

ФЕНОМЕН МІКРОБІАЛЬНОЇ ЕКСПАНСІЇ В АРХЕОЗОЇ ЯК ПРЕЦЕДЕНТ ПОШУКУ ТА ІНТЕРПРЕТАЦІЇ ІНОПЛАНЕТНИХ АНАЛОГІВ

Широко відома характеристика життя у найдавніших відкладах Землі й екстраполяція цього дає змогу з упевненістю стверджувати, що мікробіальні прокариотичні й археопрокаріотичні екосистеми були досить продуктивними у ранню геологічну епоху, починаючи від 3,8 млрд років тому. Інформація, закодowana в найдавнішій характеристиці (>3,5 млрд років), здебільшого зіпсована метаморфічними перетвореннями, однак існування життя у цю історичну епоху видається достовірно встановленим та незаперечним фактом. Це справедливо як для морфологічної (клітинної) характеристики, так і біогеохімічних даних. Зокрема, сигнатура викопного органічного вуглецю передає напрочуд стійкий сигнал біологічних опосередкованих (ензиматично) вуглецевих ізотопних фракціонувань у період близько 4 млрд років зафіксованої геологічної історії, припускаючи крайній ступінь еволюційного консерватизму в біохімії.

Стверджуючи всезагальність біологічних принципів за аналогією з доведеною універсальністю законів фізики і хімії, автори спробували обґрунтовано довести, що основні властивості неземного життя подібні до тих, котрі притаманні археофітській біосфері нашої планети. Тому характеристика життя, збереженого у найдавніших відкладах Землі, може бути міцною базою для пошуку та інтерпретації інопланетних аналогів.

Виникнення нерівноважних процесів життя на певній стадії планетарної чи космічної еволюції можна трактувати як нову якість речовини, що існує в середовищі термодинамічної рівноваги. Життя характеризується метаболізмом — поглинанням речовини й енергії — для побудови локальних ділянок нижчої (негативної) ентропії. Фактично життя можна визначити як об'єктивний процес, що зазнає ентропії. Необхідність відмежуватися від зовнішнього світу за допомогою захисних мембранних систем зумовила формування клітини як найменшої морфологічної та функціональної субстанції життя. Отож, морфологічно і біохімічно жит-

тя проявляється організованою сутністю у формі дискретних структур чи «компаратментів», які відрізняються від неорганізованого стану неорганічного середовища [1–6].

Крім морфологічних відмінностей, живі системи характеризуються доцільнішим набором хімічних елементів (С, О, Н, N, S і Р) і здатністю проліфікації за допомогою тотожного відтворення, в основі якого — хімія нуклеїнових кислот. Більше того, хімія життя є випадковою, вона настільки залежить від наявності води, що її відсутність тотожна відсутності життя. Навпаки, наявність рідкої води можна вважати сурогатним індикатором, аналогом аксіоми «*ubi aqua — ibi vita*» (є вода — є життя).

© ЛОПУХІН Александр Сергійович. Кандидат геолого-мінералогічних наук. Старший науковий співробітник відділу взаємодії атмосфери і океану Морського гідрофізичного інституту НАН України (Севастополь). ШИДЛОВСЬКИЙ Манфред Герхард. Доктор геології. Професор Інституту хімії ім. Макса Планка (Майнц, Німеччина). 2006.

Вода — дуже своєрідний розчинник. Теоретично сполука H_2O має існувати у газоподібній формі за нормальних температури і тиску. Реальне ж існування H_2O у вигляді рідини за цих умов пояснюється тим, що її молекули здатні встановлювати водневі зв'язки поміж собою. Це спричинює таке переплетіння полімерної мережі, що точка кипіння з теоретичних $40^\circ C$ підвищується до звичних нам $100^\circ C$. Так само вода формує водневі зв'язки з безліччю органічних субстанцій, які внаслідок цього стають водорозчинними. Навпаки, інші класи органічних речовин — вуглеводні — не здатні утворювати такі водневі зв'язки, отже, є водонерозчинними. Існує помітний дуалізм у поведінці органічних речовин щодо води, і це відображається термінами-антонімами «гідрофільний» — «гідрофобний».

Висока діелектрична константа і дипольний характер єдиної молекули H_2O істотно доповнюють хімічний потенціал води як головного агента у біохімічних реакціях. Таким чином, ці властивості і визначають ключову роль води у будь-якій формі біохімічної еволюції [7].

Нам відоме лише те життя, яке існує на Землі, але припускаємо: його прояви в інших космічних умовах базуються на тих самих принципах. Отже, основні властивості нашого (земного) життя можуть слугувати орієнтиром для пошуку його проявів у космічному масштабі, в існуючих або викопних матеріалах. Є два апробованих на Землі напрями виявлення можливої наявності життя на інших планетах, включаючи викопні прояви (такі, які сподіваються знайти, наприклад, у відкладах, сформованих на Марсі у багатий на воду геологічний період).

Перший — це пошук морфологічних свідчень, аналогічних земним викопним прокариотам, оскільки ця група організмів за сприятливих обставин зазнає скам'яніння. Найпершою метою має бути морфологія бактеріальної клітини або *Cyanophyta*.

Другий напрям досліджень фокусується на пошуках залишків метаболізму у прадавніх організмів. Тут ми ґрунтуємося на тому факті, що у життєвих процесах бере участь порівняно невеликий набір хімічних елементів, з яких основним є вуглець. Отже, помітні нагромадження вуглецю та їхні ізотопні композиції ($^{13}C/^{12}C$) можуть бути потенційними свідченнями минулого життя, якщо їх знайдуть у відповідних осадах. Це стосується і дискретних вуглецевих сполук, які зберегли свою молекулярну тотожність у процесі метаморфізму. Такі сполуки можна назвати «хімічними біомаркерами». Останні є надзвичайно стабільними молекулярними структурами, обмеженими здебільшого пігментами на кшталт порфіринів чи єдиних дискретних вуглецевих ланцюгів відомого біологічного походження.

Для пошуку викопних мікроорганізмів на Марсі (чи іншій придатній для цього планеті) винятково важлива інформація, збережена в мікрофосиліях і біогеохімічних окисах земних архейських відкладів, які охоплюють часовий період геологічної історії 3,3–3,8 гігароків ($1Ga=10^9$ років). Земля і Марс мали відносно однакові початкові планетарні стани. Очевидно, що примітивне марсіанське середовище було не менш сприятливим для започаткування життєвих процесів і формування мікробіальних екосистем, ніж поверхня ранньої Землі. Але, ймовірно, еволюційні шляхи обох планет розійшлися у їхній подальшій історії настільки, що життя на Марсі згасло через несприятливі для білкової хімії умови. Таким чином, початковим для екзобіологічної роботи на Марсі має бути цільовий пошук ознак ймовірного життя.

Труднощі у пошуку викопних проявів марсіанського життя — це насамперед інтуїтивний вибір точки дослідження з-поміж величезної протяжності материнських порід віком понад 3,8 Ga. На двох третинах марсіанської поверхні цього типу в регіоні Tharsis і об'єднаній системі каньйонів Valleys Marineris на-

явні відклади з добре вираженою шаруватістю, які були інтерпретовані як озерні, що, за припущенням, містять щільні вуглецеві шари [8, 9]. Мабуть, будь-які морфологічні або хімічні сліди викопного життя у цих ранніх марсіанських формаціях придатні для вивчення, як це роблять із земними відкладами (включаючи архейські) — чи за допомогою роботизованого дослідження, чи прямого після повернення проб на Землю.

Будь-який систематичний пошук проявів минулого життя (особливо в марсіанських відкладах), яке калібрується на викопних найдавніших свідченнях, знайдених на Землі, має зосередитися на двох категоріях палеобіологічних документів. Перша — це структурні свідчення, що стосуються морфології бактеріальної клітини у найширшому значенні цього поняття. Хоча морфологічні вияви викопних клітинних структур або мікробіальних спільнот, безперечно, теж важливі. Як правило, мікроби не є організмами-відлюдниками і мають тенденцію з'єднуватися й утворювати розширені мікробіальні скупчення і переплетення, які зазвичай з'являються на межах інтерфейсу осади—вода, вода—атмосфера, а також у вигляді біоплівки у певних водних середовищах. Крім утворення в осадах широко відомих строматолітових структур [10], ця властивість мікроорганізмів спостерігається при виділенні з осадових порід вуглецевих пікочастинок, що, ймовірно, є залишками прокариотичних клітин, які

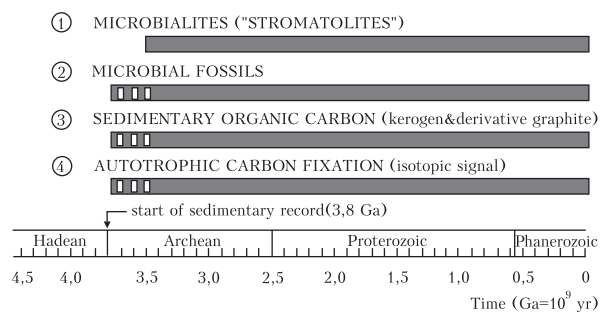


Рис. 1. Основні категорії палеобіологічних свідчень, зафіксованих за 3,8 Ga геологічної історії Землі

утворюють агрегації, названі *Hymenophacoides-Menmeria* [34–37].

Друга категорія — це хімічні залишки прадавнього життя, представлені первісними вуглецевими (графітними або графітизованими) компонентами мікроорганізмів з їх внутрішніми (¹³C/¹²C) співвідношеннями і міцними поодинокими вуглецевими сполуками з перевірим біологічним родоводом, які пройшли через загальне відновлення первинної органічної речовини в осадах. Розглянемо основні прояви цих двох категорій викопних свідчень у найдавніших земних осадах.

Йдучи за В.І. Вернадським, слід визнати, що будь-яка біосфера, котра охоплює поверхню планети, здатна залишати чіткі сліди в навколишньому неорганічному середовищі. З огляду на зареєстровані знахідки у земних осадових породах, можна припустити, що живі організми справді залишають цілий набір морфологічних і хімічних реєстрацій. Більше того, багато організмів є породотвірними конститuantами. Це властиве не тільки багатоклітинним формам життя, які вирізняються великим потенціалом збереження, а й протистам, що переважали у земній біосфері перші 3 млрд років [10].

На рис. 1 проілюстровано категорії палеобіологічних свідчень упродовж геологічної історії Землі, що є доказом наведених міркувань. Ера Hadean на початку часової шкали охоплює вікно між утворенням планети (4,56 Ga) і початком осадових свідчень; архейська і протерозойська ери умовно об'єднали в «докембрій». Викопні сліди шаруватих мікробіальних екосистем, або «строматолітів» (1), ще не відкриті у породах, вік яких становить понад 3,5 Ga; розширення до 3,8 Ga зафіксованих викопних слідів (2) є умовним за визнання біогенності основних клітинних морфотипів (*Isua-sphaera isua*) зі світи Isua. Стартова позначка зафіксованої осадової породи — 3,8 Ga із сегментом $t > 3,5$ Ga (пунктирна лінія), що несе метаморфічний відбиток, який впливає на збереженість мікрофосилій, спричинює графіти-

зацію осадового органічного вуглецю (3) і межує з повторним запуском сигналу $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ фототаутоτροφної вуглецевої фіксації, котра зазвичай зберігається у нетрансформованому осадовому органічному вуглеці чи «керогені» (4).

МІКРОФОСИЛІІ АРХЕЮ: МОРФОЛОГІЧНЕ СВДЧЕННЯ РАНЬОГО ЖИТТЯ

Початок палеобіологічного літопису пов'язаний передусім з походженням мікробіального світу, наступника хімічної еволюції, що функціонально відповідає за становлення перших морських екосистем і земної археофітової біосфери. Фіксація вихідних клітинних мікросистем, безперечно, сягає углиб більш як на 3 Ga років, а початок — приблизно 3,5–3,8 Ga.

