

ПРИРОДА

№ 1, 2003 г.

Заварзин Г. А.

Эволюция геосферно-биосферной СИСТЕМЫ

© “Природа”

Использование и распространение этого материала
в коммерческих целях
возможно лишь с разрешения редакции



Сетевая образовательная библиотека “VIVOS VOCO!”
(грант РФФИ 00-07-90172)

vivovoco.rsl.ru
vivovoco.usu.ru
vivovoco.nns.ru
www.ibmh.msk.su/vivovoco

Эволюция геосферно-биосферной системы

Г.А.Заварзин

Изначально климат считался независимой геосферной переменной, определяющей состояние биоты и распределение природных зон в духе А.Гумбольдта. Зональность климата обеспечивается прежде всего энергетическим балансом в географической зоне, а также переносом тепла и влаги по поверхности Земли. Газовый состав атмосферы (за исключением инертных газов) связан с деятельностью биоты, точнее микробиоты. Именно она преобразовала в прошлом первоначальные продукты дегазации Земли в воздух, а сейчас контролирует циклы элементов с газообразной миграцией. Отсюда вытекает единство геосферно-биосферной системы. Разделение понятий геосферы и биосферы удобно для анализа, хотя и противоречит принятому вслед за Вернадским пониманию биосферы как единой системы.

Изменение масштаба в изучении геосферно-биосферных процессов повлекло за собой необходимость иного подхода. Эволюционные построения в биологии сводятся к филогении видов и упорядочению их множества (биоразнообразия). Генеалогия находится в области дарвинизма или синтетической теории эволюции, разрабо-



Георгий Александрович Заварзин, академик РАН, заведующий отделом микробных сообществ Института микробиологии РАН. Основные научные интересы связаны с изучением многообразия бактериального мира. Член редколлегии журнала «Природа» (с 1982 г.).

Редакция поздравляет Г.А.Заварзина с 70-летием и желает юбиляру здоровья, творческих удач, благополучия и новых публикаций в нашем журнале.

танной вплоть до молекулярного уровня, основу которого составляют точечные мутации. Такой подход предполагает построение системы снизу-вверх, от индивидуального события к изменению целого. В течение полутора столетий этот принцип согласовывался с мировоззрением конкурентных рыночных отношений и демократическими свободами, которые привели в России к тому, что академик Б.В.Раушенбах назвал какократией (гр. какос — скверный, плохой).

Однако подход снизу-вверх оказывается неполноценным, потому что легко упустить какие-либо взаимодействия. Анализ должен быть строго иерархическим сверху-вниз, от общего к частному. Поскольку слово «система» здесь будет употребляться часто, его необходимо пояснить. В математике простейшее понятие — «множество», т.е. собрание каких-либо объектов, элементов (например, в биологии видовое разнообразие). Множество может быть упорядочено. Этим занимается классифика-

© Г.А.Заварзин
Статья подготовлена на основе лекции, с которой автор выступил на Чтениях памяти Н.Н.Воронцова в Институте биологии развития им.Н.К.Кольцова 13 марта 2002 г.

ция, в том числе и таксономия, в основе которой лежит общность происхождения. Мы будем понимать под системой множество с функциональными связями, обеспечивающими целостность системы.

Единая система

Итак, система — это целостность, обусловленная функциональным взаимодействием входящих в нее частей. Для взаимодействия необходимо **единство времени и места**. Невозможно взаимодействовать с тем, что было, будет, или с тем, что находится вне пределов досягаемости. «Есть только миг между прошлым и будущим. Именно он называется жизнью», — так в популярной песне пересказаны «Мысли» Марка Аврелия: «Время человеческой жизни — миг». Значит, при анализе геосферно-биосферной системы приходится опираться на горизонтальный срез одновременно происходящих событий. Такой подход ближе к «геогнозии» Гумбольдта, чем к эволюционному учению Дарвина, сосредоточенному на генеалогической вертикали, подобной стратиграфии геологических отложений.

Определяются ли свойства объекта происхождением или совместимостью с системой, в которую он входит? Ответ очевиден: если объект несовместим с системой, то каково бы ни было его происхождение, он не может в ней существовать. Но между геологическими и биологическими объектами большая разница из-за времени жизни. Циклически возобновляемый организм существует в несвойственных ему условиях лишь ограниченное время (как реликтовые роцы в какой-нибудь долине). Он непрерывно должен возобновляться соответственно своему окружению или исчезнуть. Отсюда вывод о биологической эволюции в направлении приспособленности. Для геологических объектов характерно иное время: они сохраняются в виде отложений со времени образования, хотя минеральный состав может меняться в соответствии с условиями.

Для взаимодействий в системе важны только свойства объекта, определяющие **функциональные связи**. В биологической системе — это трофические отношения между компонентами, объединяющими их в сообщество. Они обусловлены типом питания: фотоавтотрофным — у растений, зоотрофным — у животных, осмотрофным — у грибов и прокариот.

Растения имеют сходные потребности в свете, воде, минеральных элементах и конкурируют за них между собой. Такая борьба неизменно ведет к выживанию наиболее приспособленного, а в **конечном результате — к монополии**. В итоге получается однородное сфагновое болото, лиственничная тайга, заросли папируса или тростника, т.е. победа социальных растений, создающих в неблагоприятных условиях устойчивое сообщество с минимальным разнообразием. У животных пищевые пирамиды менее интересны, потому что на первый план выступает многоэтапное усложнение. Наиболее важны трофические связи у осмотрофных прокариот, поскольку **микробное сообщество безусловно первично** на Земле. Оно обнаруживается с начала геологической летописи. Все, что было до того, относится к области, образно названной геологом В.Е.Хаиным фантомной, прозрачной, и составляет область фантазий биопоза.

