

УДК 56.01;551.72

ИСКОПАЕМЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ АРХЕЯ

© 2019 г. М. М. Астафьева*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

*e-mail: astafieva@paleo.ru

Поступила в редакцию 30.03.2018 г.

После доработки 19.04.2018 г.

Принята к публикации 19.04.2018 г.

В статье обсуждаются материалы по архейским (2.5–4.0 млрд лет) микрофоссилиям Земли (Гренландии, Австралии, Южной Африки, Фенноскандинавского щита). Основной упор делается на описание находок возможных представителей эвкариот. Проводится анализ исследований российских палеонтологов в этой области.

DOI: 10.1134/S0031031X19030048

ВВЕДЕНИЕ

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

Этот огромный промежуток геологического времени — почти 3.45 млрд лет — подразделяется на два эона: архейский (2.5–4.0 млрд лет) и протерозойский (от 2.5 млрд до 530 млн лет). Биосфера в то время была в основном микробиальной. Практически все докембрийские ископаемые можно подразделить на несколько категорий: 1) микробиальные ископаемые, 2) строматолиты, 3) химические ископаемые и 4) эвкариоты. Микробиальные ископаемые — остатки микроорганизмов, заключенные в породу. Строматолиты — макроскопические биогенно-осадочные образования, заключающие остатки фоссиллизированных микроорганизмов. Химические ископаемые в широком смысле включают химические доказательства прошлой жизни — биомаркеры, органические соединения и биологически фракционированные стабильные изотопы, например, углерода (Schidlowski, 1988, 2001, 2005; Schidlowski et al., 1979; Awramik, 1992).

Вопрос тафономии микроорганизмов впервые был затронут Г.А. Заварзиным. Микробиальные сообщества существуют (и существовали) в разных условиях и в зависимости от этого сильно различаются. Тем не менее, трофические взаимо-

отношения между различными группировками микроорганизмов сходны в общих чертах. В планктонном сообществе организмы развиваются одиночно или в небольших агрегатах. В ископаемом состоянии они переходят в виде донных осадков или береговых штормовых выбросов, где особенно благоприятны условия захоронения. Но эти тафоценозы не отражают пространственной структуры сообщества в естественном состоянии. Наиболее высока вероятность сохранения бентосных сообществ. В подобных захоронениях (напр., цианобактериальных матах) часто сохраняется их прижизненная структура (Заварзин, 1993).

Для микроорганизмов вообще и бактерий в частности характерна прекрасная сохранность в ископаемом состоянии, хотя долгое время считалось, что микроорганизмы хорошо сохраняются только в кремнистых породах. Впервые это было обнаружено Е. Баргхурном и С. Тайлером (Barghoorn, Tyler, 1965). Говоря о древнейших микроорганизмах, мы всегда подразумеваем фоссиллизированные, или ископаемые, микробы. Наиболее подвержены минерализации клеточные стенки, цитоплазма и гликокаликс — внеклеточное полисахаридное вещество, выделяемое бактериями. Материал, обогащенный полисахаридами, легко хелатирует (связывает) минералы. Таким образом происходит фоссиллизация, в результате органическое вещество часто полностью замещается минералами, образуя тем самым псевдоморфозы.

Фоссиллизация микроорганизмов происходит невероятно быстро, часто за несколько часов (Westall et al., 1995; Герасименко и др., 1996; Бактериальная ..., 2002; Розанов, 2003, 2004 и др.), поэтому обнаруженные в результате изучения до-

вольно обильные остатки бактерий, а иногда и протистов, представлены исключительно микрофоссилиями.

Впервые об участии бактерий в некоторых процессах, таких как накопление Fe и S благодаря деятельности железо- и серобактерий, впервые начал говорить в конце XIX в. (1897 г.) Н.И. Андрусов (см. Розанов, 1999). Затем, в самом начале XX в., в 1903 г., изучая коричнево-красные джеспилиты возрастом 1.6–2.8 млрд лет, Ч. Лейс предположил их биогенное происхождение (см. Антошкина, 2011).

Всесторонние бактериально-палеонтологические изыскания начались в 1922 г., когда В.И. Вернадский, исходя из структуры и геохимических особенностей различных осадочных пород, пришел к заключению: в геологической истории Земли не удастся обнаружить периода, сколь угодно древнего, когда образование всех известных для него осадочных пород происходило бы заведомо абиогенным путем. Причем биосфера Земли сформировалась с самого начала как сложная система, с большим числом видов организмов, каждый из которых выполнял свою роль в общей системе. Без этого биосфера вообще не могла бы существовать, т. е. стойкость ее существования была сразу обусловлена ее сложностью (Вернадский, 1967).

Единомышленником Вернадского был А.Г. Вологдин, который изучал под поляризационным микроскопом при больших увеличениях разнообразные горные породы различного возраста (протерозой–мезозой), от джеспилитов до фосфоритов и минеральных образований зоны выветривания. Вологдин, изучая железистые кварциты (джеспилиты) Курской магнитной аномалии, указал на присутствие железобактерий в этих породах. Автор сделал однозначный вывод: наличие массовых бактериальных или бактериоподобных микротел в осадочных породах любого (в том числе и раннепротерозойского) возраста и в ряде вторичных минеральных образований несомненно. Для признания их хемогенными образованиями нет никаких оснований, с коллоидными структурами они не могут иметь ничего общего хотя бы из-за своих относительно значительных размеров (от 1 до 10 мкм) (Вологдин, 1947). Направление своих исследований он назвал геологической микробиологией.

Микробиологи “дозрели” до понимания идей Вернадского о геологической деятельности микроорганизмов лишь к концу 1950-х гг. Так, в 1959 г. была опубликована статья (Кузнецов, 1959), название которой полностью повторяло название доклада Вологодина на заседании АН СССР в 1947 г. А вскоре вышла в свет обстоятельная монография трех авторитетных микробиологов (Кузнецов и др., 1962), на которую Вологдин

написал благожелательную рецензию и резюмировал: “Монография С.И. Кузнецова, М.В. Иванова и Н.Н. Ляlikовой закладывает основы новой науки, стоящей на грани микробиологии и геологии — геологической микробиологии” (Вологдин, 1964). В свою очередь, от геологической микробиологии в 1997 г. отпочковалась бактериальная палеонтология (Розанов, Заварзин, 1997), предвестником которой по существу явился Вологдин (Лапо, 2016).

Наиболее древние земные породы, в которых обнаружены биоморфные микроструктуры — это породы архейских зеленокаменных поясов Западной Гренландии, Южной Африки и Австралии (Knoll, Barghoorn, 1977; Schidlowski et al., 1979; Schopf, 1983, 1993; Schidlowski, 1988, 2001, 2005; Knoll, 1994 и др.).

Обнаружение широкого распространения фоссилизированных остатков микроорганизмов в древних осадочных и вулканогенных разрезах говорит о том, что их сообщества были важнейшим фактором эволюции биосферы и, прежде всего, осадкообразования на поверхности Земли, начиная с архея. Анаэробные бактерии начали функционировать не позднее 3.5–3.8 млрд лет назад (Schidlowski, 1988, 2001). Достаточно рано зафиксированы и аэробные бактерии. Предполагаемые цианобактерии известны из отложений возрастом около 3.5 млрд лет (Knoll, Barghoorn, 1977; Schopf, 1983, 1993; Knoll, 1994; Бактериальная ..., 2002). Обсуждались и доказательства фотосинтетической жизни (как аноксигенной, так и оксигенной) ранее 3.0 млрд лет назад, возможно, 3.5–3.7 млрд лет назад (Rosing, 1999).

