

Тема 17. Геохимия биосферы

Часть 1

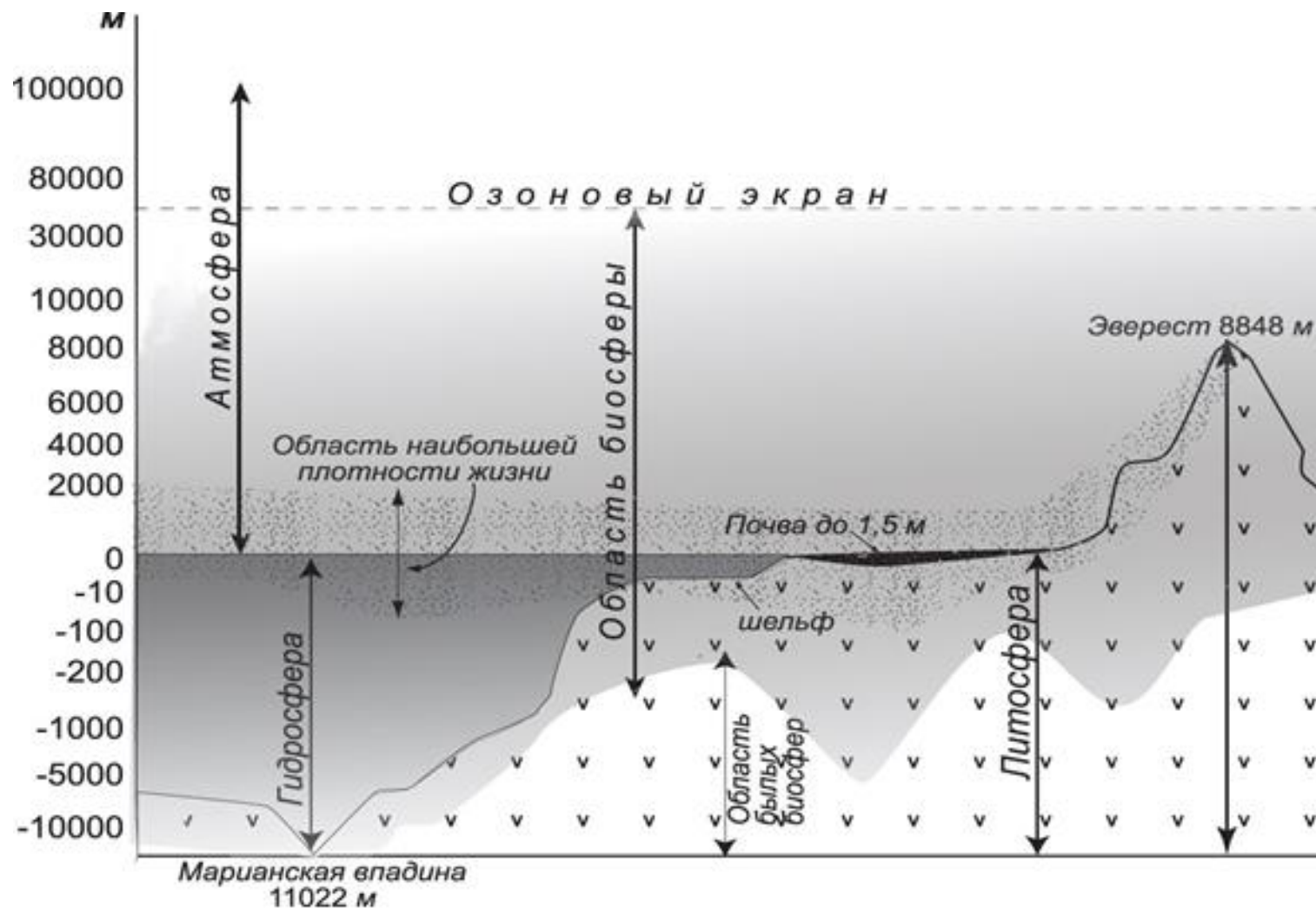
Определение понятия биосфера.

Термин «биосфера» впервые использовал Э.Зюсс в работе «История Альп» (1875). Биосфера при этом понималась, как «живой покров Земли» (современный эквивалент – «живое вещество»).

Современное понимание термина введено В.И.Вернадским в книге «Биосфера» (1925).

**Биосфера – это область, занятая жизнью
и находящаяся под ее влиянием.**

Границы биосферы



Положение области биосферы во внешних оболочках Земли (По Г.Б.Наумову, 2010)

Строение биосферы

В составе биосферы В.И.Вернадский выделил четыре принципиальных компонента;

- живое вещество;
- органическое [биогенное] вещество;
- биокосное вещество [неорганическое и смешанное вещество, образовавшееся биологическим путем];
- косное вещество [не несущее следов биологической деятельности].