Взаимодействия в сообществе в первую очередь **кооперативные**. Сообщество имеет энергетический и материальный баланс, который проще анализировать, рассматривая потоки вещества в системе; если потоки замкнуты в циклы и конечный продукт идентичен субстрату первичного продуцента, сообщество автономно. Топические характеристики (обусловленные единством местообитания) определяют выборку компонентов из множества видов, способных выполнять необходимые функции в данных условиях. Набор их должен быть достаточен для целостного и устойчивого сообщества. Устойчивость предполагает не только пространственную и функциональную характеристику, но и временную.

Группировки организмов называют функциональными (в микробиологии — физиологическими), и они попадают в так называемые фундаментальные экологические ниши. При морфологическом подходе употребляется термин «жизненные формы» со своей классификацией и обыденной терминологией, которую почему-то называют тривиальной и ненаучной, хотя она

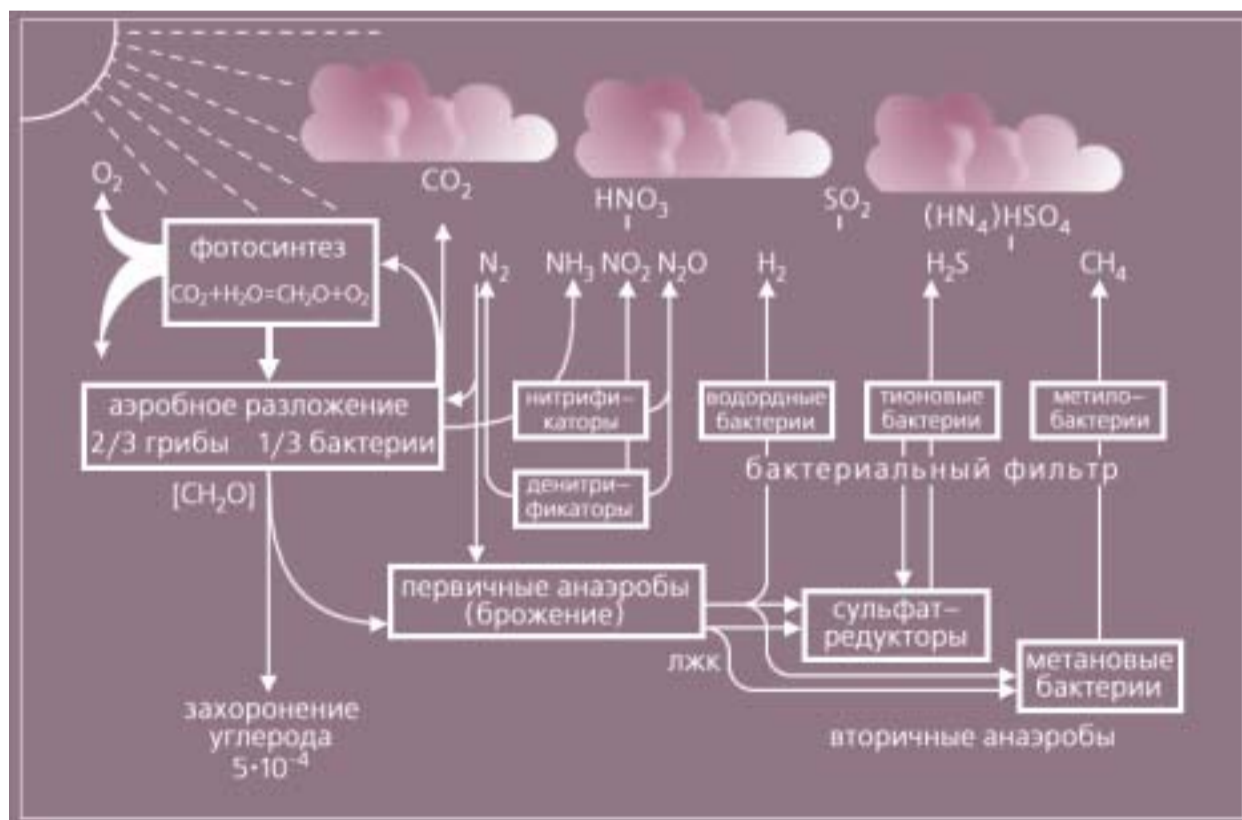


Схема формирования состава атмосферы Земли с участием разных физиологических групп микроорганизмов.

происходит из повседневных потребностей описания объектов. Еще Гумбольдт в «Ansichten der Natur» («Картинки природы») восставал против линнеевской научной классификации как бесполезной при описании ландшафта.

Необходимо строго различать понятия «эволюция» и «филогения». Эволюцию геосферно-биосферной системы нельзя назвать филогенией. Значит, биологи-эволюционисты, ставящие знак равенства между филогенией и эволюцией, вводят слушателя в заблуждение, не всегда преднамеренно используя логическую подмену понятий. В геологическом масштабе явлений можно говорить об эволюции микробных сообществ в составе геосферно-биосферной системы.

Географическая оболочка Земли изменяется под действием прямых геосферных факторов (дегазации, тектоники, выветривания, седиментогенеза) и обратных связей от биоты с ее непосредственной средой обитания (здесь биосферой). Наиболее значимый результат таких связей — появление около 2 млрд лет назад кислородной атмосферы как результат деятельности окислительных фототрофов — цианобактерий.