Также в конце прошлого века появились первые работы по древнейшим осадочным породам Земли — зеленокаменному поясу Исуа в Гренландии. Возраст этого пояса 3.8 млрд лет. Данные изотопного анализа содержащегося в них углерода свидетельствовали о существовании жизни практически с самого начала образования осадочных горных пород уже 3.8 млрд лет назад (Schidlowski et al., 1979; Schidlowski, 1988, 2001, 2005; Hayes, 1996; Mojzsis et al., 1996; Rosing, 1999). Эти данные многократно критиковались, но так и не были опровергнуты. Мало того, они были подтверждены опубликованными М. Шидловским в 2005 г. изображениями предполагаемых бактериальных тел из Исуа. Изотопный анализ, проведенный Шидловским, показал, что принципиальное отличие анализированных им остатков и микрофоссилий из формации Ганфлинт (2 млрд лет, оз. Верхнее, Канада) отсутствует (Schidlowski, 2005) и, что особенно важно, есть подозрение (исходя их изотопных данных) о присутствии в Исуа каких-то остатков эвкариотических водорослей (Розанов, 2017).

Модели позднеархейской Земли указывают на разнообразие вероятных местообитаний для древнейших организмов (Nisbet, 2000). В мелко-водных прибрежных условиях можно предположить сообщества микробиальных матов, возможно, с участием цианобактерий, осуществлявших оксигенный фотосинтез. В илах и нижней части микробиальных матов, по всей видимости, присутствовали аноксигенные фотосинтетики и метаногены. В приповерхностных водах, вероятно, процветал фотосинтетический планктон. Также, возможно, были распространены условия вне фотической зоны, обитатели которой зависели от геохимии серы (Stetter, 1996).

МИКРОБИАЛЬНЫЕ ИСКОПАЕМЫЕ

Долгое время самыми ранними проявлениями жизни на Земле было принято считать раннеархейские ископаемые бактерии, обнаруженные в отложениях возрастом 3.3–3.5 млрд лет серии Онфервахт зеленокаменного пояса Барбертон Южной Африки и серии Варравуна кратона Пилбара Австралии (Lowe, 1980; Walter et al., 1980; Schopf, 1983, 1993), в разрезах которых преобладают вулканогенные и вулканогенно-осадочные породы. Эти раннеархейские ископаемые бактерии морфологически неотличимы от современных бактерий. Бактерии с точки зрения эволюции являются довольно сложно организованными организмами и представляют высокий уровень развития (Бактериальная ..., 2002). Предполагается, что самые ранние бактерии из зеленокаменных поясов Барбертон Южной Африки и Пилбара Австралии создавали микробные маты на поверхности осадка (Walsh, 1992). Детальные седиментологические и микропалеонтологические исследования обнаружили тесную связь микробных матов с гидротермальной деятельностью в мелководных условиях (Бактериальная ..., 2002).

А. Ноль и Э. Баргхорн (Knoll, Barghoorn, 1977), изучая архейский зеленокаменный пояс Свазиленд (~3.5 млрд лет, горы Барбертон, Восточный Трансвааль, Южная Африка), обнаружили ископаемое сообщество органостенных микроструктур. Размерность их укладывалась в довольно узкий диапазон (1–4 мкм, средний диаметр 2.5 мкм). Форма их была не строго сферической, а слегка уплощенной и смятой в складки. Мало того, наблюдались различные стадии бинарного деления клеток. Все вышесказанное дало основания полагать, что обнаруженный комплекс микрофоссилий имеет биогенное происхождение.

Ф. Весталл в зеленокаменном поясе Барбертон (Южная Африка) обнаружила предположительно бактериальные формы – коккоидные и палочковидные, полностью замещенные минералами (Westall et al., 2001).

Шидловский (Schidlowski et al., 1979; Schidlowski, 2005) на основе анализа соотношений изотопов углерода в биогенных образованиях Исуа указывает на продолжительность биологического процесса более чем 3.8 млрд лет. Причем проведенный им анализ дает возможность предположить присутствие в этих отложениях остатков таких высокоорганизованных для того времени организмов, как эвкариотические водоросли (Розанов, 2009б, 2017).

Были получены интересные молекулярные данные, указывающие на существование цианобактерий 2.7 млрд лет назад (Brocks et al., 1999; Summons, 1999).

Сходным образом данные по изотопному анализу углерода и серы подтверждают вывод о переработке органического вещества в архейских осадках бактериями, в том числе метаногенами (микроорганизмами, производящими метан) (Nisbet, 2000; Schidlowski, 2001), а также, что разнообразное сообщество хемотрофов, связанное с гидротермами, существовало в мелководных (или средней глубины) бассейнах. В 2000 г. Б. Расмуссен опубликовал свидетельства древнейшей микробиальной жизни в вулканических породах возрастом 3.235 млрд лет. Эти доказательства представлены ископаемыми нитевидными формами, перекрученными в различных направлениях, встреченными в массивных сульфидных отложениях (Кратон Пилбара в Австралии). Такой тип отложений автор связывает с условиями, характерными для черных курильщиков. Он предполагает, что описанные им микроорганизмы обитали на дне архейского моря ниже фотической зоны при высоких температурах (Rasmussen, 2000). Это соответствует оптимальным температурам роста термофильных бактерий (около 70°C). Высокие температуры не являются преградой для развития микробиальной жизни. Предполагается, что при подводных извержениях, когда температура пород падает ниже 113°C, жизнь уже может существовать (Stetter et al., 1990; Stetter, 2006). Кроме того, клетки некоторых метаногенов при повышенном гидростатическом давлении способны размножаться при 122°C и давлении 20 МПа (116°C требуют давления 0.4 МПа) (Takai et al., 2008). Причем колонизация вулканогенных пород происходит везде, куда только может проникнуть морская вода – показано на примере вулканических стекол (Thorseth et al., 2001). При этом происходит микробная колонизация и поверхности субстрата, и самой толщи породы.

Следует отметить, что не все авторы были согласны с биологической природой архейских остатков, трактуемых как ископаемые бактерии. Так М. Бразье с соавт. (Brasier et al., 2002, 2004) утверждали, что структуры, отчетливо напоминающие прекрасно сохранившиеся бактериальные и цианобактериальные микрофоссилии из свиты Варравуна (~3.465 млрд лет) Западной Австра-

лии (Schopf, Packer, 1987; Schopf, Klein, 1992; Schopf, 1993, 1994), считавшиеся одними из самых древних морфологических проявлений жизни на Земле и означающие начало фотосинтеза (Schopf, 1999), почти на миллиард лет древнее предполагаемых цианобактериальных биомаркеров (Summons et al., 1999), появления кислородной атмосферы (Catling et al., 2001) и любых других относительно разнообразных сообществ микроорганизмов (Schopf, 1999), на самом деле являются загрязнениями, вторичными артефактами, образованными из аморфного графита во множественных образованиях гидротермальных жил и вулканических стекол, или неорганическими агрегатами углерода. К такому выводу их привел повторный отбор материала, картирование, оптические и электронно-микроскопические исследования, анализ цифровых изображений, рамановская микро-спектроскопия и применение других геохимических техник. Дальнейшие работы подтвердили ошибочность выводов Бразье и его соавторов, и бактериально-палеонтологические исследования древнейших микроорганизмов плодотворно продолжались.

А.Ю. Розанов (2003) предположил, что ископаемые, в биологической природе которых усомнился Бразье, могут оказаться даже цианобактериями, образующими цианобактериальные маты. Этот вывод Розанова соответствует его представлению о ранней оксигенизации атмосферы (~2.7 млрд лет). Также В. Алтерман и Й. Казмирчак (Altermann, Kazmierczak, 2003), проанализировав данные Бразье и его соавторов и проведя переоценку вероятности жизни на ранней Земле, пришли к выводу, что жизнь в архее (2.5–3.5 млрд лет) была относительно широко распространена и развивалась. Это было сделано на основании морфологических, геохимических и изотопных данных. Этими авторами предполагается, что метаболические стратегии были аналогичны таковым современных прокариотных организмов, включая цианобактерии. Соответственно, по их мнению, древнейшими ископаемыми Земли являются микрофоссилии с возрастом 3.46–3.49 млрд лет (кратон Пилбара Западной Австралии) и 3.4 млрд лет (район Барбертон Южной Африки). Архейские микрофоссилии Западной Австралии и Южной Африки могут рассматриваться как аутентичные древние ископаемые. Значит, 3.5 млрд лет назад в отложениях, изученных Шопфом, микробная жизнь процветала и была широко распространена. Древнейшие ископаемые в этих породах представлены сфероидальными и нитчатыми (филаментными) микрофоссилиями (Awramik et al., 1983; Walsh, Lowe, 1985; Schopf, Packer, 1987; Walsh, 1992; Schopf, Klein, 1992; Schopf, 1993; Rasmussen, 2000; Ueno et al., 2001). Находки в Исуса с возрастом 3.8 млрд лет (Schidlowski, 1988, 2001) дискуссия Шопфа-Бразье не затронула.

