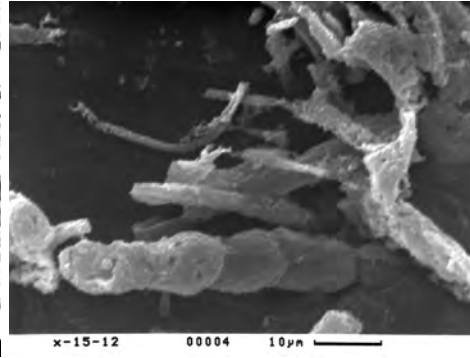


14

Рисунки 13–14. Фосфатизированные нитчатые цианобактерии, нити фосфатизированы полностью, и стенки клеток и внутренность самих клеток заполнена фосфором, они внешне напоминают проволоку

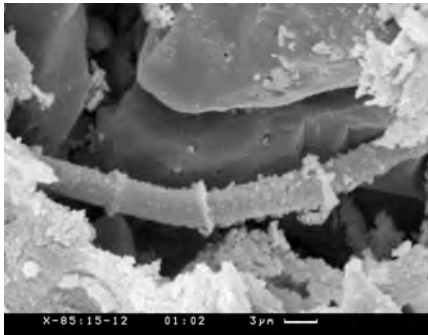


15



16

Рисунки 15–16. Разные варианты сохранности нитчатых цианобактерий: 15 — все нити облеплены коккоидными бактериями, скорее всего, это прижизненное образование; 16 — фосфатизированная нить, видно ее клеточное строение

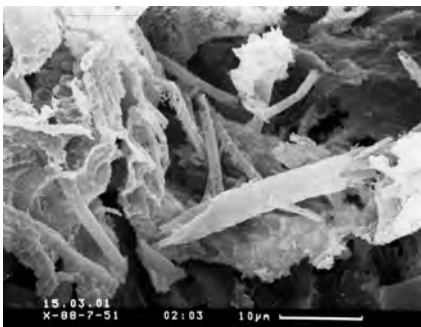


17

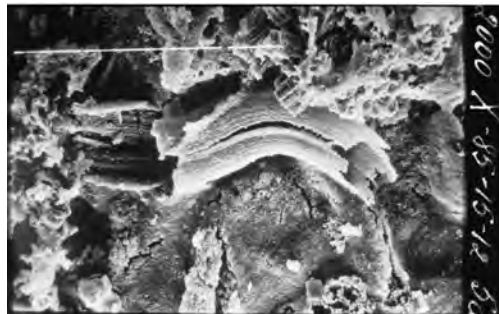


18

Рисунки 17–18. Разные варианты сохранности нитчатых цианобактерий: 17 — у нити видны межклеточные перегородки; 18 — в верхней части нити видны поперечные складки



19

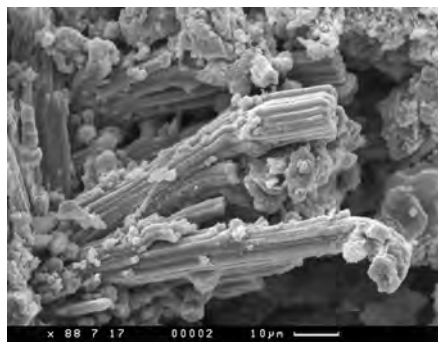


20

Рисунки 19–20. Разные формы сохранности нитчатых бактерий: 19 — в виде полых трубочек разного диаметра; 20 — на полой трубочке видна тонкая продольная скульптура

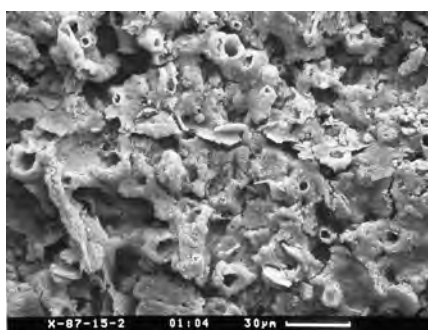


21

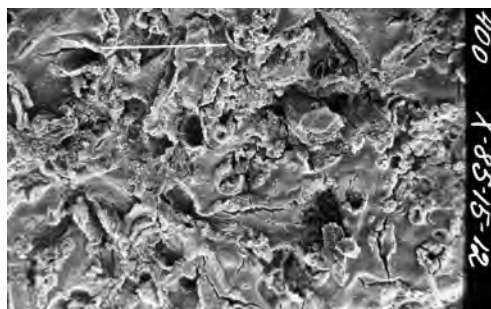


22

Рисунки 21–22. Фосфатизированные нити цианобактерий, собранные в жгуты

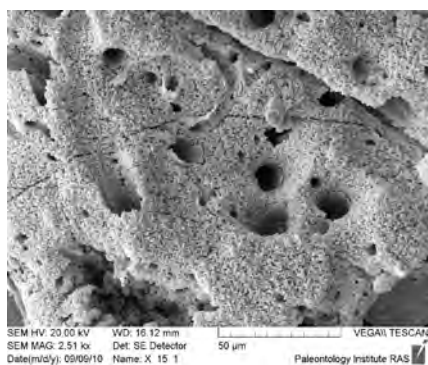


23

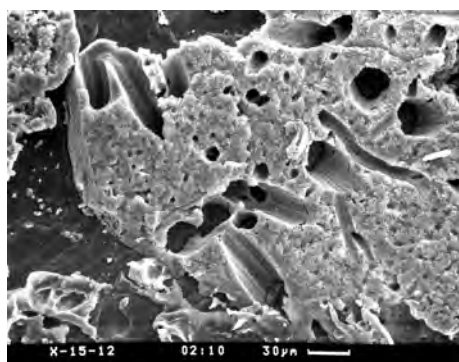


24

Рисунки 23–24. Фрагменты фосфатизированного цианобактериального мата — полые нити, погруженные в гликокаликс

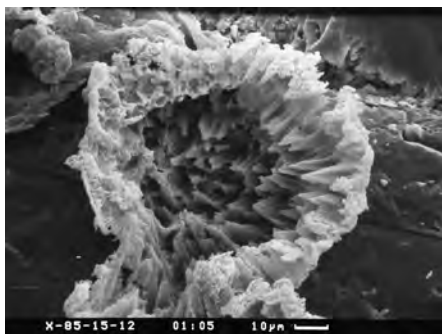


25

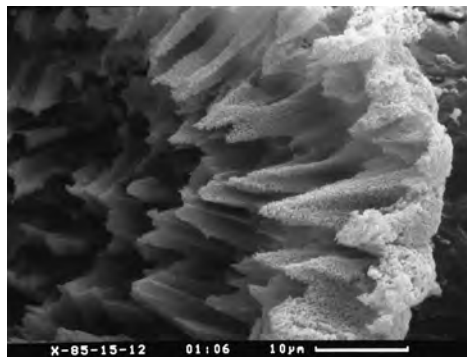


26

Рисунки 25–26. Фрагменты цианобактериального мата, образуются при избыточном поступлении фосфора, когда сливаются стенки клеток, гликокаликс и все пространство между ними, образуя единую массу. Только в редких случаях могут оставаться и быть видны стенки нитей, как на рис. 25



27

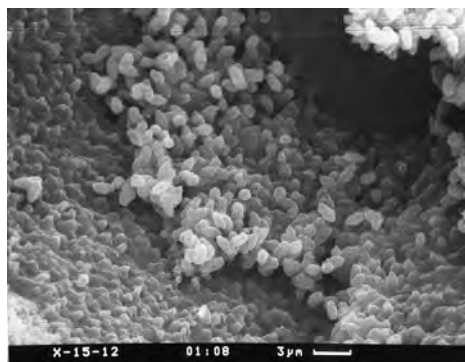


28

Рисунки 27–28. Фосфатизированный онколит радиального строения, состоит из радиально расходящегося пучка нитчатых бактерий; рис. 28 — увеличенный фрагмент рис. 27

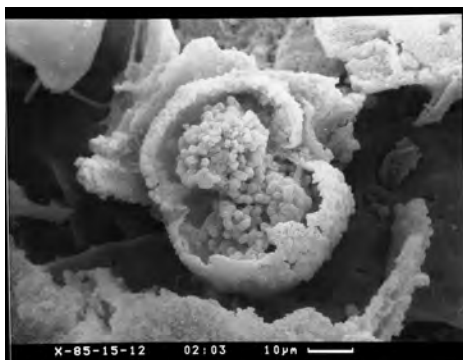


29

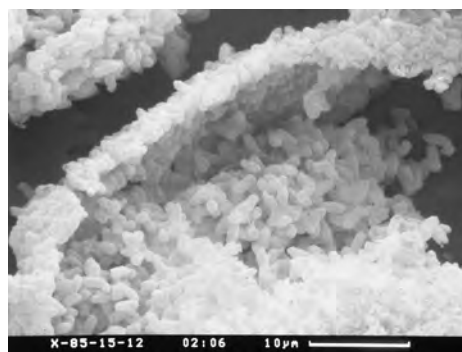


30

Рисунки 29–30. Фосфатизированный онколит, его слои образованы коккоидными бактериями; рис. 30 — увеличенный фрагмент онколита, хорошо видны мелкие коккоидные бактерии



31



32

Рисунки 31–32. Микроколония фосфатизированных коккоидных бактерий; рис. 32 — увеличенный фрагмент рис. 31

В результате фосфатизации от коккоидных бактерий сохраняется только внешняя форма клетки: палочковидная или шаровидная. Для всех коккоидных форм характерны маленькие размеры от долей микрона до 5 микрон.

Возможно, в живом состоянии это были функционально различные бактерии — представители разных групп (цианобактерии, пурпурные и другие), но в ископаемом состоянии определить их систематическую принадлежность не представляется возможным, хотя по их форме можно выделить четыре разновидности: шаровидные, гантелевидные, палочковидные, рисовидные. Можно только предположить, что одни бактерии образовывали бактериальный мат и онколиты, а на трихомах и чехлах селились другие — какие-то органотрофы, причем они не связаны с какими-то определенными морфологическими формами, и в том и другом случае можно увидеть все четыре типа, причем они могут встречаться вместе.

На основании полученных палеонтологических результатов, палеомагнитных и литологических данных были сделаны следующие выводы о фосфоритах Хубсугула: 1 — фосфориты накапливались в хорошо прогреваемых бассейнах с обильным развитием цианобактерий и угнетенной фауной; 2 — накопление их происходило в фотической зоне, широкое развитие матов указывает на достаточно спокойные гидродинамические условия, иногда нарушаемые штормовыми событиями или моретрясениями (землетрясениями); 3 — водоем был достаточно крупный, мелководный, более или менее замкнутый; 4 — появление на некоторых уровнях нормальной морской фауны или акритарх указывает на временное приоткрытие водоема и связь с открытым морским бассейном. SSF встречаются редко и только в карбонатных прослоях, но по их находкам был уточнен возраст фосфоритов — томмотский век раннего кембрия; 5 — фосфатизация цианобактерий и последующее отложение фосфата кальция происходили очень быстро, о чем говорит прекрасная сохранность нитей.

В последующие годы многие исследователи занялись изучением биогенной составляющей фосфоритов разного возраста, образовавшихся в различных условиях. Было исследовано более 40 месторождений. В результате были более точно и полно определены, а в большинстве случаев впервые выделены комплексы органических остатков, образующих фосфориты, и намечены закономерности процесса начального фосфатогенеза. Эти работы показали, что хемотропная гипотеза образования фосфоритов является несостоятельной. Было доказано, что все осадочные фосфориты являются биогенными, простой хемотропной садки фосфатов без присутствия органики не происходило. Одно из интереснейших и важных исследований было посвящено древнейшим фосфоритам.

ЛИТЕРАТУРА

Астафьева М.М., Герасименко Л.М., Гептнер А.Р. и др. Ископаемые бактерии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах. М.: ПИН РАН. 2011. 172 с.

Бактериальная палеонтология // *Ред. А.Ю. Розанов.* М.: ПИН РАН. 2002. 188 с.

Палеонтология Монголии. Флора фанерозоя // *Гл. ред. А.Ю. Розанов.* М.: ГЕОС. 2009. 356 с.

Розанов А.Ю., Жегалло Е.А. К проблеме генезиса древних фосфоритов Азии // Литология и полезные ископаемые. 1989. № 3. С. 67–82.

Школьник Э.Л., Тан Тяньфу, Еганов Э.А., Розанов А.Ю., Батулин Г.Н., Жегалло Е.А., Сюэ Яосун, Юй Цюню, Джел К., Пайнер Д., Медрано М. Природа фосфатных зерен и фосфоритов крупнейших бассейнов мира. Владивосток. Дальнаука 1999. 207 с.

РАННЕПРОТЕРОЗОЙСКИЕ ФОСФОРИТЫ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

Механизм образования горных пород и минералов на протяжении всей истории Земли с архея до голоцена не претерпел существенных изменений. Даже одни из самых древних фосфоритов — фосфориты Печенгского бассейна с возрастом 2,04 млрд лет — своим происхождением обязаны деятельности микроорганизмов. Фосфориты Печенгского зеленокаменного пояса были обнаружены в виде многочисленных округлых, слегка деформированных обломков (рис. 1) в тонкогалечниковых внутриформационных конгломератах, входящих в состав формации Пильгуярви в Печенгском зеленокаменном поясе (Кольский п-ов, Северо-Запад России). Органическое вещество, фрамбоидальный и микронодулярный пирит, так же как включения кварца и хлорита, являются дополнительными компонентами. В случае древнейших раннепротерозойских (Печенга) фосфоритов мы имеем, по всей видимости, все составляющие цианобактериального мата — прокариотного бентосного сообщества, объединенного в физическую структуру гликокаликсом как формообразующим средством, превращающим сообщество в морфологически единое образование. Микробиальные остатки представлены нитчатыми (рис. 2–4), коккоидными, овальными, палочковидными и т. д. формами. Они не только встречаются в одиночном положении, но

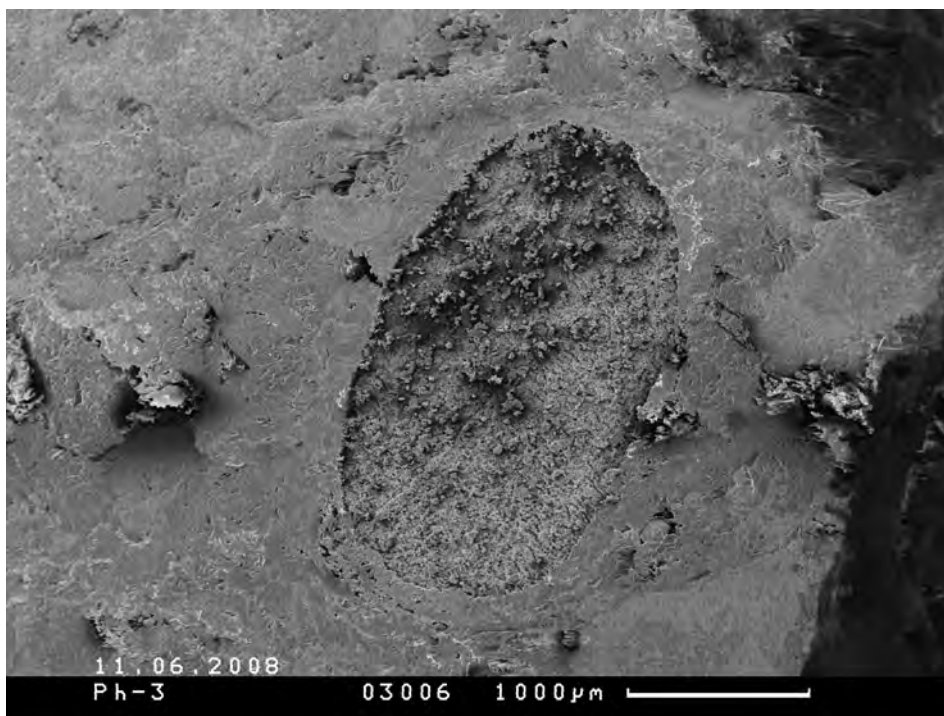
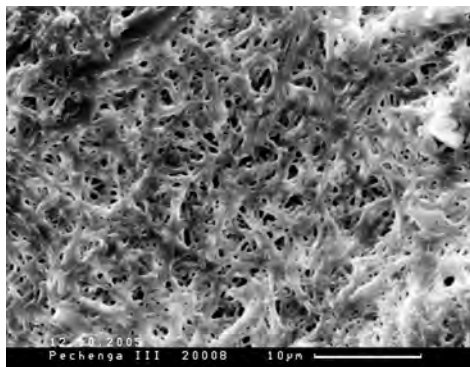
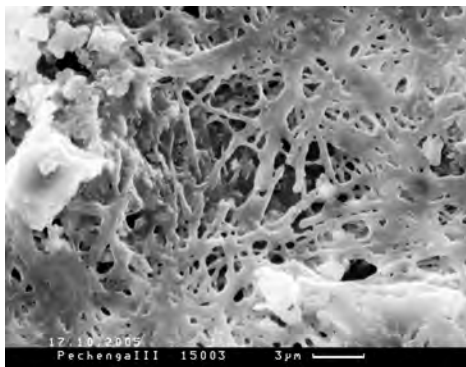