Бактериальная палеонтология

Фактическую основу для изучения истории микробного мира дает бактериальная палеонтология — область науки, развившаяся в последнее время. Опирается она на микрофоссилии самих микроорганизмов и биогенные породы (например, цианобактериальные маты, превратившиеся в строматолиты). Разрозненные, но тем не менее признанные, доказательства говорят о существовании микробиоты с начала осадочной летописи, с границы «фантомной» области (3.5 млрд лет назад). Микрофоссилии цианобактерий на всем протяжении истории Земли свидетельствуют об отсутствии у них сколько-нибудь значительных изменений [2]. Их можно идентифицировать по определителям современных синезеленых водорослей, а их древние сообщества отличаются не больше, чем современные, между собой. Отсюда следует, что эта группа прокариот осталась неизменной. В результате под вопросом оказывается одна из фундаментальных посылок эволюционной биологии: развитие в направлении возрастающей приспособленности и вымирание менее приспособленных предков.

Для бактериолога особенно

важно прийти к основанию филогенетического дерева, спуститься ниже бактериальной клетки. Для меня вопрос о происхождении жизни путем химических реакций (биопоэза) лежит за пределами экспериментального познания. Если из бесклеточного экстракта, содержащего все компоненты клетки в надлежащей пропорции, не происходит самосборки, значит, простейший организм представляет собой эмерджентную систему взаимозависящих частей. Пока не получено самовоспроизведение системы из ДНК, введенной в мембранную везикулу, нельзя говорить о решении проблемы возникновения жизни. Абиогенный синтез компонентов клетки не может дать ответа на этот вопрос, поскольку решает совсем другую задачу.

В этом я расхожусь с геохимиком Э.М.Галимовым, рассматривающим происхождение химических компонентов в своей только что вышедшей книге «Феномен жизни» (М., 2001), содержащей критику дарвинизма. Вместе с тем я разделяю его эмпирические обобщения относительно эволюции организмов. Галимов, оперируя методами термодинамики неравновесных процессов, пришел к выводу, что «комбинаторная эволюция не требует элиминирования предшест-

