

УДК 579.238:561.2[57.017.2+575.82+(207)]

ДРЕВНИЕ ПРОКАРИОТЫ: ПРОИСХОЖДЕНИЕ, ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПУТЬ И РОЛЬ В ИСТОРИИ ЗЕМЛИ (КРАТКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

В.М.Катола

*Институт геологии и природопользования Дальневосточного отделения РАН,
675000, г. Благовещенск, пер. Релочный, 1*

РЕЗЮМЕ

Представлены данные об обитании бактерий в экстремальных условиях, в высоких слоях атмосферы, о предполагаемой их численности на Земле и ежегодном переносе из континента на континент. Исходя из концепции химической эволюции, рассмотрены возможные этапы появления бактерий, отмечены положительные стороны теории и ее недостатки. Проблема происхождения бактерий рассмотрена и с позиций гипотезы панспермии. Интерес к ней возрос в связи с новыми сведениями о присутствии бактериоподобных структур в марсианских метеоритах ALH 84001, Alais, Ivuna и Orguei, Murchison и Ефремовка, а также содержания в них различной органики, включая пуриновые и пиримидиновые соединения. Предполагается, что эти соединения приносились метеоритами на Землю и индуцировали создание генетического кода с последующим переходом к ДНК- РНК- белковой жизни. Высказана точка зрения, будто бы на Землю попал уже готовый генетический код. Отмечено, что первые сообщества бактерий появились 3,5 миллиарда лет тому назад в водной среде, и их дальнейшая эволюция проходила на фоне геологического развития Земли. Прокариотные сообщества сформировали кислородную атмосферу, благодаря чему возникли аэробные бактерии, малый (биотический) круговорот веществ на уровне экосистем. Наконец, в результате эндосимбиоза анаэробного прокариота с аэробной бактерией возникла эукариотная клетка, что привело к появлению современной биосферы.

Ключевые слова: происхождение бактерий, прокариотная биосфера, окислительная атмосфера, эукариотная клетка.

SUMMARY

ANCIENT PROCARIOTES: ORIGIN, EVOLUTIONARY PATH AND ROLE IN EARTH'S HISTORY (REVIEW)

V.M.Katola

*Institute of Geology and Nature Management of Far
Eastern Branch RAS, 1 Relochny Lane,
Blagoveshchensk, 675000, Russian Federation*

The data is presented about bacteria living under extreme conditions in the upper atmosphere and about the alleged number of them in the world and the annual transfer from one continent to another. Based on the concept of chemical evolution, possible stages of bacteria emergence have been studied, positive aspects of the theory and its shortcomings have been estimated. The

problem of the origin of bacteria is considered from the standpoint of the panspermia hypothesis. The interest in it has increased due to new information about the presence of bacteria-like structures in Martian meteorites ALH 84001, Alais, Ivuna and Orguei, Murchison and Efremovka and the content of various organics including purine and pyrimidine compounds. It is assumed that these compounds were brought to the Earth by meteorites and induced the creation of the genetic code followed by the transition to the DNA-RNA-protein life. The view that the Earth had a ready-made genetic code has been expressed. It was found out that the first communities of bacteria appeared 3.5 billion years ago in the aquatic environment and their subsequent evolution took place against the background of the geological evolution of the Earth. Prokaryotic communities formed oxygen atmosphere, due to which aerobic bacteria, small (biotic) circulation of substances at the ecosystem level, appeared. Finally, as a result of anaerobic prokaryote endosymbiosis aerobic bacterium originated eukaryotic cells, which led to the emergence of the modern biosphere.

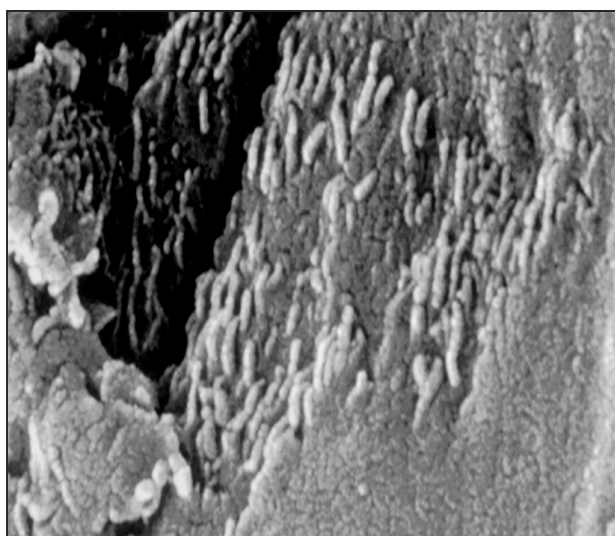
Key words: the origin of the bacteria, prokaryotic biosphere oxidizing atmosphere, eukaryotic cells.