Тем не менее, статья Бразье явилась неким рубежом в развитии бактериальной палеонтологии. Переломный момент можно назвать “дискуссией Шопфа–Бразье”, после которого в некоторых странах начался новый этап развития бактериальной палеонтологии.

На этом этапе развития бактериальной палеонтологии архея англоязычные исследователи стали больше внимания уделять химической стороне проблемы. Некоторые авторы, такие как Весталл, практически целиком переключились на астробиологию. Но многие другие остались верны поискам следов древней жизни на Земле. В результате такое изменение направления работ привело к диаметрально противоположному результату: данные изотопных анализов углерода, серы и кислорода, особенности распределения химических элементов и петрографический анализ позволили отодвинуть первое появление жизни на Земле как минимум до 3.8 млрд лет назад.

Вместе с тем, некоторые исследователи наряду с изотопическими и геохимическими исследованиями продолжали и поиск самих древнейших микрофоссилий.

СТРОМАТОЛИТЫ

Взаимодействие микробных сообществ с окружающей средой, выражающееся в осажде-нии и связывании карбонатных частиц микроорганизмами с последующей их литификацией, приводит к образованию строматолитов — слоистых органо-минеральных структур. Формирование строматолитов происходит на дне теплых мелководных водоемов и в приливно-отливной зоне (Маслов, 1960). Состав микроорганизмов обуславливает форму их колоний, а форма колонии находит свое отражение в форме строматолитовых построек (Крылов, 1963). По форме построек различают столбчатые, пластовые и желваковые строматолиты. Появившись в раннем архее, строматолиты очень широко были распространены в позднем архее и протерозое. В конце архея площадь, занятая строматолитами, стала уменьшаться, а в середине палеозоя произошло резкое их сокращение (Комар, 1966; Крылов, 1975; Walsh, 1992; Семихатов, Раабен, 1994, 1996; Розанов, 2009а и др.). В современном мире аналогами древнейших строматолитов являются микробные, преимущественно циано-бактериальные постройки, образование которых происходит в экстремальных условиях, таких как залив Шарк Бей в Австралии и Багамские острова (Ископаемые ..., 2011).

Строматолиты с возрастом около 3.5 млрд лет были обнаружены в Австралии (серия Варравуна, Warrawoona). Интерпретации их происхождения посвящен целый ряд работ. Так, Д. Лоу (Lowe, 1980) полагает, что поскольку существующие в настоящее время строматолиты построены

преимущественно цианобактериями, то и строматолиты Варравуна также обязаны своим существованием цианобактериям. Однако ряд авторов (Walter, 1972; Golubić, 1976; Walter et al., 1980) полагает, что поскольку в строительстве современных строматолитов участвуют как другие типы прокариот, так и водоросли, то и древние строматолиты возникли, вероятно, благодаря жизнедеятельности разнообразных микроорганизмов. Так, в частности, предполагается, что раннеархейские строматолиты (напр., серии Варравуна — 3.5 млрд лет — и Онвервахт) были построены не цианобактериями, а нитчатými одноклеточными бактериями (прокариотами) (Schopf, 1983). Архейский возраст строматолитов Варравуна говорит о наличии жизни на Земле в это время. Возможное участие цианобактерий в строительстве строматолитов (Lowe, 1980; Walter et al., 1980) предполагает наличие процесса фотосинтеза.

Вышедшая в 1983 г. коллективная монография (Schopf, 1983), посвященная ранней биосфере Земли, привлекла всеобщее внимание и стала одной из наиболее часто цитируемых работ. Как основные достижения науки в этой монографии отмечаются: 1 — возможное происхождение жизни >3.8 млрд лет назад; 2 — возникновение бактериального фотосинтеза >3.4 млрд лет назад (собственно бактериального фотосинтеза) и, возможно, фотосинтетическое освобождение O_2 ранее 3.8 млрд лет назад; и 3 — появление эукариот от 2.0 до 1.3 млрд лет назад. В этой же монографии сведены воедино все полученные на то время данные о древнейших, начиная с раннего архея, строматолитах. Позднеархейские строматолиты, по мнению М. Уолтера, связаны как с солоновато-водными, так и с морскими условиями. В этой же монографии Дж. Шопф и Уолтер свели в таблицу все известные в то время архейские микроорганизмы строматолитов с анализом достоверности их инситу и вероятности биогенного происхождения. Раннепротерозойские объекты были проанализированы Х. Хофманом и Шопфом. Была предпринята попытка разработки критериев инситу обнаруженных микрофоссилий и приведены изображения микрофоссилий из различных архейских и протерозойских местонахождений.

С течением времени данные Шопфа были существенно откорректированы Розановым (2004, рис. 4; 2009б). Анализ разнообразных данных показал, что первые бактерии (s.l.) появились к моменту прекращения метеоритной бомбардировки — около 4.0 млрд лет назад; присутствие эукариот смещено к 2.7–3.0 млрд лет. Разнообразие и закономерности морфогенеза докембрийских строматолитов и их сравнение позволили думать, что своим образованием они были обязаны именно цианобактериям и, соответственно, цианобактерии появились ранее 3.5 млрд лет. Таким образом, совокупность палеонтологических и молеку-

лярно-биохимических данных говорит о том, что жизнь на Земле существовала с самого начала осадконакопления, что с особой остротой ставит вопрос о происхождении жизни.

Реликтовые микробные сообщества в экстремальных местах обитания были всесторонне исследованы Л.М. Герасименко и др. (1994). Они указали на возможность использования реликтовых микробных сообществ в экстремальных местах обитания в качестве модели для их древних предков. Среди реликтовых сообществ прокариот наибольший интерес представляют цианобактериальные маты, обычно сравниваемые с плоскими строматолитами, относительно которых существует убеждение, что они прошли неизменными через всю историю Земли, и их образование обусловлено микроорганизмами, близкими с современными (Крылов, 1975; Golubić, 1976; Schopf, 1983; Заварзин, 1984). В.Н. Сергеев (1993) считал, что в раннем протерозое обитали цианобактериальные сообщества, практически неотличимые от современных. По-видимому, они успешно существовали и ранее в архее. Некоторые нитевидные формы цианобактерий переходят в ископаемое состояние не в виде отдельных филаментов, а в виде россыпи клеток (Герасименко, Крылов, 1983). По мнению Сергеева (1993), многие формы цианобактерий имеют современных аналогов на родовом или даже видовом уровнях.

Предполагается, что большая часть известных раннеархейских бактерий связана с плоскими микробными матами или биопленками (строматолитами пластового типа), а не с купольными или желваковыми строматолитами. Наличие подобных строматолитов в условиях мелководья и приливно-отливной зоны позволяет сделать вывод, что микробные маты формировались организмами, для которых свет был важным источником энергии, такими как фотосинтезирующие организмы. Коккоидные, овальные, палочковидные бактерии, связанные с первичными нитчатыми строителями матов, возможно, являются гетеротрофными или хемолитическими микроорганизмами (Бактериальная ..., 2002).

С. Аврамик, изучая древнейшие строматолиты серии Варравуна (3.5 млрд лет), выявил несколько морфотипов нитчатых ископаемых бактерий. На основании разнообразия древнейшего сообщества и сложности индивидуальных компонентов он предположил, что начало жизни на Земле предшествует началу отложения осадков Варравуна (Awramic et al., 1983). Древнейшие строматолиты Земли обнаружены также в надсвите Свазиленд в горах Барбертон (Юж. Африка), в области с отличной обнаженностью самых древних относительно слабо метаморфизованных осадочных пород. Там были обнаружены сфероидальные микрофоссилии нескольких микрон в диаметре и “сдвоенные” клетки, что, вероятно, может говорить об их размножении бинарным делением.