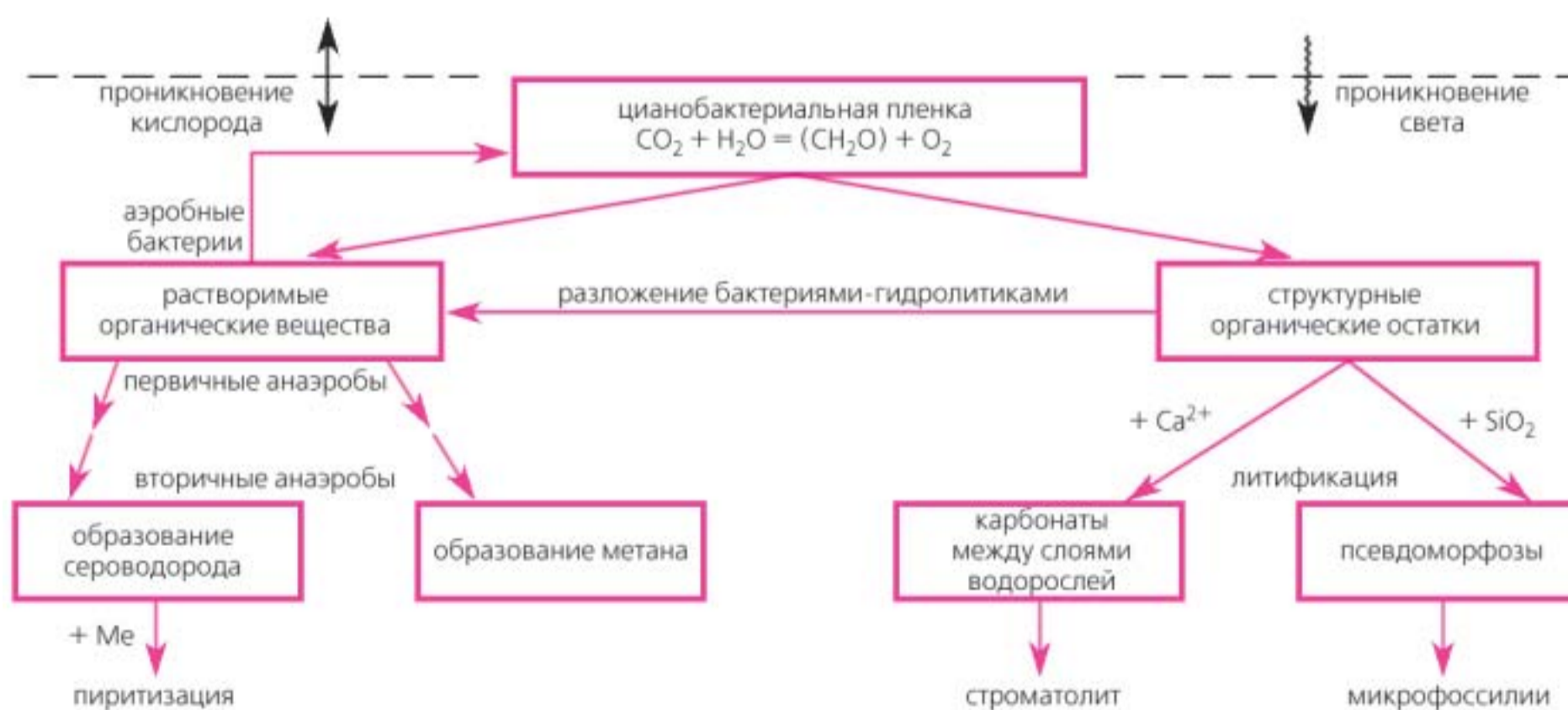
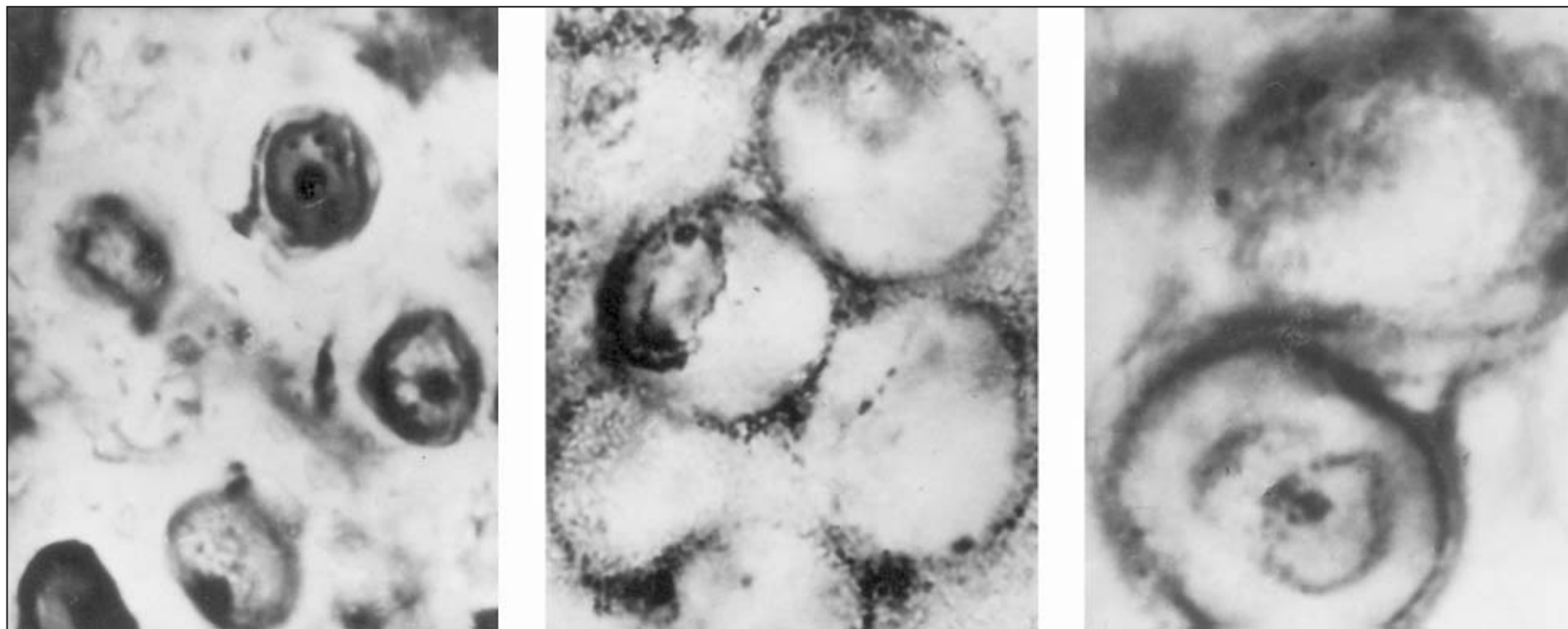


Схема основных процессов, происходящих в цианобактериальном сообществе. (Заварзин Г.А., Крылов И.Н. // Природа. 1983. №3.)



Сферические клетки синезеленых водорослей: современные, Камчатка (слева); ископаемые из верхнерифейских отложений (800 млн лет), Южный Урал (в центре); из нижнерифейских отложений (1.5 млрд лет), Южный Урал (справа). Диаметр клеток — 15—20 мкм [3].

венника» (с.147) и что «филогенетическая модель должна, по-видимому, выглядеть не как ветвящееся дерево и даже не как двумерная сеть, а как многомерное пространство, в котором возможно перекрещивание дальних генетических связей». Такая же комбинаторная картина получилась у меня при анализе фенотипического разнообразия бактерий в 70-х годах [2].

Согласно логике дарвинизма, вид есть результат развития предковых форм, а свойства его определяются генеалогией. Множество организмов можно упорядочить соответственно последовательности происхождения. Такое филогенетическое дерево и объявляется конечной целью познания в биологии. Первоначально ряды строились по возрастанию сложности формы, универсального свойства для всех живых существ. Так восстанавливалась последовательность происхождения, которая объективно подтверждалась палеонтологией.

Для бактерий-прокариот невозможно указать предка, поскольку они простейшие организмы. Но их филогенетическое дерево, построенное на основе последовательности нуклеотидов гена рибосомальной РНК, сейчас можно считать наиболее устоявшимся. В отличие от палеонтологии точкам ветвления де-

рева (сходства генов) не соответствуют реальные объекты. Предполагается, что геномы современных бактерий сохранились без изменений и что поэтому их **филогенетическое дерево сходства отражает генеалогию**. Отсюда мы приходим к заключению, что прошедшая через всю историю Земли изначальная группа организмов не менялась. Следовательно, синтетическая теория эволюции, так вдохновенно разработанная для высших организмов, не универсальна в иных масштабах времени.