У другій половині ХХ ст. палеонтологія докембрію поповнилася відкриттям багатьох мікробіальних угруповань у протерозої, що були однозначно ідентифіковані як клітинні мікрофосилії чи їхні продуценти — строматоліти. Зі збільшенням віку вмисних порід та інтенсивності метаморфічних перетворень однозначність біогенної ідентифікації ставала дедалі складнішою і почасти суперечливою. Тому для з'ясування біогенності клітинних морфотипів в архейських породах визначено таку ієрархічну низку критеріїв, які постулюють істинність мікрофосилій:

- наявність умісної породи підтверджена експозицією у петрографічних шліфах;
- виявлення значної кількості екземплярів в однотипних породах;
- асоціація із залишковою вуглецевою речовиною;
- величина клітин, що регламентує життєздатність мікроорганізмів;
- демонстрація центральної западини і структурних подробиць, пов'язаних із неорганічними процесами.

Попри мізерну кількість архейських мікропалеонтологічних реєстрацій, існують місцезнаходження мікрофосилій, що здебільшого відповідають зазначеним критеріям. Найбільш

значущі серед них — це кокоїдна і трихомна палеомікрофлора у шаруватих кременях (chert-embedded, Warrawoona Group, Західна Австралія) віком приблизно до 3,5 млрд років. Визнанню автентичності цієї унікальної знахідки передувала жвава наукова дискусія, яка завершилася зарахуванням її до найдавніших ціанобактерій. Клітинні мікрофосилії різних рівнів вірогідності були зафіксовані також в інших архейських виходах гірських порід, особливо у Південній Африці (серія Onverwacht, система Swaziland) [11–13].

Помітна різноманітність архейських мікрофлор дає підстави обґрунтовано припустити, що генетично ці мікробіальні види з'явилися задовго до періоду Warrawoona, тобто значно

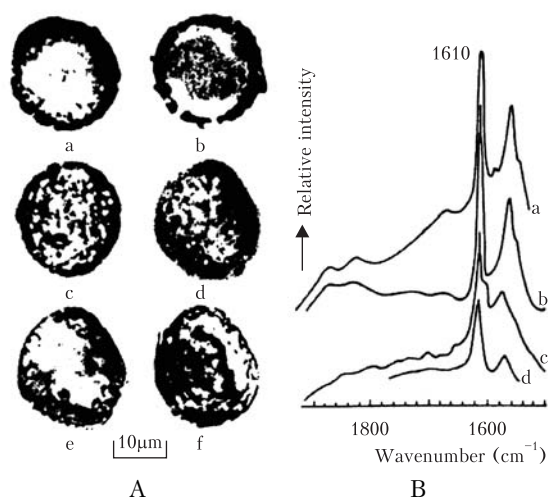


Рис. 2. А — порівняння *Huroniospora* sp. із залізної формації Gunflint віком ~2,0 Ga, Онтаріо (а–с) з *Isuasphaera* sp. з метавідкладів Isua Supracrustal Belt віком ~3,8 Ga, Західна Гренландія (d–f). Оптично помітний прикордонний край, показаний деякими з цих біоморф, можна пояснити як залишок початкової клітинної стінки; В — лазерний комбінаційний спектр, отриманий з *Huroniospora* sp., у вигляді ізолюваної частинки (а) і в тонких розрізах (b) порівняно з такими з *Isuasphaera* sp. (c, d), одержаними за тих самих умов. Ця близька схожість спектрів припускає подібність складу залишкового органічного компонента двох типів мікроструктур. Помітний пік, близький до 1610 см⁻¹, є показовим для подвійних ароматичних зв'язків серед атомів вуглецю в молекулярній структурі

раніше 3,5 млрд років, коли палеобіологічні свідчення у первинних осадових породах стають дедалі скупішими і зміненими. У цьому контексті вивчення вуглецевих структур, схожих на клітини з метавідкладів Isua (Західна Гренландія) віком 3,8 млрд років, привернуло пильну увагу дослідників. Імовірність біогенної природи морфотипу *Isuasphaera isua* Pflug [15] заперечувалася на підставі руйнівного впливу амфіболітової стадії метаморфізму вмісних порід (рис. 2). Тому деякі автори твер-

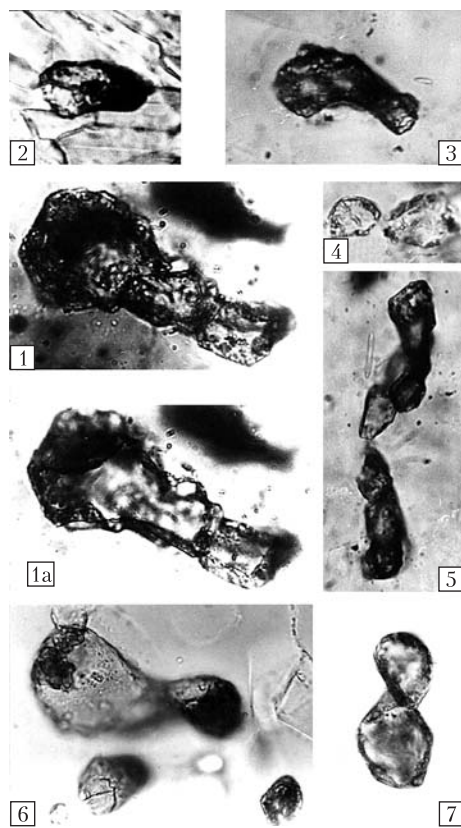


Рис. 3. Мікрофосилії у тонких шліфах. Абсолютний вік кристалічних порід серії Isua – 3,8 Ga, вік тонкозернистих кварцитів формації Dodguni – 2,4 Ga. 1 і 1a – голотип *Dharvaria hindi* розміром 70 μm , зображений у двох полях різкості мікроскопа; 2 і 4 – *Isuasphaera isua*, знайдені у зразку породи, надісланій професором Г. Пфлюгом; 3 і 5 – індивід та ланцюжок викопних організмів *Dharvaria hindi* з кількох дрібніших форм; 6 і 7 – мікрофотографії *Isuasphaera isua*, люб'язно надані Г. Пфлюгом для порівняння

дили про неможливість збереження клітинних структур [16].

Однак існує достатньо доказів того, що викопні організми взагалі і мікроекопні зокрема добре витримують метаморфізм середнього ступеня [18]. Тому не слід *a priori* виключати мікробіальну родову подібність для клітинних мікроструктур із метавідкладів Isua, особливо для мікрморф на зразок *Isuasphaera*, що засвідчують разючу схожість можливої копії визнаної біогенності у більш пізній (протерозойський) період з описаною як *Huroniospora sp.* У кожному випадку, існування мікробіальної екосистеми Isua не тільки узгоджувалося із спостережуваною вуглецевою наявністю і вуглецевою ізотопною геохімією світу Isua, а також є первинною умовою для них. Проміжне за віком місце між *Isuasphaera* і *Huroniospora* посідають морфологічно і за розмірами подібні мікрофосилії, описані із залізистих кварцитів формації Dodguni, групи Bababudan (> 2,4 Ga, ймовірно, 2,9–2,6 Ga) Південної Індії за назвою *Dharvaria hindi* Lopuchin (рис. 3) [19, 20].

Окрім вікових відмінностей цих подібних викопних організмів, *Isuasphaera isua* характеризуються меншими розмірами і гладкішими стінками, тоді як *Dharvaria hindi* – зернистою будовою. Найімовірніше, вони належать до одного таксона вищого рангу, але не виключено, що це один рід, котрий був широко розповсюджений від сучасної Гренландії до Південної Індії, попри різні кліматичні зони, які, очевидно, існували і в археї. Ці мікрофосилії можна віднести до роду *Isuasphaera* Pflug, якщо знехтувати просторово-часовим фактором їхнього розміщення і деякими структурними відмінностями клітинних оболонок. У будь-якому разі вони заслуговують на увагу, впевнено заповнюючи часовий проміжок між біотами *Gunflint* і *Isua*. Палеобіота *Dodguni*, цікава значним розмаїттям морфотипів, охоплює, крім згаданих мікрофосилій на кшталт *Isuasphaera*, різні кокоїдні і

трихомні мікрофосилії, знайдені у петрографічних шліфах зі світлого шерту, які добре збереглися [21, 22]. Морфологічно вони подібні до мікрофлори *Warrawoona*. Однак масивні кременисті, очевидно, гідротермальні породи, які вміщують їх, за віком однозначно ще не верифіковані з огляду на їхнє нечітке залягання щодо залізистих кварцитів *Dodguni* (рис. 4).

Тоді як морфологічні включення *Isua* віком 3,8 Ga викликали бурхливі суперечки від початку 80-х років минулого століття [16], жорстка критика не минула і мікробіальне угруповання ранньої системи *Warrawoona*, що так само міститься у сланцевій материнській породі. Це найідеальніший зразок архейської мікрофлори [14]. Не сприймаючи як мікробіальне первинне гідротермальне середовище утворення верхніх шертів, що містять скам'янілості, і розглядаючи морфологію розділених перегородками волоконних структур у вигляді складних мінералогічних артефактів, автори [23] висловили сумніви щодо ціанобактеріальної властивості мікрофлори *Warrawoona*. Більше того, вони заперечують діагностичну важливість лазерно-комбінаційної спектроскопії (Raman effect), яка використовується для визначення біогенності залишків структурного органічного вуглецю, а також кореляції вуглецевої хімії з оптично виявленими мікробіальними структурами

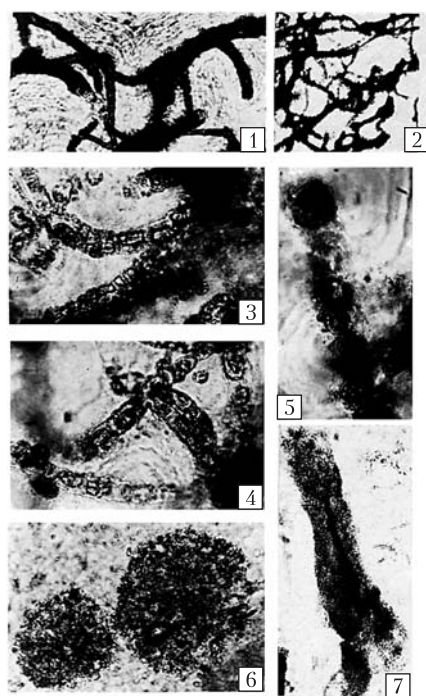
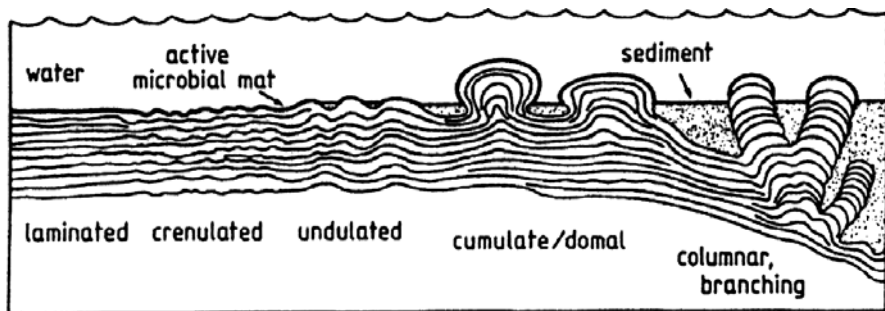


Рис. 4. Мікрофотографії викопних водоростей у шліфах з кременистих порід формації *Dodguni*. 1 і 2 — галузисті і переплетені нитки, завширшки від 3 до 15 μm , нагадують сучасні *Normogoniophyceae*; 3–5 — ділянки ниток з «гормогонієвою» структурою, розміром від 15 до 50 μm ; 6 — *Humenophacoides-Menneria* розміром 80 і 125 μm ; 7 — *Microtaenia* sp.