Прокариоты (бактерии) – древнейшие из известных организмов. Обладая высокой жизнестойкостью и выполняя в природе многогранные функции, они обитают практически в любых природных нишах: в запредельных кислых и щелочных условиях, при высоких концентрациях солей и давления, низких температурах, в горячих источниках и морских гидротермах с температурой роста для некоторых археобактерий +110°C [6, 7, 28, 36, 37, 40]. Споры современных *Bacillus subtilis*, конидии *Aspergillus fumigatus* и вегетативные клетки *Mycobacterium smegmatis* выживают в вакууме $3,6 \times 10^{-10}$ мм рт. ст., а *Streptococcus mitis* перенес двухлетнее пребывание на Луне при $P 10^{-12}$ мм рт. ст. [10]. Из образца воздуха, взятого с высоты 41 км, выделены бактерии, идентичные видам, живущим на Земле, хотя неизвестно, как они там оказались [43]. По косвенным данным общее число клеток прокариот оценивается в $4-6 \times 10^{30}$, их суммарная биомасса составляет 350-550 млрд тонн [45]. Ежегодно из континента на континент через атмосферу переносится 10^{18} живых бактерий [27].

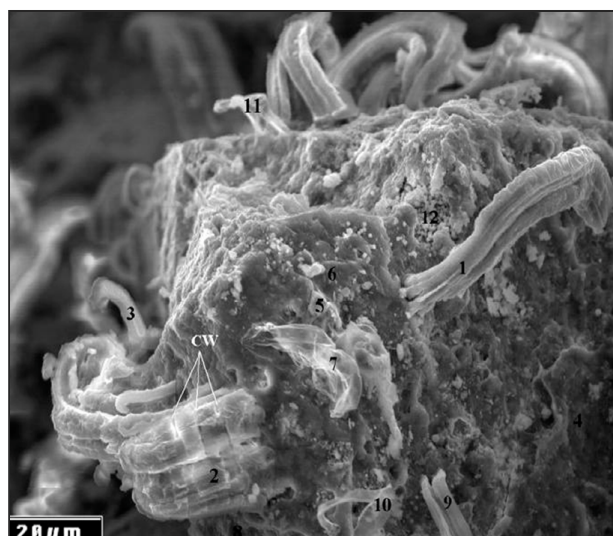
Однако проблема происхождения бактерий: когда, каким образом и в каких условиях они появились на Земле, окончательно не решена. На сегодня существует две принципиально разные точки зрения. Сторонники химической (предбиотической) эволюции считают, что Жизнь возникла непосредственно на Земле из косной материи в результате абиогенного синтеза органиче-

ских соединений. Возможность такого синтеза подтверждает присутствие в космосе цианистого водорода, формальдегида, муравьиной кислоты, метилового и этилового спиртов и др. На первом этапе на Земле образовались простые органические соединения, при их усложнении – разные биополимеры, многомолекулярные коацерваты и надмолекулярные микросферы. Позднее появилась протоклетка и, наконец, прокариоты – ближайшие предки всех ныне живущих организмов [11, 13, 18, 46]. Концепция химической эволюции поддерживается вескими аргументами, включая экспериментальные. Правда, она не дает ответа на вопросы: что же представляла собою протоклетка, какие химические реакции вынудили атомы сформировать сложную систему взаимодействующих молекул, каким образом произошел качественный скачок от неживого к живому и др.

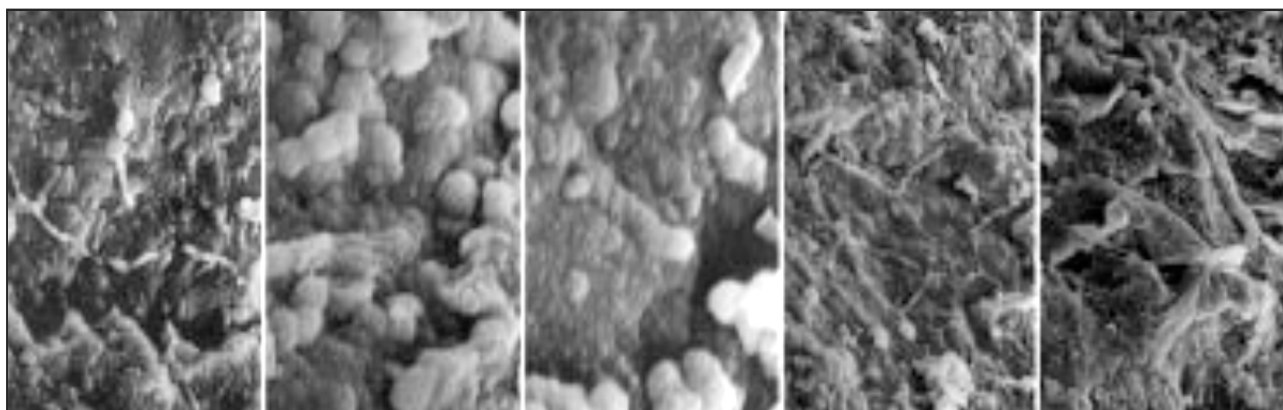
Представители альтернативной версии (гипотеза панспермии) склоняются к тому, что бактерии были занесены на Землю из космоса под давлением солнечных лучей, с астероидами и, в первую очередь, углистыми метеоритами, богатыми различными органическими веществами. Обратим внимание, что панспермия не затрагивает появления жизни как таковой, а лишь указывает на происхождения земной жизни. Тем не менее, в течение XX века одни ученые ее принимали, другие критиковали и опровергали. Сторонником панспермии был мыслитель и геохимик В.И.Вернадский (1863-1945), противником – биолог и биохимик А.И.Опарин (1894-1980). С развитием астробиологии, биохимии и молекулярной палеонтологии, эффективным исследованием различных метеоритов, упавших на Землю в разное время в различных местах, интерес к ней продолжает возрастать (рис. 1).