Эволюция бактерий

Разумеется, вывод об отсутствии эволюции у бактерий весьма преувеличен. Я не буду останавливаться на «молекулярных часах», которые могут идти с разной скоростью у термофилов и других обитателей экстремальных биотопов, нуждающихся в активном механизме репарации. Бактерии приспособлялись к новым условиям, и фекальная микрофлора с ее центральным объектом *Escherichia coli* распространилась лишь с появлением фекалий.

Функциональное разнообразие бактерий, как физиологическое, так и морфологическое, плохо согласу-

ется с их филогенией: организмы со сходными функциями имеются в разных ветвях. Другое дело, что некоторые многочисленные по видовому разнообразию группировки (например стрептомицеты) образуют филогенетические кластеры, но это обычная для систематиков ситуация. Для жизни сообщества происхождения организмов второстепенно, важны функциональные характеристики, обуславливающие формирование связей.

Трудность при объяснении возникновения сложных и совершенных систем даже в простейшей клетке-организме побудили искать конструктора, выступающего в роли Творца. В геосферно-биосферной системе **возможности эволюции определяет большая система**. Она задает функции, которые могут быть реализованы в виде пространства логических возможностей, заполняемого развивающейся биотой. Эти возможности диктуются в первую очередь трофическими особенностями, т.е. типом катаболизма, и во вторую — единством местообитания. Отсюда получается многомерное пространство «фундаментальных экологических ниш». Возможности подчиняются правилам, продиктованным большой системой, следовательно, эволюция протекает по оп-

ределенным законам, «номотетически», как говорил А.А.Любищев. По отношению к этим закономерностям генеалогия — случай, а индивидуальные изменения играют подчиненную, второстепенную роль.

Бактерии эволюционируют на основе системных закономерностей. Для них главное — обмен небольшими функционально значимыми частями генома, которые могут встраиваться в филогенетически различную основу. Отсюда появляется **комбинаторная** система функционального разнообразия прокариот. Для обоснования их прагматической классификации принимается латеральный перенос генов. Однако вакханалии переноса нет — процесс ограничен мощными механизмами гетерофобии, позволяющими организму оставаться тем, что он есть. Для прокариот это прежде всего рестрикция. В упрощенном виде можно сказать, что генетическое биоразнообразие прокариот определяется консервативным ядром, направленным на внутреннюю жизнь клетки, и адаптивной оболочкой, обеспечивающей взаимодействие со средой обитания.

Следующую ступень усложнения организмов с эвкариотным строением клетки сейчас связывают с симбиогенетической теорией происхождения, которая разработана на основе наших жестких современных доказательств натуралистских наблюдений А.С.Фаминцына и воплощенных в гипотезу эндосимбиогенеза Л.Маргулис. Она базируется на **макроизменениях**, происходящих в результате интеграции разных организмов в единую систему, когда самостоятельное существование отдельных частей становится невозможным. При возникновении эвкариот такое объединение происходила, видимо, многократно. Сборная группа организмов, объединяющая одноклеточные и колониальные низшие эвкариоты, получила название «протисты». Разнообразие их комбинаторно, а попытка построить филогенетическое дерево приводит к кусту с множеством ветвей. Здесь следует отметить два обстоятель-

ства. Во-первых, случаи симбиогенетической интеграции относительно немногочисленны: хлоропласты и митохондрии скорее всего монофилетичны по происхождению. Во-вторых, при всем своем разнообразии протисты по способу питания делятся на две группы: фотоавтотрофы и органогетеротрофы, причем с усложнением организмов функциональное разнообразие убывает. Эту закономерность Андре Льюв назвал эволюцией утраченных функций, что не совсем точно. Ведь протисты, в отличие от прокариот, приобрели способность захватывать твердые частицы внутрь клетки (фаготрофное питание). Такой прокариотный фаготроф представляет гипотетического предка эвкариот.

Многочелюстные организмы, очевидно, произошли от некоторых протист. Их филогенетическая система может выглядеть как генеалогические деревья, вырастающие из кустарника протист. Здесь действует правило, получившее название **«бутылочное горло»**, — происхождение большой группы организмов от популяции немногочисленных предков, эволюционирующих дивергентно. Поскольку разнообразие высших организмов обусловлено в первую очередь их морфологией, этот прорыв принято называть ароморфозом. Эволюция макроорганизмов послужила стереотипом для формирования представления об эволюции вообще, а обнаруженные закономерности сочли универсальными для всего живого мира.

Я не буду касаться закономерностей усложнения или дифференциации, наблюдающихся в разных филогенетических стволах, которые нашли свое выражение в **параллелизме структур**. Многочисленные факты сходства, не связанные с общностью происхождения и генетическим родством, указывают на функциональную значимость таких признаков. Например, лишайники, несмотря на заведомое отсутствие интеграции, имитируют растения, создавая листоватые и кустистые формы. Таким образом, «жизненные формы», отброшенные филогенетиками на обочину, отражают принципиальные за-

кономерности в системном подходе к развитию живого мира. Именно на них опирались биологи, обращавшие внимание на закономерность эволюции. Для прокариот преимущественное значение имеет гомеоморфная дифференциация. Любопытным примером закономерности в образовании структур могут служить цианобактериальные маты, у которых в разных условиях образуется сходная «парагистологическая» структура сообщества, продиктованная физическими условиями и химическими взаимодействиями.