Относительные массы компонентов биосферы

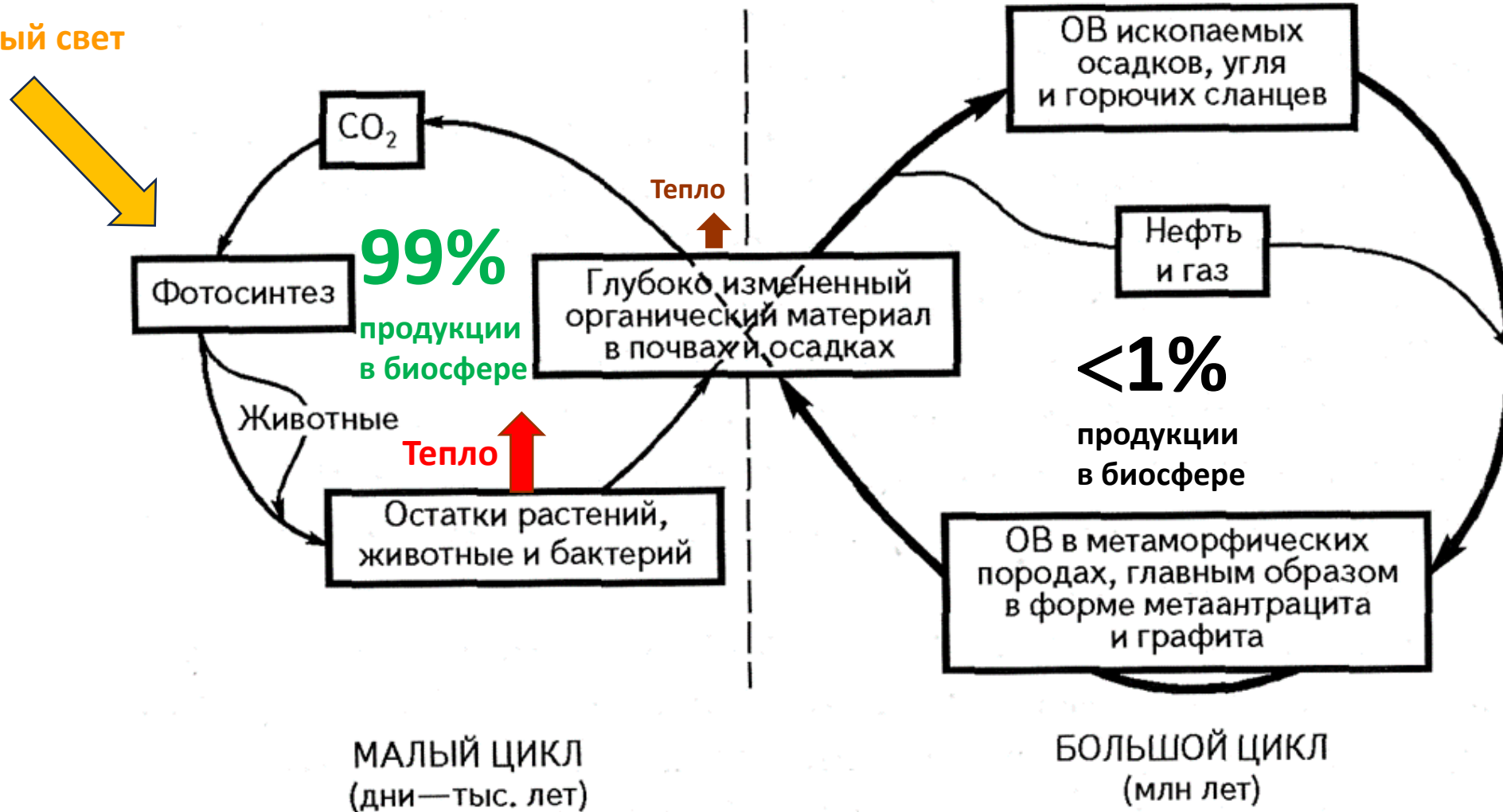
Компонент	Масса	Во сколько раз больше живого вещества
Живое вещество	2.4×10^{18} г	$\equiv 1$
Органическое	2×10^{22} г	8 300
Биокосное (~осадочная оболочка)	3×10^{24} г	1 250 000
Косное вещество	3×10^{25} г	12 500 000
Для сравнения:		
Атмосфера	5×10^{18} г	2
Гидросфера	1.6×10^{24} г	670 000

Круговорот компонентов биосферы

Вещество	Процесс	Характерное время пребывания τ , лет
Живое вещество	Образование / деструкция	12
Органическое вещество	Захоронение / разрушение	4 млн.
O ₂ атмосферы	Фотосинтез	4500
CO ₂ атмосферы	Фотосинтез	6 -7
H ₂ O океана	Испарение	36 тыс.
H ₂ O океана	Фотосинтез	3,5 млн.
Макро-ионы океана	Речной сток	1 – 100 млн.

Биогеохимический цикл углерода

Солнечный свет



Распределение масс живого вещества на поверхности Земли

	Масса, 10^{15} г $C_{\text{орг}}$	Продукция, 10^{15} г $C_{\text{орг}}$ /год	Время пребывания, лет
Суша	560	35	16
Океан	7	70	0,1

Проблема океана как пищевого ресурса человечества:
длинная трофическая цепь vs пищевые пристрастия людей!

Состав живого вещества

[Проблема формы выражения]

На живой вес - C, H, O

На сухой вес - C, H, O, N, P – биогенные элементы

На вес золы - + Ca, K, Si, Mg, S, Fe, Na, Mn, Cl, ...

«Жизненно необходимые» (эссенциальные) элементы

Это элементы, для которых установлены их биохимические функции, или в эксперименте получен положительный отклик.

C, H, O, N, P, S, K, Ca

Fe, Co, Zn, Cu, Mo, Mn, I, B, V, Ni, Se, ...

Примеры элементов, считающихся «безразличными» - La, Ti, Zr, W, Pd, Pt, Ag, Ga, Ge, Sn, Te, ...

Геохимические функции живого вещества

Энергетическая функция описывает производимую живым веществом трансформацию энергии, поступающей из внешних источников, в химически связанные формы, и расходование этой запасенной энергии в жизненном цикле.

Газовые функции описывают участие живого вещества в круговороте газообразных соединений биосферы.

Концентрационная функция описывает биологическое накопление химических элементов в живом, органическом и биокосном веществе.

Конструкционная функция описывает создание новых, вне жизни не существующих форм соединений – биогенного вещества.