Изучение раннеархейских строматолитов показало, что организмы, их построившие 3.5 млрд лет назад, были бентосными на протяжении всей (или большей части) своей жизни. Вероятно, эти бактерии были фотоавтотрофными нитчатыми (филаментными) формами с чехлом вокруг трихомов. Присутствие строматолитов с возрастом 3.5 млрд лет говорит о том, что уже в это время на Земле существовала, группируясь в микробные экосистемы, разнообразная микробная жизнь. При отсутствии конкуренции цианобактериальные маты в докембрийских бассейнах занимали, вероятно, все экологические ниши от мелководных участков до акваторий открытого моря (Awramik, 1971; Серебряков, 1975). На основании анализа распространенности раннекембрийских строматолитов для Земли, начиная с 3 млрд лет, были характерны широко распространенные мелководные морские условия (Awramik, 1992).

ХИМИЧЕСКИЕ ИСКОПАЕМЫЕ

К ископаемым этого типа можно отнести все отложения и формы, которые были признаны биогенными на основании изотопных анализов углерода и серы (Schidlowski et al., 1979; Schidlowski, 1988, 2001, 2005; Awramik, 1992).

Кроме того, Н. Банерджи и его коллеги (Banerjee et al., 2007) обнаружили в архейских пиллоулавах (3.35 млрд лет, кратон Пилбара, Австралия) интересные микрофоссилии — трубчатые структуры микронного размера, минерализованные титанитом (CaTiSiO_4) с остаточным органическим углеродом, сохранившимся вдоль их краев. Возраст титанита в трубчатых структурах, по данным U-Pb датировки, архейский. Предполагается, что эти структуры идентичны следам микробной жизнедеятельности в офиолитах и современных базальтах. Причем микробная активность способствовала биогенному выщелачиванию базальтовых стекол, обрамляющих пиллоулавы и гиалокластиты (Furnes et al., 2004; Banerjee et al., 2006). Подобное микробное разложение базальтовых стекол было зафиксировано в хорошо сохранных офиолитах и в современной океанической коре (Thorseth et al., 1992).

К химическим ископаемым можно отнести и биомаркеры, или хемофоссилии. Изучение их крайне важно. Так, данные о находках стеролов в отложениях с возрастом 2.7 млрд лет (Brooks et al., 1999) подтверждают существование эвкариот в это время. При этом количество кислорода в атмосфере должно было быть не менее 1% от его количества в настоящее время (точка Пастера).

ИССЛЕДОВАНИЯ ПОСЛЕДНИХ ЛЕТ

Пожалуй, самая интересная находка последних лет — это обнаруженное местонахождение метакarbonатных пород с возрастом 3.7 млрд лет в зеленокаменном поясе Исуа. В этих отложениях зафиксированы древнейшие строматолиты высотой 1–4 см. Строматолиты Исуа, по данным анализа редкоземельных элементов и следам иттрия, были образованы в мелководных условиях. Таким образом, ископаемые бактериальные структуры встречаются в зеленокаменных поясах с самого начала реально документированной геологической летописи (Nutman et al., 2016).

Мало того, дальнейшие исследования подтвердили существование жизни на Земле практически сразу после прекращения метеоритной бомбардировки. Есть и вызывающие некоторое удивление и сомнение данные о том, что первые следы жизни отмечены в отложениях (зеленокаменный пояс Нуввуагиттук, Квебек, Канада), возраст которых превышает 3.77 млрд лет, и даже может приближаться к 4.28 млрд лет (возраст пород однозначно не определен). Эти железистые “осадочные” породы интерпретируются как придонные отложения, связанные с гидротермальными выходами. В них были обнаружены гематитовые трубочки микронного размера, по морфологии сходные с филаментами микроорганизмов из современных гидротерм. Рядом с трубочками обнаружены графитовые гранулы — углеродистый материал, апатит, и карбонатные “розетки” — углеродистые кольца. “Розетки” вполне могли образоваться и в результате абиогенных процессов. Но вместе с ними обнаружен апатит, который является косвенным признаком биологической активности. Изотопный анализ углерода графитов говорит о присутствии жизни. Проанализировав и соединив все данные, можно говорить о существовании микробного сообщества, обитавшего около гидротермальных выходов в архее (Dodd et al., 2017).

М. Додд и Д. Папино (Dodd, Papineau, 2015) обнаружили эллипсоидальные образования микрокристаллического гематита во включениях железистых кварцитов зеленокаменного пояса Нуввуагиттук (<3.8 млрд лет). Гематитовые «розочки» сохранились и почти не деформировались, что указывает на то, что эти структуры подвергались метаморфизму низких стадий (не выше зеленосланцевой). Исключительно низкая степень метаморфизма этих эоархейских пород позволила сохраниться беспорядочно расположенному органическому углероду с пиритом, апатитом, карбонатом и слоистыми силикатами и предоставила возможность поиска возможных остатков следов наиболее примитивной жизни. Применение рамановской спектроскопии позволило выявить

потенциально биологическую природу этих образований.

На анализе соотношения изотопов углерода в графитах, заключенных в древнейших метаосадочных породах Северного Лабрадора, Канада (3.95 млрд лет), было установлено: графиты имеют биогенное происхождение и, соответственно, 3.95 млрд лет тому назад существовали живые организмы (Tashiro et al., 2017). Данные о наличии следов ранней жизни, которая процветала в водных бассейнах по крайней мере 3.7 млрд лет назад, подтвердили морфология и изотопный анализ углерода в зернах графита сланцев Исуа (Schidlowski, 1988, 2001; Ohtomo et al., 2014).

Таким образом, самые древние осадочные породы, происхождение которых может быть связано с биологическим фактором, были обнаружены в зеленокаменных поясах Нуввуагиттук (Nuvvuagittuq, Канада), Исуа (Гренландия) и комплексе Акилия (Akilia – Гренландия). Все эти породы имеют литологическое и геохимическое сходство (Mloszewska et al., 2013). Предполагается, что полосчатые железистые кварциты, с которыми связаны возможные проявления жизни во всех самых древних местонахождениях, сохраняют и прямые и косвенные доказательства активности ранней микробиальной биосферы, связанной с интенсивным использованием металлов, растворенных в морской воде (Mloszewska et al., 2013; Dodd, Papineau, 2015).

ПРЕДПОЛАГАЕМЫЕ ЭВКАРИОТЫ

Совсем недавно Д. Олер и ее коллеги обнаружили в архее кратона Пилбара, Австралия (3.0–3.4 млрд лет) довольно крупные (20–70 × 15–35 мкм – измерения авторов) чечевицевидные формы с грубой поверхностной структурой. Был также проведен изотопный анализ углерода этих форм. Описанные формы напомнили авторам ранее обнаруженные в архее Южной Африки (зеленокаменный пояс Барбертон, 3.4 млрд лет) формы, которые были интерпретированы ими как “возможные микроорганизмы”. Сравнение морфологии, пространственного распределения и фаций Австралийских и Южно-Африканских форм показало, что эти формы выделяются среди прочих раннеархейских микрофоссилий, и что они, возможно, родственны. Эти микроорганизмы процветали в раннеархейских морях, были обильны и широко распространены. Вели они, вероятно, планктонный образ жизни. Было сделано предположение (на основании данных по изотопии углерода), что чечевицевидные микроорганизмы были, вероятно, автотрофами (Oehler et al., 2017). Дальше этого определения авторы статьи не пошли. Морфология этих форм и их размеры дают возможность предположить, что они могли быть самыми ранними эвкариотами.