А



Б



В

Рис. 1. Сканирующая электронная микроскопия: А – гипотетические бактерии в метеорите ALH 84001 (скан-микрофото Rhawn, Schild); Б – фрагмент метеорита Оргэй, на котором видны микрофоссилии колоний нитчатых бактерий (скан-микрофото R.B.Ноover); В – кокковидные и нитчатые цианобактерии и грибы из метеорита Ефремовка (скан-микрофото А.Ю.Розанова).

В марсианском метеорите ALH 84001, упавшем в Антарктиде 13 тыс. лет назад, D.S.МакКау et al. [30] обнаружили палочковидные структуры размером 0,1 мкм, напоминающие окаменелые бактерии. Одновременно идентифицировали полиароматические гидрокарбонаты, которые появляются при распаде мертвых

микроорганизмов, кристаллы карбонатов, сульфидов и микрочастицы магнетита, содержащиеся у бактерий и животных. Как и следовало ожидать, сообщение было воспринято неоднозначно. По мнению оппонентов, артефакты не являются окаменевшими бактериями, поскольку в малом объеме не могут разместиться

молекулы ДНК и РНК. Между тем, внутри метеоритов хондритного типа Alais, Ivuna и Orguei сотрудник НАСА астробиолог R.B.Hoover [26] выявил множество структур, расцененных как цианобактерии. Эти работы перепроверила независимая группа палеонтологов, руководимых А.Ю.Розановым, и подтвердила подлинность выводов [3, 14]. Кроме того, в матрице метеорита Murchison, разбившегося в Австралии в 1969 году, они констатировали присутствие не только микроструктур, похожих на современных цианобактерий рода *Gloeocapsa* – вместе с ними просматривались нитчатые формы, сходные с низшими грибами, сохранившие даже детали своего клетчатого строения. Кокковидные и нитчатые морфотипы содержались также в метеорите Ефремовка, найденном в 1962 году в Казахстане [14]. Проанализировав все приведенные факты, А.Ю.Розанов предположил, что бактерии и низшие грибы существуют за пределами Земли, хотя его мнение разделяют не все специалисты. Внутри метеорита Murchison многими исследователями распознаны аланин, валин, саркозин, глютаминовая кислота, большое количество глицина и жирные кислоты, часть которых встречается

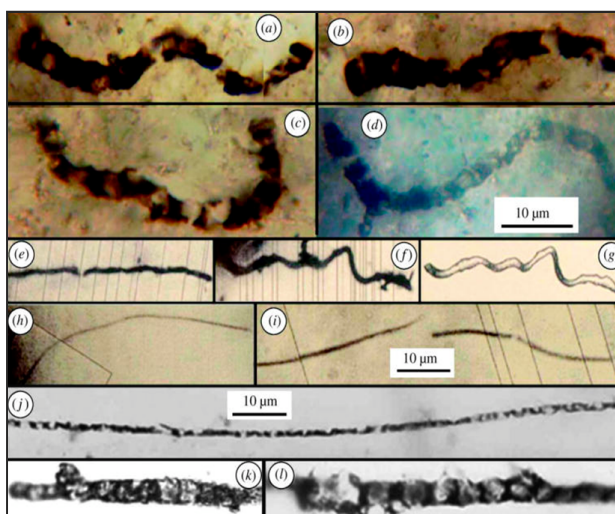
в лунном грунте. Z.Martins et al. [29] нашли в этом метеорите пуриновые и пиримидиновые соединения, и по соотношению изотопов углерода в урациле и ксантине сделали вывод об их внеземном происхождении. Из этого сообщения вытекает важное следствие – распространенные в космосе аминокислоты и нуклеиновые основания могли привноситься на Землю, где индуцировали формирование генетического кода с последующим переходом к ДНК- РНК- белковой жизни. На основании многочисленных исследований J.Rhawn et al. [34, 35] пришли к заключению, что на Землю, помимо бактерий и вирусов, был занесен уже готовый генетический код, чем объясняется его универсальный характер у архебактерий, цианобактерий, водорослей и вирусов. Несмотря на наличие в метеоритах органических веществ, аналогичных таковым на Земле, и структур, удивительно схожих с земными бактериями, отдельные российские и зарубежные специалисты их не воспринимают. Они аргументируют свое несогласие тем, что на Земле известны абиогенные процессы, порождающие такие бактериеподобные конструкции.