[24]. Очевидна упередженість у цій дискусії (як і з *Isua*) свідчить про існування протилежних точок зору. Тому необхідне сукупне петрографічне, мікроструктурне та мікроаналітичне дослідження мікробіальних об'єктів



А



Б

Рис. 5. А — схема шаруватих мікробіальних екосистем, які колонізують інтерфейс осад—вода у відповідних середовищах. Формуючий підстилку або мат мікробентос складається здебільшого з ціанобактерій. Ці структури послідовно пристосовуються до літифікації у формі «строматолітів»; Б — типовий строматоліт, що показує чітке розшарування і паралельні колони з пальчастим розгалуженням з протерозою Лабрадурської западини (Канада); зібрано D.M. Mosman

у стародавніх породах, особливо тих, що мають гідротермальний або метаморфічний відбиток.

Водночас відомі знахідки мікрофосилій і результати ізотопних досліджень однозначно свідчать на користь раннього початку життєвих процесів на Землі. Навіть якщо припустити можливість дискредитації мікрофлори Wagawoona (і Dodguni), то це не вплине на визнання південноафриканських (Barberton) мікрофосилій, віком 3,3–3,5 Ga. Відповідно, умовно суперечлива палеобіота Wagawoona не спонукає до фундаментального перегляду основних концепцій ранньої еволюції у тому вигляді, як вони розвивалися останніми десятиліттями [25, 26].

Друга категорія палеонтологічних свідчень, що демонструють мікробіальну активність у ранній історії Землі, представлена органо-осадковими структурами строматолітного зразка. Строматоліти (або «мікробіоліти») — це мікробіальні шаруваті утворення, які зберегли у відкладах вистилаючий характер бактеріального і водоростевого (прокаріотичного) мікробентосу, що споконвічно існував у вигляді органічних плівок в інтерфейсі осади—вода (рис. 5, А, Б). Молодші покоління підстилаючих матів накладалися на старі.

У процесі взаємодії з навколишнім осадковим середовищем вони утворювали вертикальну макроструктуру тонкошаруватих літфікованих мікробіальних угруповань. Подібні побудови нерідко можна спостерігати в сучасних басейнах за відповідних біогеохімічних умов [10, 28]. Точно встановлено, що головними мікробіальними будівничими матів були одноклітинні та волокнисті прокаріоти, здатні на світловий відгук і, ймовірно, фіксацію фотоавтотрофного вуглецю.

Існування строматолітів від архею до наших днів підтверджує вражаючий ступінь консерватизму й однаковості фізіологічного прояву та спільної функціональної організації прокаріотичного мікробентосу за 3,5 Ga геологічної історії. Попри зауваження, що

конкретизують морфологічну конвергенцію між біологічно індукованою і суто неорганічною (евапоритовою та мікрокластичною) шаруватістю осадів, рівновага існуючих доказів дає змогу припускати: найдавніші строматоліти є домінантною частиною ранніх морфологічних індикаторів життя.

ЕКЗОБІОЛОГІЧНЕ СВІДЧЕННЯ ЖИТТЯ: ХОНДРИТ САРАТОВ

Створюючи основу для інтерпретації майбутніх знахідок мікрофосилій на Марсі й інших планетах (ідеться про нешкідливе, поки що, для землян вивчення викопних залишків життя), можна озирнутися на дослідження 60-х років, коли вчені перевірили різні метеорити щодо наявності у них залишків «спороморф». Виявлені в різних країнах знахідки були напрощуд схожі на викопні спори палеозойських відкладів. Однак ці екзобіологічні свідчення тоді відкинули, можливо, через надмірний скептицизм експертів, які проводили контрольні аналізи. Аналогічні дослідження хондрита Саратов також дали позитивний результат. Попри відносну морфологічну подібність до земної мікрофлори, «спороморфи» метеорита Саратов не вкладалися за іншими параметрами у прокрустове ложе сучасної систематики і були віднесені до так званих «організованих елементів» [29]. Але вони показали дивовижну подібність до знайдених раніше у вугільних метеоритах Mighei та Orgueil (фото 43–48 у [30]). Нині є практично загально визнаним твердження про те, що метаморфізм лише сприяє збереженості найдавніших мікроорганізмів у породах і може бути свідченням схоронності «спороморф» у речовині метеоритів, коли вони проходили через земну атмосферу. Ілюстрація «організованих елементів» Саратовського хондрита загалом буде корисною (рис. 6), тим більше, що нині вони вже не піддаються остракізму і розглядаються як фосилізовані мікророморфи позаземного життя. Мабуть, більшою мірою повертає увагу морфологічна

подібність метеоритних «спороморф» до фаворитів мікрофосилій *Huroniospora* і *Isua-sphaera*, ніж сучасної мікрофлори.

ІЗОТОПНІ ТА ПАЛЕОБІОЛОГІЧНІ СВДЧЕННЯ МІКРОБІАЛЬНОЇ ЕКСПАНСІЇ В АРХЕОЗОЇ

О б'ємні біогеохімічні підтвердження життєвих процесів архейського часу були отримані в Інституті хімії ім. Макса Планка (Майнц, Німеччина). Ізотопні дослі-

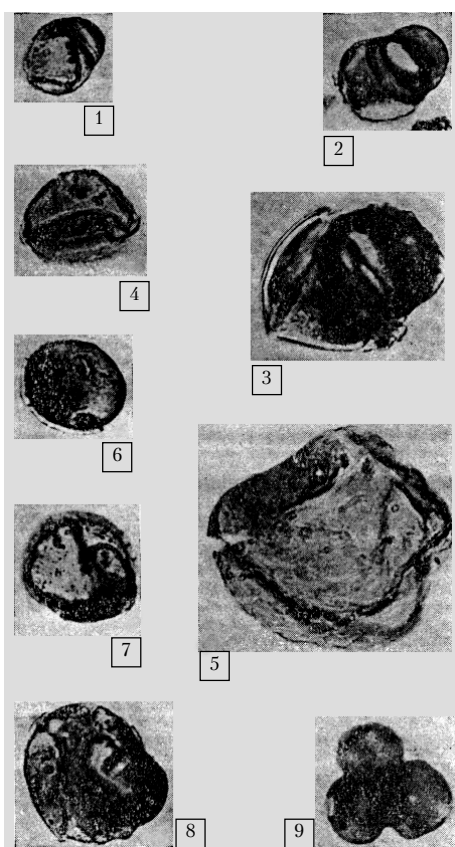


Рис. 6. «Організовані елементи», виявлені у Саратовському метеориті. Мають вигляд сфероїдально-сплюснених оболонок, розміром 10 – 100 мкм, іноді перетягнуті паском на дві частини (1–3). Зустрічаються оболонки, зімнуті у складочки, що утворюють шагрєну поверхню (4 і 5). Цікава численна група оболонок, один бік яких випуклий і потовщений; на деяких спостерігається ускладнення будови у вигляді комірок або отворів (6 – 8). Є оболонки з порою, зібрані у тетраду (9). Можливе припущення, що це різні стадії розвитку позаземних мікроорганізмів, об'єднаних умовним таксоном *Phaetonia*

дження одного з авторів статті — професора М. Шидловського — свідчать про органогенні процеси, які ґрунтуються на сульфатному диханні бактерійних угруповань, що передували появі кисневих фотосинтетиків на ранніх етапах біогенезу. Це відкриття підкріплює поки що інтуїтивне розуміння спонтанного виникнення перших базових життєподібних мікроекосистем, які сприймали разом із сонячною енергією інформацію геомагнітного поля і космічних випромінювань.

Сульфатредуючі бактерії добре простежуються в геологічному літописі, виділяючи як метаболіт H_2S , що фіксується у вигляді осадового сульфіду (FeS_2). Осадові сульфідні успадковують ізотопний розподіл мікробіологічного H_2S , утворюючи мінералізовані сліди діяльності первинних сульфатредуючих мікроорганізмів. Вивчення залізистої смугастої формації *Isua* виявило найдавнішу геологічну позначку, зареєстровану в ізотопній геохімії осадової сірки, що мало відрізняється за ізотопним складом від магматичної сірки туфогенних амфіболітів. Сульфідні конститuantи *Isua* утворені з примітивної сірки відповідної мантії Землі.

Отож, ізотопний розподіл у цих сульфідах узгоджується з припущенням про відсутність мікробіологічного сульфатного дихання до 3,8 Ga. Особливість знахідок ранньої архейської сірки полягає в малій ізотопній відмінності фракціонувань між сульфідом і сульфатом (3 – 4 %). Розподіл $\delta^{34}S$, виявлений осадовими сульфідами, більше подібний до розподілу магматичної сірки, ніж до розподілу $\delta^{34}S$, характерного для бактеріальних сульфідів. Альтернативне пояснення може базуватися на припущенні, що основна маса сульфат-іона утворилася за рахунок фотосинтетичного окиснення первинної (відновленої) сірки зеленими і пурпурними сіркобактеріями. Ймовірно, архей, коли існували оптимальні умови для розвитку анаеробних мікробіологічних екосистем, був «золотим віком» зелених і пурпурних сіркобактерій. М. Шидловський

стверджує також, що «дані стосовно ізотопного складу осадової сірки в докембрії дають змогу вважати сульфатне дихання порівняно пізнім досягненням еволюції біоенергетичного процесу. Зокрема, навряд чи можна сумніватися в тому, що фотосинтез передував сульфатному диханню і фотосинтезуючі (сіркоокисні) бактерії мають розглядатися як найвірогідніші предки сульфатредуючих. Сульфати стали доступними в тих умовах значно раніше, ніж вільний кисень, який з'явився внаслідок переходу від переважно бактеріального фотосинтезу до

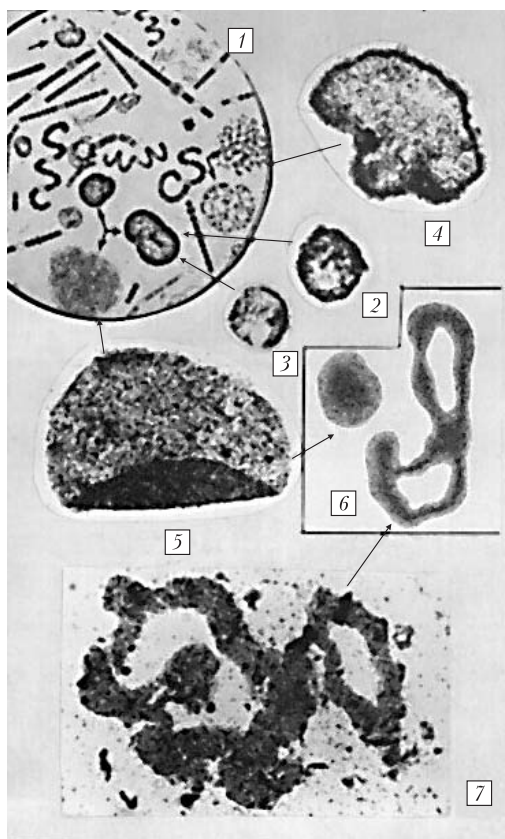


Рис. 7. Мікрофосилії *Hymenophacoides-Menneria* з різних місцезнаходжень (2–5). Зіставлення із сучасними *Cyanophyta* (рід *Microcystis* – 1, 6; фотографії з «Algenkunde», Fott, 1971). Мікроагрегації: 2 – 17 μm з докембрію Тянь-Шаню; 3 – архей, серія Fig Tree, Південна Африка, з колекції Н. Pflug; 4 – 100 μm , архей, серія Onverwacht; 5 – 60 μm , нижній кембрій, хребет Великий Каратау, Казахстан; 7 – колоніальна (?) агрегація вуглецевих субмікронних частинок, девон, Південний Казахстан (адаптовано А.С. Лопухіним [41])

більш диференційованого (пов'язаного з виділенням кисню) ціанофітного процесу» [31, 32].