Неудовлетворенность дарвинизмом сейчас основывается на необычайной сложности простейших организмов. Есть три философские альтернативы в понимании развития мира: «Либо царит неминуемая судьба и непреодолимая закономерность, либо милостивое провидение, либо безличный слепой случай» (Марк Аврелий. «Мысли»). Развитие на основе случайностей разработано Дарвином, провидение находится в области креационизма, а закономерное развитие получило название номогенеза. Я пытаюсь понять, почему усложнение, которое служит критерием последовательности происхождения, не привело к вытеснению примитивных пионерных форм? Ответ на этот вопрос я нашел в представлении об аддитивной эволюции в рамках геосферно-биосферной системы.

Аддитивная эволюция

Последовательность происхождения видов и групп организмов предполагает наличие предшественников. Именно они создали систему взаимоотношений между собой и с окружающей средой, которая позволяла им существовать. Связи в этой системе достаточно жесткие, и деформация некоторых из них может привести к катастрофе и гибели системы. Вопрос состоит в том, к чему должен приспособиться новый организм, — к тому, что уже есть, или к тому, что может возникнуть в результате его

появления? Ответ очевиден: новое должно соответствовать старому, иначе оно не может проявиться. Целеполагание вне реальности свойственно человеку на основе предвидения. В природе такие вещи невозможны. Следовательно, **в эволюции биоты условием возникновения нового служит продолжающееся действие старого.** Отсюда в большом масштабе явлений для жизни современной биоты необходимо сохранение всего функционального набора организмов, которые соответствуют предшествующей эволюции, т.е. всей «лестнице существ». Таким образом, эволюция аддитивна: новое прибавляется к старому, а не заменяет его.

Закономерность аддитивной эволюции предполагает сохранение функциональной структуры. Геосферно-биосферная система, созданная прокариотами, составляет базу жизни, в которую встраивается и на которую наслаивается все последующее. Анализ прокариотной биосферы возможен на основе бактериальной палеонтологии, геохимии, современных биогеохимических циклов, а при актуалистическом подходе — на основе реликтовых сообществ микроорганизмов, развивающихся в местах, недоступных для более сложных, высших организмов. Функции прокариот достаточны, чтобы поддержать сопряженность биогеохимических циклов, которые составляют базу динамической биосферной системы.

Прежде чем перейти к исследованию прокариотной биосферы прошлого, обсудим трансформацию системы при появлении более сложных форм. Этот тип эволюции можно назвать **субститутивным**, поскольку внутри некоторых функциональных группировок действующие биотические агенты заменяются новыми. Наиболее масштабный пример — смена первичных продуцентов: от цианобактерий (преобладавших до неопротерозойской революции около 1 млрд лет назад) к фототрофным протистам, водорослям и, наконец, в силуре 350 млн лет назад, к растительному покрову в субазральных

условиях. Полной замены нет, фототрофные протисты в океане не исключают цианобактерий, которые остаются важнейшими продуцентами в олиготрофном океане, но доминантность теряют. При этом возникают мощные обратные связи. Так, покров высших растений стимулирует развитие грибов как важнейших деструкторов омертвевшей древесины (мортмассы). Эволюция животных с зоотрофным питанием отвлекает на себя небольшую часть потоков органического углерода и поэтому не может служить моделью в развитии геосферно-биосферной системы. Микробное население пищеварительного тракта животных играет существенную роль в их питании и представляет собой вложение целой трофической системы внутрь организма.

Происхождение видов и их существование рассматривают прежде всего с точки зрения их атуэкологии, акцентированной на возможности **адаптации** вида к меняющимся условиям. Этот подход особенно значим для организмов с длительным жизненным циклом, например лесных деревьев. Их устойчивость к неблагоприятным периодам определяет выживание. В жизни сообщества организмов с коротким циклом важнее **адаптивная динамика**, т.е. замена одного вида другим, как, например, при сукцессионной последовательности. Короткий жизненный цикл и экспоненциальный характер роста приводят к кажущимся пороговым переходам от одного состояния сообщества к другому. Адаптивная динамика предполагает некоторое изменение трофических отношений в сообществе и создает обратные связи, особенно сильные, если они касаются смены первичных продуцентов в автономном ландшафте или источника первичного субстрата, появившегося в подчиненном ландшафте в результате расселения, например в области седиментогенеза.

В хемотрофном микробном сообществе обратные трофические связи выражены особенно четко, вплоть до катаболической синтрофии, когда пара анаэробных орга-

низмов может развиваться только совместно из-за межвидового переноса водорода, поскольку первая реакция дает достаточную энергию только в том случае, если второй организм удаляет продукт и суммарная реакция становится термодинамически разрешенной. Как правило, трофически взаимодействующие пары филогенетически удалены друг от друга (например, археи-метаногены и клостридии-броидильщики). Это говорит, что **сообщество создается не путем дивергенции, а рекрутированием извне.**

