

Становление функциональных особенностей цианобактерий на путях их сопряжённой эволюции с биосферой

© 2010. Е. М. Панкратова, д.б.н., профессор,
Вятская государственная сельскохозяйственная академия,
e-mail: n-mflora@rambler.ru

Акцентируется внимание на функционально-морфологических особенностях цианобактерий, связанных с условиями их появления и жизни в составе биосферы 4,5 млрд. лет назад в первородном океане как продуцентов цианобактериальных комплексов (плёнок). Экстремальные условия обитания приводили к возникновению и развитию уникальных физиологических и биохимических свойств цианобактерий, сохранивших их в условиях современной биосферы. Формирование новых функций у фототрофного партнёра комплекса вызвало изменения в составе эукариотных спутников (редуцентов и консументов) комплекса, продолжив жить как единый организм. Предлагается писать термин «цианобактерии» через дефис. Рассматривается результативность функционирования цианобактерий в современных почвах в виде самоорганизованных систем и симбиозов.

The main attention is paid to functional-morphological peculiarities of cyanobacteria, they are connected with the conditions of cyanobacteria's appearing in life and structure of biosphere 4,5 billions years ago in the primeval ocean as producers of cyanobacteria films. Extreme conditions caused appearing and development of unique physiological and biochemical properties of cyanobacteria that provided their preserving in the conditions of the contemporary biosphere. Formation of new functions of the phototrophic partner of the complex caused changes in the structure of their eukaryote partners (reducers and consumers) of the complex that continued living as one organism. It is supposed that the term 'cyano-bacteria' should be written in hyphen. Results of cyano-bacteria functioning in the form of self-organized systems and symbioses in contemporary soils are considered.

Ключевые слова: эволюция биосферы, цианобактериальные комплексы, физиология, биохимия, адаптация, симбиотические связи

Key words: biosphere evolution, cyano-bacteria complexes, physiology, biochemistry, adaptation, symbiotic relations

Введение

Цианобактерии (ЦБ) привлекают пристальное внимание, особенно с середины XX века, микробиологов, физиологов, цитологов, биохимиков, генетиков и исследователей общепланетарных процессов. Ссылки на результаты этих работ можно найти у философов, космофизиков и астрономов. Повышенный интерес объясняется по крайней мере двумя причинами. Прежде всего тем, что ЦБ стояли у истоков жизни на Земле, и этот факт доказан палеонтологической летописью, они принимали участие в развитии первичной биосферы. Кроме того, вызывает удивление бессмертие ЦБ. Зародившись на Земле 3–4 млрд. лет назад, они успешно проществовали до нашего летоисчисления, заставляя иногда озадаченно констатировать их массовое развитие в современных экотопах, где они могут вести себя как агрессоры-экстремалы. Самое сложное, касательно ЦБ, сводится к следующему. Земля как космическое тело возникла 4,6 млрд. лет назад. Такая оценка

является сегодня общепризнанной [1]. Существование ЦБ чётко датировано 3,5 млрд. лет назад в составе уже сложно организованной биосферы. Значит, за немислимо короткое время после образования Земли как планетного тела эти организмы обрели функции, позволявшие им стабильно существовать в невероятно трудных условиях: полной незащищённости от жёсткой радиации, чрезвычайной сейсмичности, перепадов температур и давлений в газовой атмосфере, очень далекой по составу от современной. Каким образом они выживали и выжили? Каким образом пережили и дальнейшие исторические бифуркации при развитии биосферы? То есть в чём секреты жизнеспособности ЦБ, каков характер эволюции, приведший эти организмы к беспрецедентной устойчивости в веках и современных биотопах? История становления функциональных особенностей и последующая эволюция этих микроорганизмов неотделимы от геологической истории планеты. Настоящее и будущее любого организма зависит от прошлого. Эту степень зависимости

называют «памятью». Конечно, это абстрактное понятие, но оно иногда оказывается хорошей интерпретацией многих процессов.