Подібні унікальні за складністю і своїми результатами дослідження підтверджують палеобіологічні знахідки на зорі становлення протоокеану. Зокрема, вони спонукають переглянути гадане віднесення мікрофосилій на зразок *Hymenophacoides-Menneria* тільки до *Cyanophyta* [37–42], як це було зроблено після детальних консультацій з гідробіологами, зокрема академіком А.В. Топачевським [38] (рис. 7). Як мікронні вуглецеві гранули, що утворюють в осадах (і препаратах) сфероїдальні агрегації, а також морфологічно і за розмірами подібні до сучасних *Microcystis*, ці фосилії, можливо, зобов'язані своїм походженням обом підрозділам пікопрокаріот, зокрема сіркобактерії та бактерії фотосинтетики. Морфологічно (і функціонально) консервативні, вони мірадами зберігалися в осадових породах, географічно розповсюджуючись упродовж усієї геологічної історії Землі, створюючи колосальні енергетичні комори на планеті. Розсіяні в осадових породах, мікробіальні частинки, агрегації та біоплівки претендують на роль першооснови біосфери. На тлі первісного розвитку пікопрокаріот почали з'являтися локальні біотопи більших «наноморф», котрі заслужено заволоділи увагою палеонтологів.

Просторово-часовий континуум закономірний для найпростіших мікроорганізмів. Найвигідніша для обмінних процесів сфероїдальна морфологія, розмір клітин і виниклі на певній стадії функціональні властивості могли зберігатися протягом мільярдів років практично незмінними у квазістабільних фізико-хімічних умовах стародавнього океану Землі; вони характерні і для сучасного пікопланктону та пікобентосу. З позиції ізотопної палеобіогеохімії розсіяні у породі органічні пікоконституанти можуть слугувати унікальною субстанцією для подальших досліджень, зокрема з погляду порівняльної астробіології.

ХІМІЧНЕ ПІДТВЕРДЖЕННЯ РАНЬОГО ЖИТТЯ: КЕРОГЕН І МОЛЕКУЛЯРНІ БІОМАРКЕРИ

Крім морфологічних чи «структурованих» мікрофосилій, організми залишають хімічні свідчення свого колишнього існування — органічну речовину. Вуглецевий компонент мінералізується майже до CO_2 у вигляді осадової органічної речовини чи «керогену». Також залишаються сліди «жаростійких» молекулярних архітектур, здебільшого пігменти, у вигляді порфірино-подібних одиничних дискретних вуглецевих ланцюгів, що зазнали процесів діагенезу і свідчать про біогенність попередників — молекул-«біомаркерів».

У викопній органічній речовині складна мережа біополімерів розкладається на мономери, які, у свою чергу, можуть частково з'єднуватися під час діагенетичної реконструкції органічних залишків усередині осаду, щоб започаткувати абсолютно нову якість неорганічних вуглецевих полімерів («геополімерів»), узагальнених терміном «кероген» (рис. 8). Кероген як ґрунтовно відновлена модифікація осадової органічної речовини [43] є інертною (кислотонерозчинною) поліконденсованою сукупністю аліфатичних й ароматичних вуглеводнів, що фігурують як кінцеві продукти діагенетичної зміни первинних біогенних речовин в осаді. Хоча концентрація керогену (відновленого) вуглецю, який зберігається у земній осадовій оболонці, становить $\sim 1,2 \cdot 10^{22}$ г, кероген, однак, є найпоширенішою формою органічної речовини на нашій планеті. Будучи залишком живої матерії, керогенні матеріали та їхні графітові похідні — це, власне, «голоси» першого порядку з процесів минулого життя. Більше того, керогенні речовини мають тенденцію зберігати вуглецевий ізотопний склад своїх біологічних попередників, які характеризуються помітним зрушенням у бік світлового вуглецевого ізотопу (^{12}C), спорідненого із важким (^{13}C).

Термін «молекулярний біомаркер» стосується розмаїтості окремих органічних сполук

чи молекулярних структур, що, очевидно, походять від живих організмів і можуть зберегтися в осадових породах. Будучи хімічними аналогами морфологічно збережених залишків колишніх рослин і тварин, ці молекули також відомі як «хімічні викопні речовини». Очевидно, достатня кількість хімічно стабільних вогнетривких молекулярних структур біологічного походження має успішну здатність виживати в масовому розпаді органічної речовини після поховання в осадах. Деякі з цих сполук зберегли свою структурну і стереохімічну тотожність (хоча іноді жакливо знівечену) з архейських часів. Вони є переконливим свідченням того, що ензимний механізм, відповідальний за їхнє біосинтетичне походження, працював фактично незмінно мільярди років.

У результаті піонерської роботи [60] з'ясовано, що органічні пігменти (такі, як порфірини) були першими сполуками, ідентифікованими як справжні хімічні викопні речовини в розмаїтті прадавніх органічних матеріалів. Тетрапіролове кільце структури порфірину, приєднуючи центральний іон металу, є досить своєрідною молекулярною архітек-

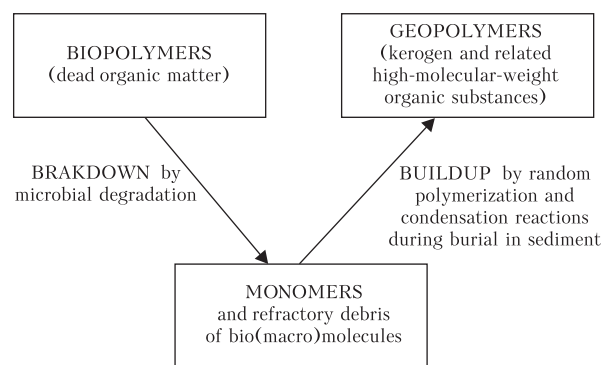


Рис. 8. Утворення поліконденсованих гетерогенних геополімерів («кероген») з первинних біополімерів мертвої органічної речовини. Шлях формування керогену містить «катаболічну» гілку, яка постачає продукти розпаду на мономерний рівень, й «анаболічну», що сприяє рекомбінації цих фрагментів для того, щоб започаткувати нову генерацію небіологічних вуглецевих полімерів («геополімерів»), представлених керогенними речовинами

турую, що формує головну опору як хлорофілу, так і гем молекули, котра принципово відрізняється захопленням центрального місця металу — Mg або Fe. Крім того, хлорофіл містить характерний побічний ланцюг, що звичайно відривається від головної кільцевої структури під час діагенезу, даючи натомість два різні ізопреноїдні вуглеводневі ланцюги (фітан і пристан), чиї відносні пропорції можуть варіюватися у вигляді функції діагенетичного середовища. Діагенетична зміна основної частини порфіринового кільця зазвичай зумовлює обмін первинних металів (Mg чи Fe) за цілої сукупності (маси) другорядних (серед яких V і Cu досить помітні). Доведено, що хлорофіл і похідні ему у формі порфіринів та ізопреноїдних фрагментів (фітан і пристан) поширені у більшій частині осадової органіки. Фітан і пристан осібно підтверджують біосинтетичну діяльність у минулі геологічні епохи.

Ще один істотний молекулярний біомаркер — холестерин. Стерол, широко розповсюджений у всіх еукаріотних організмах, відзначається високовпорядкованим вуглецевим каркасом з особливою стереохімією. Стереохімічна схема містить, до речі, 8 кіральних центрів. Вони забезпечують високий ступінь інтрамолекулярної складності структурі холестерину, що додатково розширена особливими вуглецево-ізотопними перевагами, які використовує кожен із цих центрів. За такими характеристиками холестерин кваліфікується і як зразок молекулярної викопної речовини. Варто нагадати, що особливі похідні стеролу, а саме від 28- до 30-вуглець стеранів, як нещодавно з'ясовано, походять із глинистих сланців віком 2,7 Ga з басейну Hamersley в Австралії [61]. Оскільки поки не доведено, що прокаріоти виробляють тип поліпшених попередників стеролу — стеранів з такими високими вуглецевими числами, ми неодмінно маємо враховувати: біохімічне підтвердження еукаріотної фізіології сягає пізнього архейського періоду, з припущенням, що еука-

ріотна клітина з'явилася набагато раніше, ніж досі вважали.

Нещодавно у фокус уваги дослідників потрапила додаткова група молекул-біомаркерів — 2-methylhopanoids [62]. Це дуже тугоплавкі пентациклічні три-терпанові вуглеводні, що утворилися внаслідок розпаду особливої групи ліпідів, котрі надмірно синтезувалися у мембранах ціанобактерій, де вони виконували ту саму функцію регуляції і тверднення, яку забезпечували стероли в усіх вищих (еукаріотних) формах життя. За останні роки характерні для ціанобактерій хемовикопні речовини такого характеру (2 α -метилпропани) рясно виділялися з відкладів віком 2,7 Ga Австралійського Басейну Hamersley. А це біохімічно засвідчує крайню стародавність ціанобактерій, що підтверджується й іншими лініями доказів.

ПОХОДЖЕННЯ БІОГЕННИХ ІЗОТОПНИХ ФРАКЦІОНУВАНЬ ВУГЛЕЦЮ

Загалом життєві процеси варіюються від стохастичної (імовірнісної) хімії, де речовини взаємодіють одна з одною винятково чи ймовірно, до нового виду алгоритмічної хімії, де реакції відбуваються згідно із задалегідь визначеними та квазіфіксованими повторюваними патернами за умов гомокіральності і появи самовідтворюваних інновацій [44]. Як результат — організми синтезують біогенну речовину, по-перше, з великим ступенем структурної специфічності, по-друге, обмеженим розподілом структурних типів. Високий ступінь порядку, типового для органічних речовин, виявляється як на між-, так і на внутрішньомолекулярних рівнях, будучи очевидним у формі надмірних молекулярних множинних патернів, які визначають послідовність стереохімії і, що не менш важливо, у великій різноманітності ізотопних переваг. Це особливо стосується вуглецю. Будучи основним елементом життя, вуглець загалом складається із суміші двох стабільних ізотопів: легкого (^{12}C) й важкого (^{13}C).

Третій недовговічний нуклід (^{14}C) зустрічається тільки у трейсерних (як сліди) кількостях. Ізотопно «легкий» ^{12}C вуглецевий варіант відповідальний приблизно за 98,9% загальної кількості вуглецю, однак рівновагу (1,1%) забезпечує важкий ^{13}C . Перші у цьому напрямі роботи [45, 46] виявили, що інкорпорація неорганічного вуглецю в живі системи включає фракціонації стабільних вуглецевих ізотопів, які становлять масу біологічно обробленого вуглецю (^{12}C -збагачений): його ізотопи легші порівняно з вуглецевими сполуками неорганічного пулу неживої природи. Найбільший ізотопний вуглецевий ефект встановлено під час біологічної асиміляції неорганічного вуглецю в різних шляхах автотрофної вуглецевої фіксації. Це здебільшого інкорпорація діоксиду вуглецю (CO_2) і двовуглекислого іона (HCO_3^-) рослинами та мікроорганізмами, що діють за обмеженої кількості біохімічних напрямів і вуглецьфіксуючих реакцій (таблиця).