Поляризационная функция описывает создание в биосфере ее основной геохимической структуры – расщепление на аэробную и анаэробную обстановки.

Транспортная функция описывает создание биогенных веществ, определяющих специфические формы миграции химических элементов в биосфере.

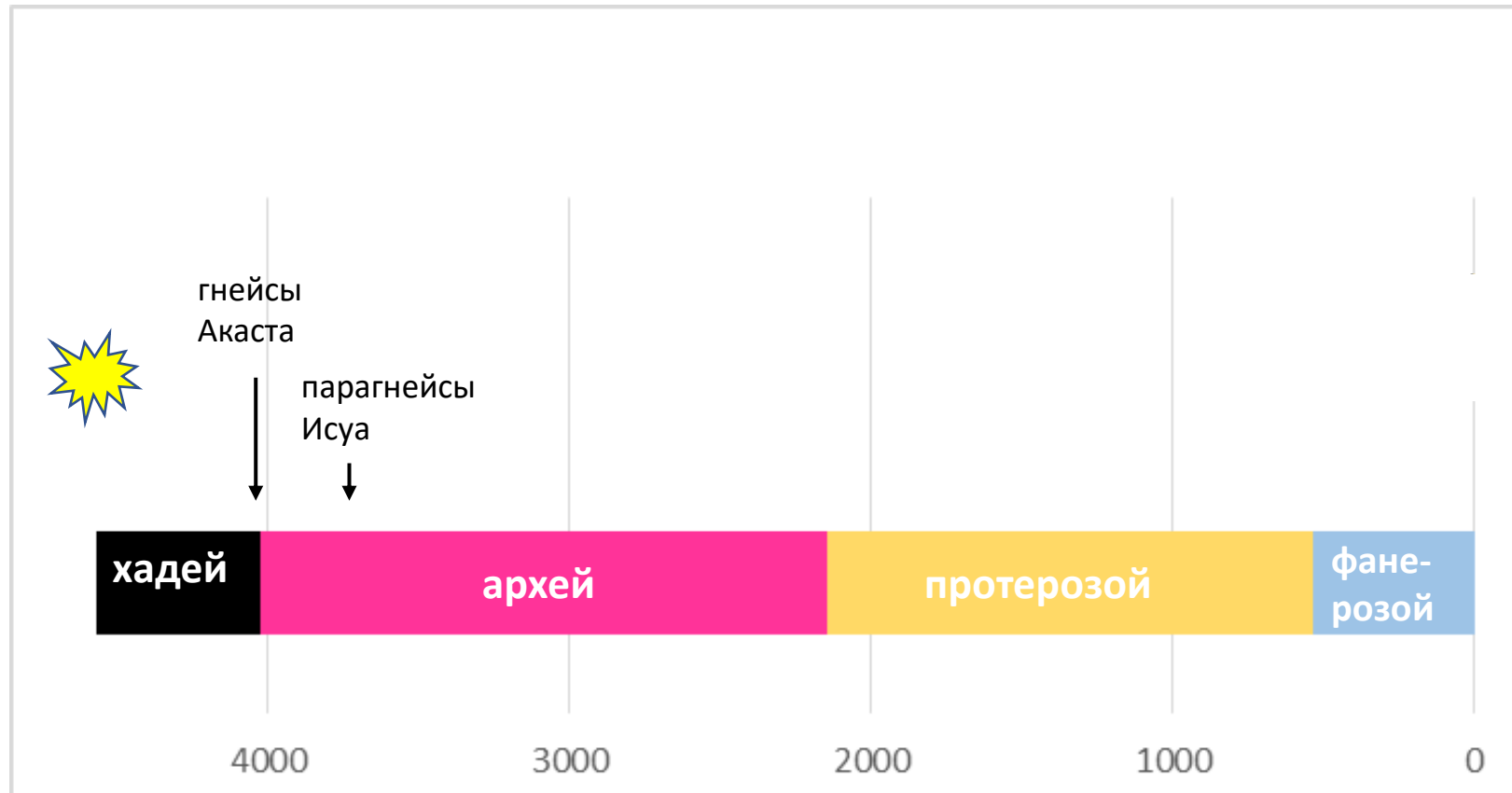
Возникновение и эволюция биосферы (геохимические данные)

Происхождение биосферы

Два возможных варианта:

1. Зарождение жизни на поверхности Земли.
2. Занос живых организмов на Землю из космоса (гипотеза «панспермии»).