Автор делает попытку свести воедино космогеологические данные, в эпоху, соответствующую палеонтологическим находкам этих организмов; проследить возникновение основных функций и связей; обрисовать специфику сопряжённости их эволюции с биосферной системой тех эонов и, наконец, высказать гипотезы, объясняющие их жизнедеятельность. Автор заведомо отдаёт себе отчёт об объёмности и неполной разрешимости многих вопросов. И тем не менее я надеюсь, что «эмпирическое обобщение» будет полезным. Этим термином принято называть некоторое утверждение, которое не противоречит нашему опыту [1]. Логично предположить, что становление функциональных особенностей ЦБ нужно искать в истоках их развития. Но, прежде чем отправляться в «туманное далеко», к началу всех начал, необходимо сознаться, что экспериментально проверить (смоделировать) многие домыслы нельзя ни сегодня, ни в будущем. Единственный путь для рационального мышления при реконструкции картин далёкого прошлого – это использование принципа актуализма – стремление отталкиваться от современных аналогов, хотя ясно, что на заре нашей планеты существовали другие условия, которые ныне совершенно немыслимы. И все же другого пути нет. Гротескно, но принцип Чарльза Лайеля «Настоящее есть ключ к прошлому» лежит в основе каждого исследования.

В предлагаемой работе не рассматриваются гипотезы, связанные с происхождением жизни. Вслед за математиком, экологом широкого профиля Н. Н. Моисеевым [1] приходится констатировать, что, несмотря на огромные достижения науки XX столетия, она, как и во времена В. И. Вернадского, беспомощна в своих попытках открыть завесу над важнейшей земной тайной – тайной жизни. Эта тайна, как и много лет назад, остаётся уделом гипотез, не подкреплённых достаточно надёжным эмпирическим материалом. «... Этот «проклятый вопрос» о происхождении живого из неживого на протяжении истории не только биологии, но и естествознания, будучи его эпицентром, так и продолжает крутиться, обретая лишь новые аспекты» [2, стр. 43]. Следует неоптимистический вывод, что с помощью тех средств познания, которыми наука располагала в конце второго тысячелетия, проблема, видимо, неразрешима.

Настоящая работа имеет целью показать, что физиолого-биохимические свойства, присущие современным ЦБ, сформировались сопряжённо с эволюцией биосферы. В эту рабочую гипотезу вкладываются собственные многолетние исследования автора по экологии, биологии, физиолого-биохимическим особенностям преимущественно азотфиксирующих ЦБ. Причины уникального своеобразия ЦБ, выражающегося в сохранении «доисторической» морфологии и, вопреки дарвиновскому отбору, широкой палитры физиолого-биохимических реакций, сформировавшихся миллиарды лет назад и дошедших до условий современной биосферы, вряд ли к настоящему времени стали более ясными. И все же эти вопросы нуждаются в обсуждении, ибо, как написал Хорган: «Ни одна другая область науки не отягощена так своим прошлым, как эволюционная биология» [3, стр. 187].

Ископаемые – свидетели далекого прошлого

Самым ранним свидетельством жизни на Земле стали докембрийские ископаемые прокариот, найденные в отложениях с возрастом 3,3–3,5 миллиарда (временная шкала архея, второго периода докембрия лежит в интервале 2,5–4,5 млрд. лет) серии Онфервахт зеленокаменного пояса Барбетон Южной Африки и серии Варравува кратона Пилберг Австралии [4].

Есть сообщения и о более древних находках – 3,8 млрд. лет назад в Исуа, Гренландия [4]. Поиски окаменелостей (микрофоссилий) велись по всему свету. Они были найдены около Рихарта в Мавритании, на островах около Канады, в рифейских отложениях Южного Урала, в Восточной Сибири и Анабарском массиве. Было бы опрометчиво и далее перечислять все известные на сегодняшний день более поздние находки, всё равно такой реестр окажется в рамках предложенной работы достаточно эклектичным, ибо возникло совершенно новое направление работ микробиологов – бактериальная палеонтология, результаты которого обобщены в одноименной книге [4]. Общий вывод этого научного направления таков: нахождение ЦБ в эпоху докембрия к концу XX столетия стало непреложным фактом.

Самым прочным из всех существующих средств консервации был, несомненно, раствор кремнезёма, пропитавший клетки и

затвердевший в кремни. Хорошо сохранились фоссилизированные трихомы ЦБ даже с видимыми перегородками между клетками при их фосфатизации.

Останки ЦБ обнаружены в виде окаменевших индивидуумов (что встречается нечасто), окаменевших цианобактериальных плёнок и матов, строматолитов. Обычно фоссилии одиночных экземпляров представлены как пустые отпечатки (иногда с видимым коллапсированным содержимым) в минеральной матрике. Значительно более однозначную для анализа картину представляют биоплёнки, трансформирующиеся в процессе развития в цианобактериальные маты и строматолиты. Биоплёнки – колонии ЦБ, образующие большое количество внеклеточных полимерных веществ, состоящие обычно более чем из одного вида организмов. Цианобактериальный мат представляет собой плотную сложную ткань, сложенную множеством переплетённых нитей трихомных организмов (преимущественно ЦБ), погруженных в слизь, в которую заключены и другие бактерии [5].