Рисунок 1. Округлый обломок фосфорита в конгломератах



2



3

Рисунки 2–3. Фосфатизированные переплетающиеся нити бактерий в гликокаликсе

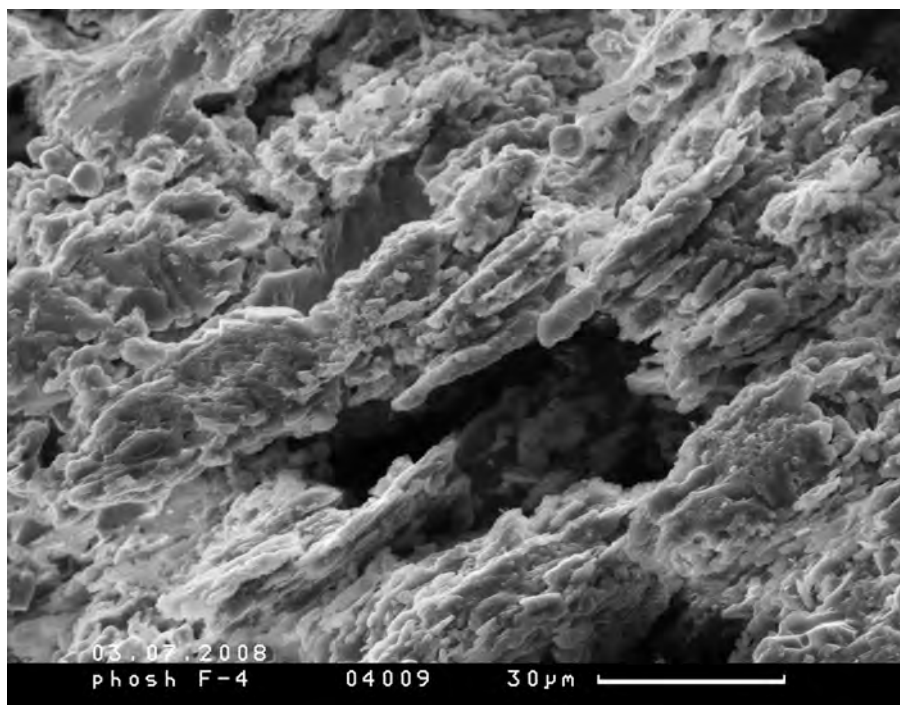
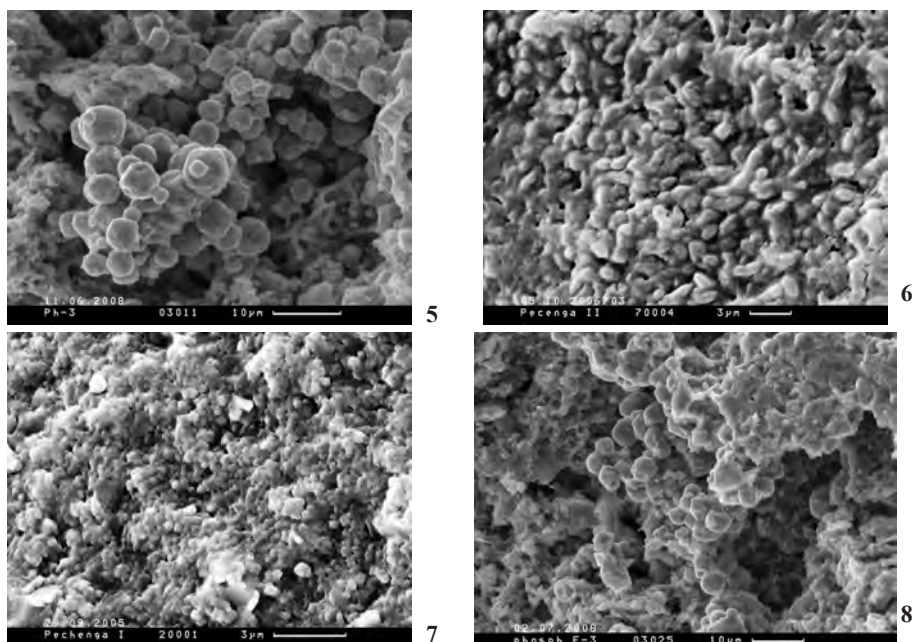


Рисунок 4. Фосфатизированные нити бактерий в гликокаликсе

часто образуют скопления-колонии (рис. 5–8). Все эти формы погружены в материал, напоминающий фоссилизированный бактериальный гликокаликс с отдельными коккоидными формами.

Отмечаются и редкие фрамбоиды, состоящие, предположительно, из пирита. Диаметр фрамбоидов около 15 мкм, они имеют округлую форму и состоят из кристаллитов со сглаженными углами. Образование фрамбоидальных структур связано с бактериальной переработкой и последующей минерализацией органического вещества. По крайней мере, в морских условиях осаждение фрамбоидальных структур связано с жизнедеятельно-



Рисунки 5–8. Скопления коккоидных, овальных, палочковидных, гантелевидных форм

стью сульфатредуцирующих бактерий при образовании тонких прослоев цианобактериального мата, слагающих изученные породы.

Наибольший интерес среди ископаемых микроорганизмов древнейших фосфоритов представляют *Pechengia melezhiki* Rozanov et Astafieva, 2008 — крупные (до 130–140 мкм в диаметре) бобообразные или чечевицепоподобные формы с двухслойной, сравнительно толстой стенкой с порами (каналами), отнесенные к эукариотному фитопланктону *Prasinophyceae* — классу зеленых водорослей (рис. 9). Эта находка влечет за собой и признание наличия эукариот в древних бассейнах, что имеет огромное значение для понимания истории развития органического мира на ранних этапах развития Земли и оценки условий, существовавших тогда на ее поверхности и в атмосфере.

Фосфориты Печегги исследовались не только на сканирующих микроскопах, но и на рентгеновском микротомографе (SkyScan-1172). В результате удалось выяснить не только строение стенок, но и распределение в породе (рис. 10 а) и внешнюю форму исследованных объектов (рис. 10 б).

Известно, что почти все минеральные соединения фосфора в земной коре являются солями ортофосфорной кислоты H_3PO_4 , для образования которой необходимо наличие кислорода, и образование фосфоритов Печенги происходит, таким образом, в условиях хорошо прогретого мелководного бассейна с водами, обогащенными кислородом. Находка представителей зеленых водорослей — заведомых эукариот — подтверждает мнение о наличии в то время атмосферы с достаточно высоким содержанием кислорода.

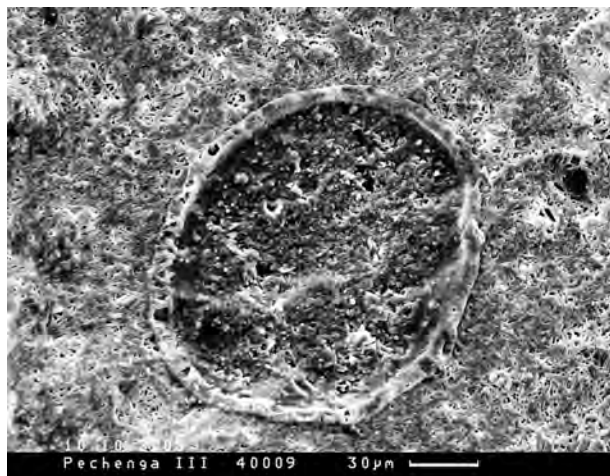


Рисунок 9. Фосфатизированная зеленая водоросль *Pechengia melezhiki* (Rozanov et Astafieva, 2008) — хорошо видна двойная стенка, состоящая из двух слоев и перемычки между ними

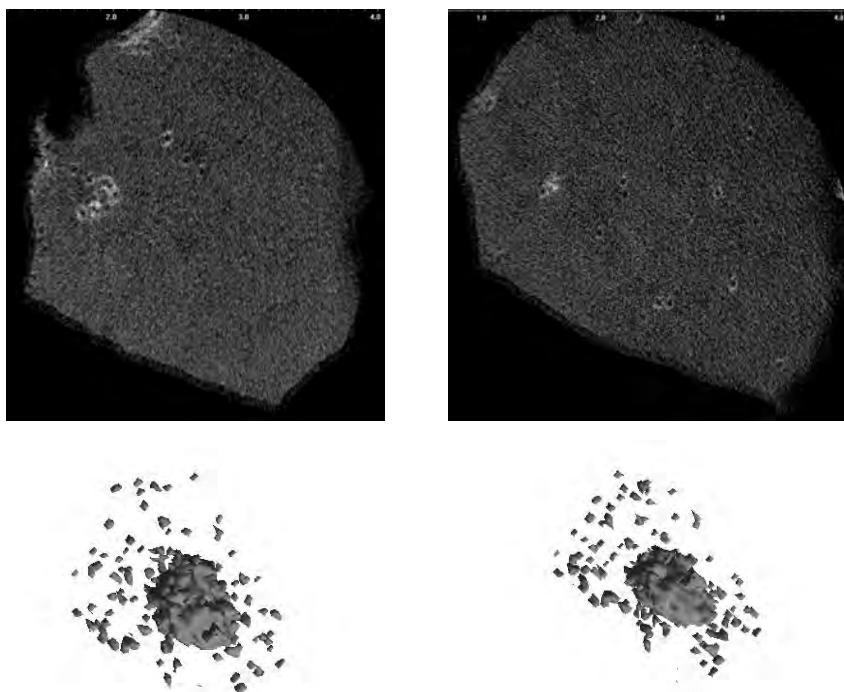


Рисунок 10. Виртуальные микротомографические срезы образца, содержащие фоссилизованные остатки *P. melezhiki*, полученные на рентгеновском микротомографе SkyScan 1172. На рис. 10 а видно скопление описанных форм — формы сгруппированы по 2–3, на рис. 10 б — формы рассеяны по образцу. Размеры всех форм 100–130 мкм

Литература

Астафьева М.М., Розанов А.Ю., Хувер Р. Фрамбоиды: их структура и происхождение // Палеонт. журн. 2005. № 5. С. 1–7.

Герасименко Л.М., Заварзин Г.А. Реликтовые цианобактериальные сообщества // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. С. 222–253.

Розанов А.Ю., Астафьева М.М. Празинофиты (зеленые водоросли) из нижнего протерозоя Кольского полуострова // Палеонт. журн. 2008. № 4. С. 90–93.

Rozanov A. Yu., Astafieva M. M. The Evolution of the Early Precambrian Geobiological Systems // Paleontological Journal. 2009. Vol. 43. No. 8. P. 911–927.

ЖЕЛЕЗИСТЫЕ КВАРЦИТЫ (ДЖЕСПИЛИТЫ) РАННЕГО ДОКЕМБРИЯ

Велика роль бактерий и в образовании различных минералов железа. Но, пожалуй, наибольший интерес вызывает проблема появления полосчатых железистых кварцитов по причине масштабов накопления железа в палеобассейнах раннего докембрия и несомненной связи формирования полосчатых железистых кварцитов с определенным этапом геологической истории Земли — преобладающая часть железистых кварцитов отлагалась ранее 2,0 млрд лет назад.

Полосчатые железистые кварциты представляют собой метаморфизованные осадочные или вулканогенно-осадочные кварцево-железистые горные породы, широко распространенные в докембрийских образованиях. Характерной их чертой является чередование железистых (магнетит, гематит, сидерит) и кремнистых/карбонатных (кварц, сланцы, яшма, доломит и анкерит) прослоев, образующих слои мощностью от нескольких микрон до нескольких метров. Тонкополосчатые, яшмовидно-тонкозернистые разновидности железистых кварцитов называют джеспилитами. Содержание железа часто превышает 15%, и эти породы заключают в себе основную массу мировых запасов железа. В настоящее время большинство исследователей подразделяют все железистые кварциты на две главные группы: месторождения типа Алгома — небольшие месторождения, связанные с вулканитами, и месторождения типа оз. Верхнего — крупных размеров, представленные ассоциацией, образовавшейся чисто осадочным путем в мелководных обстановках седиментационных бассейнов.

Полосчатые железистые кварциты известны на всех материках, появляясь в архее. В Гренландии железистые кварциты района Исуа — одни из самых древних осадочных горных пород Земли (3,8–3,7 млрд лет). Они достигают наибольшего развития в протерозое и являются составной частью метаморфических комплексов всех древних щитов. Максимум образования железистых кварцитов типа оз. Верхнее (Superior) на всех континентах приходится более или менее на одно и то же время в начале протерозоя (2,0–2,5 млрд лет тому назад), полосчатые железистые кварциты типа Алгома (Algoma) известны в протерозое, но главные месторождения данного типа приурочены к архею. Полосчатые железистые кварциты простираются на сотни километров, достигая мощности сотен метров. Своеобразие развития во времени, тонкая слоистость, ритмическая повторяемость прослоев вызывают большой интерес к выяснению генезиса этой формации.

Обычно считается, что все минералы железистых кварцитов не являются первичными, а несут следы как диагенетических, так и метаморфических изменений. Иногда предполагается, что первичными минералами железа железистых кварцитов были гидроокись железа, гриналит и сидерит.

Мысль о возможном биогенном происхождении раннедокембрийских джеспилитов возникла в начале XX века. Пионером был Ч. Лейс, одним из первых (1903) предположивший участие бактерий в образовании джеспилитов с возрастом 1,6–2,8 млрд лет. Эту идею подхватили Л. Кайе, Е. Муром,

П. Клауд и др. В 60–70-е годы XX века гипотезу биогенного происхождения раннедокембрийских полосчатых железистых кварцитов рассматривал G.L. LaBerge на основе результатов микропалеонтологических исследований десятков месторождений из различных регионов.

Потенциально все минералы железистых прослоев могут иметь биогенную природу, поскольку и для окисленных (гематит), и для восстановленных (магнетит и сидерит) форм микробиологами установлен прямой механизм бактериальной продукции. При этом не следует забывать, что участие микроорганизмов в образовании железных руд проявляется в их способности концентрировать элементы из среды и преодолевать кинетические барьеры, являясь, таким образом, катализатором химического процесса. Понятно, что какую бы то ни было роль бактерии могут играть лишь на самых ранних стадиях образования и диагенеза осадков. Целый ряд вопросов, связанных с происхождением железистых кварцитов, таких как источник железа, пути его транспортировки, условия осаждения и т. д., остаются открытыми.

По современным представлениям, 95–99% микроорганизмов в природных местах обитания существуют в биопленках. Сама же идея того, что микроорганизмы в большинстве своем существуют в природе, главным образом в виде структурированных сообществ, а не индивидуальных, свободно плавающих («планктонных») клеток, была сформулирована Дж. Костертоном еще в 1978 году. В ископаемое состояние они переходят в виде донных осадков или береговых штормовых выбросов, где особенно благоприятны условия захоронения. Но эти тафоценозы не отражают пространственной структуры сообщества в естественном состоянии. В настоящее время происходит смена исследовательских подходов к биологическим микрообъектам, а точнее, переход к восприятию их как целостных, совместно эволюционирующих систем. При этом узкий взгляд на микроорганизмы как на просто одноклеточные формы жизни сменяется все большим осознанием их способности функционировать только в составе сообществ. И нет оснований предполагать, что в прошлом ситуация в корне отличалась от современной.

Вероятное участие диссимиляционных железоредукторов в формировании докембрийских месторождений железистых кварцитов исследовал А.И. Слободкин (2008). Выдвигалась гипотеза о том, что диссимиляционное восстановление Fe(III) могло быть первым возникшим типом метаболизма. Высказывались осторожные предположения, что нельзя полностью исключить возможность биогенного происхождения даже самых древних — эоархейских (возможно, гадейских) железистых кварцитов с возрастом > 3,8 млрд лет. А.Г. Вологдин (1976) писал, что в рудах Кривого Рога (протерозой) и в аналогичных «кремнистых рудах» (т. е. в полосчатых железистых кварцитах) Кольского п-ова (архей) наблюдались «настоящие бактериальные структуры, лучше различимые именно в рудах, бедных железом, на фоне светлого кремнезема». Тот же автор упоминал о присутствии остаточного органического, по-видимому, бактериального вещества (т. е. углерода) в этих рудах, что соответствует данным современных анализов.

Доказано, что при образовании магнетита термофильными железоредукторами основную массу составляет тонкодисперсный не полностью сформированный магнетит. При старении осадка, при абиогенной перекристаллизации магнетита, происходят процессы упорядочивания структуры и укрупнения кристаллов. Поэтому в природе в древних осадках и метаморфизованных породах морфологически выявить биогенную природу магнетита трудно. Не менее трудно выявить биогенное происхождение и многих гидроксидов железа, образованных железобактериями, поскольку происходит быстрое уплотнение осадков железобактерий с потерей характерных бактериальных структур и, соответственно, с утратой признаков бактериального происхождения. Соответственно, обнаружение в архейских железистых кварцитах следов предполагаемых бактериальных форм имеет большое значение для понимания роли биогенных процессов в литогенезе на ранних этапах истории Земли.