Хронология геологической истории Земли

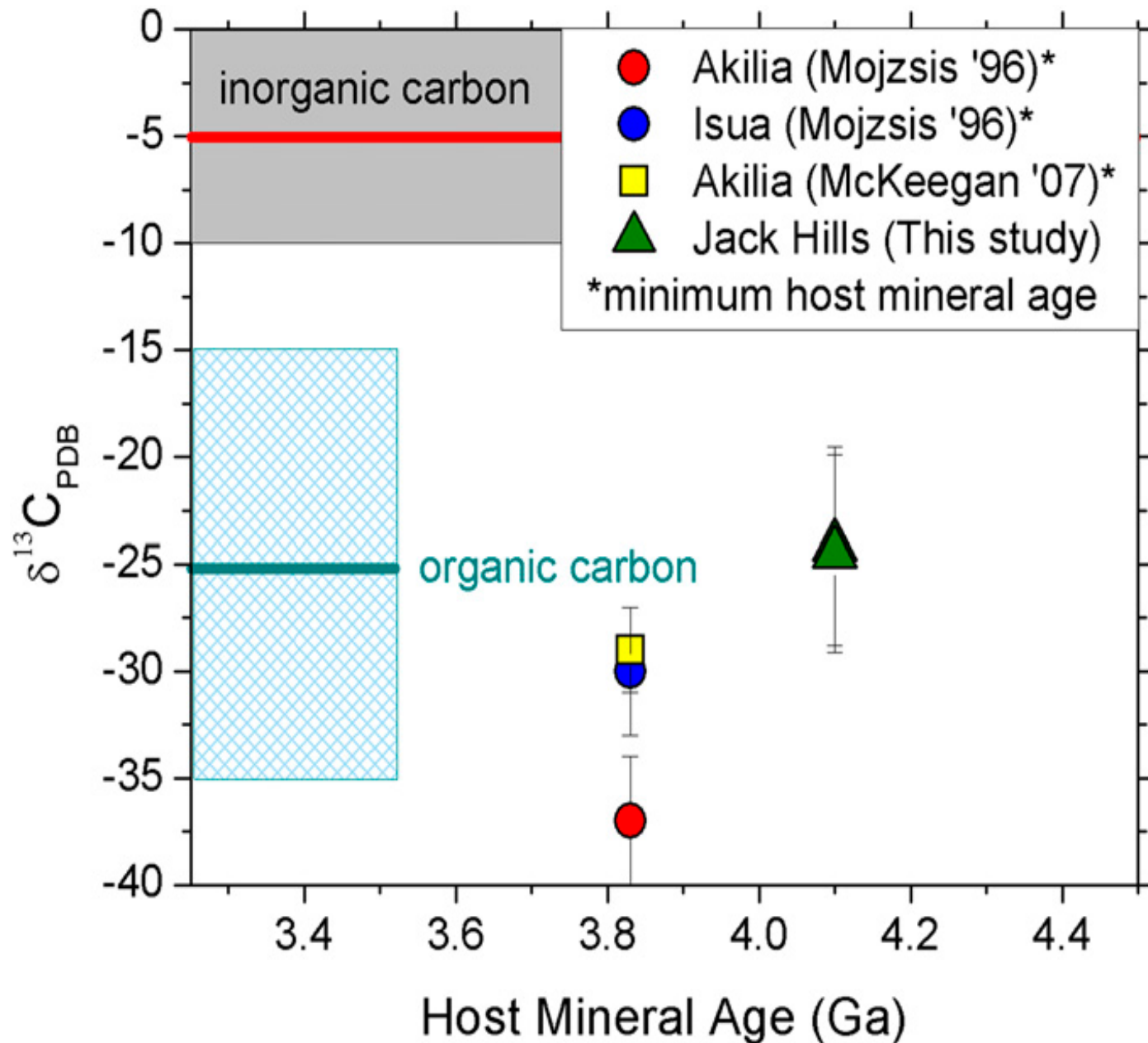


Время появления биосферы

Метаморфические комплексы Гренландии (3.76 млрд. лет) содержат в составе метаосадочные породы рассеянное органическое вещество с облегченным изотопным составом углерода ($\delta^{13}\text{C} < -20\text{‰}$) – доказательство протекания биологических процессов, аналогичных современной биосфере.

Хадейские «детритные» цирконы - обнаружены зерна цирконов с возрастом 4.1 млрд. лет, в которых присутствуют включения графита с изотопно-легким углеродом. Это признак того, что в состав протолита материнских (для циркона) пород входили осадки, содержавшие органическое вещество биогенного происхождения.

Таким образом, зарождение биосферы уходит в начальный период истории Земли (от которого не сохранилось геологической информации).



Изотопный состав графита из первичных включений в хадейских «детритных» цирконах Jack Hills (Зап. Австралия). По (Bell et al., 2015).

Теория абиогенеза в современной биохимии

Абиогенез – самозарождение жизни в результате спонтанных химических реакций. Предполагается последовательное прохождение стадий:

- эволюция малых молекул («железо-серный мир», «цинковый мир», «формамидный мир»);
- образование полимеров («мир ПАУ»);
- возникновение у них каталитических функций;
- самосборка молекул («мир РНК», «мир пептидов»);
- возникновение мембран и создание доклеточной организации («липидный мир»);
- возникновение механизма наследственности («мир прогенотов», FUCA);
- возникновение протоклетки.

Следующий шаг – клетка (живой организм, т.е. уже биогенез).

Среда возникновения жизни

По современным представлениям наиболее древние организмы были хемолитотрофами.

Сейчас наиболее популярны две гипотезы о среде обитания самых ранних организмов биосферы.

1. Термальные источники – «курильщики» на дне моря (современный аналог – слабо-щелочные гидротермы поля Lost City, Атлантический океан [Russell, Hall, 1997]).
2. Субаэральные источники вулканических областей (современный аналог – термальные источники Камчатки [Mulkidjanian et al., 2012]).

Термальные воды выносят на поверхность H_2 , H_2S , CO , CH_4 , а также термогенные низкомолекулярные органические соединения – энергетический субстрат для развития хемолитотрофных сообществ.

Аналогия среды обитания древний микроорганизмов с «курильщиками» не учитывает тот факт, что в экосистемах современных «курильщиков» источником энергии являются реакции окисления восстановленных веществ растворенным в придонной воде кислородом биологического – фотосинтетического происхождения. В бескислородных условиях, реконструируемых для древнего океана, эффективность метаболизма придонных экосистем будет на порядки меньше.

Концепция LUCA

LUCA – Last Universal Common Ancestor (Последний Всеобщий Предок), от него произошли бактерии и археи.

LUCA – это «виртуальный организм», свойства которого реконструированы методами сравнительной геномики: при сравнении геномов множества видов бактерий и архей (более 2,5 млн.) были выделены общие гены (около 350), предположительно сохранившиеся от их общего предка. Функции этих общих генов были использованы для воссоздания физиологии LUCA.