Но фокус внимания исследователей сосредоточен на строматолитах, описание которых уже вошло в школьные учебные пособия [6]. Внешний вид современных строматолитов приведён в ранее опубликованной нами работе [7]. Можно кратко подвести итоги этих исследований. Строматолиты (каменные ковры, колонны) – это органоседиментационные структуры, возникшие в результате взаимодействия ЦБ с гетеротрофными бактериями и процессов осадконакопления. ЦБ в строматолитах являлись первичными продуцентами органического вещества.

Окаменелые микрофоссилии изучаются в стандартных петрографических шлифах, в проходящем свете с помощью сканирующего микроскопа. Кроме исследования особенностей морфологии определяются соотношения изотопов, например ^{12}C и ^{13}C (для обнаружения фотосинтеза), и химические биомаркеры распавшихся производных первоначального органического углерода, из которого образуются микроорганизмы.

Определение возраста биоископаемых проведено по древнейшим из известных минералов, где обнаружены микрофоссилии (уран/свинцовым методом, калий/аргоновым, рубидий/стронциевым). Древнейший из известных минералов найден в Австралии – 4,2 млрд. лет. Кстати, возраст метеоритов и собранного лунного грунта варьирует от 4 до 4,5 млрд. лет.

Исследования согласно подтверждают, что обнаруженные фоссилии биологического происхождения принадлежат преимущественно ЦБ и имеют возраст не менее 2,5–3,5 млрд. лет.

Что же удалось узнать об окаменелостях тех периодов? Отмечается, что большинство остатков докембрийских микроорганизмов имеет аналоги среди 5-6 различных современных морфологически сходных организмов с учётом постмортальных преобразований [4]. Традиционно считается, что в докембрии встречаются преимущественно сфероморфные оболочки (иногда с коллапсированным протопластом) кокковидных форм ЦБ и их цисты, чехлы нитчатых, реже – стенки чехлов и нитей. Наиболее уверенно по ископаемым остаткам идентифицируются представители порядков *Chroococales*, *Entophysalidales* и *Oscillatoriales* [4, 8].

К началу начал. В каком мире жили первые цианобактерии

Оперируя столь древним возрастом ЦБ, мы ощущаем необходимость повествования о происхождении Земли и влияния на неё Солнечной системы.

Сведения будут приведены очень кратко и с минимальным обсуждением, так как выходят за рамки компетенции автора-биолога, но с привлечением самых распространённых гипотез, основанных на недавних открытиях, формирующих новый ракурс во взглядах на Солнечную систему. Объём их будет приведён ровно таким, какой может быть полезен для последующих рассуждений об эволюции функциональных особенностей ЦБ. Итак, нам необходимо окунуться в глубины миллиардов лет, чтобы понять условия жизни ЦБ на юной Земле... Гипотеза о происхождении Земли нужна автору для ощущения «логической завершённости» той системы становления ЦБ, которую он конструирует дальше.

Имеется много гипотез о происхождении нашей Солнечной системы и Земли. Мы сочли возможным представить лишь последнюю теорию, связанную с представлением о Большом взрыве (Big Bang). Она основана на том, что вся масса Вселенной была сжата в исходную «каплю» космоса. Неизвестно, в силу каких причин точечное состояние было нарушено и произошло то, что обозначается сегодня словами «Большой взрыв». Согласно сценарию вся наблюдаемая сегодня Вселенная размером в 10 миллиардов световых лет

в несколько долей секунды (10^{-30} – 10^{-35}) расширялась экспоненциально. Разлетаясь, расширяясь во все стороны, материя отодвигала «безбытие», творя пространство и начало отсчёта времени. «Инфляционная эпоха» подошла к концу через микродоли секунды после Большого взрыва, когда единственная сила, действовавшая тогда в пространстве, – единое фундаментальное взаимодействие – распалась на отдельные связи. Концепция Большого взрыва получила подтверждение в связи с тем, что он оставил в космосе своего рода следы – память. Пространство Вселенной оказалось пронизано радиоволнами миллиметрового диапазона, разбегающимися равномерно по всем направлениям. Это «реликтовое излучение Вселенной» и есть приходящий из прошлого след сверхплотного, сверхраскалённого её состояния, когда не было еще ни звёзд, ни туманностей, а материя представляла собой догалактическую плазму. В настоящее время делается попытка моделирования теории Большого взрыва с помощью адронного коллайдера, ускоряющего частицы, состоящие из кварков. Опыт проводится Европейским советом ядерных исследований на границе Швейцарии и Франции. Что из этого получится – увидим.