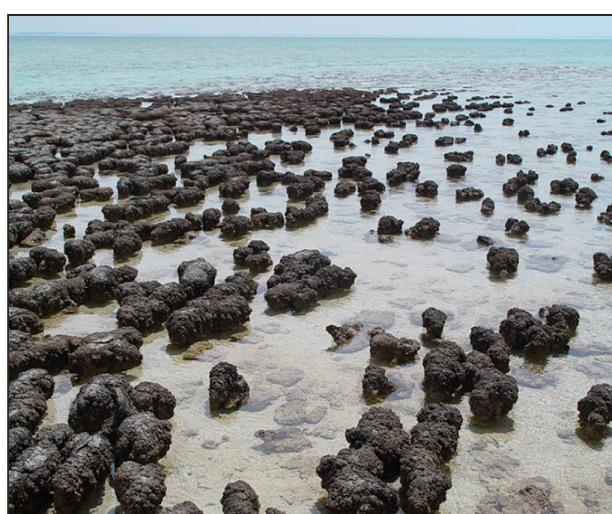
А



Б



В



Г

Рис. 2. Сканирующая электронная микроскопия: А – микрофоссилии в кремнистом сланце (сканмикрофото Л.Маргелис); Б – микрофоссилии в некоторых фациях (сканмикрофото Л.Маргелис); В – остатки древнейших архейских бактерий из Южной Африки (сканмикрофото J.W.Schopf); Г – современные строматолиты в заливе Шарк, Западная Австралия (русская Википедия).

Время заселения Земли прокариотами, то есть, регистрация следов жизни, определено в древних породах с помощью палеонтологических и геологических данных. По концепции О.Г.Сорохтина и соавт. [16, 17] ранняя докембрийская Земля была сравнительно холодной, однородной, не имела геосфер и, судя по породам возрастом свыше 4 млрд лет [32], была безжизненной. Однако спустя 600 млн лет в архее (около 4-2,6 млрд лет тому) началась дифференцировка земного вещества, вызвавшая формирование железного ядра, силикатной мантии и земной коры. С началом же дегазации мантии, в атмосферу, ранее состоящую из инертных и благородных газов, начал поступать водяной пар, углерод, азот, сероводород, аммиак, серный и другие газы, образовавшие горячую восстановительную углекислотно-азотно-метановую атмосферу. После падения ее температуры ниже +100°C водяной пар начал конденсироваться: сначала образовались мелкие дождевые лужицы, а через 500-700 млн лет – неглубокие океаны. Именно в мелких лагунах и гидротермах 3,5 млрд лет тому распространились первые земляне – прокариотные сообщества [8, 15, 16, 17, 40]. Некоторые авторы временем их появления называют 3,8 млрд лет [1, 2], но находки окаменевших бактерий в кварцитах данного возраста (формации Исуа, Гренландия) вызывают сомнения [21, 22, 23]. Об огромном эволюционном шаге в начале архея свидетельствуют такие формы жизни (рис. 2), как микрофоссилии (окаменевшие бактерии в виде агрегатов и колоний размером от 4-5 до 30-45 мкм), молекулярные биомаркеры (легкие изотопы С и S, кероген и пр.) и строматолиты (сложно устроенные остатки цианобактериальных матов), сопоставимые с современными бактериями, биопленками и цианобактериальными матами [1, 2, 6, 8, 11, 31, 38, 42, 44]. Отметим, что диагностика ископаемых бактерий является не простой задачей. С одной стороны, они редко выявляются, часто разрушены или похожие на одноклеточные грибы, эукариоты и кристаллы. С другой стороны, требуется точная датировка места их пребывания. Все указанные выше наземные биомаркеры обнаружены (рис. 2) в древних осадочных породах системы Свазиленд близ Барбертрона (Южная Африка) и в западной Австралии [8, 38, 42]. О.Г.Сорохтин и соавт. [17] и К.О.Stetter [40] предполагают, что первыми появились на Земле археобактерии. Они имели различную морфологию, могли восстанавливать углекислый газ и серу, окислять водород, выделять сероводород и метан и, не образуя кислород, создавать из неорганических веществ органические. Иначе, выполняли роль первичных продуцентов в аноксигенных экологических нишах. По мнению Г.А.Заварзина [4] и С.Woese [46] в дальнейшем археобактерии эволюционировали самостоятельно. Сравнение архейских микроструктур со структурами, которые формируют современные цианобактерии, позволяет рассматривать древних прокариотов как дифференцированное, морфологически разнообразное сообщество, в котором 2,2-2 млрд лет назад доминировали цианобактерии *Nostocales*, *Chroococcales*, *Oscillatoriales* и пр. [2, 9, 12,