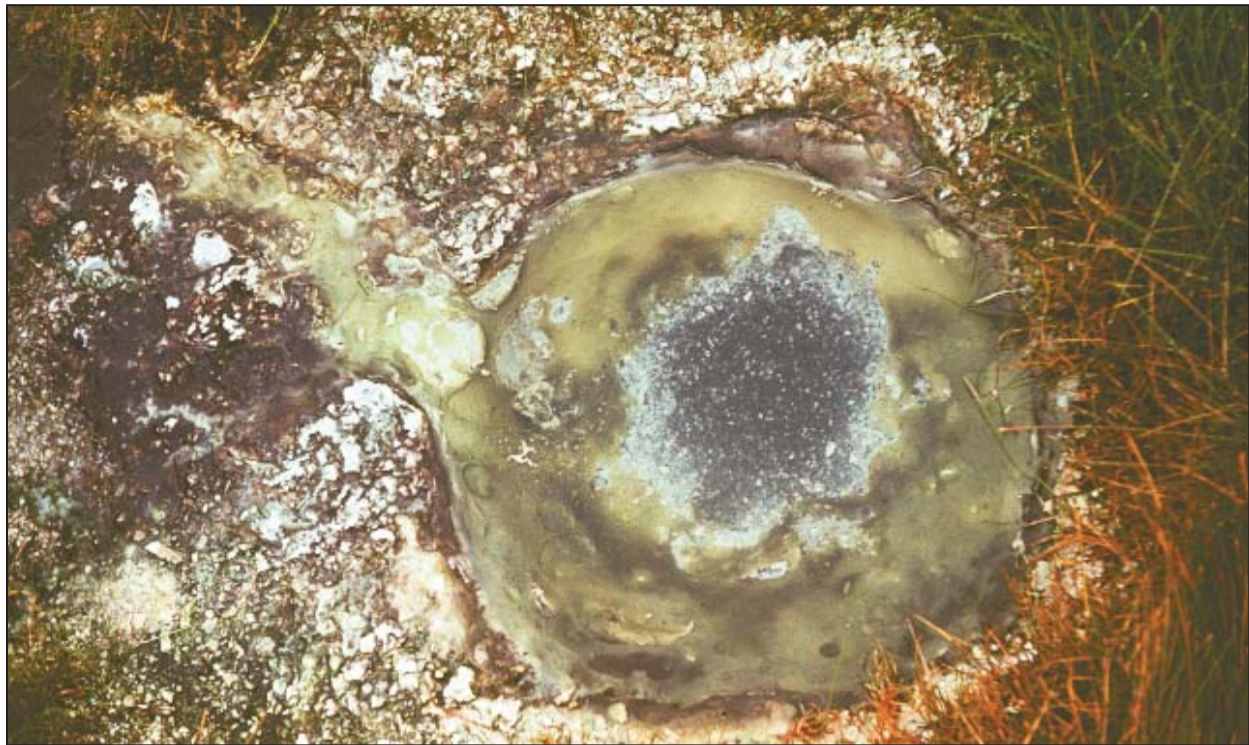
Микробное сообщество действует как целостность, обусловленная кооперативным действием разнородных организмов. Его длительное существование обеспечивает замкнутость циклов веществ в трофической сети. Оно автономно, если конечный продукт деструкции служит субстратом для первичного продуцента (например, цикл CO_2 в сообществе с фотоавтотрофными продуцентами). При этом субстрат не должен давать остаточных продуктов, которые тормозят деятельность сообщества, как это происходит с железобактериями, накапливающими продукты своего обмена. Аналогичная картина наблюдается при биологически опосредованных реакциях химического выветривания, приводящих к образованию глин и изменению гидрологического режима в местобитании. Такими «чистыми» источниками энергии для фототрофов служат свет, а для автотрофных гидрогенотрофов — водород.

В.И.Вернадскому принадлежит постулат: в геологическом масштабе времени невозможно существование одного организма, а необходимо несколько функционально разнородных и взаимодополняющих, чтобы действовал биогеохимический цикл веществ. Потому-де представление о монофилетическом происхождении биоты из одного, как сейчас называют, прогенота, невозможно. Современные данные о взаимодействии микроорганизмов полностью с этим согласуются: **в геосферно-биосферной системе работает кооперативная система из функционально компле-**

ментарных организмов различного филогенетического происхождения. Данные бактериальной палеонтологии подтверждают этот вывод для древнейших сообществ. Какие именно функции должен выполнять минимальный набор первичных организмов, предопределено трофической структурой системы. Значит, организмы включаются в эту систему на основе закономерностей соответственно требованиям большей системы.

Биогеохимические циклы

В пределах географической оболочки большая система нашей планеты базируется на существовании биосферы, ведущий процесс которой — цикл органического углерода. По изотопному составу углерода в древнейших осадочных породах принимается, что его источником послужила автотрофная фиксация углекислоты (как у цианобактерий). Анаэробные фототрофные бактерии, использующие иные пути усвоения CO_2 , дали бы другой изотопный состав. С ассимиляцией углерода связан анаболизм других биогенных элементов, прежде всего азота и фосфора, которые находятся в биомассе в соотношении C:N:P 106:16:1. В сопряженной системе трех анаболических циклов (C:N:P) продуктом обмена оказывается кислород, который выбрасывается в количестве, эквивалентном ассимилированной углекислоте (молярное отношение $\text{CO}_2 : \text{C}_{\text{орг}} : \text{O}_2 = 1 : 1 : 1$). Аэробное дыхание должно было бы замыкать циклы, полностью минерализуя мортмассу, но из-за неполного разложения (часть $\text{C}_{\text{орг}}$ захоранивается в керогене, оставляя соответствующее количество O_2) атмосфера насыщается кислородом. Азот вступает в цикл, катализируемый соответствующими группами организмов — аммонификаторов, нитрификаторов, денитрификаторов с пополняющей дефицит азота в системе группой азотфиксаторов. Цикл фосфора внутри сообщества пополняется за счет выщелачивания горных пород с захоронением



Грифон гидротермального выхода на вулкане Узон, Камчатка. Цианобактерии *Mastigocladus* и *Phormidium laminosum* образуют кольцевой валик вокруг выхода. Белые пятна около вытекающего ручья — серобактерии.