Ну, а далее нам трудно представить происходящее, тем более что предлагаемые гипотезы исключают (не допускают) возможность любого моделирования из-за неизвестных первичных посылов.

Солнце и сопутствующие ему планеты оказались на периферии своей Галактики (Млечный Путь) в одном из её спиральных рукавов на расстоянии 25 тысяч световых лет от её центра. Всему на Земле несказанно повезло, что мы оказались в глубокой провинции от центра. В конце XX века учёные узнали, как на самом деле выглядит Млечный Путь и что происходит в его центре. Получившееся ошеломительно. Ядро нашей Галактики – место безумной активности, где происходят десятки и сотни взрывов сверхновых звёзд. Между этими распухающими в космосе исполинскими огненными пузырями пышут рентгеновским жаром небольшие чёрные дыры – эти остатки «провалившихся» внутрь себя (коллапсировавших) массивных звёзд раз в 8–10 больше Солнца. «...Все это раскалённое, бешеное, беззвучно грохочущее месиво вдобавок ещё и стремительно вращается...» [9]. Солнечная система оказалась в особом участке Галактики, получившем название Местный Пузырь

(«Local Bubble»), радиусом примерно 100 световых лет. Внутри него плотность межзвездного газа много ниже, чем в окружающем пространстве. Местный Пузырь образовался каких-нибудь 2–5 миллионов лет назад. До его образования Солнце со своими планетами прокладывало себе путь сквозь более плотный газ, а жизнь на Земле уже существовала (и ЦБ, конечно).

Бактериальная палеонтология и филогенетический анализ дали основание для заключения, что возможный срок появления ЦБ имеет реперную отметку – ранний архей [4]. Срок оказался сопоставим с возрастом Земли. Картину изменения условий на Земле, начиная с раннего докембрия – оттуда берёт начало летопись цианобактериальной палеонтологии – до наших дней, придётся рисовать не в художественной манере, например, Карла Брюллова (акварель с точечными мазками и предельно чёткой детализацией объекта), а только в манере крупномазковой живописи, к примеру, Ильи Репина в последние годы его творчества. Кстати, она при созерцании картины требует определённого угла зрения. Ну, что же! Это не явится помехой при обсуждении вынесенной в заголовок рубрики.

И ещё одно упрощение, которое мы вынуждены принять на первых порах при попытке выяснить направления становления физиолого-химических функций ЦБ: мы сознательно будем рассматривать эволюцию этих организмов с позиции аутоэкологии, хотя в последнее время стало совершенно очевидно, что на эволюционном пути ЦБ биологический индивид вряд ли существовал долго. Возоблаждает мнение, что живые организмы появились на Земле сразу в виде экосистемы со структурой первичных продуцентов (роль которых тогда в большинстве случаев выполняли ЦБ), консументов и редуцентов [10]. Очевидно, что существование таких природных экосистем определяется доминантной ролью организма продуцента.

Условия раннеархейского периода частично реконструированы по многим параметрам. За время жизни Земли светимость Солнца увеличилась приблизительно на 37–38% с $2,8 \cdot 10^{33}$ до $3,86 \cdot 10^{33}$ эрг/с. Соответственно этому изменилась и солнечная постоянная: 4,6 млрд. лет назад она была $S \approx 1 \cdot 10^6$ эрг/см²; современное её значение $1,37 \cdot 10^6$ эрг/см². Такое заметное изменение должно было сказаться и на прошлых климатах Земли [11].

Солнце выбрасывало в окружающее пространство длинные огненные рукава –

протуберанцы, что оно делает и сейчас. Разница лишь в том, что Земля в то время не имела озонового слоя атмосферы, защищающего ЦБ от вредного ультрафиолетового излучения. Кроме того, вблизи от Земли регистрировались гамма-вспышки – мощные пучки высокоэнергетических гамма-лучей, во много раз превосходящих энергию рентгеновских лучей. Предполагается, что эти вспышки выбрасывались при столкновении «чёрных дыр», образовавшихся на ранней стадии эволюции Вселенной. (Кстати, они регистрируются и сейчас в самых разных частях небосвода.)