25]. С появлением первых бактерий с генофором в виде кольцевой молекулы ДНК на Земле установилась прокариотная биосфера продолжительностью 1 млрд лет [4, 6]. Используя в качестве источника энергии солнечный свет, фотосинтезики, включая цианобактерии, из воды и углекислоты синтезировали органическое вещество и выделяли в атмосферу молекулярный кислород. Сначала он связывался с неокисленными компонентами литосферы – железом и другими металлами, поэтому биосфера оставалась преимущественно анаэробной. Примерно 2 млрд лет назад в ней быстро увеличилась концентрация кислорода и образовалась кислородная атмосфера, что привело к появлению оксидобактерий. Изменение среды обитания жизнедеятельностью прокариот обеспечило переход от геохимического к биогеохимическому круговороту веществ. При этом ведущим стал цикл органического углерода, которого было много и, главное, способного создавать миллионы растворимых в воде органических соединений. С ним были сопряжены циклы кислорода, азота, фосфора, серы и железа [4, 5]. После выделения у Земли железного ядра форсировались конвекционные течения в мантии, тектоническая активность литосферы, уменьшилось содержание углекислого газа (продукта питания фотосинтетиков), произошли другие перемены [16, 17]. В итоге одни архейские цианобактериальные сообщества, в первую очередь те, кто не выработал механизмов защиты от токсичного кислорода, стали разрушаться, другие адаптировались к нему, формируя смешанные прокариотно-эукариотные сообщества [12]. Так началось селективное преимущество, экспансия и эволюция эукариот. J.J.Brocks et al. [24], найдя в архейских породах продукты разложения эукариотических стероидов, поспешили заверить, что первая эукариотная клетка появилась 2,7 млрд лет тому. Позже выяснилось, что их образцы были загрязнены [33]. Наиболее убедительные палеонтологические останки эукариотных клеток обнаружены только в породах возрастом 1-1,4 млрд лет. Согласно популярной ныне симбиотической теории, хорошо обоснованной совокупностью молекулярно-генетических, цитологических и иных данных, эукариотная клетка, давшая начало всем эукариотам, произошла в результате интеграции первоначально независимых нескольких прокариот с оксидобактериями. Прокариоты утрачивали способность к фотосинтезу, а оксидобактерии трансформировались в митохондрии и хлоропласты с небольшими ДНК-геномами. Но по поводу природы клетки-хозяина, происхождения цитоплазмы и ядра единого согласия нет. Свободноживущей формой митохондрий Л.Маргелис [11] называет аэробную бактерию, имеющую цикл Кребса и соединившуюся с анаэробным прокариотом. По мнению T.Vellai et al. [41] митохондрии появились вследствие эндосимбиоза древних граммотрицательных альфа-фиолетовых фотосинтезирующих эубактерий с археобактериями. M.F.Dolan et al. [25] полагают, что эукариотическая клетка сформировалась в процессе слияния термофильной археобактерии с подвижной эубактерией. А.В.Марков [12] считает предком эукариот целое про-

кариотное сообщество, состоящее из анаэробных гетеротрофов (археобактерий), аэробных эубактерий и анаэробных фотосинтетиков (цианобактерий). Каждый из членов сообщества получает от такого симбиоза прямую выгоду: цианобактерии и археобактерии избавляются от излишков токсичного кислорода, археобактерии и аэробные эубактерии получают необходимую для питания органику. Более того, с переходом к внутриклеточному симбиозу эубактерии (будущие митохондрии и пластиды) переводят свои геномы «под защиту» репарационных систем клетки-хозяина (археобактерии). Возможно, это стимулировало быстрый переход большинства митохондриальных и пластидных генов в ядро. К настоящему времени симбиотическая теория является общепризнанной. Тем не менее, О.Г.Кусакин и А.Л.Дроздов [9] приводят против нее много возражений. Например, ДНК митохондрий содержит интроны и имеет линейную форму, чего не наблюдается у бактерий, нередко в ней закодирована только часть белков, а остальные – в ДНК ядра и т.д. В процессе эволюции эукариотной клетки появились первые многоклеточные организмы с дифференцированными клетками: 1,2 млрд лет назад – первые водоросли, 1-0,7 млрд лет – морские беспозвоночные, 410-420 млн лет – первые наземные растения, 545-590 млн лет – первые животные [19, 20, 39]. Таким образом, благодаря древней прокариотной биосфере на современной Земле в сложных биогеоценозах существуют и взаимодействуют, помимо бактерий, грибов и вирусов, 860000 видов насекомых, 350000 – растений, 8600 – птиц и 3200 – млекопитающих.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ископаемые бактерии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах / М.М.Астафьева [и др.]. М.: ПИН РАН, 2011. 171 с.
2. Бактериальная палеонтология / под ред. А.Ю.Розанова. М.: ПИН РАН. 2002. 188 с.
3. Бактериальная палеонтология и исследования углистых метеоритов / Л.М.Герасименко [и др.] // Палеонтол. журн. 1999. №4. С.103–125.
4. Заварзин Г.А. Становление биосферы // Вестник РАН. 2001. Т.71, №11. С.988–1001.
5. Заварзин Г.А., Колотилова Н.Н. Введение в природоведческую микробиологию. М.: Университет, 2001. 256 с.
6. Заварзин Г. А. Особенности эволюции прокариот // Эволюция и биоценоотические кризисы / под ред. Л.П.Татарнинова, А.П.Расницына. М.: Наука, 1987. С.144–158.
7. Звягинцев И.С. Микроорганизмы в вечной мерзлоте // Усп. микробиол. 1992. Вып.25. С.3–27.
8. Крылов И.Н. На заре жизни. М.: Наука, 1972. 104 с.
9. Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Ч.1. СПб.: Наука, 1994. 272 с.
10. Лысенко С.В. Действие глубокого вакуума на микроорганизмы // Усп. микробиол. 1981. Вып.16. С.231–253.
11. Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки: пер. с англ. М.: Мир, 1983. 351 с.
12. Марков А.В. Проблема происхождения эукариот // Палеонтол. журн. 2005. №2. С.3–12.
13. Опарин А.И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М.: Наука, 1968. 174 с.
14. Розанов А.Ю. Цианобактерии и, возможно, низшие грибы в метеоритах // Соросовский образов. журн. 1999. №11. С.61–65.
15. Сергеев В.Н. Цианобактериальные сообщества на ранних этапах эволюции биосферы // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы / под ред. А.Ю.Розанова. М.: Наука, 1993. С.254–265.
16. Сорохтин О.Г., Ушаков С.А. Глобальная эволюция Земли. М.: МГУ, 1991. 446 с.
17. Сорохтин О.Г., Чилингар Дж.В., Сорохтин Н.О. Теория развития Земли: происхождение, эволюция и трагическое будущее. М.: ИКИ, 2010. 752 с.
18. Фокс С., Дозе К. Молекулярная эволюция и возникновение жизни: пер. с англ. М.: Мир, 1975. 374 с.
19. Яковлев Г.П., Челомбитко В.А. Ботаника: учебник для вузов. СПб.: СпецЛит, СПбХФА, 2001. 680 с.
20. Bonner J.T. The origins of multicellularity // Integr. Biol. 1998. Vol.1, Iss.1. P.27–36.
21. Questioning the evidence for Earth's oldest fossils / M.D.Brasier [et al.] // Nature. 2002. Vol.416, №6876. P.76–81.
22. Critical testing of Earth's oldest putative fossil assemblage from the ~3,5 Ga Apex chert, Chinaman Creek, Western Australia / M.D.Brasier [et al.] // Precambrian Res. 2005. Vol.140, №1. P.55–102.
23. Microfossil-like objects from the Archaean of Greenland: a cautionary note / D.Bridgwater [et al.] // Nature. 1981. Vol.289, №5743. P.51–53.
24. Archean molecular fossils and the early rise of eukaryotes / J.J.Brocks [et al.] // Science. 1999. Vol.285, №5430. P.1033–1036.
25. Motility proteins and the origin of the nucleus / M.F.Dolan [et al.] // Anat. Rec. 2002. Vol.268, №3. P.290–301.
26. Hoover R.B. Meteorites, Microfossils, and Exobiology // Instruments, Methods, and Missions for the Investigation of Extraterrestrial Microorganisms / R.B.Hoover, editor. Proc. of SPIE, 1998. Vol.3111. P.115–136.
27. Characterization of aerosolized bacteria and fungi from desert dust events in Mali, West Africa / C.A.Kellogg [et al.] // Aerobiologia. 2004. Vol.20. P.99–110.
28. *Methanopyrus kandleri*, gen. and sp. nov. represents a novel group of hyperthermophilic methanogens, growing at 110°C / M.Kurr [et al.] // Arch. Microbiol. 1991. Vol.156, Iss.4. P.239–247.
29. Extraterrestrial nucleobases in the Murchison meteorite / Z.Martins [et al.] // Earth Planet. Sci. Lett. 2008. Vol.270. P.130–136.
30. Search for Past Life on Mars: Possible Relic Biogenic Activity in Martian Meteorite ALH84001 / D.S.McKay [et al.] // Science. 1996. Vol.273, №5277. P.924–930.
31. Nisbet E.G., Fowler C.M.R. Archaean metabolic evolution of microbial mats // Proc. Biol. Sci. 1999. Vol.266, №1436. P.2375.