Органостенные микрофоссилии с возрастом 3.2 млрд лет были найдены в мелководных отложениях, а точнее, в раннеархейских сланцах и алевролитах серии Мудис (Moodies) зеленокаменного пояса Барбертон Юж. Африки. Это фоссилизированная популяция крупных (до 300 мкм в диаметре) углеродистых сфероидных микроструктур. Был проведен изотопный и химический (рамановская микроспектроскопия) анализ. На основании этих анализов и тщательного морфологического анализа и анализа вероятных условий осадконакопления авторы предполагают связь исследуемых микрофоссилий с цианобактериями, хотя они намного крупнее всех известных цианобактерий (Javaux et al., 2010). Однако, исследуя тот же самый материал, Р. Бьюик (Buik, 2010) отнес эти крупные сфероидальные формы к акритархам, т. е. к эвкариотам. Мы придерживаемся того же мнения.

РОССИЙСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Одни из самых древних пород на территории России – это среднеархейские (2.9–3.0 млрд лет) кремнистые осадочные породы – силициты Хаутоваарской и Койкарской структур Ведлозерско-Сегозерского зеленокаменного пояса Центральной Карелии (Фенноскандинавский щит). Проведенные бактериально-палеонтологические исследования (Светов, Медведев, 2012; Медведев и др., 2014) выявили следы биопленок и микроструктуры, трактуемые как фоссилизированные, в основном нитевидные, микроорганизмы.

Однако первым достоверные находки фоссилизированных остатков представителей эвкариот в архее описал еще в 1982 г. Б.В. Тимофеев. Им были описаны акритархи и крупные трихомы из верхнеархейских отложений Центральной Карелии и Среднего Приднестровья (Тимофеев, 1982). Эта работа долгое время оставалась единственной, в которой были зафиксированы архейские находки фоссилизированных остатков представителей эвкариот, в том числе и акритарх. Однако эта работа прошла практически незамеченной и, мало того, сама возможность нахождения эвкариотных форм в архейских отложениях даже до сих пор у многих вызывает сомнения.

С целью подтвердить или опровергнуть выводы Тимофеева нами было проведено переизучение его коллекции, хранящейся в Ин-те геологии и геохронологии докембрия РАН, а также осуществлен сбор и изучение дополнительного материала из архея Северной Карелии – Хизоваарской зеленокаменной структуры (2.8 млрд лет), входящей в состав Парандовско-Тикшозерского зеленокаменного пояса. Исследовались образцы из вулканогенно-осадочной ассоциации среднего и кислого состава нижней части разреза. В результате исследований были обнаружены в основном прокариотные формы, были встречены

также и предположительно эвкариотные ископаемые микроорганизмы (Astafieva et al., 2005, 2006; Астафьева, 2006; Розанов и др., 2008; Розанов, Астафьева, 2013 и др.)

В разрезе (в углеродсодержащих сланцах и туфогенно-осадочных породах) преобладали нитевидные и палочковидные формы. Большая часть этих структур представлена нитями диаметром, как правило, порядка 3–5 мкм, длина которых может достигать (или даже превышать) 100 мкм (табл. I, фиг. 1–4, см. вклейку). Судя по морфологии и размерам, архейские нитчатые структуры могут относиться и к цианобактериям. Интересно отметить, что в одном образце обнаружена структура, напоминающая цианобактериальный мат (табл. I, фиг. 4).

Коккоидные формы в лопийских породах Хизоваара также встречаются как в углеродсодержащих сланцах, так и туфогенно-осадочных породах. Эти формы представлены несколькими модификациями. Во-первых, в углеродсодержащих сланцах, туфопесчаниках (метапесчаниках с примесью вулканического материала кислого состава), туфогенно-осадочных и осадочных породах встречаются довольно своеобразные коккоидные формы. Эти кокки представляют собой округлые формы диаметром порядка 2–5 мкм, которые почти всегда образуют скопления (табл. I, фиг. 5). Поверхность этих сфер покрыта как бы “пушистой” оболочкой, довольно плотной и толстой, облегающей каждую кокку в отдельности. На некоторых экземплярах наблюдаются трещины в этом покрове. Наличие подобной орнаментированной оболочки является признаком, характерным как для прокариот, так и для эвкариот. Однако следует отметить, что существует вероятность того, что скопления этих форм могут быть и более поздним засорением.

Во-вторых, обнаружены одиночные кокки, имеющие неровную бугорчатую поверхность, диаметром 3–4 мкм, вкрапленные в породу (табл. I, фиг. 6).

В-третьих, это более крупные сферические формы с диаметром порядка 10 мкм (табл. I, фиг. 7, 8). Они особенно интересны тем, что представлены кокками (состоящими в основном из кремния и железа) с сильно шероховатой (пупырчатой) поверхностью. В некоторых случаях эти коккоидные формы покрыты довольно толстой неровной бугорчатой, пузырчатой оболочкой (чехлом или покрывалом), в химическом составе которой резко превалирует железо.

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

на табл. I, фиг. 8 и говорит о довольно сложной структуре этих форм.

В туфогенно-осадочных породах встречаются также сложноорганизованные формы, покрытые чешуйчатыми пластинками. Эти микроорганизмы должны относиться к эвкариотам. Однако, судя по взаимоотношению со вмещающими породами, вероятность более позднего засорения очень велика.

В корях выветривания по гранитам и плагиогранитам Северной Карелии была обнаружена еще одна предположительно эвкариотная форма неясного систематического положения (Астафьева, Розанов, 2010), интерпретация которой вызвала значительные затруднения. Позднее было отмечено некоторое сходство описываемой формы с раковинными амебами (Розанов, Астафьева, в печати). Это полуразрушенная удлинненно-овальная микрофоссилия, но учитывая ее архейский возраст, можно сказать, что сохранилась она довольно хорошо. Ее размеры: длина ~57 мкм, ширина ~17 мкм. Эта форма имеет довольно сложное строение, вероятно, она была покрыта оболочкой толщиной 2–3 мкм (табл. II, фиг. 1, см. вклейку). Обнаружена она в предверхнелопийской коре выветривания (AR, основание охтинской серии, ~2.8 млрд лет; оз. Воронье, Лехтинская структура Карелии).

Кора выветривания оз. Воронье содержит и прокариотные ископаемые микроорганизмы — среди них нитевидные, палочковидные, гантелевидные и коккоидные формы (Ископаемые ..., 2011) (табл. II, фиг. 2, 3).

Следует также отметить находку сложноорганизованных микрофоссилий из керна скважины, пробуренной на западном фланге Имандра-Варзугского рифтогенного пояса (Кольский пов). Скважина вскрыла коры выветривания с возрастом >2.448 млрд лет, т. е. практически на границе архей–протерозой. Обнаруженные ископаемые, судя по морфологии, относятся к многоклеточным эвкариотам, вероятно, красным или зеленым водорослям. Характеристики изображенных ископаемых форм близко напоминают некоторых современных представителей родов *Draparnaldia* и *Draparnaldiella* (зеленые водоросли) (Курсанов, 1953; Мошкова, 1986; Водоросли ..., 1989). Это разветвленные кустиковидные формы с ярко выраженными различиями между главными нитями и боковыми ветвями, однако иногда интенсивно развитыми оказываются вертикальные нити. К субстрату они прикрепляются посредством округло-овальных уплощенных оснований, которые на электронных снимках выглядят как бутылковидные формы или округло-уплощенные нащепки (табл. II, фиг. 4, 5). Следует, однако, отметить, что нельзя полностью исключить возможность и грибной природы найденных ископаемых. Формам было дано название *Gazavazinia* (Розанов, Астафьева, 2013).