Цианобактериальные маты и бугры, имитирующие пластовые строматолиты в лагуне Арабайской стрелки (Сиваш, Крым).

фосфора в осадочных отложениях. Помимо аэробной деструкции происходит и анаэробное разложение в ходе брожения—метаногенеза и замыкается метанотрофами в цикле Зёнгена при отсутствии внешних доноров или же с использованием в качестве акцепторов электрона геосферных резервуаров железа и серы. Циклы железа и серы оставили громадные скопления в виде отложений окислов железа и сульфатов в океане. В настоящее время действует мощный

цикл серы с сульфатредуцирующими бактериями как источник сероводорода, который окисляется пурпурными фототрофами или аэробными серобактериями. В целом **биогеохимическая машина планеты выглядит как сопряженные циклы, движущей силой которых служит цикл органического углерода.**

Реакции в циклах катализируются прокариотами, причем для отдельных реакций есть специальные группы, обозначаемые как фи-



Выход горячих вулканических газов с серой, где развиваются ацидофильные бактерии, образующие серную кислоту (кальдера Головнина, о.Кунашир).

зиологические. В них входят организмы разного происхождения: например, среди сульфатредукторов есть протеобактерии, грамположительные клостридии, термофилы и археи. Все они очень разные и весьма специфичные по осуществляемой ими реакции. Такая специализация определяет кооперацию и в отдельном бактериальном сообществе, ограниченном топическими рамками, и во всей биосфере. Индивидуальная инициатива проявляется только в пределах функциональной группы.

Несмотря на геохимические изменения, происходящие за миллиарды лет биогеохимической сукцессии, бактериальная биосфера очень устойчива. По палеонтологическим данным, самый устойчивый период — мезопротерозой. Появление протист в неопротерозе и быстрое усложнение многоклеточных в фанерозое вызвали неустойчивость системы. Она стала более чувствительной к глобальным изменениям среды и климата. Избыточное биоразнообразие в этих масштабах времени и пространства отнюдь не способствовало стабильности, **усложнение организмов привело к ряду катастрофических вымираний**, которые привлекают внимание палеонтологов.

* * *

Итак, основная биогеохимическая машина планеты катализируется прокариотами, которые составляют необходимое и достаточное функциональное разнообразие для ее работы. События последних нескольких сот миллионов лет, разумеется, изменили внешние формы этой машины. В первую очередь они носили механический характер создания скелета, с одной стороны, и зоотрофии как способа питания — с другой. В результате знание природоведческой микробиологии — так я обозначил биосферные аспекты деятельности микробов в природе — оказывается базовым. При этом вся пирамида усложнения живых существ опирается на биогеохимические циклы, катализируемые кооперативной системой микроорганизмов. За последнее столетие эта система изучена достаточно хорошо, и, несмотря на заведомую неполноту знаний о разнообразии микроорганизмов, она дала целостную теорию, обладающую прогностическими свойствами. Филогенетическая система идентификации, способная различить примерно на порядок больше генетических клонов, чем известно узаконенных видов бактерий, пока не дает возможности эв-

ристического построения в биосферном масштабе.

Изучение этой области эволюции стало возможным много лет спустя после работ Дарвина и таких его последователей, как Геккель. Дарвин предложил теорию происхождения видов, а его последователи попытались сделать это построение универсальным принципом развития на основе конкуренции и вымирания неприспособленных. Однако в иных масштабах эволюция основывается не на конкуренции видов, а на взаимодействии в кооперативном сообществе. Значит, в большой системе она лежит вне дарвиновской области происхождения индивидуальных компонентов, а в анализе развития системы. ■



Автор во время экспедиции на оз.Сиваш (изучение экстремально-галофильных цианобактериальных матов — аналогов строматолитов) и (справа) на экваториальном оз.Магади (отбор проб всплывшего цианобактериального сообщества).

Работы Г.А.Заварзина, опубликованные в журнале «Природа»

1. Бактерии на вулканах (1973. №7. С.66—71).
2. Пространство логических возможностей в многообразии бактерий и их физиологии (1979. №6. С.9—19).
3. Циано-бактериальные сообщества — колодец в прошлое (в соавторстве с И.Н.Крыловым. 1983. №3. С.59—68).
4. Новые метанобразующие бактерии (в соавторстве с Т.Н.Жилиной. 1985. №7. С.103—105).
5. Биогаз и малая энергетика (1987. №1. С.66—78).
6. Биосфера и климат глазами биологов (в соавторстве с У.Кларком. 1987. №6. С.65—77).
7. Заповедники для микробов (1990. №2. С.39—45).
8. Протеобактерии: экологический принцип в систематике прокариот (1990. №5. С.8—17).
9. Микробный цикл метана в холодных условиях (1995. №6. С.3—14).
10. Анти-Рынок в природе (1995. №3. С.46—60).
11. Первые три миллиарда лет жизни: от прокариот к эвкариотам (в соавторстве с В.Н.Сергеевым и Э.Х.Ноллом. 1996. №6. С.54—67).
12. Индивидуализм и системный анализ — два подхода к эволюции (1999. №1. С.23—34).
13. Содовые озера — природная модель древнейшей биосферы континентов (в соавторстве с Т.Н.Жилиной. 2000. №2. С.45—55).
14. Роль комбинаторных событий в развитии биоразнообразия (2002. №1. С.12—19).