Поскольку проблема происхождения железистых кварцитов представляет значительный интерес, для ее решения были привлечены микропалеонтологические, в частности бактериально-палеонтологические, методы исследования.

Архей

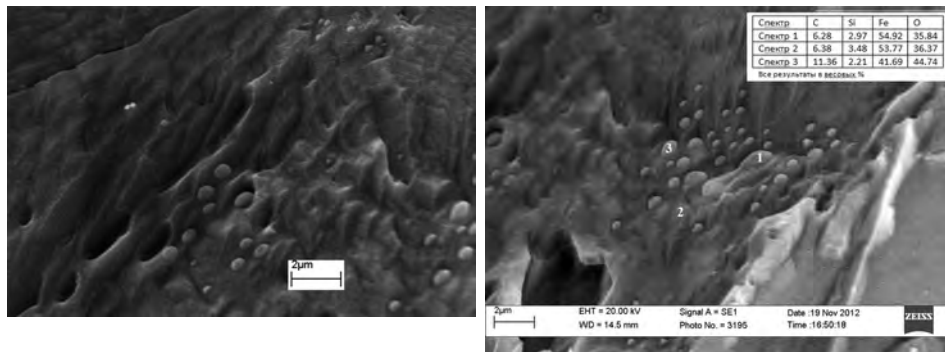
Микрофоссилии в архейских железистых кварцитах обнаружены как в железистых, так и в кремнистых прослоях. Наиболее обильны и разнообразны формы, близкие к коккоидным, — собственно кокки, овальные, гантелевидные и другие формы. Размеры большей части обнаруженных объектов около 1 мкм. Нитевидные формы встречаются реже и представлены в основном длинными тонкими одиночными нитями.

I. Овальные или округло-овальные формы встречены двух модификаций: крупные — размером порядка 5 мкм и мелкие — размером < 1 мкм⁴. Встречены кокки как в железистых, так и в кремнистых прослоях.

1. Мелкие округло-овальные формы < 1 мкм наиболее часто наблюдаются в железистых прослоях железистых кварцитов (рис. 1–6). Подобные формы встречаются в виде скоплений, одиночные формы не обнаружены. Они обнаружены как на Кольском п-ове (Оленегорская структура), так и в Карелии (Костомукшская структура).

Поэтому можно предположить, что фоссилизация этих микробов происходила одновременно с осадконакоплением. Создается впечатление, что целые фрагменты породы были сложены такими формами. Так что биогенное проис-

⁴ Микроскопические живые объекты нанометрового диапазона (обычно $< 0,3$ мкм) были описаны под названием «нанобактерии». Считается, что они играют важную роль в отложении и обогащении многих минералов, включая их рудные разности. Они были обнаружены практически везде — в горячих сернистых источниках, в строматолитах, в организме человека и животных и т. д. Однако часто «нанобактерии» рассматриваются как органо-минеральный комплекс, и доказываются их неживая природа. Также предполагается, что «нанобактерии» могут являться продуктами жизнедеятельности бактерий.



Рисунки 1–2. Мелкие округло-овальные формы (< 1 мкм) из железистых прослоев железистых кварцитов и химический анализ. Оленегорская структура, $> 2,7$ млрд лет

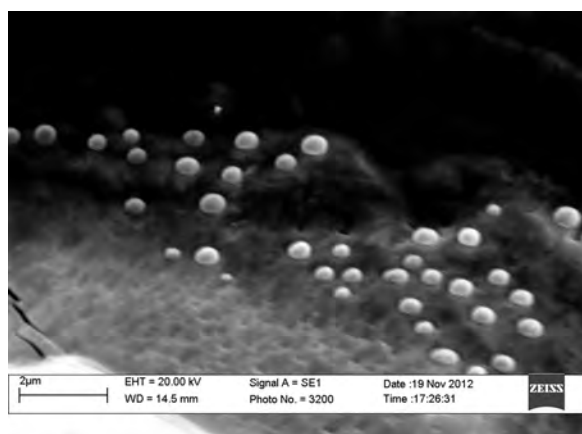


Рисунок 3. Мелкие округло-овальные формы (< 1 мкм) из железистых прослоев железистых кварцитов. Оленегорская структура, $> 2,7$ млрд лет

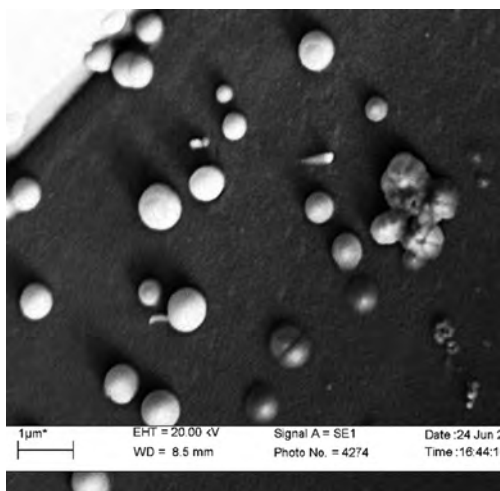


Рисунок 4. Мелкие округло-овальные формы (< 1 мкм) из кремнистых прослоев железистых кварцитов. Костомукшская структура, 2,7 млрд лет

хождение исследуемых железистых кварцитов вполне вероятно. Интересен фрагмент породы (рис. 3) с многочисленными мелкими (диаметр $\leq 0,5$ мкм) округло-овальными формами, погруженными, вероятно, в фоссилизированный гликокаликс. В химическом составе этих форм превалирует железо. Поэтому могли бы возникнуть сомнения в биогенности их происхождения. Однако не следует забывать, что многие микроорганизмы (и прокариоты, и даже эукариоты) накапливают различные металлы (пример — крупнейшее в мире месторождение золотой руды Витватерсранд [2,35–2,4 млрд лет], в котором образование происходило по бактериальным матам). Известны современные цианобактерии *Prochlorococcus marinus* овальной формы, размером 0,6 мкм, которые являются одними из основных фотосинтетиков в океане. По всей видимости, эти мелкие коккоиды имели биогенное происхождение, и нельзя исключить их цианобактериальной природы.

Мелкие кокки (< 1 мкм) встречены и в кремнистых прослоях. От подобных микрофоссилий в железистых прослоях они отличаются практически идеально шаровидной формой, в отличие от округло-овальных форм в железистых прослоях (рис. 4). Среди них встречены экземпляры с отчетливыми следами возможного деления клетки. Иногда клетка делится на две равные части, что характерно для прокариот, иногда можно предположить деление на четыре части. Некоторые из подобных кокков лежат на поверхности породы, что могло бы заставить усомниться в их инситуности. Однако большая их часть в различной степени погружена (утоплена) в породу, это позволяет предполагать образование кокков одновременно с осадконакоплением.

Мелкие кокки многочисленны, беспорядочно разбросаны в породе, иногда образуют небольшие скопления или соединяются в цепочки. Также встречены фрагменты породы, практически полностью сложенные мелкими кокками — округло-овальными образованиями (рис. 5 — в левой части изображения мелкие кокки погружены в породу; в правой — под покровом биопленки прослеживается переплетение нитевидных и палочковидных форм), что подтверждает прижизненное захоронение остатков.

2. Кокки 1–5 мкм встречаются как в виде небольших скоплений, так и в виде одиночных экземпляров (рис. 6). Кокки в скоплениях имеют, как правило, бугристую шероховатую поверхность, тогда как одиночные кокки обычно гладкие. Встречаются чаще всего в кремнистых прослоях. Все крупные кокки в основном лежат на поверхности породы, не сливаясь с ней и не погружаясь в нее, поэтому вопрос об их происхождении остается недостаточно ясным.

II. 1. В железистых прослоях Оленегорской структуры (Кольский п-ов) встречены многочисленные бактериальные «наросты», сложенные преимущественно железом. С первого взгляда (рис. 7), это поверхностные образования, возраст которых определить достаточно сложно, поскольку образоваться они могли в любой момент, начиная со времени осадконакопления.

Однако некоторые образцы показывают, что целые прослои были буквально сложены подобными микрофоссилиями (рис. 8). Наросты состоят из изогнутых, сужающихся к концу образований, форма которых напоминает некоторых железобактерий. Поэтому эти «наросты» могли образоваться в ходе осадконакопления.

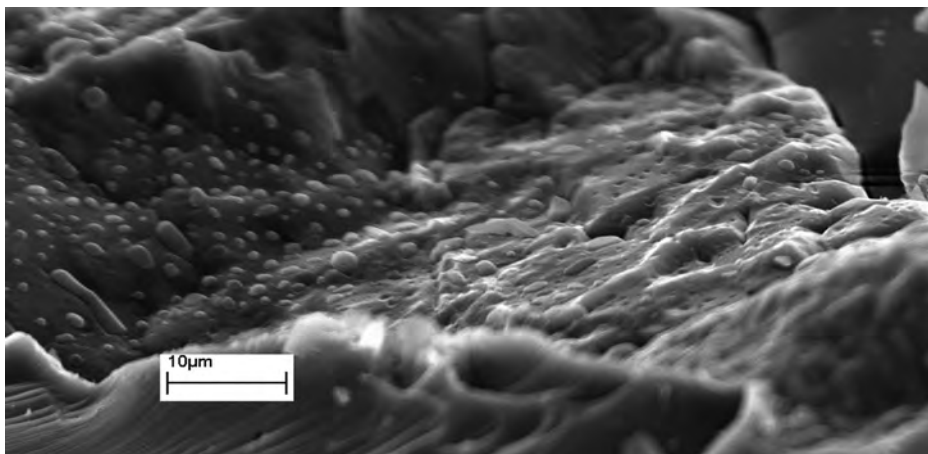


Рисунок 5. Мелкие округло-овальные формы ($< 1 \mu\text{м}$) из железистых прослоев железистых кварцитов (в левой части снимка), нитевидные и палочковидные формы под покровом биопленки (в правой части снимка). Оленегорская структура, $> 2,7$ млрд лет

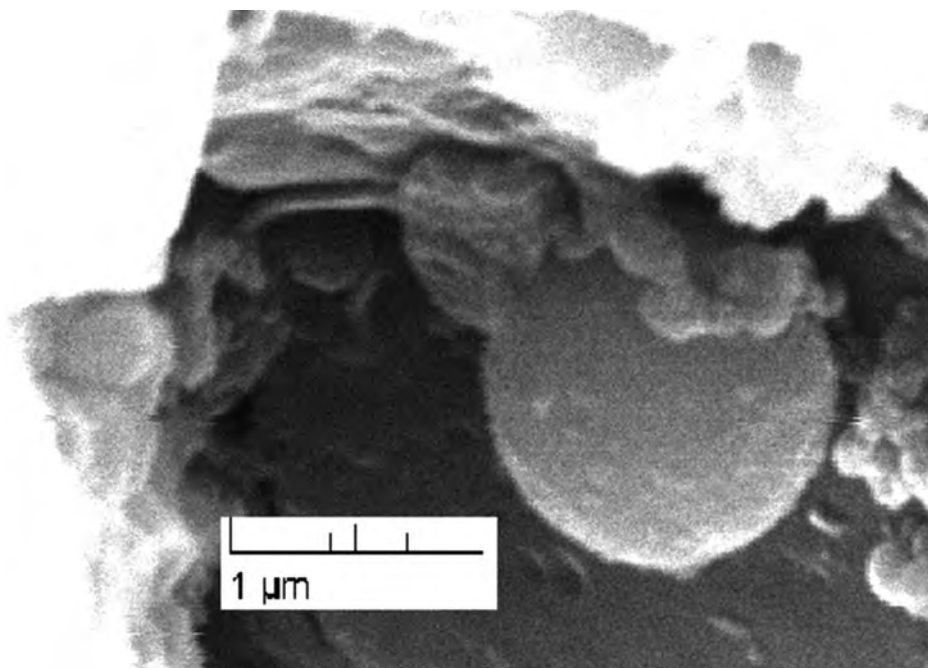
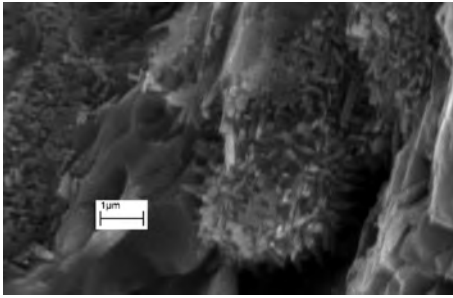
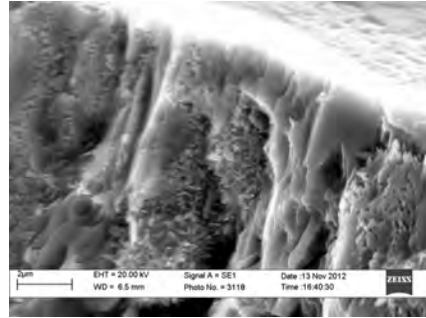


Рисунок 6. Крупная коккоидная форма диаметром $> 1 \mu\text{м}$ из кремнистых прослоев железистых кварцитов. Полмос-Пороский массив, 2,7 млрд лет



7



8

Рисунки 7–8. Бактериальные «наросты» из железистых прослоев железистых кварцитов. Оленегорская структура, > 2,7 млрд лет

2. Нити не столь обильны, как кокки. Представлены они двумя модификациями — с диаметром около 1 мкм (рис. 9–10) и 2–3 мкм (рис. 11). При этом преобладают тонкие нити. Встречаются они и в кремнистых, и в железистых прослоях, в основном в Оленегорской структуре Кольского п-ова.

Некоторые тонкие нити часто имеют строение, напоминающее соединение клеток (рис. 10). Такие нити иногда утоплены в породе, что дает возможность предположить их прижизненное захоронение, но иногда они расположены на поверхности породы. Поэтому определить время захоронения нитей довольно трудно, однако данные, отрицающие их архейский возраст, отсутствуют.

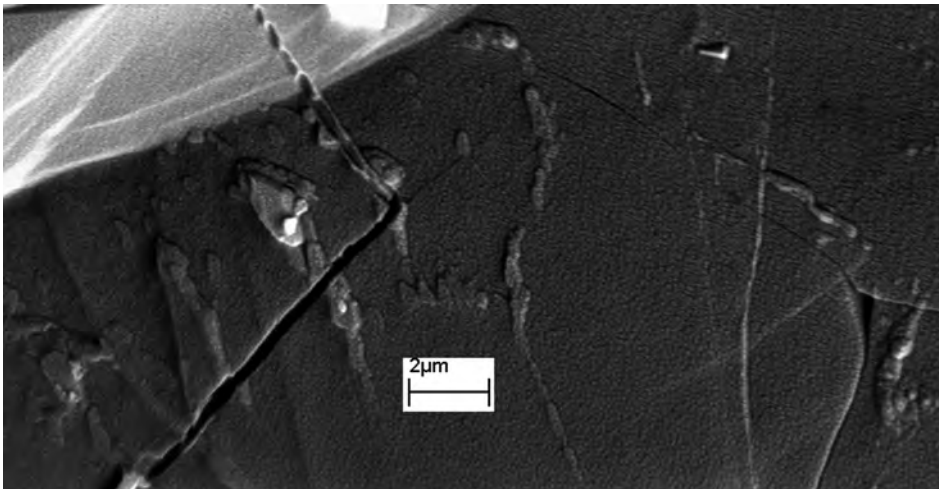


Рисунок 9. Нитевидные формы из кремнистых прослоев железистых кварцитов. Оленегорская структура, > 2,7 млрд лет

Более крупные нити (которые могли бы оказаться цианобактериями) почти всегда лежат на поверхности породы или же заполняют трещины, поэтому мы склонны рассматривать их как более позднюю контаминацию.

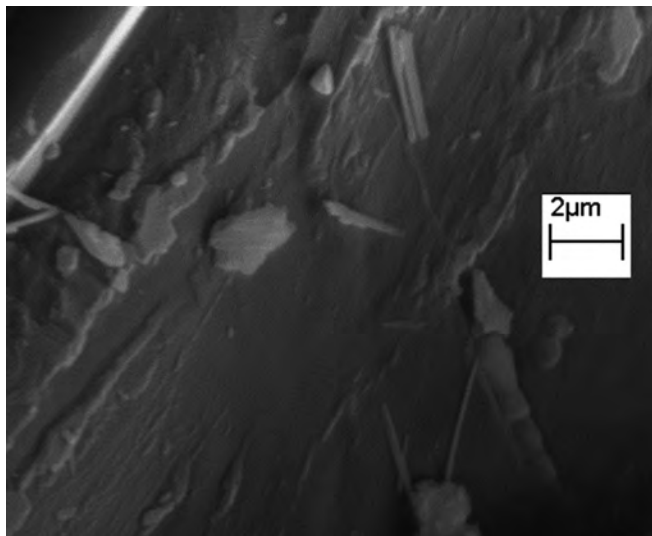


Рисунок 10. Тонкие нитевидные формы из кремнистых прослоев железистых кварцитов. Оленегорская структура, > 2,7 млрд лет

3. Изредка (Оленегорская структура) встречаются удлинено-овальные или палочковидные формы (рис. 12). Длина их 2–3 мкм, ширина 1,0–1,5 мкм. Они часто группируются, образуя некое подобие нитевидных структур.