Результаты изучения ископаемых микробов показывают, что минералообразование под их влиянием или с их участием — процесс, который происходил на Земле всегда и везде (Rozanov, Astafieva, 2009). Как уже говорилось, ископаемые бактерии были обнаружены в самых древних метасадочных породах. Но роль бактерий в древнейшем осадко- и минералообразовании изучена еще недостаточно. Так, предпринятая попытка исследования архейских железистых кварцитов Северной Карелии, Кольского п-ова и Индии показала, что биологический фактор играл определенную роль в образовании этих полезных ископаемых. Во всех изученных образцах раннеархейских железистых кварцитов были обнаружены инситу микрофоссилии как в железистых, так и в кремнистых прослоях. Наиболее обильны и разнообразны формы, близкие к коккоидным — собственно кокки, овальные, гантелевидные, палочковидные и другие формы, обильны биопленки (табл. II, фиг. 5–8). Можно сказать, что микробиальные формы архейских железистых кварцитов довольно разнообразны. Часть обнаруженных микрофоссилий может являться остатками магнетотактических и железоредуцирующих бактерий. Таким образом, участие бактериальной компоненты в образовании железистых кварцитов архея очень вероятно. Скорее всего, архейские моря были тепловодными, слабо обогащенными кислородом бассейнами. Другими словами, можно предположить, что архейские железистые кварциты являются одними из самых древних биогенных пород (Астафьева и др., 2017).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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

Мало того, присутствие ископаемых бактерий и, вероятно, даже эвкариот в архейских корях выветривания говорит о том, что жизнь существовала на суше уже в столь отдаленные времена. Следовательно, утверждать, что жизнь появилась в океане, представляется не совсем корректным.

Автор признателен всем, кто помогал в проведении этой работы, за обсуждение результатов и ценные советы, особенно А.Ю. Розанову и Г.Т. Ушатинской, а также Л.В. Зайцевой, Р.А. Ракитову и А.В. Кравцеву за помощь при работе на электронных сканирующих микроскопах.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН № 17 “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов” (подпрограмма I “Развитие жизненных и биосферных процессов”) и поддержана грантом РФФИ № 17-04-00324.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антошкина А.И. Бактериальное породообразование — реальность современных методов исследований // Уч. зап. Казанского ун-та. 2011. Т. 153. Кн. 4. С. 114–126.
- Астафьева М.М. Архей Карелии и бактериальная палеонтология // Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. М.: КМК, 2006. С. 120–128.
- Астафьева М.М., Розанов А.Ю. Древнейшие коры выветривания (на примере Карелии) и микрофоссилии // Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. Сер. “Гео-биологические системы в прошлом”. М.: ПИН РАН, 2010. С. 10–22.
- Астафьева М.М., Фелицын С.Б., Алфимова Н.А. Бактериальная палеонтология неоархейских полосчатых железистых кварцитов Карелии и Кольского полуострова // Палеонтол. журн. 2017. № 4. С. 93–102.
- Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН, 2002. 188 с.
- Вернадский В.И. Биосфера. М.: Мысль, 1967. 283 с.
- Вологдин А.Г. Геологическая деятельность микроорганизмов // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1947. № 3. С. 19–38.
- Вологдин А.Г. О книге С.И. Кузнецова, М.В. Иванова и Н.Н. Ляlikовой “Введение в геологическую микробиологию” // Сов. геол. 1964. № 2. С. 158–161.
- Водоросли. Справочник. Киев: Наук. Думка, 1989. 608 с.
- Герасименко Л.М., Крылов И.Н. Посмертные изменения цианобактерий в водорослево-бактериальных пленках термальных источников Камчатки // Докл. АН СССР. 1983. Т. 272. № 1. С. 129–137.
- Герасименко Л.М., Гончарова И.В., Жегалло Е.А. и др. Процесс минерализации (фосфатизации) нитчатых цианобактерий // Литол. и полезн. ископ. 1996. № 2. С. 208–214.
- Герасименко Л.М., Гончарова И.В., Заварзин Г.А. и др. Динамика высвобождения и поглощения фосфора цианобактериями // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. Вып. 1. С. 348–353.
- Заварзин Г.А. Бактерии и состав атмосферы. М.: Наука, 1984. 199 с.
- Заварзин Г.А. Развитие микробных сообществ в истории Земли // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. С. 212–221.
- Ископаемые бактерии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах. М.: ПИН РАН, 2011. 172 с.

- Комар В.А. Строматолиты верхнедокембрийских отложений севера Сибирской платформы и их стратиграфическое значение. М.: Наука, 1966. 122 с.
- Крылов И.Н. Столбчатые ветвящиеся строматолиты рифейских отложений Южного Урала и их значение для стратиграфии верхнего докембрия. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 134 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 69).
- Крылов И.Н. Строматолиты рифея и фанерозоя СССР. М.: Наука, 1975. 243 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 274).
- Кузнецов С.И. Геологическая деятельность микроорганизмов // Вестн. АН СССР. 1959. № 2. С. 30–33.
- Кузнецов С.И., Иванов М.В., Ляликова Н.Н. Введение в геологическую микробиологию. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 239 с.
- Курсанов Л.И., Забелина М.М., Мейер К.И. и др. Определитель низших растений. Т. 1.
- Лапо А.В. Пророк в своем отечестве (к 120-летию со дня рождения А.Г. Володина) // Региональная геология и металлогения. 2016. № 65. С. 116–119.
- Маслов В.П. Строматолиты (их генезис, метод изучения, связь с фациями и геологическое значение на примере ордовика Сибирской платформы). М.: Изд-во АН СССР, 1960. 188 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 41).
- Медведев П.В., Светов С.А., Светова А.И. Реликты термофильной хемолитотрофной микробиоты в кремнистых породах архейского возраста (Центральная Карелия) // Тр. Карельского науч. центра РАН. 2014. № 1. С. 135–147.
- Мошкова Н.А., Голлербах М.М. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 10. Зеленые водоросли. Л.: Наука, 1986. 360 с.
- Розанов А.Ю. Ископаемые бактерии и новый взгляд на процессы осадкообразования // Соросовский образоват. журн. 1999. Т. 10. № 47. С. 63–67.
- Розанов А.Ю. Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 41–49.
- Розанов А.Ю. Бактериальная палеонтология, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Современные проблемы геологии. М.: Наука, 2004. С. 448–462 (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 565).
- Розанов А.Ю. Условия жизни на ранней Земле после 4.0 млрд лет назад // Проблемы происхождения жизни. М.: ПИН РАН, 2009а. С. 185–201.
- Розанов А.Ю. Обзор экзобиологических исследований // Космическая биология и медицина. 2009б. Т. 5. С. 85–125.
- Розанов А.Ю. История Земли — история жизни // Жизнь и Вселенная / Ред. Обридко В.Н., Рагульская М.В. М.: ИЗМИ РАН, ГАИШ МГУ, 2017. С. 223–230.
- Розанов А.Ю., Астафьева М.М. Уникальная находка древнейших (2.45 млрд лет) многоклеточных водорослей // Докл. АН. 2013. Т. 449. № 3. С. 1–3.
- Розанов А.Ю., Астафьева М.М. Новые данные об архейских эвкарियोтах // Докл. АН (в печати)
- Розанов А.Ю., Заварзин Г.А. Бактериальная палеонтология // Вестн. РАН. 1997. Т. 67. № 3. С. 241–244.
- Розанов А.Ю., Астафьева М.М., Вревский А.Б. и др. Микрофоссилии раннедокембрийских континентальных кор выветривания Фенноскандинавского щита // Отечеств. геол. 2008. № 3. С. 83–90.
- Светов С.А., Медведев П.В. Древнейшие фоссилизированные микроорганизмы Фенноскандинавского щита // Вестн. Ин-та геол. Коми НЦ УрО РАН. 2012. № 4. С. 23–26.
- Семихатов М.А., Раабен М.Е. Динамика глобального разнообразия строматолитов протерозоя. Ст. 1. Северная Европа, Китай, Индия // Стратигр. Геол. корреляция. 1994. Т. 2. № 6. С. 10–31.
- Семихатов М.А., Раабен М.Е. Динамика глобального разнообразия протерозойских строматолитов. Ст. 2. Африка, Австралия, Северная Америка и общий синтез // Стратигр. Геол. корреляция. 1996. Т. 4. № 1. С. 26–54.
- Сергеев В.Н. Цианобактериальные сообщества на ранних этапах эволюции биосферы // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. С. 254–265.
- Серебряков С.Н. Особенности формирования и размещения рифейских строматолитов Сибири. М.: Наука, 1975. 176 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 200).
- Тимофеев Б.В. Микрофитофоссилии раннего докембрия. Л.: Наука, 1982. 128 с.
- Altermann W., Kazmierczak J. Archean microfossils: a reappraisal of early life on Earth // Res. in Microbiol. 2003. V. 154. P. 611–617.
- Astafieva M.M., Hoover R.B., Rozanov A.Yu., Vrevskiy A.B. Fossil microorganisms in Archean deposits of Northern Karelia // Proc. SPIE. 2005. V. 5906. P. 5906–1–5906-6.
- Astafieva M.M., Hoover R.B., Rozanov A.Yu., Vrevskiy A.B. Fossil microorganisms in Archean // Proc. SPIE. 2006. V. 6309. P. 630904–1–630904-10.
- Awramik S.M. Precambrian stromatolite diversity: reflection of metazoan appearance // Science. 1971. V. 174. P. 825–827.
- Awramik S.M. The oldest records of photosynthesis // Photosynthesis Research. 1992. V. 33. P. 75–99.
- Awramik S.M., Schopf J.W., Walter M.R. Filamentous fossil bacteria from the Archean of Western Australia // Precamb. Res. 1983. V. 20. P. 357–374.
- Banerjee N.R., Furnes H., Muehlenbachs K. et al. Preservation of ~3.4–3.5 Ga microbial biomarkers in pillow lavas and hyaloclastites from the Barberton Greenstone Belt, South Africa // Earth Planetary Sci. Letters. 2006. V. 241. P. 707–722.
- Banerjee N.R., Simonetti A., Furnes H. et al. Direct dating of Archean microbial ichnofossils // J. Geol. Soc. Amer. 2007. V. 36. № 6. P. 487–490.
- Barghoorn E.S., Tyler S.A. Microorganisms from the Gunflint chert // Science. 1965. V. 147. P. 563–577.
- Brasier M.D., Green O.R., Jephcoat A.P. et al. Questioning the evidence for Earth's oldest fossils // Nature. 2002. V. 416. P. 76–81.
- Brasier M., Green O., Lindsay J., Steele A. Earth's oldest (approximately 3.5 Ga) fossils and the 'Early Eden hypothesis': questioning the evidence // Origins of life and evolution of the biosphere: J. of the Intern. Society for the Study of the Origin of Life. 2004. V. 34. Iss.1. P. 257–69.
- Buik R. Ancient acritarchs // Nature. 2010. V. 463. P. 885–886.
- Catling D., Zahnle K.J., McKay C.P. Biogenic methane, hydrogen escape, and the irreversible oxidation of early Earth // Science. 2001. V. 293. P. 839–843.
- Dodd M., Papineau D. Biosignatures of early life in >3.8 Ga Banded Iron Formations? // Geophys. Res. Abstracts. 2015. V. 17. EGU2015-12987-1.