Дослідження [47, 48 та ін.] підтвердили, що звичайні асиміляційні шляхи (особливо фотосинтетичний) розглядають ^{12}C здебільшого як продукт кінетичної ізотопної дії, властивої першій незворотної ензимній CO_2 -фіксуєчій реакції. Оскільки асимілюючі шляхи значною мірою контролюються ензимами, а живі системи утворюють динамічні стани, які зазнають швидких циклів анаболізму й катаболізму, вважається, що більшість біологічних ізотопних фракціонацій існує завдяки кінетиці, а не рівновазі. Кількісні відмінності цих процесів фракціонування виражаються умовним δ -позначенням, яке дає відхилення рівня фосилізації у відношенні $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ проби (sa), що співвідноситься з таким показником стандарту (st), тобто

$$\delta^{13}\text{C} = \left[\frac{^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}_{\text{sa}} - 1}{^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}_{\text{st}}} \right] \times 1000 \text{ (‰, PDB)}.$$

Стандартна нульова фосилізація (*permil*) за δ -шкалою — це ПiДi белемніту (PDB) з $^{12}\text{C}/^{13}\text{C} = 88,99$. Позитивні значення $\delta^{13}\text{C}$ у

Напрями біологічної вуглецевої фіксації, відповідальні за перетворення CO_2 і CH_4 на живу біомасу

№	Реакція	Чим керується
1.	$\text{CO}_2 + \text{рибулоза-1,5-біфосфат} \rightarrow \text{фосфогліцерат}$	Зеленими рослинами (ті, що ґрунтуються на 1-й реакції, позначаються як рослини C3*), еукаріотними* водоростями, ціанобактеріями*, пурпурними фотосинтетичними сірчистими бактеріями (<i>Chromatiaceae</i>), пурпурними несірчаними бактеріями (<i>Rhodospirillaceae</i>)
2.	$\text{CO}_2 / \text{HCO}_3^- + \text{фосфоенолпіруват} / \text{піруват} \rightarrow \text{щавлевий оцет}$	Зеленими рослинами (види C4* і САМ* поєднують цю реакцію з 1-ю), анаеробними і необов'язково аеробними бактеріями
3.	$\text{CO}_2 + \text{CO}_2 \rightarrow \text{ацетил коензим А} / \text{ацетат}$	Зеленими фотосинтетичними бактеріями (<i>Chlorobiaceae</i>) (первинна фіксація CO_2 через сукциніловий коензим А і α -кетоглютарат), анаеробними бактеріями (<i>Acetobacterium woodii</i> , <i>Clostridium acidurici</i>), метаногенними* бактеріями (первинна фіксація CO_2 через акцептанти 31)**
4.	$\text{CO}_2 + \text{ацетил коензим А} \rightarrow \text{піруват} / \text{фосфоенолпіруват}$	Зеленими фотосинтетичними бактеріями (<i>Chlorobiaceae</i>) (поєднується з реакціями 3 і 2), <i>Clostridium kluyveri</i> , автотрофними і сульфатвідновними бактеріями, метаногенними* бактеріями**
5.	$\text{CH}_4 \rightarrow \text{формальдегід (НСНО)}$ $\text{НСНО} + \text{монофосфат рибулози} \rightarrow \text{монофосфат гексулози}$	Метанотрофними бактеріями I типу*
6.	$\text{CH}_4 \rightarrow \text{формальдегід (НСНО)}$ $\text{НСНО} + \text{гліцин} \rightarrow \text{серин}$	Метанотрофними бактеріями II типу*

Примітка. Дані адаптовані й оновлені за [47].

* Групи організмів, для яких відомі вуглецеві ізотопні фракції;

** подробиці асиміляторського шляху метаногенів поки нез'ясовані, але наявність як синтезу α -кетоглютарату, так і пірувіту припускає втручання реакцій 3 і 4.

пробі вказують на збагачення ^{13}C , пов'язане з цим стандартом, тоді як негативні означають зменшення ^{13}C .

Кінетичне ізотопне фракціонування відображає відмінності і в реакції транслокаційних швидкостей між важкими і легкими вуглецевими ізотопами. Це результат первинного метаболізму автотрофних організмів, а саме: поширення зовнішнього CO_2 на асиміляційні центри та першої незворотної ензимної фіксації CO_2 у карбоксильній (COOH) групі (рис. 9). Загальний ізотопний зсув може виражатися у вигляді різниці між ізотопним складом клітин і неорганічного субстрату, тобто $\Delta = \delta^{13}\text{C}_{\text{клітини}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{CO}_2} [^0/_{00}]$ (Eq.1)

Кінетичний ізотопний вплив, накладений на початковий крок розсіювання (див. рис. 9, k_1 і k_2) тільки дещо відрізняється від ^{13}C , досягаючи максимального значення для розсіювання CO_2 у повітрі ($-4,4 \text{ } ^0/_{00}$). Оскільки «чистий» ефект газоподібного розсіювання звичайно модулюється у природних умовах за допомогою розбавлення, гідратації і рідиною доставкою CO_2 , насправді спостережувані фракції звичайно набагато нижчі за цей максимум. За рідкої дифузії, значно сповіль-

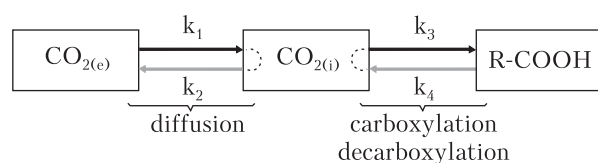


Рис. 9. Основні ізотопно-відмітні кроки у біологічній CO_2 фіксації (чорним кольором позначено асиміляційні реакції; сірим — дисиміляційні та інші зворотні процеси; $k_1 - k_4$ — відповідні швидкісні константи). Діоксид вуглецю із зовнішнього (атмосферного) живильного пулу [$\text{CO}_{2(e)}$] входить у живу тканину, щоб стати «внутрішнім» [$\text{CO}_{2(i)}$] на своєму шляху до фотосинтетичних активних точок, і є послідовно трансформованим до R-COOH , який позначає продукт першою CO_2 -фіксуєною ензимною реакцією карбоксилювання. Сумарно ці процеси ведуть до переважаючого збагачення легкого вуглецю (^{12}C) в органічних речовинах, споріднених із живильним субстратом; найбільший одиничний ефект пов'язується з кроком ензимного карбоксилювання

неної порівняно з газоподібним процесом, супутні ізотопні впливи звичайно невеликі (від $-1,6$ до $3,2 \text{ } ^0/_{00}$) або можуть досягати одиниці з кількома десятками проміле. Такі незначні фракції, зокрема, спостерігали у водних рослин і мікроорганізмів, чий вуглецьфіксуючі напрями надто обмежені у дифузійному значенні.

З другого боку, фракціонації в наступному кроці ензимного карбоксилювання (див. рис. 9, k_3) є значно більшими, але вони надто варіюються у деталях. У разі кількісно домінантного рибулоз-1,5-біфосфату (RuBP) карбоксилазної реакції (див. таблицю), величина ізотопної дії виявляється у межах від -20 до $-40 \text{ } ^0/_{00}$. Цей розширений діапазон, очевидно, пояснюється тим фактом, що фракціонації в ензимних реакціях широко варіюють як функція рН, кофактор металу, температура і кількість інших змінних. Оскільки продукт карбоксилювання, що з'являється після цієї реакції, має тривуглецевий скелет (фосфогліцерат), який негайно входить у відновлений пентоз фосфатний (або «Calvin») цикл, то відповідний напрям назвали С3 фотосинтез. Calvin цикл пристосований для біологічно опосередкованого відновлення CO_2 до вуглеводного рівня, який спрямовує у певне русло основний потік вуглецю з неживого у живий світ. Окрім евкаріотних водоростей, маси фотоавтотрофних та хемоавтотрофних бактерій, його споживають усі зелені рослини (тих, які сподіваються лише на нього, називають С3 рослинами).

Кількісно менш важлива реакція карбоксилювання, що фіксує CO_2 як 4-вуглецеву сполуку (оксалоацетат), каталізується ензимною фосфоенолпіруват-(PEP)-карбоксилазою (див. таблицю). Це карбоксилювання фігурує як початкова вуглецьзв'язуюча реакція у напрямі С4 дикарбоксильної кислоти (або «Hatch-Slack») і зумовлює незначну відмінність від ^{13}C у межах (від -2 до $-3 \text{ } ^0/_{00}$), що пов'язано з двовуглекислим іоном, який слугує у цьому випадку «актив-

ним» живильним чинником. Рослини, котрі використовують цей шлях обміну, називаються C4 і представлені переважно тропічними травами, куди входять дві важливі сільськогосподарські культури (маїс і цукрова тростина). Загалом види C4 помітно збагачені ізотопно «важким» ^{13}C порівняно з вищими рослинами, які покладаються на C3 фотосинтез (рис.10). Ізотопний вплив, спричинений деякими феродоксинзв'язуючими реакціями карбоксилювання меншої кількісної значущості, які покладаються на CO_2 акцептори, тобто такі, як сукциніл коензим А й ацетил коензим А, є досі маловідомими. Але фракціонації, спостережувані в організмів, де відбуваються ці реакції, інтегровані у їхні асиміляційні шляхи обміну (такі, як зелені фотосинтетичні бактерії або «*Chlorobiaceae*») (див. рис.10), є, як правило, меншими, ніж ті, що використовують звичайні ензимні карбоксилювання. Найлегший в ізотопному відношенні органічний вуглець, що й досі зустрічається в земній біосфері, привнесений метанотрофними бактеріями при значеннях $\delta^{13}\text{C}$ близько -8‰ у характерних метаболітів. Окрім цих протилежностей, автори [49] показали, що I тип метанотрофів, котрі використовують цикл монофосфату рибулози (див. таблицю), одержує негативні фракції між 16 і десь 30‰ у синтезованій біомасі, тоді як у роботі [50] повідомляється про відповідні фракції між 10 і 34‰ для метанотрофів загалом.

Крім фракціонацій, властивих асиміляційним шляхам обміну, ензимне декарбоксилювання і пов'язані з ним дисиміляційні процеси (див. рис.9, k_4) так само можуть робити внесок у загальний ізотопний склад, особливо вищих рослин. Хоча існують суперечливі результати щодо розмірів і навіть напрямів ізотопних дій, властивих цим процесам, *in vivo* декарбоксилювання з'являється для того, щоб вивільнити CO_2 , який ізотопно більш легкий, ніж батьківський органічний матеріал. Найімовірніше, що невідповідності між фракціо-

націями зумовлені ізотопними відмінностями у властивостях питомих ензимів і реально спостережуваними фракціями можуть пояснюватися антагоністичним впливом дихального декарбоксилювання. Добре відомо, що фотореспірація особливо виявляється у видів C3 завдяки «оксигеназній» активності RuBP карбоксилази; це так само обмежує продуктивність рослин C3.

Рис. 10 резюмує мережні результати взаємодії цих різних процесів фракціонування у спостережуваному розповсюдженні $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ для основних груп високорозвинених рослин, що збереглися до наших днів, евкаріотних водоростей, фосфосинтетичних і хемосинтетичних бактерій. Фракціонації, виражені цими напрямками, є великими (макро) фракціонаціями, які визначає Eq.(1). Така компіляція спонукає до висновку: залежно від того, які ізотопно-відмітні кроки показані на рис. 9 чи які з вуглецьзв'язуючих реакцій, перелічених у таблиці, контролюють швидкість у конкретному випадку, ізотопна структура рослин і мікроорганізмів може змінюватися у розширеному діапазоні.

Оскільки спосіб обміну C4 двокарбоксильної кислоти — це пізніше досягнення в еволюції квітучих рослин (покритонасінних), які не передували початку крейдяного періоду (~130 млн років тому), вплив фотосинтезу C4 на довготривалий геохімічний вуглецевий цикл був поки що незначним. Поширення у сучасному світі як C4, так і видів CAM (Crassulacean Acid Metabolism — метаболізм очиткової (*Sedum*) кислоти) обмежено або, в кращому разі, послаблено, і це тоді, коли перші спочатку представлені тропічними травами, а другі — сукулентними рослинами. При визначенні їх відносного вкладу в сучасну постійну біомасу ізотопні поширення основних груп первинних виробників, представлених на рис. 10, звичайно вказують, що значення $\delta^{13}\text{C}$ глобальної біомаси є, в середньому, між 20 і 30‰ більш негативними, ніж такі океанічного бікарбонату, найчислен-

нішого неорганічного вуглецевого виду у поверхневому середовищі. Слід зазначити, що це помітне збагачення ^{12}C у неорганічній речовині здебільшого зумовлюється ізоотопно-відмітними властивостями RuBP карбоксилази, ключового ензиму Calvin циклу. Відповідаючи за масу вуглецевого перенесення з неживої сфери у живу, реакція RuBP карбоксилази повинна була нав'язати свою ізоотопну сигнатуру земній біосфері в цілому, наділяючи її основним діапазоном $\delta^{13}\text{C}$ близько $-26 \pm 7 \text{‰}$ [47].