4. Широко распространены образования, которые рассматриваются нами как биопленки (рис. 13). Биопленки играют ключевую структурную и защитную роль в микробных сообществах.

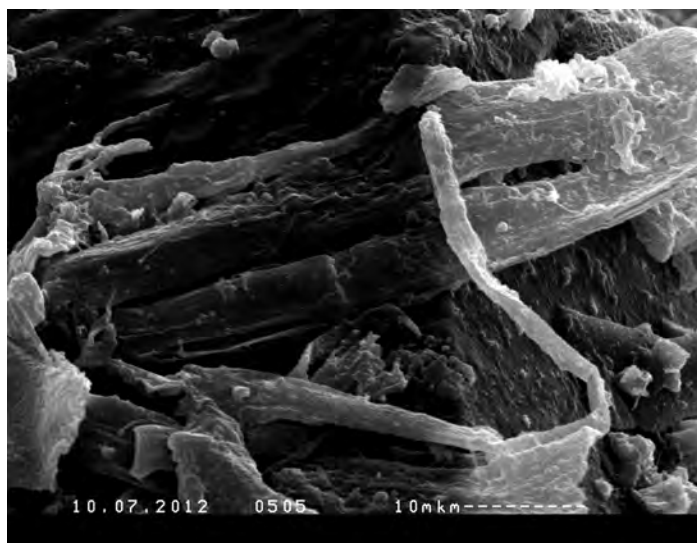


Рисунок 11. Частично разрушенный бактериальный чехол и отдельная нитевидная форма из кремнистых прослоев железистых кварцитов. Оленегорская структура, > 2,7 млрд лет

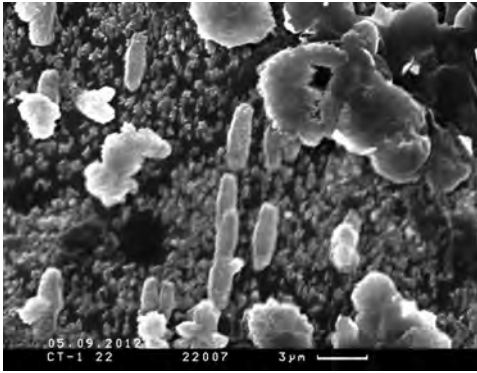


Рисунок 12. Удлиненно-овальные формы из железистых прослоев железистых кварцитов. Оленегорская структура, > 2,7 млрд лет

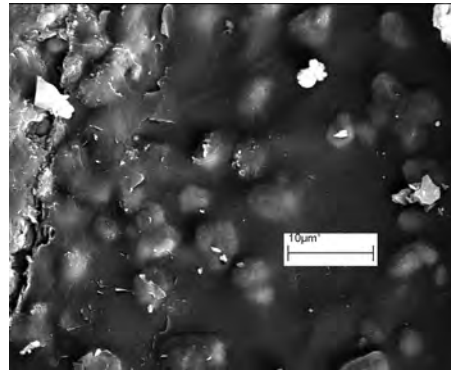


Рисунок 13. Биопленка из железистых прослоев железистых кварцитов. Костомукшинская структура, 2,7 млрд лет

Образование магнетита

Основной рудный минерал железистых кварцитов — магнетит. Биогенный магнетит может образовываться и прямым путем, и быть биологически индуцированным. Диссимиляционные железоредуцирующие бактерии преобразуют аморфную окись железа в магнетит, при этом происходит микробное восстановление слабокристаллических форм Fe^{3+} . Биологически индуцированный осадок отлагается внеклеточно, и кристаллы имеют типичную для магнетита октаэдрическую форму. С другой стороны, магнетотактические бактерии образуют магнетит прямым способом. В этом случае магнетит (и грейгит) образуется внутриклеточно в структурах, ограниченных мембраной, магнетосомах.

Внутриклеточный магнетит отличен от биологически индуцированного и абиогенного магнетита. Биогенность кристаллов магнетита определяется следующими критериями: морфологией и размером, составом и условиями осадконакопления. Морфологически магнетит, образованный магнетотактиками, кристаллизуется в виде гексагональных призм, кубических кристаллов и образований каплевидной формы. Для абиогенного (и биологически индуцированного) магнетита характерны октаэдрические кристаллы. На наших снимках видно, что обнаруженные предположительно биогенные формы имеют округло-овальную, или каплевидную, форму. Они по форме и размеру приближаются к ультратонкозернистому магнетиту, вероятно, биогенного происхождения из строматолитовых сланцев Ганфлинта.

Изученные магнетиты характеризуются низким содержанием элементов-примесей, типичных для магнетита эндогенного генезиса, в отличие от вулканогенных и метаморфических магнетитов, которые часто имеют довольно высокое содержание переходных металлов, таких как, например, титан. Химический анализ наших образцов говорит о присутствии как во вмещающей породе, так и в предполагаемых бактериальных образованиях лишь четырех элементов — Fe, C, Si и O.

Кроме своеобразной формы и состава бактериальный магнетит имеет уникальный размерный ряд — от 0,05 до 0,3 мкм (50–300 нм). Изображенные нами формы более или менее соответствуют этому условию (размеры их порядка 0,5 мкм). Некоторые формы несколько крупнее, но размер их все равно не превышает 1 мкм.

Таким образом, элементный состав и размер изученных зерен магнетита не противоречит гипотезе их биогенного генезиса.

В современных условиях магнетотактические бактерии встречаются в морских осадках, почвах, стратифицированных водоемах и никогда не обнаруживаются в насыщенных кислородом, кислых или термальных местах обитания. Это микроаэрофилы, живущие при очень низких концентрациях кислорода, хотя известны бактерии, способные существовать в строго анаэробных условиях.

Магнетотактические бактерии, конечно, играют определенную роль в формировании железистых кварцитов. Однако количество магнетотактического магнетита, накапливаемого в современных осадках, мало. Учитывая широкое распространение железистых кварцитов, предположительное преобладание на древней Земле более высоких температур и тот факт, что наиболее древними представителями доменов *Bacteria* и *Archea* являются термофильные прокариоты, роль магнетотактических бактерий в образовании месторождений железистых кварцитов сводится к минимуму. Хотя нельзя и недооценивать их значение в локальном масштабе.

Что касается нитевидных форм. Известны термофильные диссимиляционные (диссимиляторные) железоредуцирующие бактерии, которые имеют форму прямых, изогнутых и разветвленных палочек диаметром 0,3–1,6 мкм и длиной 1,6–9,0 мкм. Температура роста этих бактерий от 26 до 78 °C, pH роста 4,8–9,5.

Существует возможность образования магнетита и сидерита как устойчивых продуктов диссимиляторного восстановления Fe(III) в Fe(II) термофильными железоредуцирующими бактериями.

Следует отметить, что на ранних стадиях диагенеза результатом жизнедеятельности термофильных железоредуцирующих бактерий часто бывает сидерит (один из минералов, слагающих железистые кварциты). Опыты, проведенные Д.Г. Заварзиной, показали, что при значительном избытке аморфной гидроокиси железа (акцептор электронов) наблюдается образование магнетита, при уменьшении количества стартового материала в два и четыре раза единственной восстановленной фазой является сидерит. Это связывают с относительным увеличением концентрации CO₂.

Подавляющее большинство железоредукторов — нейтрофилы, имеющие оптимум роста при значениях pH 6,5–7,5. По отношению к кислороду известны как микроаэрофилы, так и строгие анаэробы.

Интересна связь гематита и магнетита. Некоторыми авторами предполагается, что идиоморфные магнетитовые частицы, достигающие размера 2,0 мкм, гораздо крупнее частиц гематита (< 0,4 мкм). При этом кристаллы магнетита могут заключать в себе частицы гематита. Это было обнаружено при обработке образца фтористоводородной кислотой — магнетит растворяется, гематит — нет. Нельзя исключить, что наблюдаемые на рис. 3 пусто-

ты в породе соответствуют выщелачиваемым кристаллам магнетита, а мелкие кокки — гематиту. Тем более что имеется сходство с картинкой (Hoashi et al., 2009, рис. 5 d), иллюстрирующей этот процесс. Это может говорить о том, что магнетит, подобно сидериту, образовался после гематита.

Поскольку и магнетотактические, и железоредуцирующие бактерии в большинстве своем являются микроаэрофилами, очевидно, что для бактериального образования железистых кварцитов (как прямого, так и индуцированного) не требуется высокого содержания кислорода в воде. Однако присутствие некоторого количества кислорода необходимо, так как образование магнетита магнетотактиками требует присутствия свободного кислорода. Наиболее благоприятно содержание кислорода около 1 кПа (килопаскаль), при содержании кислорода < 0,5 кПа магнетит не образуется. Можно ли в этом случае говорить об оксигенизированной атмосфере в целом или же о локальных нишах, не столь важно. Важно, что кислород в столь отдаленные времена уже играл свою роль в осадконакоплении и преобразовании осадков. Из этого следует, что обнаружение биогенного магнетита дает ценную информацию о химизме придонных вод и проливает свет на эволюцию свободного кислорода. Данные по Sm–Nd систематике кварцевых и магнетит-гематитовых прослоев Костомукшского, Оленегорского и Кировогорского месторождений подтверждают возможность миграции железа в форме Fe^{3+} в зоне гипергенеза неоархея, поскольку изотопный состав неодайма железистых прослоев свидетельствует о происхождении железа из континентальных источников. При этом сохранность изотопного состава неодайма предполагает наличие минеральных фаз железа в процессе транспортировки, т. е. миграцию железа в составе содержащих Fe^{3+} минералов. Поступившие в бассейн осадконакопления оксиды и гидрооксиды железа могли частично восстанавливаться в результате бактериальной редукции с образованием магнетита до стадии позднего диагенеза и/или метаморфизма. Реконструкция условий зоны гипергенеза на основе результатов изучения профилей выветривания возрастом 2,4 и 2,7 млрд лет на гранитоидном субстрате в Северной Карелии свидетельствует о мобилизации Fe из пород субстрата в слабоокислительных условиях при значениях pH от 6,0 до 7,0. Подобные условия благоприятны для размножения бактериальных железоредукторов, т. е. часть железа могла быть восстановлена в континентальных обстановках.

Прокариоты, способные к восстановлению нерастворимых соединений Fe^{3+} , термофильны. Они широко распространены в термальных экосистемах. Рядом авторов предполагается температура гидротермальных источников, участвующих в образовании железистых кварцитов типа Алгома, к которому относятся все исследованные нами месторождения, порядка 100–200 °C. Однако гидротермальные плюмы при прохождении через водную толщу быстро остывают до температур, приемлемых для роста термофильных бактерий. Поэтому даже с учетом того, что температуры архейских морей были несколько выше современных, температурный режим того времени не мог служить препятствием для развития бактериальной жизни,

а биогенное образование магнетита при повышенных температурах обосновывает возможность участия термофильных микроорганизмов в формировании месторождений железистых кварцитов.

Можно заключить, что известные на сегодня находки свидетельствуют о разнообразии микробиальных форм в железистых кварцитах позднего архея — крупнейших месторождений Северной Карелии и Кольского п-ова. Часть обнаруженных микрофоссилий может являться остатками магнетотактических и железоредуцирующих бактерий. Поскольку большинство подобных бактерий является микроаэрофилами и развивается на содержащем Fe^{3+} субстрате, правомерно предположить наличие свободного кислорода в зоне гипергенеза уже с 2,7 млрд лет назад, и его количества было достаточно для окисления железа. Транспортировка железа в бассейны формирования железистых кварцитов происходила в форме Fe^{3+} , часть которого могла восстанавливаться посредством бактериальной редукции в среде с высоким содержанием органического вещества с образованием магнетита до стадий позднего диагенеза и метаморфизма.

Таким образом, участие бактериальной компоненты в образовании железистых кварцитов архея очень вероятно. Скорее всего, архейские моря были тепловодными, слабо обогащенными кислородом бассейнами. Другими словами, можно предположить, что архейские железистые кварциты являются одними из самых древних биогенных пород, поскольку именно железистые кварциты присутствуют в самых древних осадочных породах на Земле — зеленокаменных поясах Нуввуагиттук и Исуа.

Ранний протерозой

Максимум образования железистых кварцитов — кварцитов типа оз. Верхнее (Superior) — на всех континентах приходится более или менее на одно и то же время в начале протерозоя (2,0–2,5 млрд лет тому назад). Это месторождения крупных размеров, представленные ассоциацией, образовавшейся чисто осадочным путем в мелководных обстановках седиментационных бассейнов.

Микрофоссилии архея и раннего протерозоя имеют много общего (рис. 14–15), хотя протерозойские ископаемые гораздо разнообразнее, среди них встречена форма, которую можно отнести к цианобактериям (рис. 16). Судя по взаимоотношению с вмещающими породами, все микрофоссилии захоронены *in situ*.

Характерная особенность этих пород — обилие фоссилизированного гликокаликса. Он образован переплетением полисахаридных волокон (декстраны и леваны). Основная функция гликокаликса — адгезия к различным субстратам, гликокаликс также является важным фактором при образовании колоний микроорганизмов и транспортировки питательных веществ.

Предполагаемая цианобактерия представлена предположительно многочисленными трихомами, объединенными общим чехлом (рис. 16), она напоминает представителей современного рода цианобактерий *Microcoleus*.

Нахождение остатков цианобактерии свидетельствует о том, что осажде-

ние железистых кварцитов осадочного типа происходило в условиях фотической зоны, т. е. на мелководье, и содержание O_2 в атмосфере было довольно значительным.

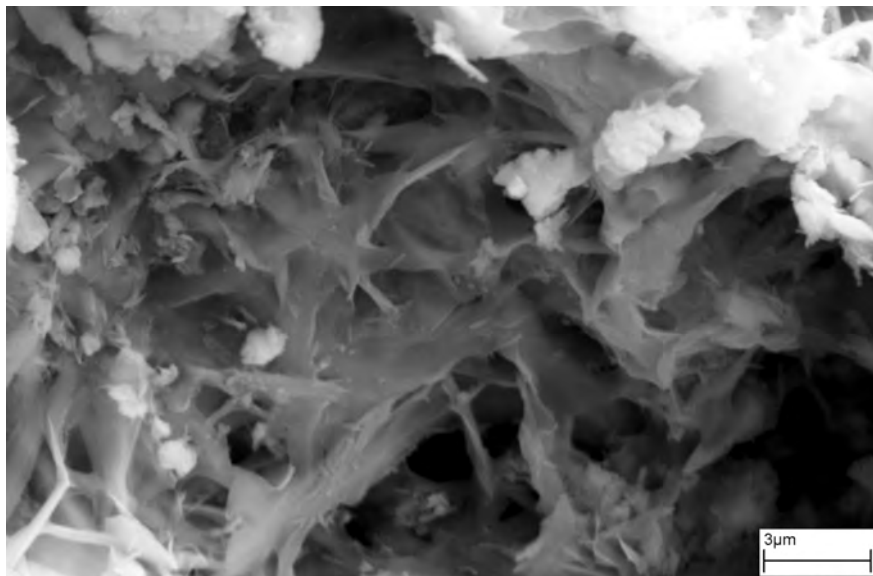


Рисунок 14. Ископаемый цианобактериальный мат, состоящий из длинных (> 20 мкм), взаимопроникающих, расплюснутых нитей, шириной до 2 мкм. Центральная часть главной залежи Коробковского месторождения, ≈ 2 млрд лет



Рисунок 15. Фоссилизированные палочковидные ($2-3 \times 6-7$ мкм) и кокковидные формы (диаметр порядка 2 мкм)

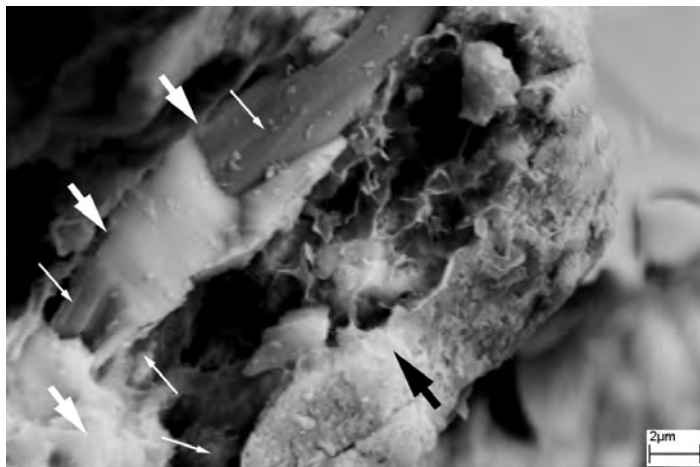


Рисунок 16. Многочисленные фоссилизованные, плавно изгибающиеся, длинные трихомы (диаметр около 2 мкм). В левой части снимка несколько трихомов (обозначены стрелками) объединены одним чехлом (белая полужирная стрелка). В нижней части снимка к этому пучку примыкает практически разрушенный пучок — видны оболочки (белая полужирная стрелка) и малочисленные трихомы (белая тонкая стрелка), заключенные в нее. Правее — следы (отверстия) от разрушенных трихомов (белая тонкая стрелка). Виден общий чехол (диаметром до 20 мкм), объединяющий все группы трихомов (черная стрелка). Подобная структура морфологически близка современным представителям цианобактерий рода *Microcoleus*.