Возраст LUCA – ~4,2 млрд. лет (4,09-4,33 млрд. лет – оценка по генетическим «молекулярным часам»)

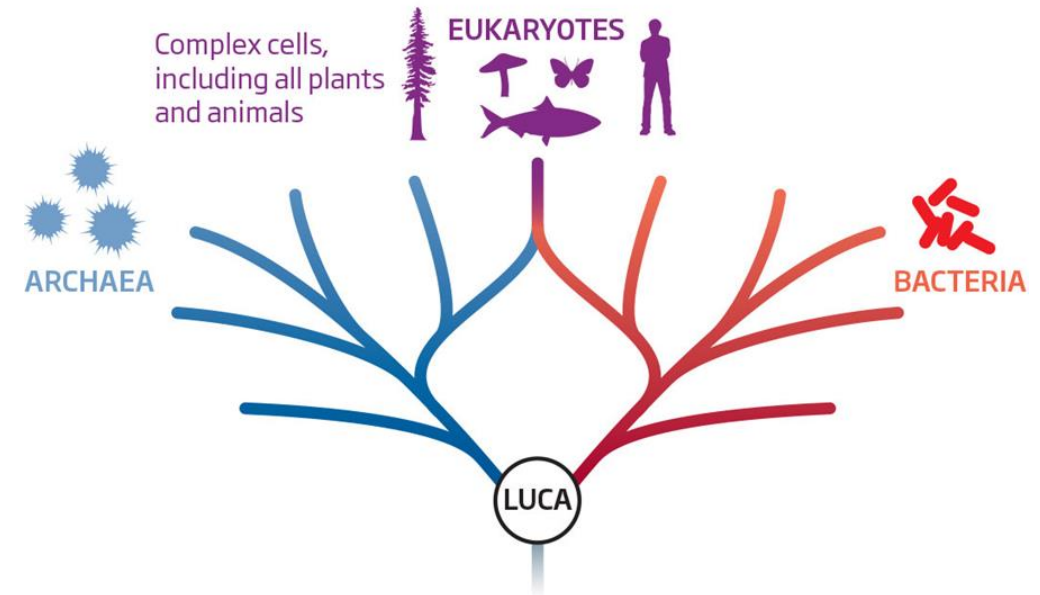
Возможные свойства LUCA (По Weiss et al., 2016; Moody et al., 2024)

Это был строго анаэробный, хемолитоавтотрофный, термофильный прокариото-подобный организм - ацетоген. Он мог восстанавливать CO_2 с помощью H_2 при посредстве ацетил-кофермента А (*путь Вуда-Льюнгаля*). Для синтеза АТФ он использовал градиенты водорода в окружающей среде.

У LUCA, вероятно, были несовершенные клеточные стенки – мембраны, и он был «лишь наполовину живым», завися от абиотических процессов, протекавших снаружи.

LUCA имел примитивную иммунную систему.

Не исключено, что LUCA был не одним организмом, а целым сообществом (гипотеза Е.В.Кунина), в котором шел активный горизонтальный перенос генов. Из-за этого отдельные компоненты сообщества для нас уже неразличимы, и LUCA реконструируется как нечто цельное.



Заблуждения:

- Последний универсальный предок не является первым когда-либо существовавшим организмом, его появлению предшествовала долгая эволюция;
- Это не самый примитивный из возможных организмов;
- Это не единственное существо, жившее в то время на Земле;

Идея генетических реконструкций оказалась очень заманчивой, и биохимики ее использовали для анализа других этапов эволюции жизни (FECA, LECA, LPCA).