ВІДНОШЕННЯ $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ В ОСАДОВОМУ ОРГАНІЧНОМУ ВУГЛЕЦІ: ІНДЕКС БІОЛОГІЧНОГО ЗВ'ЯЗУВАННЯ ВУГЛЕЦЮ

Ізотопне розходження між біогенним і неорганічним вуглецем у земній корі (див. рис. 10) здебільшого зберігається, коли органічний вуглець і карбонати входять до знову сформованих відкладів. Фактично домінування ^{12}C , очевидне у викопній органічній речовині, є одним із найтривкіших слідів «упорядкованого стану» біологічних речовин-попередників, що утримуються в осадовій органіці мільярди років. Діагенетична зміна в осаді спричинює окремі вторинні зрушення в оригінальній ізоотопній структурі органічних матеріалів; такі зміни, зазвичай, невеликі і ледь перевищують $2\text{--}3 \text{‰}$ для зрілих керогенних речовин [47, 51, 52].

Походження керогенних речовин з біогенетичними сигнатурами $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ і їхніми графічними похідними можна простежити в осадових породах до початку геологічного запису (близько 3,8 Ga тому). На рис. 11 переконливо проілюстровано, що поширення вуглецевих ізоотопів первинних продуцентів чи «автотрофів» сумарно вписувалися в геологічну історію в урізаному вигляді; це вказує на вплив пізнішого запису первинних співвідношень $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$. Основне повідомлення, передане широкою оболонкою значень $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$, вказує на те, що кінетичний ізоотопний ефект, який керує фотосинтетичною вуглецевою фіксацією,

постійно поширюється з поверхневого середовища у профіль породи вуглецевого циклу з раннього геологічного періоду.

Враховуючи це, можна не сумніватися, що помітне ^{12}C збагачення у викопному органічному вуглеці (див. рис. 11) створює узгоджений ізоотопний сигнал зв'язування автотрофного вуглецю ледь не за 4 Ga геологічної історії Землі. А це покладає відповідальність на процес, який започаткував попередні біологічні субстанції. Більше того, довготривала одноманітність цього сигналу свідчить про надзвичайний ступінь консерватизму основних біохімічних механізмів вуглецевого зв'язування. Головну тенденцію оболонки для $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ можна легко пояснити як геохімічний прояв ізоотопно-відмітних властивостей одного окремого ензиму, а саме – рибулоз-1,5-біфосфат-(RuBP)-карбоксилази, основного ензиму Calvin циклу. Перенесення вуглецю з неорганічного в органічний світ здебільшого відбувається через реакцію RuBP карбоксилази, яка живить CO_2 безпосередньо в

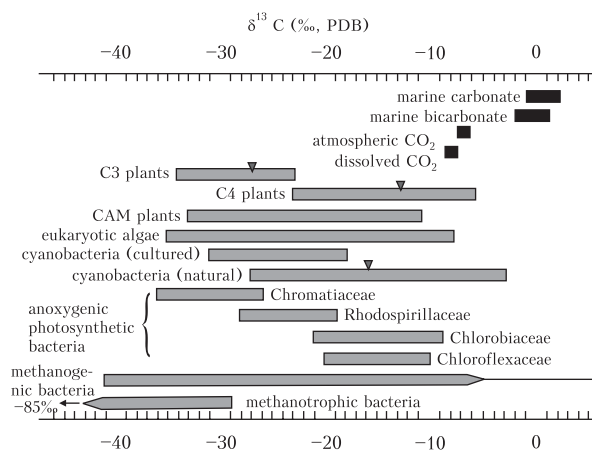


Рис. 10. Поширення ізоотопів вуглецю основних груп вищих рослин і мікроорганізмів позначено сірим порівняно з відповідними поширеннями основних неорганічних вуглецевих видів (CO_2 , HCO_3^- , CO_3^{2-}) у навколишньому середовищі (чорним). Трикутники вказують на приблизні результати. Звертають увагу послідовно негативні напрями $\delta^{13}\text{C}$ біологічних матеріалів, що мають на увазі збагачення легкого вуглецю (^{12}C), пов'язаного з неорганічними живильними видами (головним чином CO_2)

Calvin циклі, у вигляді 3-вуглець сполуки (фосфогліцерат). У результаті велика частина земної біомаси (як існуючої нині, так і викопної) несе ізотопну сигнатуру фотосинтезу (або Calvin циклу), що характеризується достатньо великими фракціонаціями реакції RuBP карбоксилази, котра визначає середній діапазон $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ $-26 \pm 7 \text{‰}$ здебільшого як біогенну речовину.

Немає сумніву в тому, що помітні випадки значень «суперлегкого» $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ з екстремальними між -50 і -60‰ , як зареєстровано аномаліями Fortescue [47, 52] і Francevillian [53], віком, відповідно, близько 2,7 і 2 Ga тому (див. рис. 11), передбачають велико-

масштабну участь метанотрофних шляхів обміну у формації відповідних керогенних попередників, які походять, очевидно, від ізотопної легкої (^{12}C збагаченої) мікробіальної біомаси.

Уважний розгляд рис.11 показує, що негативні крайнощі накладаються на помітно нижче поле оболонки $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$, яке характеризує запис раннього протерозою та архею загалом, з надлишком $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ набагато нижче -30‰ . Ці збільшені фракціонації можна пояснити таким припущенням: біогенна речовина, що утворюється у звичайних фотосинтетичних шляхах обміну (зокрема, фотосинтезом RuBP, на основі карбоксилази Calvin циклу),

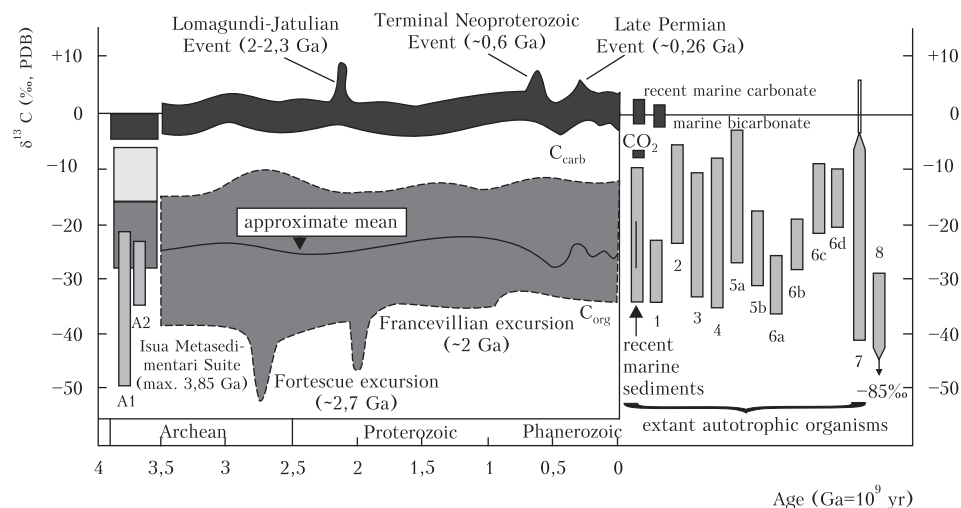


Рис. 11. Ізотопні вікові функції органічного вуглецю ($\text{C}_{\text{орг}}$) порівняно з ізотопними сполуками своїх споконвічних (попередніх) речовин у сучасному навколишньому середовищі (морський двовуглець і біогенна речовина різного походження) стосовно правої рамки. Поширення $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$, збереженої дотепер біомаси, в основному, транскрибується в недавні морські відклади і подальший запис назад до 3 Ga років при відновленні значень Isua за допомогою метаморфізму амфіболіт-рівня. У зміщеному сегменті Isua нижня заштрихована частина представляє діапазон значень зі справжніми біологічними сигнатурами (підписами) ($\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}} < 16 \text{‰}$), які зазнали метаморфічного відновлення своєї материнської породи; верхнє світле поле охоплює ті значення, що здебільшого були зсунуті у позитивному напрямі як результат високотемпературного $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ обміну. Накладеними на оболонку Isua для аналізів усієї породи є поширення, отримані для вуглецевих включень у піщинках апатиту з облямованої залізної формації суміжної Akilia (A1) віком 3,85 Ga і кількох Isua залізних формацій (A2), як повідомляли автори [54]. Оболонка викопного органічного вуглецю загалом є оновленням бази даних, поданих дослідниками [47], що включає багатства приблизно 150 докембрійських керогенних провінцій, а також поточну доступну інформацію фанерозойського запису. Негативні виступи в 2,7 і 2,1 Ga років указують на великомасштабне включення метану в цю формацію відповідних керогенних попередників. 1 – вкладники в сучасну біомасу – рослини С3; 2 – рослини С4; 3 – рослини САМ; 4 – евкаріотні водорості; 5 a, b – природні і культивовані ціанобактерії; 6 – групи фотосинтетичних бактерій, окрім ціанобактерій; 7 – метаногенні бактерії. Діапазон $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ у недавніх морських відкладах ґрунтується на деяких пунктах 1600 даних (чорна вставка охоплює > 90 % бази даних)

була демінералізована метаногенами, з подальшою метаболізацією ізотопно легкого біогенного метану метанотрофними бактеріями [53, 54], які започатковують винятково ^{12}C -збагачену органічну речовину. Ці знахідки, ймовірно, підтверджують важливу роль метану в біогеохімічних трансформаціях вуглецю ранньої історії Землі.

Іншою відмітною рисою вуглецевих ізотопних вікових функцій, показаних на рис. 11, є безперечне порушення послідовності (неузгодження!) 3,5 Ga років тому між основною базою даних і найстарішим записом, який здебільшого представлений метасадовою світою Supracrustal Belt Isua в Західній Гренландії. Тоді як середній ізотопний склад осадового органічного вуглецю за 3,5 Ga ($\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}} = -26 \pm 7 \text{‰}$) можна вважати остаточною підтвердженням біологічного походження, помітний зсув цієї середньої величини у позитивному напрямі ($\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}} = -13,0 \pm 4,9 \text{‰}$) у керогенах Isua та їхніх графітних похідних [49, 54] іноді викликав сумніви з приводу того, створюють чи ні значення в цьому діапазоні однаково чіткі ознаки біогенності. Більше того, існує невеликий негативний зсув ($2 - 3 \text{‰}$) і в карбонатах Isua порівняно з попереднім записом (див. рис. 11).

Як відомо, незмінені осадові породи простежені до 3,5 Ga років. Більш стародавні осади є надзвичайно рідкісними і незмінно мають метаморфічний відбиток, який різко зменшує біогеохімічну й ізотопну інформацію. Ця якнайдавніша частина геологічного запису представлена ранньоархейською світою Isua, найстарішою вулкано-осадовою послідовністю порід типу зеленого поясу, за максимально відомого віку приблизно 3,8 Ga [59]. Окрім широко розповсюдженого метасоматизму, породи Isua зазнали високотемпературного ($450 - 650 \text{ °C}$) метаморфізму стадії зелено-аспідних сланців до амфіболітової. Попри критичні роботи щодо можливого збереження слідів «найдавнішої біоген-

ності», нині можна обґрунтовано узагальнити: «нормальні» вікові функції $\text{C}_{\text{орг}}$ і $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ справді належать до віку $\sim 3,8$ Ga.