На Землю падали астероиды и метеориты, около неё пролетали кометы и болиды. В начале 1984 г. в Антарктиде были обнаружены осколки самого древнего на данный момент метеорита. Эксперты утверждают, что его падение произошло 4 млрд. лет назад [4]. Пролёт около Земли болидов сопровождался мощными взрывными явлениями, что вызывало землетрясения с сильной ударной волной.

Сама Земля в это время проходила длительный геотектонический этап с периодическими погружениями и подъёмами различных зон, сопровождающимися землетрясениями и извержением бесчисленных вулканов, выбрасывающих лаву и пепел. На Земле постепенно возникли атмосфера и гидросфера – моря, океаны и т. д. Возникли они за счёт дегазации лав, выплавляющихся из верхней мантии Земли при интенсивном вулканизме. Предполагают, что первичная атмосфера Земли могла быть восстановительной и значительно более плотной, чем современная. Для того чтобы представить себе её состав, обычно обращаются к среднему составу газов, выделяющихся при извержении современных вулканов. Пары воды и CO_2 должны были быть основной частью ранней атмосферы. К ним добавлялись H_2S , CO , H_2 , N_2 , CH_4 , NH_3 , HF , HCl , Ar и другие. Среди компонентов, высвобождающихся из земных глубин, могли преобладать метан и аммиак. Свободный кислород не был задан при рождении Земли как небесного тела. Основная масса азота атмосферы выделилась за счет дегазации мантии.

В середине архея возник Мировой океан. При отсутствии атмосферы температура излучающей поверхности была около 15°C . За этот счёт и образовались океаны [4]. Судя по изотопно-кислородным сдвигам в архейских кремнистых сланцах, а также привлекающая теорию разделения вещества Земли по плотности, в результате которого тяжёлые элементы сосредоточились в ядре, а лёгкие

образовали кору, Земля сильно разогрелась. Температура морских вод достигла в архее $70\text{--}90^\circ\text{C}$ [11]. Исследователи сходятся в том, что состав воды в первичном океане был близок к современному. Жизнь возникла в океане, и, по-видимому, первые миллиарды лет она была чисто океанической. Но постепенно, после того как возник озоновый экран, она захватила и значительную часть суши. В любом случае ничего похожего на современные материки ни по форме, ни по местоположению не было.

После того как температура океана в конце архея (2,4 млрд. лет назад) опустилась до $+2\text{--}+8^\circ\text{C}$, последовало резкое похолодание климата, и практически все континенты, объединенные тогда в единый суперконтинент – Моногею, оказались скованными гигантским покровным оледенением (Гуронское оледенение). Толщина ледяного покрывала достигала 2–4 км [4].

Предполагают, что следующее за Гуронским оледенением произошло в сигурийском периоде. Оледенения становились причиной серьёзных земных катастроф, возможно, глобально изменивших биосферу нашей планеты. В позднем рифее и венде наступила новая эпоха оледенений [12].

С наступлением фанерозоя давление земной атмосферы вновь начало подниматься за счёт усиленной генерации кислорода. Вместе с этим поднималась и температура вплоть до наиболее тёплого периода – мезозоя [12, 13].

В настоящее время история развития биосферы датирована достаточно точно и её развитие научно аргументировано развитием ЦБ.

Эколого-актуалистический подход. «Рисковые» цианобактерии

Оставив, возможно, незаслуженно в стороне гипотезу панспермии при обсуждении зарождения жизни на Земле, остановим внимание на возможных способах выживания древних ЦБ и формирования у них свойств, приведших к сохранению этих организмов до настоящего времени. Многие в этом плане позволили сделать ископаемые остатки ЦБ, ископаемые строматолиты, окаменевшие микробные консорциумы – достоверные следы жизни на Земле и единственные точки опоры при анализе существования древних ЦБ.

Начнём с того, что не вызывает сомнений при настоящем уровне знаний о древних ЦБ. Прямые свидетельства показали, что 3,5–2,5

миллиарда лет назад в нижнем протерозое присутствовали почти все основные морфотипы современных ЦБ. Их не так много: формы либо одиночные коккоидные, либо объединённые в микроколонии – агрегаты, склеенные наружными частями оболочек (пальмеллоидное состояние). Для многоклеточной структуры характерной формой является нить-трихом из цилиндрических клеток, очень варьирующих по высоте и диаметру, вплоть до образования на конце нити волоскоподобных клеток [8].