Литература

Астафьева М.М., Фелицын С.Б., Алфимова Н.А. Бактериальная палеонтология неогарейских полосчатых железистых кварцитов Карелии и Кольского полуострова // Палеонт. журн. 2017. № 4. С. 93–102.

Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН, 2002. 188 с.

Заварзина Д.Г. Роль диссимиляторных железоредуцирующих бактерий в преобразовании минералов железа // Палеонтол. журн. 2004 а. № 3. С. 1–8.

Заварзина Д.Г. Образование магнетита и сидерита термофильными железоредуцирующими бактериями // Палеонтол. журн. 2004 б. № 6. С. 3–8.

Ископаемые бактерии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах. Научное издание. Астафьева М.М., Герасименко Л.М., Генднер А.Р. и др. / Научные редакторы Розанов А.Ю., Ушатинская Г.Т. — М.: ПИН РАН, 2011. 172 с.

Розанов А.Ю., Астафьева М.М., Зайцева Л.В., Алфимова Н.А., Фелицын С.Б. Цианобактерии(?) в железистых кварцитах Курской магнитной аномалии // ДАН. 2016. Т. 470. № 3. С. 1–3. (Chang et al., 1989).

Dodd M., Papineau D. Biosignatures of early life in > 3.8 Ga Banded Iron Formations? // Geophys. Res. Abstracts V. 17. EGU2015-12987-1. 2015.

Lowenstam H.A., Weiner S. On biomineralization. Oxford: Oxford Univ. Press, 1989. 324 p.

Posth N.R., Konhauser K.O., Kappler A. Banded iron formations // Encyclopedia of Geobiology Eds Reitner J., Yhiel V. 2011. P. 92–103.

Rozanov A. Yu., Astafieva M. M. The Evolution of the Early Precambrian Geobiological Systems // Paleontological Journal. 2009. Vol. 43. No. 8. P. 911–927.

Schopf J.W. (ed.). Earth's Biosphere, its Origin and Evolution. Prinseton: Prinseton Univ. Press, 1983. 543 p.

ЖЕЛЕЗОМАРГАНЦЕВЫЕ РУДЫ ОКЕАНОВ

Оксидные железомарганцевые руды океанского дна представлены формациями железомарганцевых конкреций (ЖМК) и кобальтоносных корок (КМК). Конкреционные руды в виде скоплений округлых стяжений, погруженных в рыхлый осадок, усеивают океанское дно на обширных площадях глубоководных абиссальных котловин. Кобальтоносные корки образуют сплошные покровы, облекающие выходы коренных пород на склонах подводных гор. По составу корки близки конкрециям, но отличаются выдержанной стратификацией. Главная особенность оксидных руд состоит в том, что они находятся в стадии формирования: накопление рудного материала, начавшееся почти 170 млн лет назад, продолжается с перерывами и в настоящее время.

К концу 1990-х годов усилиями морских геологов, микробиологов, микропалеонтологов была разработана и обоснована биологическая концепция, согласно которой кобальтоносные корки и железомарганцевые конкреции имеют бактериальную природу и идентифицируются как строматолиты и онколиты.

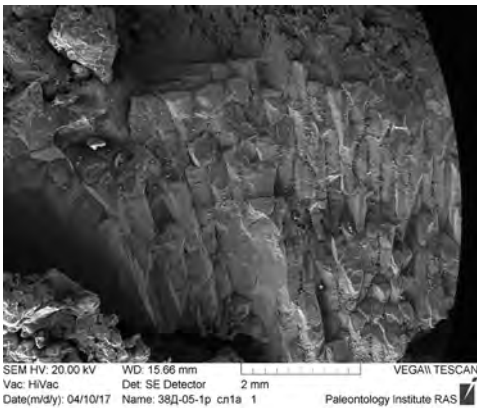


Рисунок 1. Железо-марганцевый строматолит



Рисунок 2. Железо-марганцевая конкреция

Электронно-микроскопическое изучение железомарганцевых корок и конкреций подтвердило строматолитовую и онколитовую природу этих образований. Эти строматолиты и онколиты отличаются от классических карбонатных по ряду параметров. Во-первых, железомарганцевые строматолиты представляют собой столбчатые микростроматолиты, имеющие только миллиметровые размеры столбиков в отличие от карбонатных, у которых столбики могут достигать метровых размеров. Во-вторых, железомарганцевые конкреции — онколиты имеют более сложное внутреннее (фестон-

чатое) строение, чем карбонатные. В-третьих, в образовании карбонатных строматолитов главную роль играют цианобактериальные или альгобактериальные маты, а в железомарганцевых постройках — биопленки с нитчатыми железобактериями, которые отличаются от цианобактерий значительно меньшими размерами (диаметр нитей в 2–3 раза меньше), отсутствием чехлов, и они не объединяются в пучки. Коккоидные формы железобактерий в образовании занимают подчиненное положение.

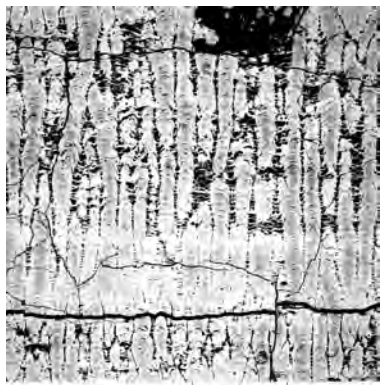


Рисунок 3. Столбчато-слоистая текстура строматолита. Продольный разрез

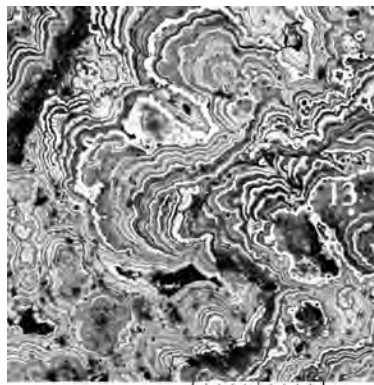
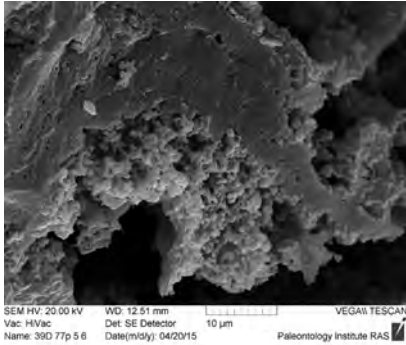


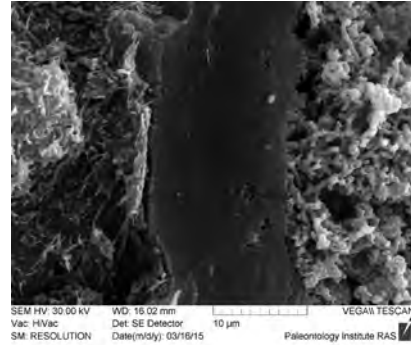
Рисунок 4. Фрагмент фестончатого строения конкреции

Сохранность, ненарушенность всех тончайших деталей строения поразительны. Ранние слои корок древнее верхних на 60 млн лет, но по степени «свежести» между ними нет заметной разницы. Особенность этих объектов состоит в том, что наблюдаемое строение их практически полностью соответствует прижизненному состоянию. Отсюда следует вывод о том, что фоссилизация происходила в процессе жизнедеятельности бактериальных сообществ, поэтому одновременно могли подвергаться фоссилизации живые бактерии, а также их остатки, находящиеся на разных стадиях посмертной деградации, от практически прижизненных форм до значительно измененных. Последующие процессы преобразования первично отложенных оксидов и гидрооксидов железа и марганца в более стабильные минеральные формы (феррооксигит, вернадит и другие минералы, спектр которых достаточно широк) нимало не нарушили первично образованные структуры. Поэтому наблюдаемый ныне структурный рисунок отражает первичную прижизненную картину, а изменчивость текстурного рисунка позволяет восстановить все основные этапы жизни этих организмов.

Нитчатые железобактерии могут сохраняться в виде фоссилизированных трихомов или их отпечатков, а кроме того могут встречаться участки минерализованного свободного ЭПС (гликокаликса). Сохранность различных объектов может сильно отличаться не только в отдельных слоях, но также и в одном образце на небольшом расстоянии друг от друга, что отражает различное физиологическое состояние бактерий в составе одного сообщества. Внешне микрослойки можно разделить на рыхлые и плотные, массивные (рис. 5, 6). Их изучение необходимо проводить при увеличении



5

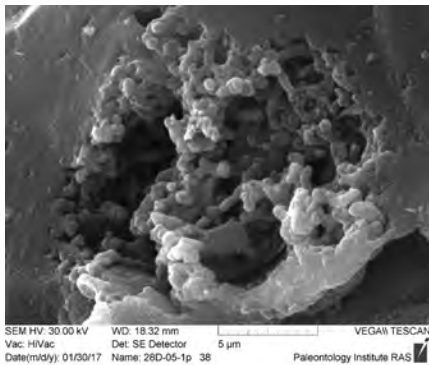


6

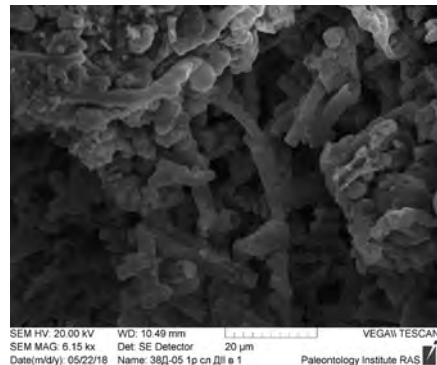
Рисунки 5–6. Фрагменты строматолитов с плотными, массивными и рыхлыми слоями, в которых видны нитчатые железобактерии

ях от $\times 3000$ и больше, при меньшем увеличении железобактерии не видно. Во всех слоях нитчатые железобактерии присутствуют не как единичные экземпляры, а как массовый материал, следовательно, они являются основными матообразователями.

Минерализованные трихомы железобактерий представляют собой нити с круглым сечением или полые трубочки (рис. 7, 8). Это зависит от количества поступающего железа и марганца, при избытке их может минерализоваться целиком вся нитчатая бактерия, и тогда мы видим плотную, как проволочка, нить, а когда их мало — только стенку, и получается полая трубочка. Отличительная черта этих бактерий — очень тонкие нити — диаметром менее 1 микрона, очень редко встречаются крупные единичные формы с диаметром нити более 2 микрон. В рыхлых слоях нитчатые бактерии могут тесно переплетаться, образуя «войлок», а могут располагаться свободно (рис. 9–14).



7



8

Рисунки 7–8. Фоссилизированные нити железобактерий: рис. 7 — плотные нити, рис. 8 — крупные полые трубочки

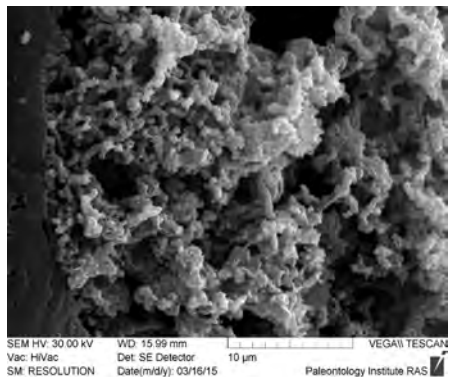


Рисунок 9. Рыхлый слой, образованный переплетением плотных нитей железобактерий

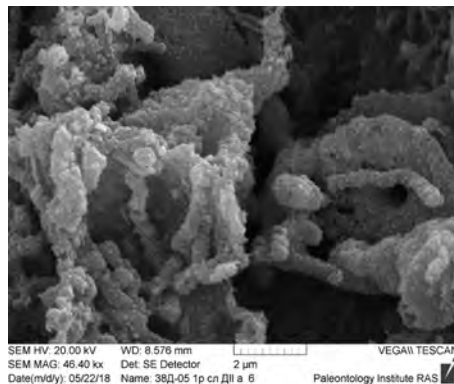
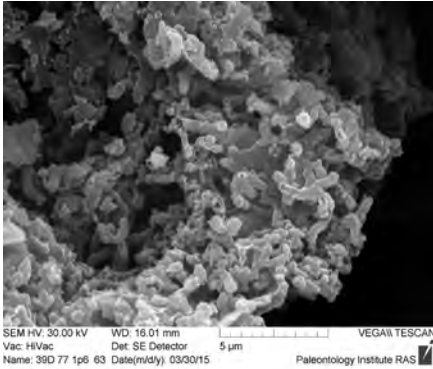


Рисунок 10. Отдельные плотные нити железобактерий

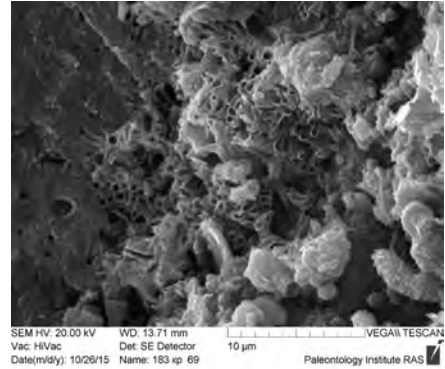
Плотные слойки образуются при избытке поступающего железа и марганца, аналогичную картину можно наблюдать при образовании фосфоритов и гейзеритов. Сначала фоссилизуются бактерии и гликокаликс, а потом на них продолжается осаждение железа и марганца, в результате бактерии оказываются замурованными. В дальнейшем все сливается в монолитную массу, если бактерии минерализовались в виде полых трубочек, то от них могут сохраняться полости, похожие на ходы илоедов, но только очень маленькие (рис. 15–22). Изредка можно наблюдать фрагменты нитей в этих полостях. В процессе изучения разнообразных образцов удалось найти участки, где можно наблюдать переходы от рыхлых слойков к плотным. Там прекрасно видны отдельные нитчатые бактерии и они же, уже заключенные внутри плотного слойка.

Кокковидные бактерии встречаются значительно реже и не являются активными строителями строматолитов. Их можно найти в нишах и на поверхности плотных слойков, в рыхлых слойках они встречаются вместе с нитчатыми бактериями. Обычно кокковидные бактерии имеют шаровидную форму размером от 1–3 до 5 микрон. В редких случаях они образуют шаровидные колонии (рис. 21–24).