- Dodd M.S., Papineau D., Grenne T. et al.* Evidence for early life in Earth's oldest hydrothermal vent precipitates // *Nature*. 2017. V. 543. P. 60–65.
- Furnes H., Banerjee N.R., Muehlenbachs K. et al.* Early life recorded in Archean pillow lavas // *Science*. 2004. V. 304. P. 578–581.
- Golubić S.* Taxonomy of extant stromatolite-building cyanophytes // *Stromatolites*. Amsterdam: Elsevier, 1976. P. 127–140.
- Hayes J.M.* The earliest memories of life on Earth // *Nature*. 1996. V. 384. P. 21–22.
- Javaux E.J., Craig P., Marshal C.P., Bekker A.* Organic-walled microfossils in 3.2-billion-year-old shallow-marine siliciclastic deposits // *Nature*. 2010. V. 463. P. 934–939.
- Knoll A.N.* Proterozoic and Early Cambrian protists: evidence for accelerating evolutionary tempo // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1994. V. 91. № 6. P. 6743–6750.
- Knoll A.H., Barghoorn E.S.* Archaeal microfossils showing cell division from the Swaziland System of South Africa // *Science*. 1977. V. 198. P. 396–398.
- Lowe D.R.* Stromatolites 3,400-Myr old from the Archaean of Western Australia // *Nature*. 1980. V. 284. P. 441–443.
- Młoszewska A.M., Mojzsis S.J., Pecoits E. et al.* Chemical sedimentary protoliths in the >3.75 Ga Nuvvuagittuq Supracrustal Belt (Québec, Canada) // *Gondwana Res.* 2013. V. 23. P. 574–594.
- Mojzsis S.J., Arrhenius G., Keegan K.D. et al.* Evidence for life on Earth 3800 million years ago // *Nature*. 1996. V. 384. P. 55–58.
- Nisbet E.* Palaeobiology: The realms of Archaean life // *Nature*. 2000. V. 405. P. 625–626.
- Nutman A.P., Bennett V.C., Friend C.R.L. et al.* Rapid emergence of life shown by discovery of 3,700-million-year-old microbial structures // *Nature*. 2016. V. 537. P. 535–539.
- Oehler D.Z., Walsh M.M., Sugitani K. et al.* Large and robust lenticular microorganisms on the young Earth // *Precamb. Res.* 2017. V. 296. P. 112–119.
- Ohtomo Y., Kakegawa T., Ishida A. et al.* Evidence for biogenic graphite in early Archaean Isua metasedimentary rocks // *Nature Geosci.* 2014. V. 7. P. 25–28.
- Rasmussen B.* Filamentous microfossils in a 3235-million-year-old volcanogenic massive sulphide deposit // *Nature*. 2000. V. 405. P. 676–679.
- Rozanov A.Yu., Astafieva M.M.* The evolution of the Early Precambrian geobiological systems // *Paleontol. J.* 2009. V. 43. № 8. P. 911–927.
- Rosing M.T.* $\delta^{13}\text{C}$ -depleted carbon microparticles in >3700 Ma seafloor sedimentary rocks from West Greenland // *Science*. 1999. V. 283. P. 674–676.
- Schidlowski M.A.* 3800-million-year isotopic record of life from carbon in sedimentary rocks // *Nature*. 1988. V. 333. P. 313–335.
- Schidlowski M.A.* Carbon Isotopes as Biogeochemical Recorders of Life over 3.8 Ga of Earth History: Evolution of a Concept // *Precamb. Res.* 2001. V. 106. P. 117–134.
- Schidlowski M.A.* Paleobiological and biogeochemical vestiges of early terrestrial biota: baseline for evaluation of extraterrestrial evidence // *Perspectives in astrobiology. Ser. I: Life and behavioural science*. IOS press, 2005. P. 146–169.
- Schidlowski M., Appel P.W.U., Eichmann R., Junge C.E.* Carbon isotope geochemistry of the 3.7×10^9 yr-old Isua sediments, West Greenland: implications for the Archaean carbon and oxygen cycles // *Geochim. Cosmochim. Acta*. 1979. V. 43. P. 189–199.
- Schopf J.W.* (ed.) Earth's biosphere, its origin and evolution. Princeton: Princeton Univ. Press, 1983. 544 p.
- Schopf J.W.* Microfossils of the Early Archean Apex Chert: new evidence of the antiquity of life // *Science*. 1993. V. 260. P. 640–646.
- Schopf J.W.* The oldest known record of life: Early Archean stromatolites, microfossils and organic matter // *Early life on Earth* / Ed. S. Bengtson. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1994. P. 193–206.
- Schopf J.W.* The Cradle of Life. N. Y.: Princeton Univ. Press, 1999. 376 p.
- Schopf J.W., Klein C.* (eds.). The Proterozoic Biosphere: a Multidisciplinary Study. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1992. 1348 p.
- Schopf J.W., Packer B.M.* Early Archean (3.3 billion to 3.5 billion-year-old) microfossils from Warrawoona Group, Australia // *Science*. 1987. V. 237. P. 70–73.
- Stetter K.O.* Hyperthermophiles in the history of life // *Evolution of hydrothermal ecosystems on Earth (and Mars?)*. Chichester: Wiley, 1996. P. 1–18.
- Stetter K.O.* Hyperthermophiles in the history of life // *Phil. Trans. Roy. Soc. B*. 2006. V. 361. P. 1837–1843.
- Stetter K.O., Fiala G., Huber G., Seegerer A.* Hyperthermophilic microorganisms // *FEMS Microbiol. Rev.* 1990. V. 75. P. 117–124.
- Summons R.E., Jahnke L.L., Hope M., Logan G.A.* 2-Methylhopanoids as biomarkers for cyanobacterial oxygenic photosynthesis // *Nature*. 1999. V. 400. P. 554–557.
- Takai K., Nakamura K., Toki T. et al.* Cell proliferation at 122°C and isotopically heavy CH_4 production by a hyperthermophilic methanogen under high-pressure cultivation // *PNAS*. 2008. V. 105. № 31. P. 1-949–10954.
- Tashiro T., Ishida A., Hori M. et al.* Early trace of life from 3.95 Ga sedimentary rocks in Labrador, Canada // *Nature*. 2017. V. 549. № 7673. P. 516–518. 10.1038/nature24019
- Thorseth I.H., Furnes H., Heldal M.* The importance of microbiological activity in the alteration of natural basaltic glass // *Geochim. Cosmochim. Acta*. 1992. V. 56. P. 845–850.
- Thorseth I.H., Torsvik T., Torsvik V. et al.* Keldysh-98 Scientific party, 2001. Diversity of life in ocean floor basalts // *Earth Planet. Sci. Lett.* 2001. V. 194. P. 31–37.
- Ueno Y., Isozaki Y., Yurimoto H., Maruyama S.* Carbon isotopic signatures of individual Archean microfossils (?) from Western Australia // *Int. Geol. Rev.* 2001. V. 40. P. 196–212.
- Walsh M.M.* Microfossils and possible microfossils from the Early Archean Onverwacht Group, Barberton Mountain Land, South Africa // *Precamb. Res.* 1992. V. 54. P. 271–293.
- Walsh M.M., Lowe D.R.* Filamentous microfossils from the 3500 Myr-old Onverwacht Group, Barberton Mountain Land, South Africa // *Nature*. 1985. V. 314. P. 530–532.
- Walter M.R.* Stromatolites and the Biostratigraphy of the Australian Precambrian and Cambrian. L.: Paleontol. Assoc., 1972. 190 p. (Spec. Pap. Paleontol. 11).
- Walter M.R., Buik R., Dunlop J.S.R.* Stromatolites 3,400–3,500 Myr old from the North Pole area, Western Australia // *Nature*. 1980. V. 284. P. 443–445.
- Westall F., Boni L., Guerzoni E.* The experimental silicification of microorganisms // *Palaeontol.* 1995. V. 38. № 3. P. 495–528.
- Westall F., de Wit M.J., Dann J. et al.* Early Archean fossil bacteria and biofilms in hydrothermally-influenced sediments from the Barberton greenstone belt, South Africa // *Precamb. Res.* 2001. V. 106. № 1, 2. P. 93–116.