Широкая географическая область распространения ЦБ находилась в межконтинентальных бассейнах прошлого. Современные ЦБ также предпочитают любые солоноводные и пресные водоёмы. Они находятся на поверхности донных отложений, растений и в планктоне, развиваются иногда в массе, вызывая «цветение» водоёмов. Необходимо особо отметить океанический одноклеточный пикопланктон. ЦБ, являющиеся непременной составляющей микробиоты почв, хронологически появились на Земле позже.

По-видимому, первичными поселенцами в воде были фитопланктонные организмы, которые использовали биогены и растворённые газы за счёт осмотрофии. Однако, пассивно паря в толще воды, клетки быстро «выедали» из непосредственного окружающего их слоя все биогены. Поэтому ЦБ нашли выход для движения воды около них в прикреплении к неподвижному субстрату, используя гликокаликс (выделяемую слизь) [6]. Фоссилизированные участки его удалось наблюдать в ископаемом состоянии [5]. Второй способ большего контактирования с водой – это организация плавающих матов – структур, характерных для внутренних водоёмов мезозоя, кроме систем, традиционно считавшихся морскими. Жизнь активно гнездилась в те времена на окраинах континентов, где формировались обширные мелководные бассейны.

Прошлое даёт исходный материал для формирования представлений о реликтовой деятельности (функциях) ЦБ, судя даже по их отпечаткам. Анализ ископаемых остатков показал, что к моменту их окаменения (т. е. 2–3 млрд. лет назад) ЦБ обладали разнообразными сложными физиологическими возможностями.

При чётко выраженном клеточном строении и довольно разнообразной морфологии они имели по крайней мере несколько пигментов – фикобилины, хлорофилл, сцитонемин, каротин, возможно, меланины. Есть серьёзные основания полагать, что первичной функцией

этих пигментов была нейтрализация разрушительной для клетки энергии квантов УФ, беспрепятственно проникающих в те времена сквозь лишённую озонового слоя атмосферу [14].

В начале начал лежал наиболее древний и примитивный серный тип фотосинтеза, использующего в качестве восстановителя водород сероводорода, входящего в состав первичной атмосферы. Можно считать «памятью прошлого» сохранение серного пути фотосинтеза у современных видов ЦБ – *Oscillatoria limnetica*, штаммов pp. *Lyngbya*, *Phormidium* и *Aphonotece* [15], что свидетельствует о более широких возможностях метаболизма ЦБ в анаэробных условиях, чем считалось ранее.

Имеется обширная литература с обзорными публикациями о возникновении оксигенного фотосинтеза у древних прокариот [15]. Для его регистрации использован метод изотопного анализа углерода. Оксигенный фотосинтез у ЦБ был самым выгодным путём для получения энергии.

Фиксация молекулярного азота – процесс восстановительный. Содержание азота в первичной атмосфере было изначально высоким. Следовательно, обстановка была благоприятна для азотфиксации. Современные ЦБ также предпочитают для развития и азотфиксации анаэробные, микроаэробные или микроаэрофильные (где кислорода в среде нет, но он генерируется при фотосинтезе) условия, в силу чего они занимают, например, чеки рисовых полей, характеризующиеся резко восстановительными условиями [16].

Способность к азотфиксации весьма существенна для роли первичных продуцентов. Интересно, что в составе современного пикопланктона олиготрофного океана, соответствующего состоянию биосферы и биоты в прошлом, найдена ЦБ *Synechococcus* sp., оказавшаяся способной к диазотрофии [17].

Выживаемость древних ЦБ, по всей вероятности, обусловлена несколькими причинами. Прежде всего формированием и сохранением в их клетках, как показано выше, разных способов добывания энергии, способности трансформировать обмен веществ синхронно изменяющимся условиям и, пожалуй, самое главное – способности ЦБ использовать в процессе выживания симбиотические связи [18], среди которых на первое место выходят связи с гетеротрофными бактериями, поселяющимися в околклеточной слизи ЦБ.

Одно очевидно, что ЦБ никогда не существовали как самостоятельный организм.

Как показали дальнейшие лабораторные исследования, в слизи ЦБ обнаруживаются обязательные бактериальные спутники, которые придают устойчивость системе и приводят к изменению её функционирования при изменении внешних условий. ЦБ, временно лишённые этих спутников, теряют жизнеспособность [18, 19]. В присутствии же их они могут сохраняться при регулярных пассажах культур в музеях в течение десятков лет. Таким образом, применяя подходы, принятые к системе гриб–водоросль в лишайнике, правомочно сделать вывод, что термин «цианобактерии» нужно писать через дефис – «циано-бактерии».