В ископаемом состоянии ЭПС (гликокаликс), играющий большую роль в образовании строматолитов и онколитов, выглядит как гладкая или губчатая пленка, может сохраняться вместе с бактериями и без (рис. 33–38)

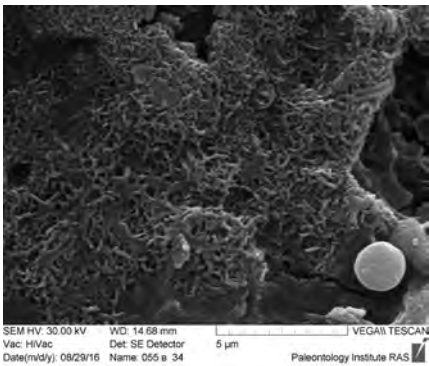


11

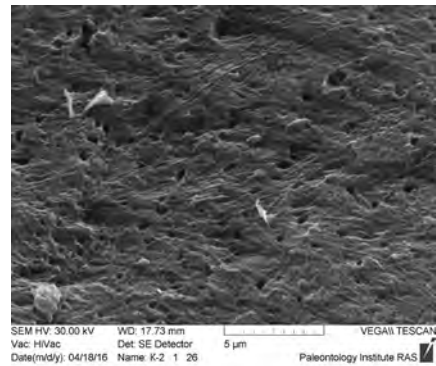


12

Рисунки 11–12. Фрагменты бактериального мата, образованного нитчатыми железобактериями; бактерии в виде мелких полых трубочек



13



14

Рисунки 13–14. Поверхности плотных слойков с очень тонкими нитчатыми бактериями и гликокаликсом: на рис. 13 — бактерии короткие, у них хорошо видны клеточные пережимы и гликокаликс в онколите; на рис. 14 — нитчатые бактерии очень длинные и образуют с гликокаликсом биопленки в строматолите

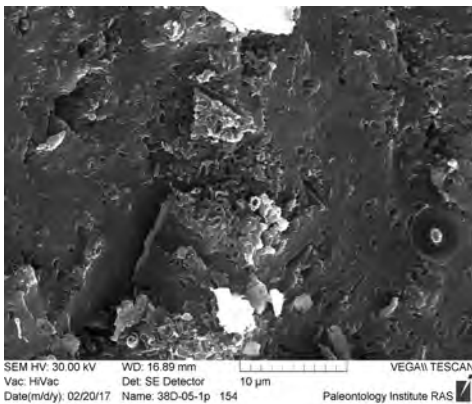


Рисунок 15. Фрагмент плотного слойка строматолита с нитчатыми бактериями в виде целых и частично разрушенных полых трубочек и их отпечатков

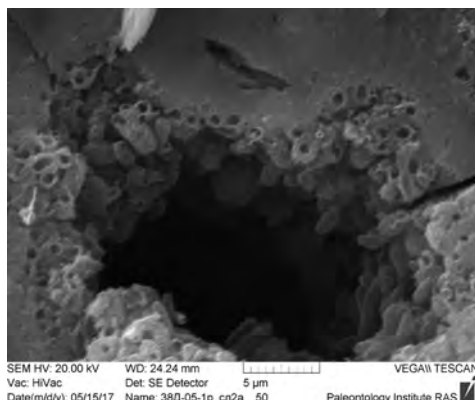
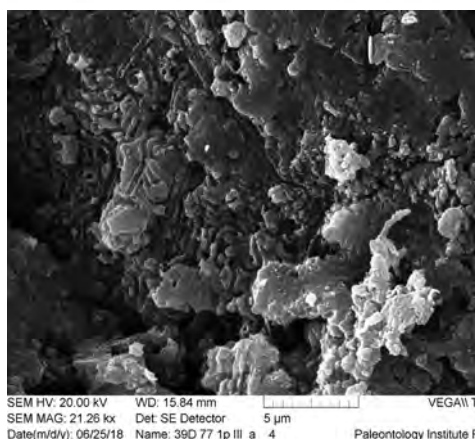


Рисунок 16. Фрагмент столбика строматолита. Горизонтальный срез в виде круга из плотной породы. В середине отверстие, вокруг которого располагаются в несколько слоев минерализованные коккоидные бактерии удлиненной формы. Они сливаются стенками друг с другом и с породой круга, в результате видны только округлые углубления в породе. Хорошо наблюдается переход от отдельных индивидов к единой массе породы



17



18

Рисунки 17-18. Фрагмент плотного слоя: рис. 17 — в центре и левой части видна фоссилизированная биопленка с нитчатыми бактериями в виде целых и частично разрушенных полых трубочек и их отпечатков; рис. 18 — увеличенный участок рис. 17 с нитчатыми формами в виде полых трубочек, частично разрушенными

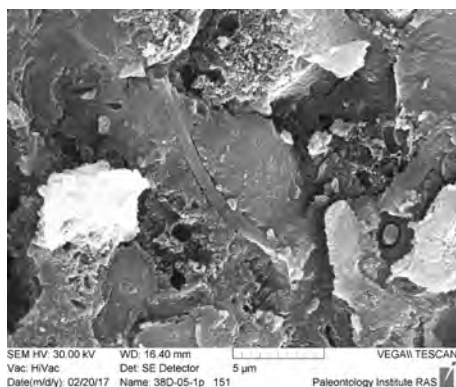


Рисунок 19. Одиночная длинная нитчатая бактерия в плотном слое

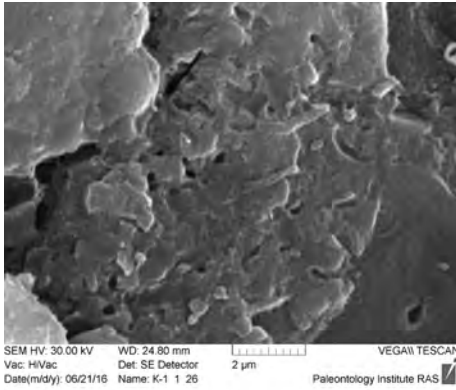
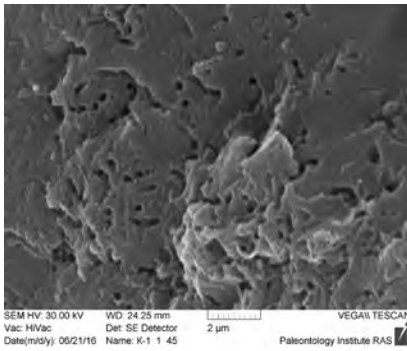
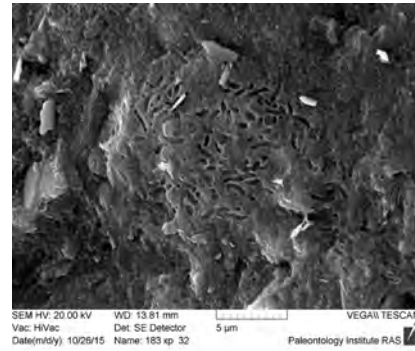


Рисунок 20. Фрагмент плотного слоя строматолита с нитчатыми формами и их отпечатками в виде каналов-полостей в породе

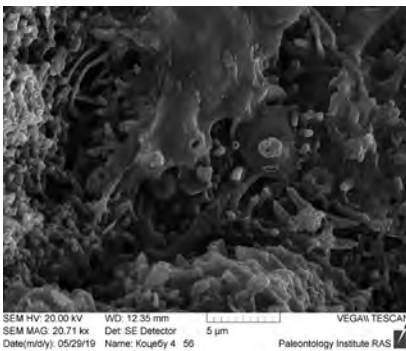


21

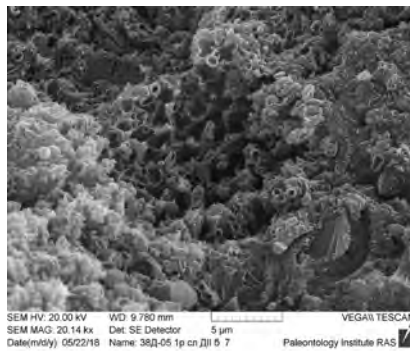


22

Рисунки 21–22. Фрагменты плотных слоев при большом увеличении. Хорошо видны полости и дырки — отпечатки нитчатых бактерий: рис. 21 — строматолит, рис. 22 — онколит



23



24

Рисунки 23–24. Фрагменты мата из нитчатых бактерий с ЭПС (гликокаликсом): на рис. 23 — гликокаликс в правой части снимка в виде пленки, а на рис. 24 — в виде губчатой массы, в которую погружены нити

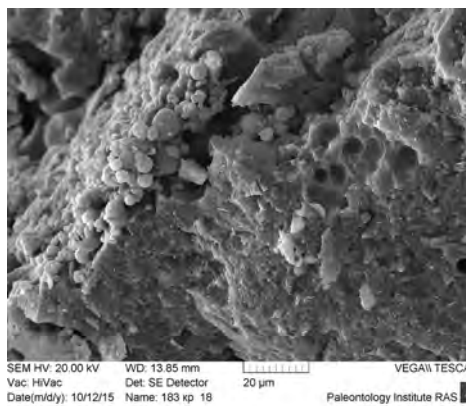


Рисунок 25. Фоссилизированные коккоидные бактерии и их отпечатки в плотном слое

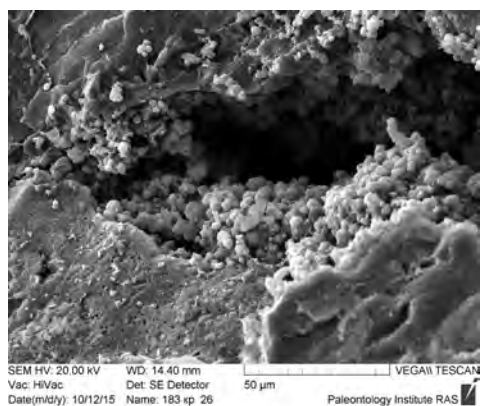


Рисунок 26. Коккоидные бактерии в нише плотного слоя онколита

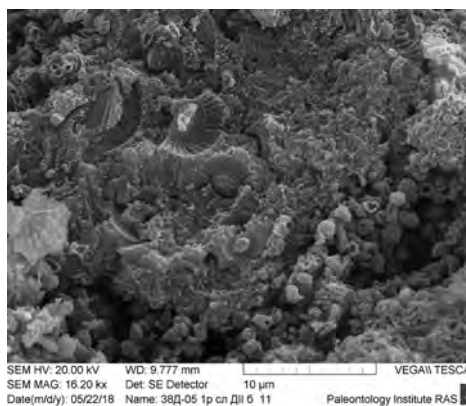


Рисунок 27. Коккоидные бактерии с нитчатыми бактериями, кокколитами и в гликокаликсе

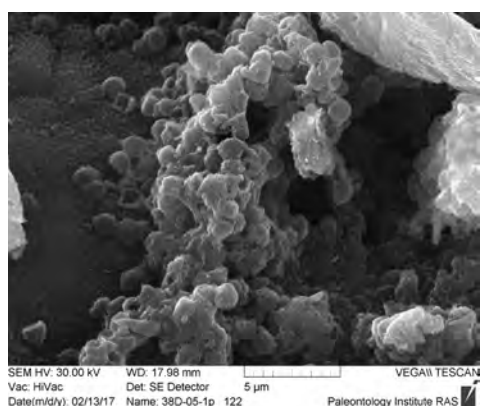
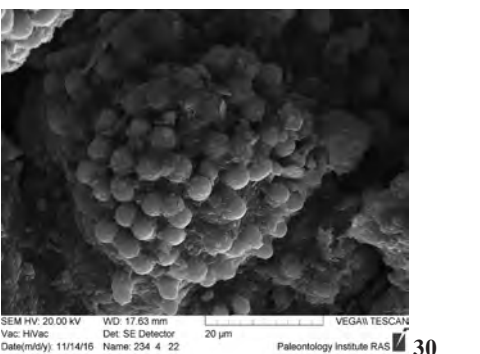
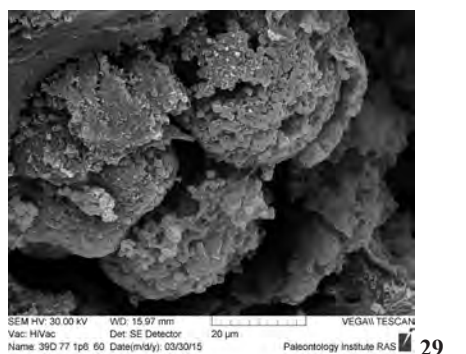


Рисунок 28. Фоссилизированные коккоидные бактерии



Рисунки 29–30. Колонии коккоидных бактерий: рис. 29 в строматолите; рис. 30 в онколите

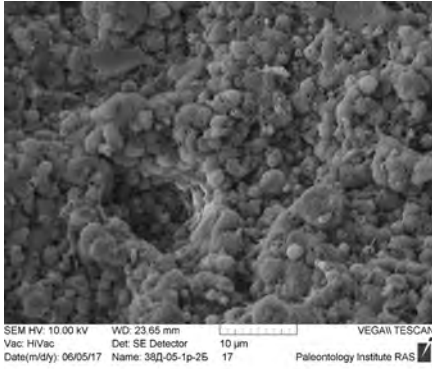


Рисунок 31. Минерализованные коккоидные бактерии разной формы, полые внутри и с маленьким отверстием на оболочке

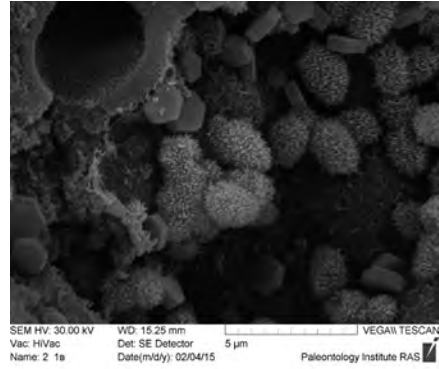


Рисунок 32. Минерализованные яйцевидные коккоидные бактерии, покрытые очень мелкими иголочками; возможно, это минерализованные нанобактерии

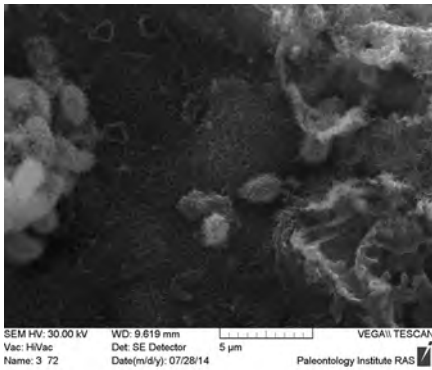


Рисунок 33. Губчатый гликокаликс, обволакивающий коккоидные бактерии

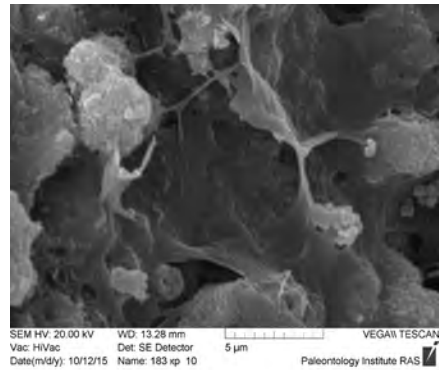


Рисунок 34. Гладкий гликокаликс с коккоидными бактериями



Рисунок 35. Увеличенный участок плотного слоя: биопленка с нитчатыми бактериями

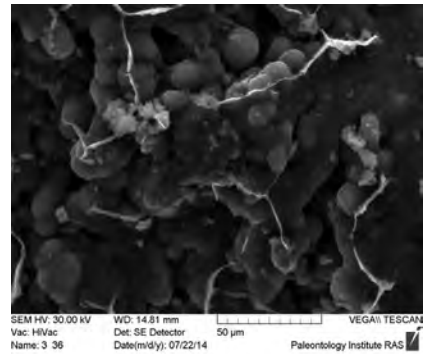
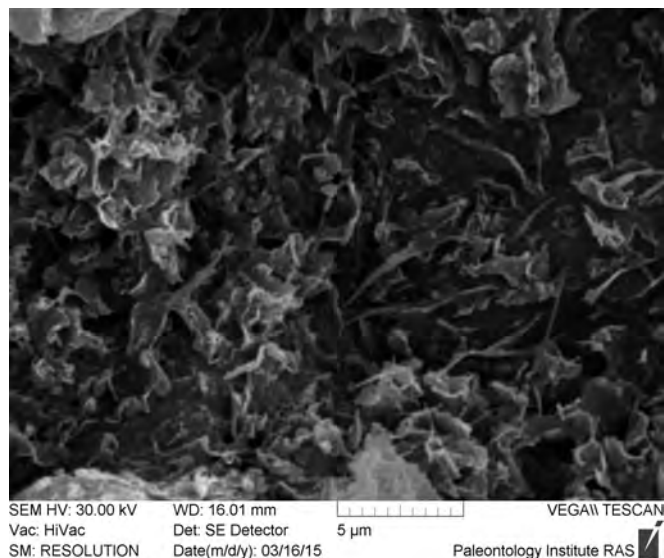
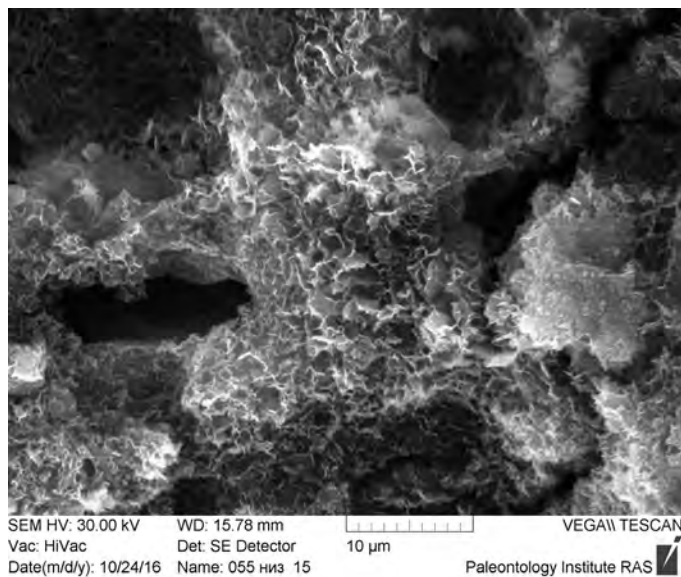


Рисунок 36. Гликокаликс в виде тонкой минерализованной пленки, облегающей коккоидные бактерии



37



38

Рисунки 37–38. Чистый гликокаликс: рис. 37 — в строматолитах, рис. 38 — в онколите

Литература

Авдонин В.В., Жегалло Е.А., Сергеева Н.Е. Бактериальная природа оксидных железомарганцевых руд Мирового океана. М.: ГЕОС, 2019, 284 с.