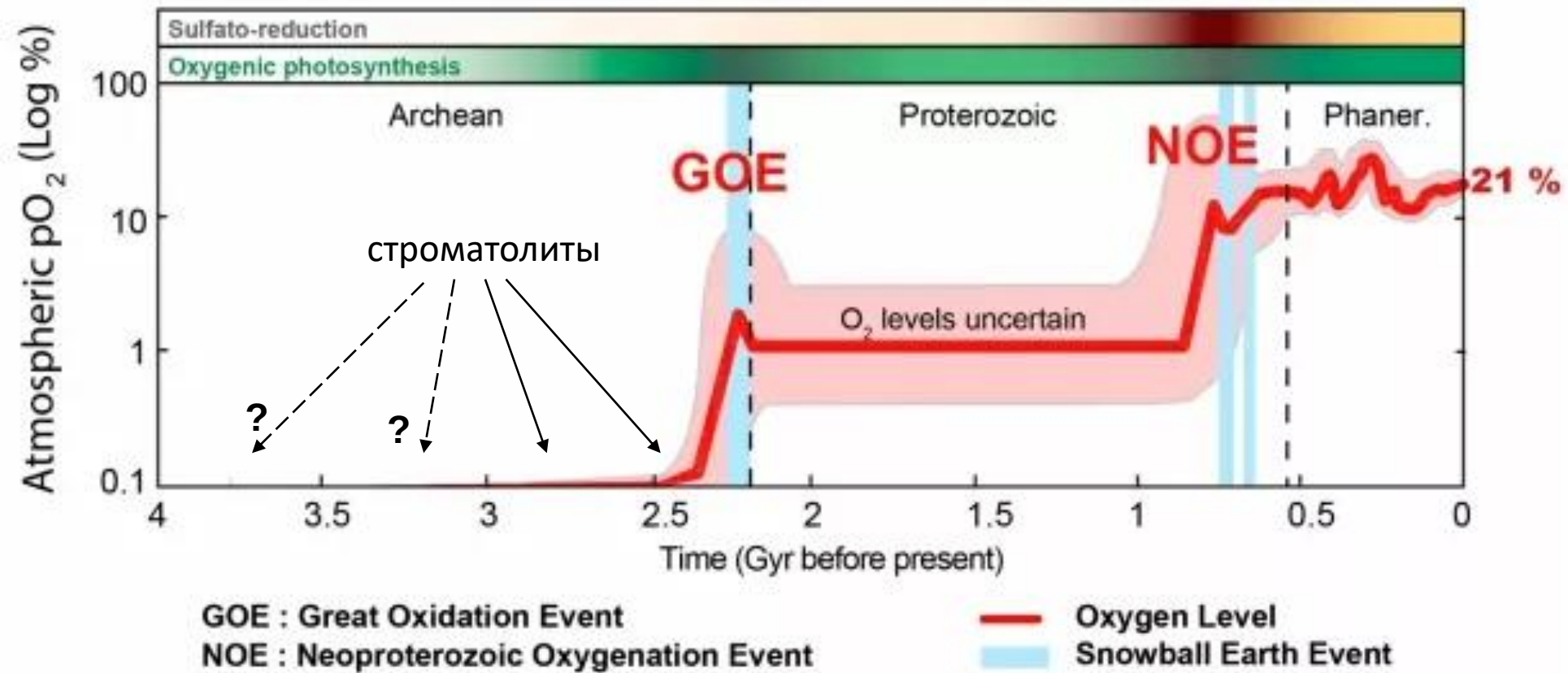
Хемосинтез и фотосинтез

- Хемосинтез – по-видимому, самый ранний и наименее сложный в биохимическом отношении тип метаболизма в биосфере Земли. Он возник еще в хадее (по датировке LUCA). В энергетическом плане хемосинтез был не очень эффективен, поскольку опирался на поступление веществ из недр Земли, неравновесных в условиях поверхности (геотермальные обстановки обитания).
- Аноксигенный фотосинтез – основан на использовании при фотосинтезе в качестве донора электронов восстановленных субстратов из окружающей среды – сероводорода, серы, тиосульфата, арсенита, органических соединений или молекулярного водорода. Аноксигенный фотосинтез используется пурпурными и зелеными серобактериями, гелиобактериями и др. Биохимически аноксигенный фотосинтез проще кислородного, и, вероятно, является его эволюционным предшественником. По изотопии углерода фотосинтетическая ассимиляция углекислого газа фиксируется уже в метаосадочных комплексах Гренландии (3,76 млрд. лет)
- Кислородный фотосинтез – в качестве донора электронов используется вода, а продуктом реакции является свободный кислород. Кислородный фотосинтез в энергетическом отношении существенно эффективнее аноксигенного. Цианобактерии, использующие кислородный фотосинтез, развили целый комплекс защитных механизмов от действия свободного кислорода и его активных форм в водных растворах. Наиболее древние признаки существования цианобактерий относятся к архею.

Деятельность живого вещества как фактор
эволюции поверхностных оболочек Земли.

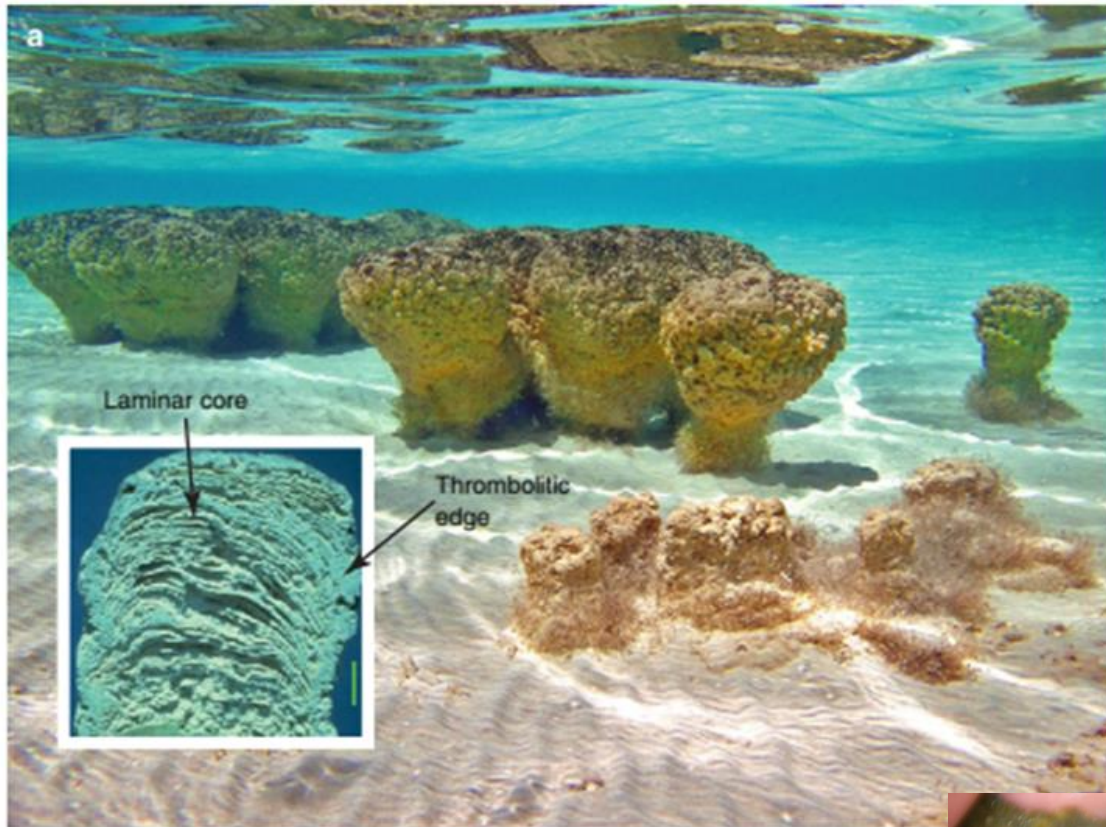
Главное событие – трансформация
биосферы в кислородную систему.