Сьогодні точно з'ясовано, що обмін $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ може існувати у керогенних і графітних складниках породи під час як амфіболітного, так і гранулітного метаморфізму фацій, за умови, що наявний другий партнер вуглецю (у формі або CO_2 -вмісних рідких середовищ, або карбонатсприятливих до метаморфічного знеуглецювання реакцій). Газоподібна фаза CO_2 , що міститься у метаморфічних середовищах, є ефективним механізмом вуглецевого ізотопного обміну. Іноді повного повторного врівноваження можна досягти у відновлених вуглецевих складниках, але часто цей обмін тільки частковий — через мляво реагуючу кінетику. У будь-якому разі термодинамічна рівновага прогнозує, що співвідношення $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ у керогені та графіті зростають упродовж цього процесу. Та все-таки високотемпературна обмінна рівновага пов'язана зі зсувом $\delta^{13}\text{C}$ в осадовій органіці у бік позитивних значень і ніколи — у напрямі негативних. Оскільки нижчі значення $\delta^{13}\text{C}$ відновленого (графітового) вуглецю, наявні в ранніх зйомках Isua [52, 57], охоплювали діапазон від -22 до -28‰ (PDB), це можна розглядати як пряме свідчення того, що вуглецеві складники з ізотопним умістом біогенної речовини справді наявні у дометаморфічній світі Isua. Таку інтерпретацію недавно рішуче підтвердило відновлення значень, безперечно, початкового $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ з кількох об'єктів субкрусальних залізистих кварцитів поясу Isua і прилеглої сучасної йому світі Akilia з результатами у діапазоні від -21 до -49‰ [54], що, поза сумнівом, потрапляють у біологічний діапазон. Ці значення відновлені із залишків вуглецевих включень у поодинокі піщинки апатиту з використанням новітніх методик мікроаналізу з іонним мікрозондом. У цьому конкретному випадку вуглецевий матеріал, що запечатаний у мінеральну матрицю і перебуває під захистом

вільного від вуглецю осаду, мабуть, уникнув високотемпературного ізотопного обміну, зберігши своє початкове біогенне $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$. Очевидне негативне середнє значення $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}} -37 \pm \pm 3 \text{ ‰}$ показано вуглецевими частинками, розміщеними в апатиті. Це дає змогу припустити метановий зв'язок для осадового органічного вуглецю, накопиченого впродовж ранньої історії Землі [55].

Загалом ізотопні дані, отримані для цих покритих апатитом вуглецевих частинок, підтверджують наявність в осадах Isua відновлених вуглецевих компонентів. Вони несуть ізотопну сигнатуру життєвих процесів з передбачуваним біологічним зв'язком, згодом підтриманим помітним вуглецево-фосфатним зв'язуванням. Запропонований [58] на розгляд набір значень $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$, знайдених у різних вуглецьмісних осадах, поширення яких (від $-11,4$ до $-20,2 \text{ ‰}$) належить до діапазону ранніх піонерських досліджень [57].

ВИСНОВКИ

Тракуючи космічну загальність біологічних принципів за аналогією з універсальністю законів фізики і хімії, ми неодмінно маємо постулювати тезу: викопні прояви життя, які спостерігаються у найдавніших осадових породах Землі, створюють аналогії можливим дублікатам у позаземному оточенні, передовсім з ранніх марсіанських формацій. Це варто застосовувати до обох морфологічних (клітинних і біоосадових) реліктів та біогеохімічних залишків викопних організмів, котрі з притаманним їм потенціалом схоронності одержують можливість седиментаційної реєстрації на будь-якому планетарному тілі. Сценарії скам'яніння такого типу спеціально розглядаються для осадових формацій, утворених у період повені в ранній історії Марса. Багат шарові скельні формації, незахищені на великих ділянках марсіанської поверхні (як у районі Tharsis і пов'язаної з ним системи каньйонів Valles Ma-

gineris), являють собою добре шаруваті осади, які, за припущенням, містять товсті вуглецеві цикли [9]. Оскільки ці осади, мабуть, були сформовані в осадовому середовищі, що сприяє ініціації і збереженню біологічних процесів [62], наявність сучасного марсіанського життя, порівнюваного з життям на архейській Землі, має бути підтверджена в цих породах у формі як мікропалеонтологічних, так і біогеохімічних (зокрема ізотопних) свідчень. Для оцінки таких екзотичних палеобіологічних матеріалів, чиє можливе існування передбачається кількома лініями підтверджень, недавно встановленими авторами [64, 65], земні дані надають нам ключову інформаційну базу.

Розглядаючи повсюдність викопного органічного вуглецю в земних осадових породах порівняно з одиничними знахідками морфологічних копалин, біогеохімічні свідчення набувають пріоритетного значення і, вірогідно, відіграють ключову роль у майбутньому пошуку минулого життя на інших планетах. Разом з тим факт всюдишності органічного вуглецю доводить існування мікробіальної активності, починаючи з архейського часу. В цьому контексті додаткова верифікація мікронних вуглецевих часток та їхніх віртуальних агрегацій (*Hymenophacoides-Mehheria*), також наявних практично в усіх осадових породах, істотно розширить морфологічні дані за рахунок споконвічних пращурів сучасного пікопланктону і пікобентосу, компенсуючи нестачу нано- і мікрофосилій в археї та збільшуючи шанси на вдалий пошук інопланетних аналогів.

Ідентифікація в марсіанських осадах фракціонацій $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ між карбонатом і відновленим вуглецем, подібних за напрямом і величиною до земних реєстрацій, може бути прийнята згідно з вуглецевою систематикою ізотопів як переконлива ознака причетності цих процесів до прояву життя у нашому розумінні. Якщо вуглецеві ізотопні фракціонації, про які повідомлялось як про властиві

SNC * метеоритам [66], що являють собою розпилену марсіанську кору, можуть мати біологічну трактовку, то загальна петрографія матеріалу й інші неточності роблять характеристики таких порід значно менш автентичними, ніж ті, що випливають з аналізу справжніх марсіанських осадових порід.

У будь-якому разі, у нас є підстави вірити в те, що кінетичні ізотопні впливи, які постійно переслідують ензиматично опосередковані карбоксильовані реакції, не обмежені «брендом» земної біохімії, але повинні бути так само поширені в екзобіологічних системах [67]. Вуглецеві ізотопи дали змогу зробити перші вагомі висновки щодо стародавності неземного життя, оскільки палеонтологічна реєстрація архею була жалюгідно вбогою. Тепер ми можемо сміливо припустити, що прогностична сила ізотопних співвідношень $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ у відповідному позаземному оточенні жодним чином не має бути нижчою, ніж та, яка продемонстрована на Землі. Отже, навіть скромний набір даних щодо вуглецевих ізотопів, вилучених зі справжніх марсіанських відкладів, може зняти напруження у дискусіях із приводу існування колишнього (можливо, згаслого) життя на цій планеті [67, 68].

Визнаючи, що первинним для екзобіологічної роботи на Марсі має бути цільовий пошук згаслого життя, слід з підвищеною обережністю передбачати можливість прихованого функціонування проявів мікробіального характеру, які є потенційною загрозою місії доставки зразків на Землі.

* SNC — перші літери назв місць падіння метеоритів нібито марсіанського походження. Вони відрізняються від раніше відомих знахідок петрографією і хімічним складом, тоді як співвідношення $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ у них частково збігається з діапазоном, властивим вуглецю біологічного генезису. Їх появу на Землі пов'язують з гіпотетичним ударом астероїда по Марсу, що могло спричинити викид фрагментів марсіанської кори за межі планети [66]. Мотивація можливості — відносно низька гравітація на Марсі.

** А.С. Лопухін висловлює вдячність INTAS ЕС за організацію співпраці вчених західної Європи і СНД, що сприяло публікації цієї роботи в Україні.

За відомим афоризмом Л. Пастера, тільки «підготовлений розум» здатний зробити ті відкриття, що необхідні на певній стадії наукової і технологічної еволюції. Щоб створити таку готовність у пошуку викопних проявів неземного життя, докази, помножені на найдавніші геологічні реєстрації, відіграють ключову роль, але потрібна ще й сприйнятливість потенційних дослідників предмета у найширшому сенсі **.

1. Вернадский В.И. Избранные статьи. — М.: Наука, 1960.
2. Sagan C. The origin of life in a cosmic context // *Origins Life*. — 1974. — 5. — P. 497–505.
3. Hoyle F. & Wickramasinghe Ch. Proofs that Life is Cosmic // *Memoirs of the Inst. Fund. Stud.* — Sri Lanka, 1982. — №1. — 155 p.
4. McKay C.P. Planetary evolution and the origin of life // *Icarus*. — 1991. — 91. — P. 93–100.
5. Luisi P.L. About various definitions of life // *Origins Life Evol. Biosph.* — 1998. — 28. — P. 613–622.
6. Palyi G., Zucchi C. and Hajdu C. Theories on the origin(s) of life // *Atti e Memorie Acc. Naz.Sc. Lett. Arti Modena Ser.* — 2000. — VIII, v. II. — P. 389–415.
7. Brack A. Water, the spring of life // *In Astrobiology / Eds. G. Homeck and C. Baumstark-Khan.* — Berlin: Springer, 2002. — P. 79–88.
8. McKay C.P. Exobiology and future Mars missions: The search for Mars' earliest biosphere // *Adv. Space Res.* — 1986. — 6(12). — P. 269–285.
9. McKay C.P. and Nedell S. S. Are there carbonate deposits in the Valles Marineris, Mars? // *Icarus*. — 1988. — 73. — P. 142–148.
10. Rozanov A.J. (Ed.) *Bakterial 'naya Paleontologiya.* — Moscow: PIN Russian Acad. Sci., 2002. — 188 pp.
11. Aevramik S.M., Schopf J.W. and Walter M.R. Filamentous fossil bacteria from the Archean of Western Australia // *Developments and Interactions of the Precambrian Atmosphere, Lithosphere and Biosphere: Developments in Precambrian Geology 7 / Eds. B. Nagy, R. Weber, J.C. Guerrero and M. Schidlowski.* — Amsterdam: Elsevier. — 1983. — P. 249–266.
12. Buick R. Microfossil recognition in Archean rocks: An appraisal of spheroids and filaments from a 3500 M. Y. old chert-barite unite at North Pole, Western Australia // *Palaaios*. — 1991. — 5. — P. 441–459.
13. Schopf J.W. and Packer B.M. Early Archean (3,3-billion to 3,5-billion-year-old) microfossils from Warrawoona Group, Australia // *Science*. — 1987. — 237. — P. 70–73.
14. Schopf J.W. *Cradle of Life.* — Princeton, N. J.: Princeton University Press, 1999. — 347 p.
15. Pflug H.D. Yeast-like microfossils detected in the oldest sediments of the Earth // *Naturwissenschaften*. — 1978. — 65. — P. 611–615.