РЕДКОЗЕМЕЛЬНО-НИОБИЕВЫЕ РУДЫ ТОМТОРА

Одним из интереснейших объектов бактериальной палеонтологии стали редкоземельно-ниобиевые руды Томтора. В области развития Томторского массива щелочно-ультраосновных пород, расположенного между Анабарским щитом на западе и Оленекским поднятием на востоке, был открыт необычно богатый тип комплексных редкометалльных скандиево-редкоземельно-иттриево-ниобиевых руд. Содержание отдельных компонентов в них, и в первую очередь редких земель и ниобия, настолько велико (TR_2O_3 — до 35%, Nb_2O_5 — до 12%), что данную руду можно рассматривать как природный черновой их концентрат. Рудное тело залегает поверх коры выветривания карбонатитов и эффузивных пород и перекрывается пермскими конгломератами и песчаниками. Главные минералы руд — редкоземельные фосфаты (флоренсит, моноцит и др.) и пироксид. Необычность масштабов концентрации редких элементов и относительно слабая изученность Томторского месторождения породили чрезвычайно широкий разброс мнений о природе рудного тела. Одни исследователи предполагали, что пироксид и фосфаты образовались в результате метасоматоза фосфатных лав, другие считали, что эти породы представляют собой озерно-болотную или делювиально-озерную россыпь ближнего сноса, а фосфаты образовались при просачивании грунтовых вод.

В 1993 году в Палеонтологическом институте РАН было проведено изучение ряда образцов томторских руд под электронным сканирующим микроскопом с микроанализатором. Высокие содержания фосфора в рудах (до 20% и более), тончайшая волокнистоподобная слоистость позволили предположить, что данные руды представляют собой образования типа пластовых (строматолитовых) фосфоритов, в образовании которых, как показали современные исследования, принимают участие цианобактериальные бентосные сообщества, или, как их еще называют, цианобактериальные маты. В пользу данного предположения говорило и то обстоятельство, что фосфориты обладают способностью к повышенной концентрации редкоземельных элементов (REE).

Проведенные исследования показали справедливость выдвинутых предположений; во всех изученных образцах обнаружены массовые скопления литифицированных редкоземельным фосфатом остатков нитчатых и коккоидных микроорганизмов различной степени сохранности, которые имели сходство с современными бентосными цианобактериями: нитчатые — с представителями рода *Microcoleus*, коккоидные — *Gloeocapsa* = *Entophysalis*. Данные микроорганизмы обычно выступают в роли организма-доминанта матов, развивающихся главным образом в прибрежно-морской обстановке — зонах литорали и сублиторали, что позволяет делать вывод, что и редкоземельные руды Томтора отлагались в подобных обстановках. Наиболее вероятно, что это были периодически осушаемые участки побережья — зоны себхи. Однако не исключено, что это могли быть отшнурованные от моря узкой перемычкой мелководные озера типа Соляр. Мат, формировавший руды Томтора, в условиях привноса фосфора имел

высокую биологическую продуктивность, которая в конечном итоге и сказалась на масштабах концентрации редкоземельных элементов. Последняя происходила путем литификации редкоземельным фосфатом разрушенных и целых чехлов и капсул цианобактерий. Или, другими словами, цианобактериальные маты выступали в данном случае как матрица, на которую, в силу создавшихся в результате жизнедеятельности мата и последующей деструкции органического вещества благоприятных физико-химических условий, осаждались редкоземельные фосфаты. Не исключено, что биохимические процессы оказывали влияние и на концентрацию ниобия.

Наличие каолиновых кор выветривания свидетельствует о том, что накопление рудосодержащих пород горизонта происходило во влажном жарком климате. Скорости накопления осадков были минимальными и не могли отрицательно сказаться на жизнедеятельности мата.

В XXI веке Томторским месторождением заинтересовались ученые из новосибирских геологических институтов (Лазарева и др., 2015; Добрецов и др., 2021). Выявление ископаемых микроорганизмов в древних породах связано с большими проблемами. Главным способом их изучения является сравнительный структурно-морфологический анализ ископаемых и современных микроорганизмов, а также данные $\delta^{13}\text{C}_{\text{PDB}}$ и $\delta^{18}\text{O}_{\text{SMOW}}$. В целом наличие в горных породах биоморфных структур и «биогенных» значений $\delta^{13}\text{C}$ позволяет надежно диагностировать ископаемые биоминералы и микрофоссилии. Новосибирскими учеными были проведены детальные комплексные исследования, и благодаря сравнительному структурно-морфологическому анализу ископаемых и современных организмов с привлечением данных о $\delta^{13}\text{C}_{\text{PDB}}$ и $\delta^{18}\text{O}_{\text{SMOW}}$ было значительно увеличено разнообразие ископаемых микроорганизмов, найденных в Томторском месторождении, по сравнению с ранее найденными, было выявлено много биоморфных форм, концентрирующих REE, P, Fe. Привлечение изотопного анализа (выявление «биогенных» значений $\delta^{13}\text{C}$) позволило надежно диагностировать ископаемые биоминералы и микрофоссилии. Было установлено, что как условия образования рудных горизонтов НРГ (нижний рудный горизонт) и выше ВРГ (верхний рудный сидеритовый горизонт) отличаются друг от друга, так и биоморфные структуры ВРГ и НРГ существенно различаются между собой по морфологии и по своим функциям. Но в обоих случаях микроорганизмы играют важнейшую роль как в перераспределении редкоземельных элементов (REE) в коре выветривания (КВ) и НРГ и решающую роль в концентрировании REE при формировании руд ВРГ. Поглощение REE осуществлялось сообществом микроорганизмов: фототрофов, метаногенов, метанотрофов и протеобактерий, составляющих основу микробиоценоза данной палеоэкосистемы. Изотопный состав С карбонатов во всех изученных образцах с фоссилизированными микроорганизмами соответствует биогенному, а изотопный состав $\delta^{18}\text{O}_{\text{SMOW}}$ (от 7 до 20‰) свидетельствует об эндогенной (гидротермальной) и, в меньшей мере, экзогенной природе растворов. Низкие значения $(87\text{Sr}/86\text{Sr})_i$ карбонатов ($\sim 0,704\text{--}0,7045$) исключают участие морской воды. Было установлено, что формирование богатых руд Томтора происходило в обстановке относительно мелководного сточного бассейна (озера).

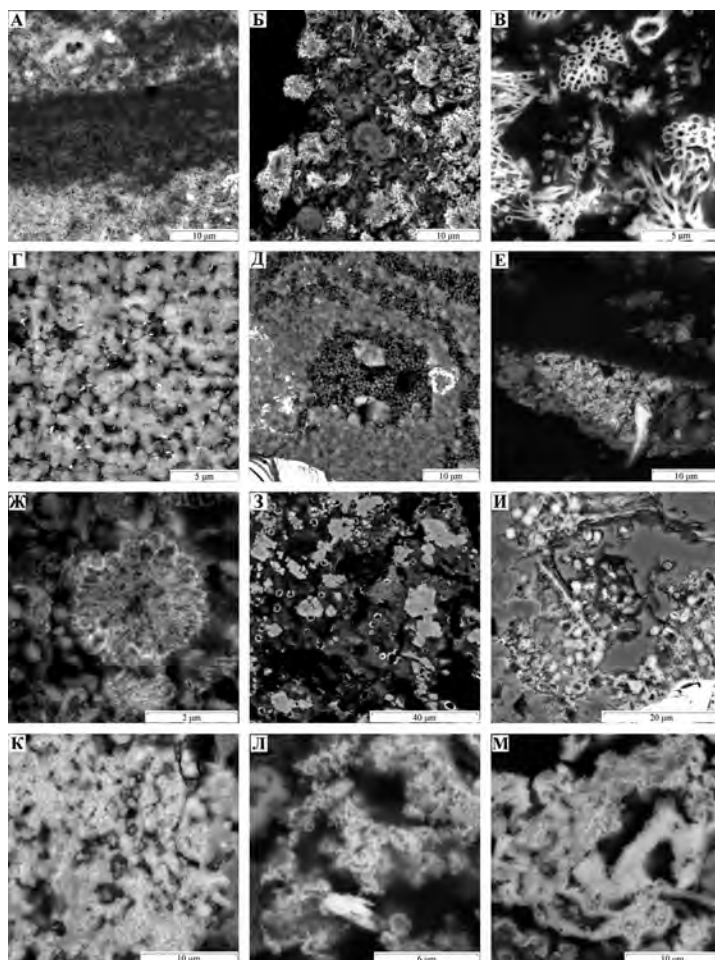


Рисунок 1. Биоморфные структуры (данные СЭМ) в богатых Nb-REE-рудах участка Буранный (ВРГ) (А–Ж) и рудоносной КВ (НРГ) (З–М) Тамторского месторождения. А — слоистый литифицированный микробный мат, состоящий из палочковидных трубчатых микрофосилий (ПТМ) (в нижней части рис.), сложенных галлуазит-монацитовым агрегатом (ГМА) и коккоидными микрофосилиями (КМ) в фоссилизированном гликокаликсе (средняя часть), состоящими из алюмофосфатов; Б — фрагмент микробного мата, состоящего из ПТМ (ГМА), округлых одиночных и палочковидных клеток, формирующих агрегаты (алюмофосфаты); В — колонии ПТМ; Г — фоссилизированные коккоидные бактерии (алюмофосфаты); Д — концентрически зональный агрегат, состоящий из шаровидных биоморфных частиц пиритового (центр) и алюмофосфатного (серое) состава. ПТМ (справа) концентрируют REE (монацит); Е — ПТМ в полостях растительных остатков; Ж — колония (агрегат) ПТФ; З — фоссилии округлых бактерий среди гидроксидов Fe и Mn, концентрирующих REE поверхностью; И — КМ, концентрирующие фосфат REE; К — круглые и овальные фоссилизированные (монацит) клетки; Л–М — фоссилизированные биопленки — бактериальные вытянутые агрегаты с дискообразными зональными бактериоморфными структурами, состоящие из монацита

Литература

Добрецов Н.Л., Жмодик С.М., Лазарева Е.В., Брянская А.В., Пономарчук В.А., Сарыг-оол Б.Ю., Кириченко И.С., Толстов А.В., Карманов Н.С. Структурно-морфологические признаки участия микроорганизмов в формировании богатых Nb-REE-руд Томторского месторождения (Россия) // ДАН, 2021. Т. 496. № 3. С. 154-157.

Жмур С.И., Кравченко С.М., Розанов А.Ю., Жегалло Е.А. О генезисе богатых редкоземельно-ниобиевых руд Томтора (север Сибирской платформы) // ДАН, 1994, т. 336, № 3, с. 372–375.

Лазарева Е.В., Жмодик С.М., Добрецов Н.Л., Толстов А.В., Щербов Н.С., Карманов Н.С. Герасимов Е.Ю., Брянская А.В. Главные рудообразующие минералы аномально богатых руд месторождения Томтор (Арктическая Сибирь) // Геология и геофизика, 2015. Т. 56. № 6, С. 1080–1115.

УРОКИ БАКТЕРИАЛЬНОЙ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

В 1997 году в журнале «Вестник РАН» была опубликована статья А.Ю. Розанова и Г.А. Заварзина, которая называлась «Бактериальная палеонтология». Именно эту публикацию авторы считают этапом крещения данного направления. Конечно, следует понимать, что словосочетание «бактериальная палеонтология» не очень строго определяет круг организмов, которые входят в сферу интересов этого направления. Помимо прокариотных микроорганизмов сюда же попадают и эукариоты (протисты), изучение которых может дать неоценимую информацию о состоянии параметров биосферы на различных этапах ее эволюции.

При обсуждении проблем эволюции биосферы огромное значение имеют знания и представления об условиях на ранней Земле. История Земли делится на два периода: 1) с момента ее формирования (4,6 млрд лет назад) до приблизительно 4 млрд лет) и 2) после 4 млрд лет, когда имеются уже геологические и биологические документы ее развития — породы и содержащиеся в них органические остатки. Второй период геологической истории детально описан в литературе, разработаны многочисленные модели эволюции Земли, охватывающие временной интервал с 4 до 1,6 млрд лет тому назад (см., например, Добрецов, 2003, 2005). Они в основном базируются на геохимических, петрологических и тектонико-геофизических данных. В меньшей степени учитываются общегеологические, в том числе литологические, точнее, седиментологические данные.

У основной массы исследователей сложилось представление о том, что в истории атмосферы выделяются два этапа: этап восстановительной атмосферы (бескислородной) и этап кислородной атмосферы, который начинается около 2,6 млрд лет назад. Кроме того, существует устойчивое убеждение в достаточно высокой температуре на поверхности Земли (100 °C и более)⁵. Верхний предел рассматриваемого интервала развития биосферы зафиксирован хорошо известными событиями, вошедшими во все учебники:

- экспансией бесскелетной вендо-эдиакарской фауны (0,6 млрд лет назад), обнаруженной на всех континентах;
- возникновением примерно 530–540 млн лет назад кембрийской (томотской) скелетной фауны, когда многие организмы приобрели возможность строить разнообразный по составу скелет (так называемый «кембрийский взрыв»);
- появлением около 400 млн лет назад высших растений на суше (рис. 1).

⁵ Обычно такие оценки сопряжены с представлениями о температуре кристаллизации различных минералов в породах земной коры того периода. Однако к поверхностным температурам они не имеют отношения. Подповерхностные сотни градусов расплавленного вещества легко теплоизолируются коркой остывших пород всего в несколько десятков метров. В областях современного вулканизма на поверхности строят дома, сажают растения и т. д., в то время как на небольшой глубине температура достигает сотен градусов. При этом сейчас средняя температура поверхности Земли составляет 15 °C.

Условия на нашей планете последние 400 млн лет принципиально не отличаются от современных, если не считать изменения конфигурации суши и моря, развития ледников и климатических флуктуаций, в том числе и очень крупных, приводивших к тепловому и холодному состоянию биосферы.

Архейско-протерозойская история Земли документирована менее достоверно. Достоверные древнейшие метасадочные породы имеют возраст 3,7–3,85 млрд лет. Таким образом, вся геологически документированная история нашей планеты начинается именно с этого времени. Оно совпадает с окончанием последней интенсивной метеоритной бомбардировки (рис. 1).

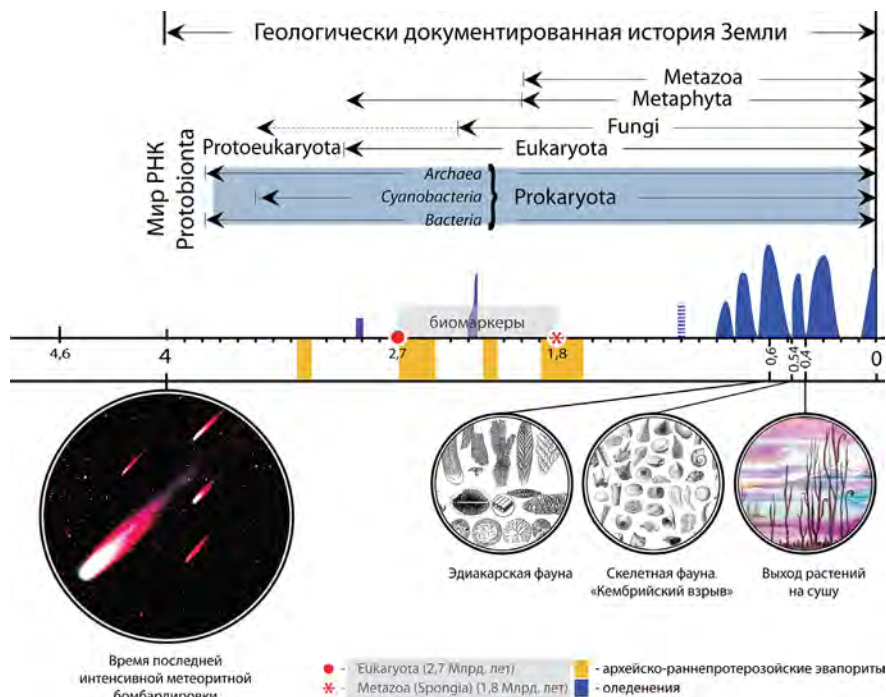


Рисунок 1. Некоторые биотические и абиотические события на Земле после 4 млрд лет

Для древнейших пород характерны зеленокаменные пояса, которых на Земле было много десятков, и высокий процент метасадочных образований (Розен и др., 2006). Это с очевидностью свидетельствует о присутствии в то время на поверхности Земли водных бассейнов седиментации, то есть достаточно большого количества воды. Значительное увеличение объема осадочных пород 3–3,5 млрд лет назад, вероятнее всего, свидетельствует о стремительном росте количества воды в то время (рис. 2).