Объяснение к таблице I

Все изображенные экземпляры происходят из архея (2.8 млрд лет) Хизоваарской зеленокаменной структуры, Сев. Карелия.

Фиг. 1–4. Нитевидные формы из архейских углеродсодержащих сланцев: 1, 2 — нитевидные формы; изображения на электронном микроскопе CamScan-4 № 1020 и 1027 от 22 февраля 2005 г.; 3 — нитевидные переплетающиеся формы, разорванные в центральной части изображения; такой разрыв говорит о том, что трещина в породе образовалась уже после фоссилизации нитей; изображение на электронном микроскопе CamScan-4 № 1023 от 22 февраля 2005 г.; 4 — структура, напоминающая слой циано-бактериального мата из туфогенно-осадочных пород; изображение на электронном микроскопе CamScan-4 № 00030 от 30 ноября 2004 г.

Фиг. 5, 6. Коккоидные формы из туфогенно-осадочных пород: 5 — скопление коккоидов; изображение на электронном микроскопе CamScan-4 № 10007 от 26 января 2005 г.; 6 — одиночные формы; изображение на электронном микроскопе CamScan-4 № 00020 от 25 октября 2005 г.

Фиг. 7, 8. Коккоидные формы с шероховатой поверхностью из туфогенно-осадочных пород: 7 — коккоидные формы, покрытые шероховатой оболочкой; изображение на электронном микроскопе CamScan-4 № 0021 от 25 октября 2005 г.; 8 — увеличенный фрагмент, показывающий сложное внутреннее строение коккоидной формы, изображенной на фиг. 7.

Объяснение к таблице II

Фиг. 1–3 происходят из архейских (лопийских, 2.8 млрд лет) кор выветривания (оз. Воронье, Лехтинская структура, Карелия).

Фиг. 1. Удлиненно-овальная форма, длина которой превышает 50 мкм, а ширина больше 15 мкм. Эта форма имеет довольно сложное строение, вероятно, покрыта оболочкой толщиной 2–3 мкм; по всей видимости, ее можно отнести к эвкариотам (данных для более точного заключения недостаточно). Изображение на электронном микроскопе CAMSCAN-4 № 1433 от 25 марта 2008 г.

Фиг. 2. Фрагмент породы, состоящий из фоссилизированной биопленки с нитевидными, палочковидными и коккоидными формами; изображение на электронном микроскопе CAMSCAN-4 № 0030 от 17 марта 2008 г.

Фиг. 3. Фрагмент породы, состоящий из разрушенных кокков, гантелевидных форм и обрывков нитей, покрытых биопленкой; изображение на электронном микроскопе CAMSCAN-4 № 0029 от 17 марта 2008 г.

Фиг. 4, 5. Фоссилизированные водорослевидные формы *Gazavazinia kolae* Rozanov et Astafieva, 2013 из нижнепротерозойских (2.45 млрд лет) кор выветривания Имандра-Варзугского рифтогенного пояса (Кольский п-ов): 4 — общий вид, изображение на электронном микроскопе Zeiss № 1236 от 24 ноября 2009 г.; 5 — округло-овальное уплощенное основание, посредством которого формы прикрепляются к субстрату; изображение на электронном микроскопе Zeiss № 1237 от 24 ноября 2009 г.

Фиг. 6–8. Микрофоссилии из архея (>2.7 млрд лет) Оленегорской стр-ры Мурманской обл. Кольского п-ова: 6 — многочисленные мелкие ($D \leq 0.5 \mu\text{m}$) округло-овальные формы, погруженные, вероятно, в фоссилизированный гликокаликс; изображение на электронном микроскопе Zeiss № 3200 от 19 ноября 2012 г. В химическом составе этих форм преобладает железо, поэтому могли бы возникнуть сомнения в биогенности их происхождения. Однако не следует забывать, что многие микроорганизмы (и прокариоты, и даже эвкариоты) накапливают различные металлы (пример — крупнейшее в мире месторождение золотой руды Витватерсранд (2.35–2.4 млрд лет), в котором образование происходило по бактериальным матам) (Школьник и др., 2005; Ископаемые ..., 2011); 7 — мелкие кокки многочисленны, беспорядочно разбросаны в породе, иногда образуют небольшие скопления или соединяются в цепочки; также встречаются фрагменты породы, практически полностью сложенные мелкими кокками — округло-овальными образованиями. В левой части мелкие кокки погружены в породу, в правой — под покровом биопленки прослеживается переплетение нитевидных и палочковидных форм, что подтверждает прижизненное захоронение остатков. Изображение на электронном микроскопе Zeiss № 3100 от 09 ноября 2012 г.; 8 — удлиненно-овальные или палочковидные формы; длина их 2–3 мкм, ширина 1.0–1.5 мкм. Они часто группируются, образуя некое подобие нитевидных структур, вопрос об их происхождении дискусионен. Изображение на электронном микроскопе CamScan-4 № 2207 от 05 сентября 2012 г.

Archean Fossil Microorganisms

M. M. Astafieva

The article discusses materials on the Archean (4.0–2.5 Ga) microfossils of the Earth (Greenland, Australia, South Africa, Fennoscandian shield). The main emphasis is on the description of the finds of possible representatives of eukaryotes. An analysis of the research of Russian paleontologists in this field of is being carried out.

Keywords: Archean, Precambrian, eukaryotes, acritarchs, bacteria, cyanobacteria, prokaryotes

Таблица I