32. Neodymium-142 Evidence for Hadean Mafic Crust / J.O'Neil [et al.] // *Science*. 2008. Vol.321, №5897. P.1828–1831.
33. Reassessing the first appearance of eukaryotes and cyanobacteria / B.Rasmussen [et al.] // *Nature*. 2008. Vol.455, №7216. P.1101–1104.
34. Rhawn J. The First Earthlings, Interplanetary Extra Terrestrial Horizontal Gene Transfer, Eukaryogenesis and Mitochondria Metamorphosis // *J. Cosmology*. 2009. Vol.1. P.100–150.
35. Rhawn J., Schild R. Panspermia, Genetics, Microbes and Viral Visitors From the Stars // *J. Cosmology*. 2010. Vol.5. P.1616–1670.
36. Extremophiles 2002 / M.Rossi [et al.] // *J. Bacteriol.* 2003. Vol.185, №13. P.3683–3689.
37. Sand W. Microbial life in geothermal waters // *Geothermics*. 2003. Vol.32, №4–6. P.655–667.
38. Schopf J.W. Fossil evidence of Archaean life // *Phil. Trans. R. Soc. B*. 2006. Vol.361, №1470. P.869–885.
39. Lower Cambrian vertebrates from south China / D.-G.Shu [et al.] // *Nature*. 1999. Vol.402, №6757. P.42–46.
40. Stetter K.O. Hyperthermophiles in the history of life // *Ciba Found. Symp.* 1996. Vol.202. P.1–10.
41. Vellai T., Takacs K., Vida G. A new aspect to the origin and evolution of eukaryotes // *J. Mol. Evol.* 1998. Vol.46, №5. P.499–507.
42. Walsh M.M. Microfossils and possible microfossils from the Early Archean Onverwacht Group, Barberton Mountain Land, South Africa // *Precambrian Res.* 1992. Vol.54, №2. P.271–293.
43. Microorganisms cultured from stratospheric air samples obtained at 41 km / M.Wainwright [et al.] // *FEMS Microbiol. Lett.* 2003. Vol.218, №1. P.161–165.
44. Extracellular polymeric substances as biomarkers in terrestrial and extraterrestrial materials / F.Westall [et al.] // *J. Geophys. Res.* 2000. Vol.105, №10. P.24511–24527.
45. Whitman W. B., Coleman D.C., Wiebe W.J. Prokaryotes: the unseen majority // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1998. Vol.95, №12. P.6578–6583.
46. Woese C. The universal ancestor // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1998. Vol.95, №12. P.6854–6859.