Зеленокаменные пояса архея содержат набор осадочных и вулканических пород, который, как пишет О.М. Розен с соавторами (2006), «не обнаруживает заметных систематических отличий от соответствующих фанерозойских аналогов». В этом наборе пород присутствуют все типы осадочных пород, включая карбонаты, эвапориты и др. Таким образом, судя по характеру породных ассоциаций, нет оснований говорить о значительной разни-

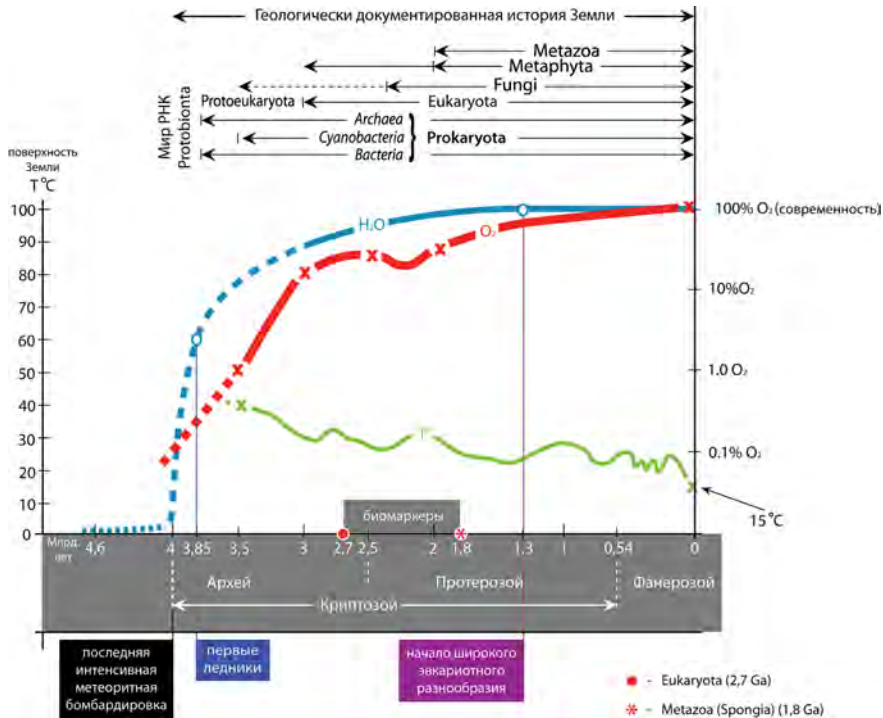


Рисунок 2. Интегральная картина некоторых геобиологических событий в докембрии

це условий, существовавших в атмосфере и гидросфере позднего архея и более близкого к нам времени.

Общепринятые представления о восстановительной атмосфере в архее (4,0–2,6 млрд лет назад), естественно, отражаются на интерпретациях уровня организации ископаемых остатков организмов, находимых в архее и нижнем протерозое (логика: условия обитания → уровень организации живого). Однако при оценке таких параметров биосферы, как содержание кислорода и температура поверхности, крайне важно учитывать уровень организации организмов, обнаруженных в архейско-протерозойских толщах, и критически использовать обратную логику (уровень организации живого → условия обитания). Так, наличие цианобактерий предопределяет принципиальное присутствие атмосферного кислорода, а наличие *Metazoa* и тем более целомат — присутствие кислорода в количествах, соизмеримых с современными. Таким образом, имеет смысл вернуться к обсуждению некоторых ключевых деталей, с помощью которых можно датировать в геологической летописи обнаружение:

- самых древних фоссилизированных остатков бактериального уровня;
- этих же остатков в породах континентального происхождения, фиксирующих колонизацию суши;
- первых цианобактерий, означающих несомненное присутствие в атмосфере кислорода;
- эукариот, означающих резкое увеличение содержания кислорода и температурные параметры, близкие к современной биосфере;

- многоклеточных организмов и целомат;
- организмов со скелетом и приобретения устойчивой возможности строить скелет разного состава и разными группами.

Оценка указанных событий опирается на находки самих фоссилий, следов их деятельности, особенно передвижения, биомаркеров, изотопных данных и т. д.

Важно иметь в виду, что фоссилизация микроорганизмов — обычное явление, происходящее к тому же чрезвычайно быстро (минуты, часы). Именно поэтому при больших увеличениях на электронном микроскопе фоссилизированные бактерии легко выявить практически во всех осадочных породах любого возраста (Бактериальная палеонтология, 2002; Розанов, 2003), особенно если они образовались в эпиконтинентальных бассейнах. Более того, не только сами бактерии, но и производные бактерий — гликокаликс — фоссилизируются так же хорошо, и возможны находки фоссилизированного гликокаликса великолепной сохранности. Еще В.И. Вернадский в своих работах писал: «в геологической истории Земли не удается обнаружить периода (сколь угодно древнего), когда образование всех известных для него осадочных пород происходило бы заведомо абиогенным путем. Причем биосфера Земли сформировалась с самого начала как сложная система, с большим количеством видов организмов, каждый из которых выполнял свою роль в общей системе. Без этого биосфера вообще не могла бы существовать, то есть стойкость ее существования была сразу обусловлена ее сложностью» (Вернадский, 1967). Аналогичные позиции были также отчетливо обозначены Г.А. Заварзиным (Заварзин, 2003).

Многочисленные указания на наличие цианобактерий в архейских породах (например, *Earth's earliest biosphere...*, 1983; Westall, Walsh, 2002) в последнее время оспариваются. Между тем в породах Балтийского щита возрастом около 3,0 млрд лет фиксируются бесспорные маты, причем цианобактериальные. Кроме того, наличие архейских стратолитов, их нормальное и закономерное распределение в архее и во всем протерозое утверждают в мысли, что уже 3,5 млрд лет назад цианобактерии были широко распространены на Земле.

Весьма важен вопрос о колонизации суши микроорганизмами. Исследования кор выветривания из разрезов Балтийского щита показали присутствие в них многочисленных микроорганизмов, что с определенностью свидетельствует о колонизации суши уже в архее (в том числе, вероятно, грибами). Распознать по геологической летописи, когда на Земле появились эукариоты, трудно. Подобные исследования, как правило, порождают многочисленные споры, однако данные, опубликованные профессором Б.В. Тимофеевым (1982), вызывают незаслуженное недоверие. Описанные им сферические формы диаметром до 100–150 мкм и трубки диаметром до 30–40 мкм можно считать остатками эукариотных организмов.

Бесспорные эукариотные организмы обнаружены М.Ю. Беловой и А.М. Ахмедовым в отложениях, имеющих возраст 2–2,2 млрд лет, и в фосфоритах возрастом 2 млрд лет из печенгской серии района Печенги (см. выше). Последняя находка достаточно уверенно определяется как празинофиты (зеленые водоросли) и названа *Pechengia* (Розанов, Астафьева,

2008). В литературе неоднократно сообщалось о находках сферических форм со складками смятия (чаще всего их называют *Leiosphaeridia*). Нужно иметь в виду, что сами по себе складки смятия достаточно ясно указывают на специфику состава и конструкции смятой оболочки и дают возможность говорить об их эукариотном характере.

Появление в палеонтологической летописи многоклеточных эукариотных организмов и тем более целомат определяет высокий, почти равный современному, уровень насыщения атмосферы кислородом. Фоссилизированные *Metazoa* могут быть выявлены по их остаткам, следам жизнедеятельности, особенно следам движения⁶, и ископаемым биомаркерам. Из известных сегодня биомаркеров нужно отметить биомаркеры губкового происхождения, обнаруженные в породах, возраст которых 1,8 млрд лет (Reitner, 2005), и еще более древние биомаркеры эукариот (2,7 млрд лет) (Brocks et al., 1999) (рис. 1).

Долгое время проблематичным ископаемым оставалась удокания (Udokania). Первоначально она была признана ископаемым организмом целентератного или полихетного уровня организации, затем ее интерпретировали как кристалл скаполита, но дальнейшие исследования показали несомненную биологическую и, более того, метазойную природу удоканий (Саютина, Вильмова, 1990). Однако это серьезно расходилось с моделями эволюции биосферы, принятыми большинством ученых, поскольку возраст удоканий около 2 млрд лет, что, тем не менее, хорошо согласуется с данными по биомаркерам (рис. 1).

Можно констатировать, что в истории развития органического мира Земли в каждой из групп организмов наблюдаются два основных состояния: появление и широкая экспансия. Они не совпадают по времени и могут отстоять друг от друга на десятки и даже сотни миллионов лет. Первое появление коррелирует с соответствующим уровнем кислорода в атмосфере и температурным режимом, а широкая экспансия, как в случае с *Metazoa*, — со стабилизацией солевого состава и объема воды «мирового океана» или какими-то иными сходными событиями.

Итак, проследим цепь биотических и абиотических событий на Земле на протяжении 4,6 млрд лет ее существования. Между 4,6 и 4,0 млрд лет назад на поверхности Земли воды или совсем не было, или было очень мало. Вода появилась в значительном количестве 4,0 млрд лет назад, когда закончилась интенсивная метеоритная бомбардировка. В то время в мелководных

⁶ Изучение следов движения дает исключительно важную информацию об уровне организации организмов, которые их оставили. Например, следы ползания сантиметровой размерности с очевидностью свидетельствуют о целоматном характере животного, их оставившего. Более того, они свидетельствуют о наличии не только целома, но и мышц, кровеносной системы и примитивного сердца (сердеч). Такие же выводы можно сделать и при наличии норок зарывания тех же размеров. Я уже обращал внимание на присутствие следов ползания и зарывания в породах возрастом 1,6–1,4 млрд лет. Наиболее интересны следы сверления или зарывания (возраст 1,6 млрд лет), описанные Э. Кауффманом и Дж. Штейдтманом в породах из Северной Америки, и следы ползания, собранные Б.Б. Шишкиным в породах Черноречной свиты (возраст 1,4 млрд лет) на северо-западе Сибирской платформы (Rozanov, 2006).

бассейнах начинают образовываться осадочные породы, и бурно расцветает жизнь на поверхности нашей планеты. Кроме бактерий, в том числе и цианобактерий, не исключено освоение Земли зелеными водорослями и, вероятно, даже грибами. Поверхность суши была заселена микроорганизмами уже в архее. Цианобактерии, эукариоты и Metazoa появились много раньше, чем обычно предполагалось. И по уровню их организации можно составить представление о степени оксигенизации атмосферы. Объем воды, соизмеримый с современным, образовался около 1,3 млрд лет назад, и с этого времени мы наблюдаем широчайшую экспансию различных организмов.

Многие исследователи, вероятно, правы, полагая, что жизнь возникла гораздо раньше образования Земли на планете «земного» типа, где была вода и подходящие температура, состав атмосферы и иные условия. Сегодня уже имеются данные, свидетельствующие о наличии биогенных объектов в углистых хондритах (но не в иных типах метеоритов). Такие данные были получены по метеоритам Мурчисон, Ефремовка, Мигей, Алаис, Альянде, а в самое последнее время — по метеориту Оргей (Розанов и др., 2020). Данных о возрасте метеоритов, и прежде всего углистых хондритов, достаточно много, и все они указывают на их очень древнее происхождение — 4,5–4,56 млрд лет назад. Если углистые хондриты имеют столь древний возраст, обнаруженные в них фоссилизированные остатки еще старше и, следовательно, эти организмы уже существовали до образования Земли. Такое заключение наводит на мысль, что углистые хондриты могут происходить и не из Солнечной системы, а из каких-то разрушившихся «планет», на поверхности которых была вода — лужи, озера, моря и т. д.

Таким образом, развитие бактериальной палеонтологии пошатнуло некоторые общепринятые научные парадигмы.

- Оно привело к пониманию того, что микронные и нанометровые размеры архейских и раннепротерозойских организмов могут предотвращать их разрушение при метаморфизме, что дает обоснованную возможность изучать состав докембрийской биоты.
- Бактериально-палеонтологические исследования древних кор выветривания показали, что жизнь существовала на суше уже в архее.
- Произошло существенное удревнение первых находок многих групп организмов.
- Стало ясно, что требуются несомненная ревизия и переосмысление скептически воспринятых данных о наличии эукариотных организмов в архее и раннем протерозое (Тимофеев, 1982; Белова, Ахмедов, 2006; и др.).
- Бактериально-палеонтологическое изучение древних пород, впрочем, как и более молодых, однозначно показало, что практически все осадочные породы, кроме грубообломочных, образуются при участии бактерий. Это связано прежде всего с тем, что бактерии были распространены всегда и везде так же, как и сегодня. Именно поэтому многие устоявшиеся представления о закономерностях древнего седиментогенеза выглядят несколько иначе, чем мы привыкли видеть в учебниках.
- Бактериально-палеонтологические исследования привели в некоторых случаях к коренному пересмотру палеогеографических построений (Розанов, Заварзин, 1997).

• Данные, уже полученные в результате бактериально-палеонтологических исследований, заставляют задуматься и над многими другими проблемами, которые казались ранее довольно очевидными, например, известный вывод о резкой оксигенизации атмосферы около 2,5 Ga, оказался не столь очевиден, если не сказать, что просто неверен, но попал во все учебники практически во всех странах мира. В этой связи особенно важным стало внимательное отношение к, казалось бы, незначительным деталям в данных по литологии и геохимии архейских и раннепротерозойских толщ (Schidlowski, 2001; Rozanov, Astafieva, 2009).

• Бактериально-палеонтологические исследования показали также, что один из классов метеоритов (углистые хондриты) содержит фосфорные остатки прокариотных и даже некоторых эукариотных организмов, что, естественно, меняет наше отношение к проблемам панспермии и происхождения жизни.

ЛИТЕРАТУРА

Бактериальная палеонтология / Ред. А.Ю. Розанов. М.: ПИН РАН, 2002. С. 188.

Белова М.Ю., Ахмедов А.М. *Petsamomyces* — новый род органостенных микрофоссилий в углеродсодержащих отложениях раннего протерозоя Кольского полуострова // Палеонтол. журн. 2006. № 5. С. 3–12.

Вернадский В.И. Биосфера. М.: Из-во «Мысль». 1967. 376 с.

Добрецов Н.Л. Корреляция биологических и геологических событий в истории Земли и возможные механизмы биологической эволюции // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 4–15.

Добрецов Н.Л. О ранних стадиях зарождения и эволюции жизни // Вестн. Всерос. об-ва генетич. селекц. 2005. № 1. С. 12–17.

Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука. 2003. 348 с.

Розанов А.Ю. Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 41–49.

Розанов А.Ю., Астафьева М.М. Празинофиты (зеленые водоросли) из нижнего протерозоя Кольского полуострова // Палеонтол. журн. № 4. 2008. С. 90–93.

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

Розанов А.Ю., Хувер Р.Б., Красавин Е.А., Самылина О.С., Рюмин А.К., Капралов М.И., Сапрыкин Е.А., Афанасьева А.Н. Метеорит Оргей (Атлас микрофоссилий). М: ПИН РАН, 2020. 132 с.

Розен О.М., Аббясов А.А., Аксаментова Н.В. и др. Седиментация в раннем докембрии: типы осадков, метаморфизованные осадочные бассейны, эволюция терригенных отложений. М.: Научный мир, 2006.

Саютина Т.А., Вильмова Е.С. Проблематичные ископаемые *Udokania Leites* из протерозойских отложений Забайкалья // Палеонтол. журн. 1990. № 3. С. 100–103.

Тимофеев Б.В. Микрофоссилии раннего докембрия. Л.: Наука. 1982. 128 с.

Brocks J.J., Logan G.A., Buick R., Summons R.E. Archean Molecular Fossils and the Early Rise of Eukaryotes // *Science*. 1999. V. 285. P. 1033–1036.

Earth's earliest biosphere; its origin and evolution / Ed. J.W. Schopf. Princeton Univ. Press, 1983.

Reitner J. PrecambrianCambrian sponge critical interval — geobiological insights in old animals // *Acta Micropaleontol. Sin.* 2005. № 22.

Rozanov A.Yu. Precambriangeobiology // *Paleontol. Journ.* 2006. V. 40. Suppl. 4.

Rozanov A.Y., Astafieva M.M. The Evolution of the Early Precambrian Geobiological Systems // *Paleontological Journal*. 2009. V. 43. № 8. P. 911–927.

Schidlowski M. Carbon isotopes as biogeochemical recorders of life over 3.8 Ga of Earth history: Evolution of concept // *Precamb. Res.* 2001. V. 106. P. 117–134.

Westall F., Walsh M.M. Early Archean fossil bacteria // *Bacterial paleontology*. Moscow: PIN RAS, 2002. P. 84–90.

БАКТЕРИАЛЬНАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

**Редактор
А.Ю. Розанов**

Формат 70x100 1/16
Гарнитура Times
Подписано в печать 25.10.2021
Усл.-п. л. 7,75. Уч.-изд. л. 5,12
Тираж 300 экз.

Верстка и корректура ООО «ВИН»
Издатель - Российская академия наук
Публикуется в авторской редакции
Утверждено Ученым советом ПИН РАН

Отпечатано в экспериментальной цифровой типографии РАН

Издается по решению Научно-издательского совета
Российской академии наук (НИСО РАН) от 12.02. 2021 г.
Распространяется бесплатно