16. *Bridgewater D., Allaart J.H., Schopf J.W., Klein C., Walter M.R., Barghoorn E.S., Strother P., Knoll A.H. and Gorman B.E.* Microfossil-like objects from the Archaean of Greenland: A cautionary note // *Nature*. — 1981. — **289**. — P. 51–53.
17. *Pflug H.D.* Chemical fossils in early minerals // *Topics in Current Chemistry*. — 1987. — **139**. — P. 1–55.
18. *Иванова Л.В., Чапина О.С., Мелешик В.А.* Находка коккоидных микрофоссилий в метаморфизованных кремнях раннего протерозоя СССР // *Докл. Акад. наук УССР*. — 1988. — **303**. — С. 210–211.
19. *Лопухин А.С., Моралев В.М.* Водорослеподобные микрофоссилии в архейских породах Южной Индии. Москва // *Геология и разведка*. — 1973. — № 7. — С. 85–187.
20. *Лопухин А.С.* Представители *Dharcaria hindi* в докембрии Южной Индии. Москва // *Там само*. — 1983. — № 5. — С. 132–135.
21. *Lopukhin A.S. & S. Sambe Gowda.* Microbiota from the early Precambrian of South India: Evolutionary significance and perspectives of biostratigraphy // *Proc. Indian Acad. Sci. (Plant. Sci.)*. — 1983. — **92**, № 4. — P. 335–355.
22. *Лопухин А.С.* Перспективы палеобиологических исследований докембрия Индии // *Геология и разведка*. — 1979. — № 6. — С. 23–30.
23. *Brasier M.D., Green O.R., Jephcoat A.P., Kleppe A.K., Van Kranendonk M.J., Lindsay J.F., Steele A. and Grassineau N.V.* Questioning the evidence for Earth's oldest fossils // *Nature*. — 2002. — **416**. — P. 76–81.
24. *Schopf J.W., Kudryavtsev A.B., Agresti D.G., Wdowiak T.J. and Czaja A.D.* Laser-Raman imagery of Earth's earliest fossils // *Там само*. — P. 73–76.
25. *Schidlowski M.* Early terrestrial life: Problems of the oldest record // *Chemical Evolution: Self-Organization of the Macromolecules of Life* / Eds. J. Chela-Flores, M. Chadha, A. Negron-Mendoza and T. Oshima. — Hampton, VA: Deepak Publ., 1995. — P. 65–80.
26. *Nisbet E.G. and Sleep N.H.* The habitat and nature of early life // *Nature*. — 2001. — **409**. — P. 1083–1091.
27. *Shadrin N.V.* Is it possible quantitatively assesses the role of algo-bacterial biofilms in water body? // *W. Krumbein, M. Paterson, G. Zavarzin (eds).* Fossil and Recent Biofilms. A natural history of life on Earth. Kluwer Acad. Publ, 2003. — P. 353–363.
28. *Walter M.R.* Archean stromatolites: Evidence of the Earth's earliest benthos // *Earth's Earliest Biosphere: Its Origin and Evolution* / Ed. J.W. Schopf. — Princeton, N. J.: Princeton Un. Press, 1983. — P. 187–213.
29. *Лопухин А.С.* «Организованные элементы» в Саратовском метеорите // *Природа*. — 1966. — № 8. — С. 79–81.
30. *Руттен М.* Происхождение жизни. — М.: Мир, 1973. — 411 с.
31. *Шидловский М.* Изотопный состав серы в докембрии. Свидетельства возникновения сульфатного дыхания // *Геохимия*. — 1980. — № 2. — С. 194–204.
32. *Шидловский М.* Докембрийский этап эволюции цикла серы // *Эволюция глобального биогеохимического цикла серы*. — М.: Наука, 1989. — С. 13–24.
33. *Лопухин А.С., Евреинова Т.Н.* Характеристика углеродистых микроструктур докембрия и палеозоя по спектрам поглощения // *Геология и разведка*. — 1985. — № 8. — С. 24–28.
34. *Roblot M.M.* Decouverte des sporomorphes dans les sediments anterieurs a 550 m.a. brioveriens // *C.R. Acad. Sci.* — 1963. — **256**. — P. 23.
35. *Roblot M.M.* Sporomorphes du Précambrian Normand // *Rev. Micropalaeontol.* — 1964. — 7. — P. 2
36. *Roblot M.M.* Nouveaux Acritarches du Precambrian Normand. Leurs etude б la microsonde mlictronique // *C.R. Acad.Sci.* — 1967. — **264**. — P. 1263–1265.
37. *Лопухин А.С.* Новые находки растительных микрофоссилий в кремнях ванадиеносной углисто-кремнисто-сланцевой формации Тянь-Шаня // *Докл. АН СССР*. — 1969. — **189**. — Вып. 6. — С. 1329–1331.
38. *Топчиевский А.В.* Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. — К.: Наук. думка, 1962. — 236 с.
39. *Lopukhin A.S.* The Proterozoic and early Cambrian phytoplankton of Tien Shan // *GFSF*. — 1973. — **95**. — P. 329–338.
40. *Lopukhin A.S.* Structures of biogenic origin from early Precambrian rocks of Euro-Asia // *Origins of Life*. — 1975. — **6**. — P. 45–57.
41. *Lopukhin A.S.* Probable ancestors of Cyanophyta in sedimentary rocks of Precambrian and Palaeozoic // *GFSF*. — 1976. — **98**. — P. 297–315.
42. *Лопухин А.С., Горетова Л.М., Иманбаева М.Д., Мареева В.И., Попова Т.В., Уметалиева С.К., Лашевская Н.В.* Простейшие микрофоссилии докембрия (сравнительное исследование в шлифах и препаратах) // *Геология и разведка*. — 1978. — № 5. — С. 44–53.
43. *Durand B. (Ed.)* *Kerogen — Insoluble Organic Matter from Sedimentary* // *Rocks*. — Paris: Editions Technip, 1980. — 519 p.
44. *Avetisov V.A., and Goldanskii V.I.* Homochirality and stereospecific activity: Evolutionary aspects // *BioSystems*. — 1991. — **25**. — P. 141–149.
45. *Nier A.O. and Gulbransen E.A.* Variations in the relative abundance of the carbon isotopes // *J. Am. Chem. Soc.* — 1939. — **61**. — P. 697–698.
46. *Murphey B.F. and Nier A.O.* Variations in the relative abundance of the carbon isotopes // *Phys. Rev.* — 1941. — **59**. — P. 771–772.
47. *Schidlowski M., Hayes J.M. and Kaplan I.R.* Isotopic inferences of ancient biochemistries: Carbon, sulphur, hydrogen and nitrogen // *Earth's Earliest Biosphere: Its Origin and Evolution* / Ed. J. W.Schopf. — Princeton, N. J.: Princeton Un. Press, 1983. — P. 149–186.
48. *Schidlowski M., Gorzawski H. and Dor I.* Carbon isotope variations in a solar pond microbial mat: Role of environmental gradients as steering variables // *Geochim. Cosmochim.* — 1994. — *Acta* 58. — P. 2289–2298.

49. *Summons R.E., Jahnke L.L. and Roksandic Z.* Carbon isotopic fractionation in lipids from methanotrophic bacteria: Relevance for interpretation of the geochemical record of biomarkers // Там само. — P. 2853–2863.
50. *Zyakun A.M. and Zakharchenko V.N.* Carbon isotope discrimination by Methanotrophic bacteria: Practical use in biotechnological research (review) // Appl. Biochem. & Microbiol. — 1998. — **34**. — P. 207–219.
51. *Schidlowski M. and Aharon P.* Carbon cycle and carbon isotope record: Geochemical impact of life over 3.8 Ga of Earth history // Early Organic Evolution: Implications for Mineral and Energy Resources / Eds. M. Schidlowski, S. Golubic, M.M. Kimberley, D.M. McKirdy and P.A. Trudinger. — Berlin: Springer, 1992. — P. 147–175.
52. *Hayes J.M., Kaplan I.R. and Wedeking K.W.* Precambrian organic geochemistry: Preservation of the record // Earth's Earliest Biosphere: Its Origin and Evolution / Ed. J.W. Schopf. — Princeton, N. J.: Princeton University Press. — 1983. — P. 93–134.
53. *Gauthier-Lafaye F. and Weber F.* The Francevillian (Lower Proterozoic) uranium ore deposits of Gabon // Econ. Geol. — 1989. — **84**. — P. 2267–2285.
54. *Mojzsis S.J., Arrhenius G., McKeegan K.D., Harrison T.M., Nutman A.P. and Friend R.L.* Evidence for life on Earth before 3,8 million years ago // Nature. — 1996. — **384**. — P. 55–59.
55. *Hayes J.M.* Global methanotrophy at the Archean-Proterozoic transition // Early Life on Earth (Nobel Symp. 84) / Ed. S. Bengtson. N.Y: Columbia Univ. Press, 1994. — P. 220–236.
56. *Knoll A.H. & Canfield D.E.* Isotopic inferences on early ecosystems // Isotope Paleobiology and Paleoecology (Paleont. Society Papers 4) / The Pittsburgh Mus. Nat. History. — Pittsburgh, PA: The Paleontological Society, 1998. — P. 212–243.
57. *Schidlowski M., Appel P.W.U., Eichmann R. and Junge C.E.* Carbon isotope Geochemistry of the $3,7 \times 10^9$ yr old Isua sediments, West Greenland: Implications for the Archean carbon and oxygen cycles // Geochim. Cosmochim. — 1979. — *Acta* 43. — P. 189–199.
58. *Rosing M.T.* ^{13}C -depleted carbon microparticles in > 3700-Ma sea-floor sedimentary rocks from West Greenland // Science. — 1999. — **283**. — P. 674–676.
59. *Moorbath S.* Geological and geochronological constraints for the age of the oldest putative biomarkers in the Early Archaean rocks of West Greenland // First Steps in the Origin of Life in the Universe / Eds. J. Chela-Flores, T. Owen and F. Raulin. — Dordrecht: Kluwer, 2001. — P.217–222.
60. *Treibs A.* Chlorophyll- und Haminderivate in bituminösen Gesteinen, Erdolen, Erdwachsen und Asphalten. Ein Beitrag zur Entstehung des Erdois // Liebigs Ann. d. Chemie. — 1934. — **510**. — P. 42–62.
61. *Brocks J.J., Logan G.A., Buick R. and Summons R.E.* Archean molecular fossils and the early rise of eukaryotes // Science. — 1999. — **285**. — P. 1033–1036.
62. *Summons R.E., Jahnke L.L., Hope J.M. and Logan G.A.* 2-Methylhopanoids as biomarkers for cyanobacterial oxygenic photosynthesis // Nature. — 1999. — **400**. — P. 554–557.
63. *McKay C.P., Mancinelli R.L., Stoker C.R. and Wharton R.A.* The possibility of life on Mars during a water-rich past. In Mars / Eds. H. Kiefer, B.M. Jacosky, C.W. Snyder and M.S. Matthews. — Tucson: University of Arizona Press, 1992. — P. 1234–1245.
64. *McKay D.S., Gibson E.K., Thomas-Keprta K.L., Vali H., Romanek C.S., Clemett S.J., Chillier X.D., Maechling C.R. and Zare R.N.* Search for past life on Mars: Possible relic biogenic activity in Martian meteorite ALH 84001 // Science. — 1996. — **273**. — P. 924–930.
65. *Gibson E.K., McKay D.S., Thomas-Keprta K.L., Wentworth S.J., Westall F., Steele A., Romanek C.S., Bell M.S., Toporski J.* Life on Mars: Evaluation of the evidence within Martian meteorites ALH 84001, Nakkla, and Shergotty // Precambrian Res. — 2001. — **106**. — P. 15–34.
66. *Wright I.P., Grady M.M. and Pillinger C.T.* Organic materials in a Martian meteorite // Nature. — 1989. — **340**. — P. 220–222.
67. *Schidlowski M.* Stable carbon isotopes: Possible clues to early life on Mars // Adv Space Res. — 1992. — **12(4)**. — P. 101–110.
68. *Rothschild L.J. and DesMarais D.* Stable carbon isotope fractionation in the search for life on early Mars // Там само. — 1989. — **9(6)**. — P. 159–165.

А. Лопухін, М. Шидловський

ФЕНОМЕН МІКРОБІАЛЬНОЇ ЕКСПАНСІЇ В АРХЕОЗОЇ ЯК ПРЕЦЕДЕНТ ПОШУКУ ТА ІНТЕРПРЕТАЦІЇ ІНОПЛАНЕТНИХ АНАЛОГІВ

Резюме

Обговорюються морфологічні, біогеохімічні та ізотопні свідчення мікробіального життя на ранній Землі, починаючи з 3,8 млрд років тому. Оновлена парадигма біологічної активності, виявлена в метеоритах і зафіксована в стародавніх осадових породах сучасними методами, дає можливість використати нагромаджений досвід спеціалістів для пошуку та інтерпретації інопланетних аналогів.

A. Lopukhin, M. Shydlovsky

PHENOMENON OF MICROBIOLOGICAL EXPANSION IN ARCHAEOZOIC ERA AS A PRECEDENT OF SEARCH AND INTERPRETATION OF EXTRATERRESTRIAL ANALOGUES

Summary

Morphological, biogeochemical and isotopic evidences of microbiological life on the early Earth starting 3,8 milliard years ago are discussed. A renewed paradigm of biological activity discovered in meteorites and preserved in the ancient sedimentary rocks by means of modern methods gives an opportunity to use accumulated experience of specialists for search and interpretation of extraterrestrial analogues.