REFERENCES

1. Astafeva M.M., Gerasimenko L.M., Geptner A.R., Zhegallo E.A., Zhmur S.I., Karpov G.A., Orleanskiy V.K., Ponomarenko A.G., Rozanov A.Yu., Sumina E.L., Ushatinskaya G.T., Hoover R., Shkol'nik E.L. *Iskopaemye bakterii i drugie mikroorganizmy v zemnykh porodakh i astromaterialakh* [Fossil bacteria and other microorganisms in ground terrestrial rock and astromaterial]. Moscow: PIN RAN; 2011.
2. Rozanov A.Yu., editor. *Bakterial'naya paleontologiya* [Bacterial paleontology]. Moscow: PIN RAN; 2002.
3. Gerasimenko L.M., Hoover R.B., Rozanov A.Y., Zhegallo E.A., Zhmur S.I. *Paleontological Journal* 1999; 33(4):439–459.
4. Zavarzin G.A. *Vestnik Rossiyskoy Akademii Nauk* 2001; 71(11):988–1001.

5. Zavarzin G.A., Kolotilova N.N. *Vvedenie v prirodovedcheskuyu mikrobiologiyu* [Introduction to the natural history microbiology]. Moscow: Universitet; 2001.
6. Zavarzin G.A. *Osobennosti evolyutsii prokariot. V knige: L.P.Tatarinov, A.P.Rasnitsyn (red.). Evolyutsiya i biotsenoticheskie krizisy* [The features of prokaryotic evolution. In: Tatarinov L.P., Rasnitsyn A.P., editors. Evolution and biocenotic crises]. Moscow: Nauka; 1987.
7. Zvyagintsev I.S. *Uspekhi mikrobiologii* 1992; 25:3–27.
8. Krylov I.N. *Na zare zhizni* [At the dawn of life]. Moscow: Nauka; 1972.
9. Kusakin O.G., Drozdov A.L. *Filema organicheskogo mira* [Phylema of the living things]. St. Petersburg: Nauka; 1994.
10. Lysenko S.V. *Uspekhi mikrobiologii* 1981; 16:231–253.
11. Margelis L. *Rol' simbioza v evolyutsii kletki* [The role of symbiosis in the evolution of cells]. Moscow: Mir; 1983.
12. Markov A.V. *Paleontological Journal* 2005; 39(2):109–116.
13. Oparin A.I. *Zhizn', ee priroda, proishozhdenie i razvitie*. [Life, its nature, origin and development]. Moscow: Nauka; 1968.
14. Rozanov A.Yu. *Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal* 1999; 11:61–65.
15. Sergeev V.N. *Tsianobakterial'nye soobshchestva na rannikh etapakh evolyutsii biosfery. V knige: Rozanov A.Yu. (red.). Problemy doantropogennoy evolyutsii biosfery* [Cianobacterial communities at early stages of biosphere evolution. In: Rozanov A.Yu., editor. The problems of preantropogenic evolution of biosphere]. Moscow: Nauka; 1993. pp.254–265.
16. Sorokhtin O.G., Ushakov S.A. *Global'naya evolyutsiya Zemli* [Global Evolution of the Earth]. Moscow: MGU; 1991.
17. Sorokhtin O.G., Chilingar J.V., Sorokhtin N.O. *Teoriya razvitiya Zemli: proiskhozhdenie, evolyutsiya i tragicheskoe budushchee* [The theory of Earth development: origin, evolution and tragic future]. Moscow: IKI; 2010.
18. Fox S.W., Dose K. *Molekulyarnaya evolyutsiya i vozniknovenie zhizni* [Molecular evolution and the origin of life]. Moscow: Mir; 1975.
19. Yakovlev G.P., Chelombit'ko V.A. *Botanika* [Botany]. St. Petersburg; 2001.
20. Bonner J.T. The origins of multicellularity. *Integr. Biol.* 1998;1(1):27–36.
21. Brasier M.D., Green O.R., Lindsay J.F., McLoughlin N., Steele A., Stoakes C. Critical testing of Earth's oldest putative fossil assemblage from the ~3,5 Ga Apex chert, Chinaman Creek, Western Australia. *Precambrian Res.* 2005; 140(1):55–102.
22. Brasier M.D., Owen R. Green, Jephcoat A.P., Kleppe A.K., Van Kranendonk M.J., Lindsay J.F., Steele A., Grassineau N.V. Questioning the evidence for Earth's oldest fossils. *Nature* 2002; 416(6876):76–81.
23. Bridgwater D., Allaart J.H., Schopf J.W., Klein C., Walter M.R., Barghoorn E.S., Strother P., Knoll A.H., Gor-

man B.E. Microfossil-like objects from the Archaean of Greenland: a cautionary note. *Nature*. 1981; 289(5743):51–53.

24. Brocks J.J., Logan G.A., Buick R., Summons R.E. Archean molecular fossils and the early rise of eukaryotes. // *Science* 1999; 285(5430):1033–1036.