Физиолого-биохимические особенности современных цианобактерий

Биологические и функциональные особенности ЦБ, несомненно, определяются условиями формирования и выживания этой группы столь необычных организмов.

Уже не поражает их выносливость к самым разнообразным условиям. Они активно размножаются в настоящее время в морских и пресных водах, в гейзерах, солёных озерах и почвенных солёных маршах (на солонцах и солончаках). Их можно найти на памятниках и камнях, во льдах Антарктиды и в песках Сахары, в пещерах, на шерсти белых медведей, на надкрыльях жуков. Не обнаружено ни одного типа почв, которые бы не содержали эти микроорганизмы.

Анализ функциональных возможностей ЦБ приводит к выводу, что эти организмы почти универсальны. Им свойственны самый древний тип фотосинтеза с участием хлорофилла *a* и I-фотосистемы, миксотрофия и,

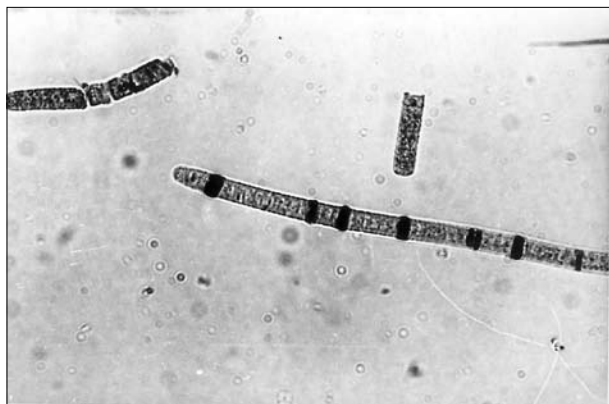


Рис. 1. Нити *Phormidium inundatum* шт. 243 ВГСХА, обработанные ТТХ. Увеличение × 2200. Длительность экспозиции с ТТХ – 10 мин. Условия культивирования ЦБ микроаэробные [21]

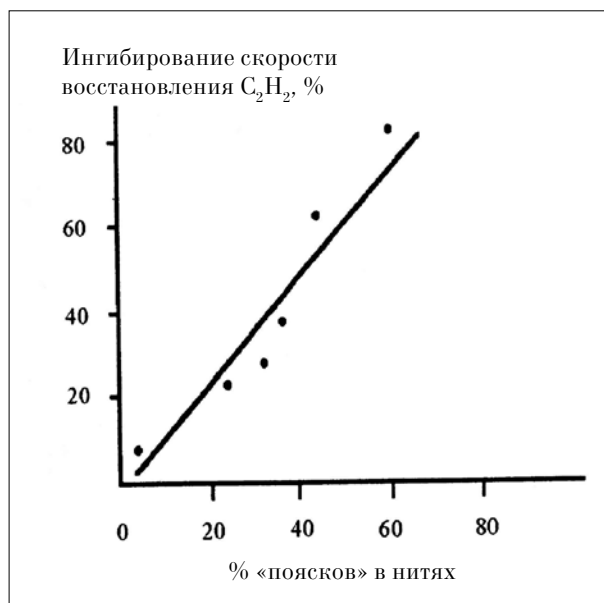


Рис. 2. Корреляция между восстановлением ТТХ в «поясках» и ингибированием нитрогеназной активности у *Phormidium inundatum* шт. 243. Восстановление C₂H₂ измерялось после отмывания ЦБ от ТТХ и ресуспензирования в профильтрованную ростовую среду

по-видимому, более широкое распространение азотфиксации, чем предполагалось ранее. До середины XX века была принята парадигма, что только обладающие гетероцистами ЦБ способны к азотфиксации. Гетероцисты представляют собой внешне пустотелые клетки, лишённые пигментации, следовательно, не генерирующие кислород. Представлялось, что они наилучшее место для восстановительного процесса фиксации азота. Однако позднее было показано, что к азотфиксации способен ряд одноклеточных ЦБ [16]. В последнее время нами получены оригинальные данные, которые показали, что в микроаэробных условиях в нитчатых ЦБ, не образующих гетероцист, возникают зоны повышенной восстановительной способности [19], что было доказано с помощью использования тетразолийхлорида (ТТХ) (рис. 1). При забивании этих зон тетразолием усвоение ¹⁵N₂ резко сократилось. Это доказывает, что именно они являются местом фиксации азота (рис. 2). Методика проведения эксперимента описана в цитируемой работе.