Возникновение и эволюция кислородной атмосферы Земли. Great Oxygenation Event



Строматолиты – признак появления кислородный фотосинтетических организмов.

Самые древние обнаруженные достоверные строматолиты имеют возраст около 2.8 млрд. лет.



Современные строматолиты заказника Hamelin Pool (Австралия). На врезке видна специфическая микрослоистая текстура карбонатного вещества строматолита.

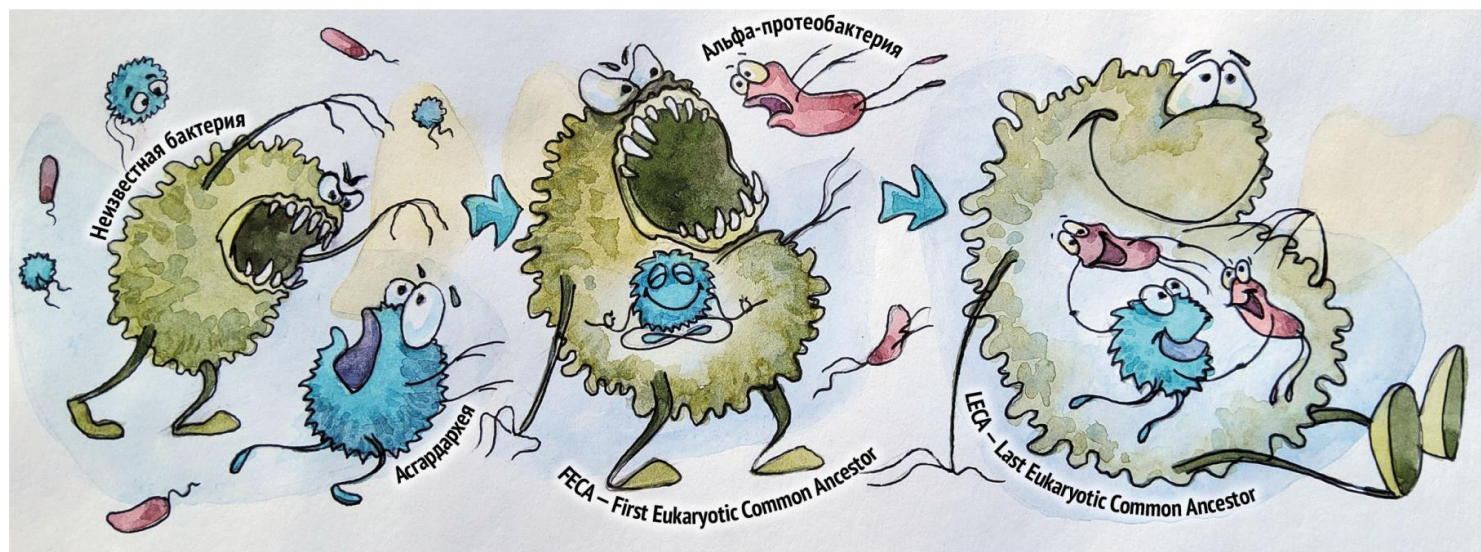
Цианобактериальный мат. →



Современные строматолиты на обсохшем дне озера Севан.
(sadoff.livejournal.com)

Эндосимбиоз и происхождение эукариот

Теория эндосимбиотического происхождения эукариот в современном виде была предложена Л.Маргулис в 1967-1981 гг. Согласно этой теории клетки эукариот приобрели свои органеллы (ядра, митохондрии, пластиды) в результате эволюционного развития симбиотических отношений между прокариотическими клетками.