25. Dolan M.F., Melniksky H., Margulis L., Kolnicki R. Motility proteins and the origin of the nucleus. *Anat. Rec.* 2002; 268(3):290–301.

26. Hoover R.B. Meteorites, Microfossils, and Exobiology. In: Hoover R.B., editor. Instruments, Methods, and Missions for the Investigation of Extraterrestrial Microorganisms. *Proc. of SPIE* 1998; 3111:115–136.

27. Kellogg C.A., Griffin D.W., Garrison V., Peak K., Royall N., Smith R.R., Shinn E.A. Characterization of aerosolized bacteria and fungi from desert dust events in Mali, West Africa. *Aerobiologia* 2004; 20: 99–110.

28. Kurr M., Huber R., König H., Jannasch H.W., Fricke H., Trincone A., Kristjansson J.K., Stetter K.O. *Methanopyrus kandleri*, gen. and sp. nov. represents a novel group of hyperthermophilic methanogens, growing at 110°C. *Arch. Microbiol.* 1991; 156(4):239–247.

29. Martins Z., Botta O., Fogel M.L., Sephton M.A., Glavin D.P., Watson J.S., Dworkin J.P., Schwartz A.W., Ehrenfreund P. Extraterrestrial nucleobases in the Murchison meteorite. *Earth Planet. Sci. Lett.* 2008; 270:130–136.

30. McKay D.S., Gibson, E.K.Jr, Thomas-Keprta T., Vali K.L., Romanek H., Clemett C.S., Chiller X.D., Maechling C.R., Zare R.N. Search for Past Life on Mars: Possible Relic Biogenic Activity in Martian Meteorite ALH84001. *Science* 1996; 273(5277):924–930.

31. Nisbet E.G., Fowler C.M.R. Archaean metabolic evolution of microbial mats. *Proc. Biol. Sci.* 1999; 266(1436):2375.

32. O'Neil J., Carlson R.W., Francis D., Stevenson R.K. Neodymium-142 Evidence for Hadean Mafic Crust. *Science* 2008; 321(5897):1828–1831

33. Rasmussen B., Fletcher I.R., Brocks J.J., Kilburn M.R. Reassessing the first appearance of eukaryotes and cyanobacteria. *Nature* 2008; 455(7216):1101–1104.

34. Rhawn J. The First Earthlings, Interplanetary Extra

Terrestrial Horizontal Gene Transfer, Eukaryogenesis and Mitochondria Metamorphosis. *J. Cosmology* 2009; 1:100–150.

35. Rhawn J., Schild R. Panspermia, Genetics, Microbes and Viral Visitors from the Stars. *J. Cosmology* 2010; 5:1616–1670.

36. Rossi M., Ciaramella M., Raffaele C., Pisani F.M., Moracci M., Bartolucci S. Extremophiles 2002. *J. Bacteriol.* 2003; 185(13):3683–3689.

37. Sand W. Microbial life in geothermal waters. *Geothermics* 2003; 32(4-6):655–667.

38. Schopf J.W. Fossil evidence of Archaean life. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 2006; 361(1470):869–885.

39. Shu D.-G., Luo H.-L., Morris S.C., Zhang X.-L., Hu S.-X., Chen L., Han J., Zhu M., Li Y., Chen L.-Z. Lower Cambrian vertebrates from south China. *Nature* 1999. 402 (6757):42–46.

40. Stetter K.O. Hyperthermophiles in the history of life. *Ciba Found. Symp.* 1996; 202:1–10.

41. Vellai T., Takacs K., Vida G. A new aspect to the origin and evolution of eukaryotes. *J. Mol. Evol.* 1998; 46(5):499–507.

42. Walsh M.M. Microfossils and possible microfossils from the Early Archean Onverwacht Group, Barberton Mountain Land, South Africa. *Precambrian Res.* 1992; 54(2):271–293.

43. Wainwright M., Wickramasinghe N.C., Narlikar J.V., Rajaratnam P. Microorganisms cultured from stratospheric air samples obtained at 41 km. *FEMS Microbiol. Lett.* 2003; 218(1):161–165.

44. Westall F., Steele A., Toporski J., Walsh M., Allen C., Guidry S., McKay K., Gibson E., Chafetz H. Extracellular polymeric substances as biomarkers in terrestrial and extraterrestrial materials. *J. Geophys. Res.* 2000; 105(10): 24511–24527.

45. Whitman W.B., Coleman D.C., Wiebe W.J. Prokaryotes: the unseen majority. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 1998; 95(12):6578–6583.

46. Woese C. The universal ancestor. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 1998; 95(12):6854–6859.

Поступила 18.03.2014

Контактная информация

Виктор Моисеевич Катола,

кандидат медицинских наук, ведущий научный сотрудник,

Институт геологии и природопользования Дальневосточного отделения РАН,

675000, г. Благовещенск, пер. Речной, 1.

E-mail: katola-amur@list.ru

Correspondence should be addressed to

Viktor M. Katola,

MD, PhD, Leading staff scientist,

Institute of Geology and Nature Management of Far Eastern Branch RAS,

1 Relochniy Lane, Blagoveshchensk, 675000, Russian Federation.

E-mail: katola-amur@list.ru