Размеры фиксации азота колеблются в различных экотопах, достигая 150–200 кг/га [20]. Эта величина, по-видимому, не окончательная, так как не учитывает азотфиксацию у безгетероцистных ЦБ.

Водный режим у ЦБ столь своеобразен, что они могут высыхать до воздушно-сухого состояния, оставаясь живыми, и почти мгновенно

венно набухать, образуя плотные слизистые плёнки.

ЦБ выносят полную солнечную инсоляцию и столь сильное затемнение, что довольствуются мерцающими факелами в экскурсионных пещерах. Современные ЦБ сохранили миксотрофию и способность перехода дыхания от аэробного к анаэробному. Эти организмы могут накапливать в клетках кальций, кремний, фосфор.

Особенно важными являются разработки о чрезвычайно ёмком геноме ЦБ, вместившем в себя все эволюционные пробы биосферы, если принять, что смерть не была запрограммирована в их генетическом механизме. ЦБ могли погибнуть от случайных причин, но они не знали проблему апоптоза. Именно этим определяется их чрезмерная стабильность. Поэтому первоначальный смысл, который вкладывается в бессмертие цианей как организмов, проществовавших с архея до современного летоисчисления, вероятно, будет расширен за счёт фактологического понятия об отсутствии у них генной системы, определяющей смерть. Уникальны ли они в этом отношении среди других прокариот, пока сказать трудно.

Литература

1. Моисеев Н.Н. Путь к очевидности. Расставание с простотой. М.: Аграф, 1996. 471 с.
2. Гутина Н.Н. Живое и космос: воспроизводима ли жизнь? (К теории вопроса). М.: Агар, 2001. 43 с.
3. Хорган Д. Конец науки. Взгляд на ограниченность знаний на закате Века Науки. С.-Пб.: Амфора/Эврика, 2001. 187 с.
4. Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН, 2002. 198 с.
5. Герасименко Л.М., Ушатинская В.Т. Цианобактерии, цианобактериальные сообщества, маты,

биоопленки // Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН, 2002. С. 36–47.

6. Еськов К.Ю. История Земли и жизни на ней. М.: Нирост, 2000. 351 с.
7. Панкратова Е.М. Почвенные цианобактерии в прошлом Земли. Их экологическая роль в настоящем и возможная в будущем // Экология и почвы: Всерос. школа. Избранные лекции. Пущино. 2001. С. 39–48.
8. Бурзин М.Б. Тенденции в эволюционной бентосной растительности в позднем докембрии // Альгология. 1996. Т. 6. № 4. С. 407–426.
9. Нудельман Р. Что мы знаем и чего не знаем о чёрных дырах // Знание – сила. 2003. № 15. С. 85–87.
10. Вернадский В.И. Живое существо в биосфере. М.: Наука, 1994. 669 с.
11. Сорокин О.Г., Ушакова А. Глобальная эволюция Земли. М.: Изд. МГУ, 1991. 445 с.
12. Эттенборо Д. Жизнь на Земле. М.: Мир, 1984. 176 с.
13. Буденко И.И. Климат в прошлом и будущем. М.: Гидрометиздат, 1980. 351 с.
14. Пиневиц А.В., Аверина С.Т. Кислородная фототрофия. С.-Пб.: Изд. С.-Петерб. университета, 2002. 233 с.
15. Гусев М.В., Никитина К.А. Цианобактерии. М.: Наука, 1979. 228 с.
16. Панкратова Е.М. Участие цианобактерий в круговороте азота в почве и создание её плодородия // Успехи микробиологии. 1987. Т. 2. С. 212–242.
17. Заварзин Г.А. Эволюция геосферно-биосферной системы // Природа. 2003. № 1. С. 27–35.
18. Панкратова Е.М., Трефилова Л.В. Симбиоз как основа существования цианобактерий в естественных условиях и искусственных системах // Теоретическая и прикладная экология. 2007. № 1. С. 7–14.
19. Панкратова Е.М., Бородин Н.В., Резник Е.Н. Фиксация азота негетероцистной цианобактерией *Phormidium inundatum* // Микробиология. 1998. № 6. Т. 67. С. 754–761.
20. Pankratova E.M. Functioning of cyanobacteria in soil ecosystems // Eurasian Soil Science. 2006. V. 39. P. 118–127.