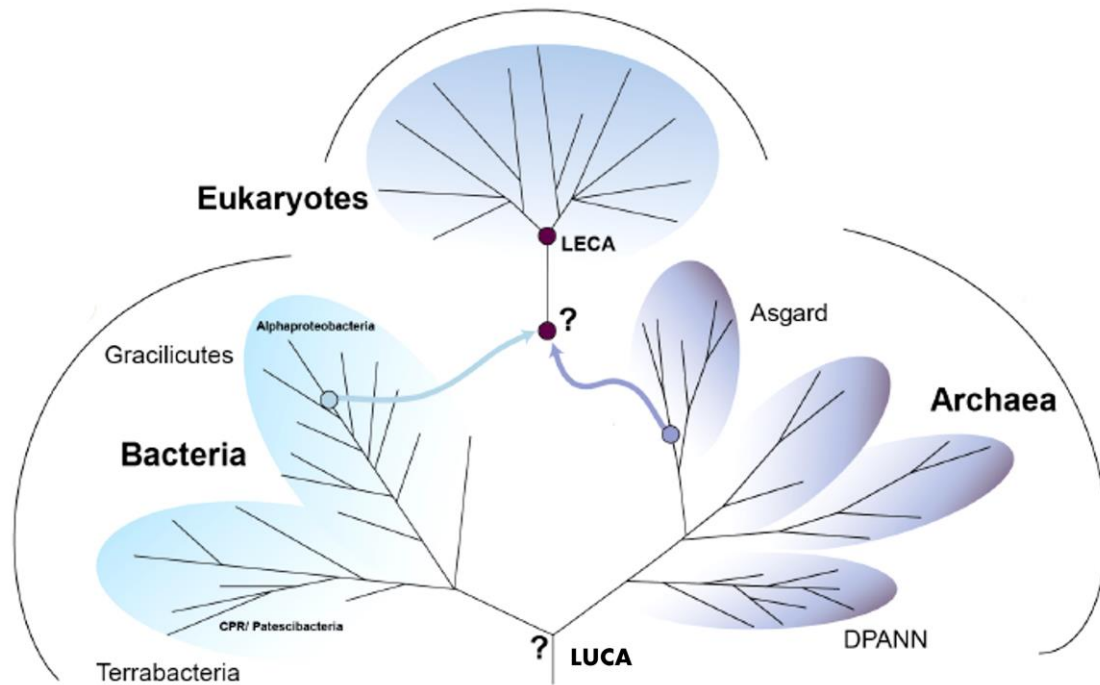


Ядро эукариотической клетки происходят от одного из типов архей, которая внедрилась в дельта-протеобактерию (или была захвачена последней по типу фагоцитоза), но не переварена, а стала симбионтом. Внедрившиеся позже в основную бактерию альфа-протеобактерии эволюционировали в митохондрии.

Рис. Натальи Гриневич

Эукариотные клетки унаследовали механизм передачи информации и белки цитоскелета в основном от архей, а внешнюю клеточную мембрану и метаболизм – в основном от бактерий. Возникший «химерный» эукариотный организм получил ряд эволюционных преимуществ (см. далее).

Эндосимбиоз и происхождение эукариот



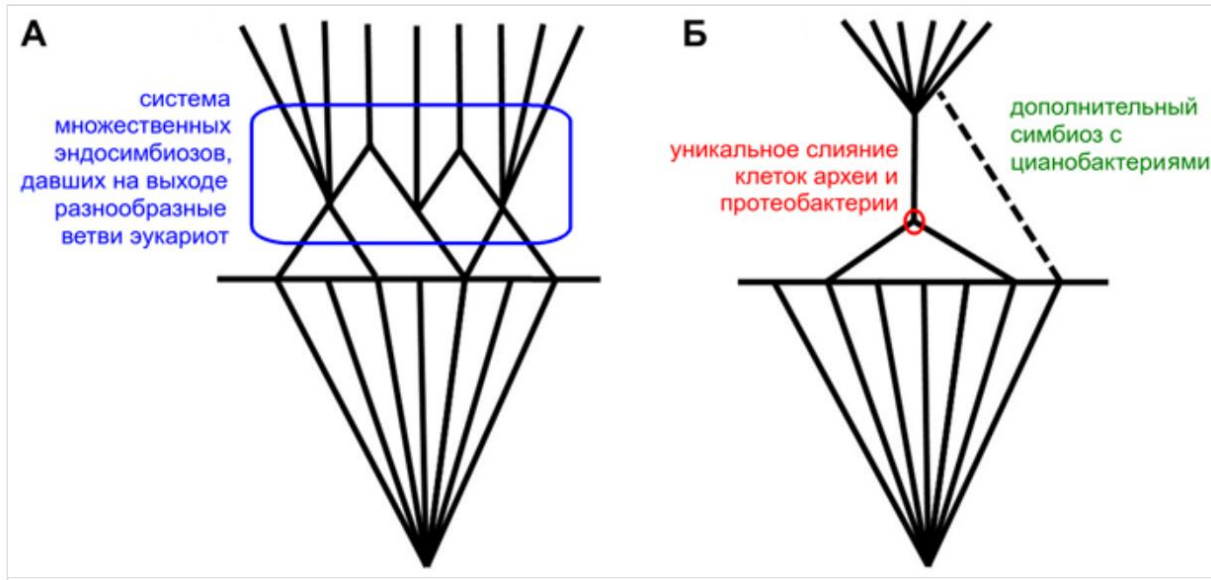
Происхождение эукариот (По Sprang et al., 2022).

Точка слияния (отмечена "?") - это FECA (от First), первый общий предок эукариот, результат эндосимбиотического слияния дельта-протеобактерии (?) с асгардархеей. Его возраст (по «молекулярным часам») - около 2,2 млрд. лет назад.

После длительной эволюции, детали которой не установлены, эукариотические организмы приобрели сложное клеточное строение и позже 2 млрд. лет назад, диверсифицировались в коронную группу, которая дала начало протистам, грибам, растениям и животным.

Точка диверсификации реконструируется как LECA (Last Eukaryote Common Ancestor).

Эволюция эукариот



Всплеск разнообразия эукариот, происходящих от LECA («коронная группа»), может быть связан с тем, что в нем, наконец, был достигнут оптимальный комплект органелл (приобретены митохондрии?), позволивший реализовать эволюционные преимущества эукариот (устойчивость к кислороду, половое размножение и др.).

Эволюционный путь от FECA до LECA от нас скрыт – не сохранились потомки никаких промежуточных звеньев (кроме самого LECA).

Необходимо отметить, что теория эндосимбиогенеза в настоящее время быстро развивается, и по многим вопросам за последние годы были выдвинуты конкурирующие гипотезы. На рис. – сценарии эукариотизации:

(А) «параллельная эукариотизация» по Л.Маргулис;
(Б) «бутылочное горлышко» и дополнительные эндосимбиозы по Н.Лейну.

Второе слияние – аэробной эукариотической клетки с цианобактерией, произошедшее около 1,5-1,2 млрд. лет назад, привело к появлению хлоропластов и возникновению *зеленых водорослей* (от которых позже произошли *растения*). Эндосимбиоз с другими видами цианобактерий привел (независимо) к возникновению *красных водорослей (Rhodophyta)* и *Glaucophyta*.

Установлены филогенетические линии водорослей, возникших путем вторичного и третичного эндосимбиоза.

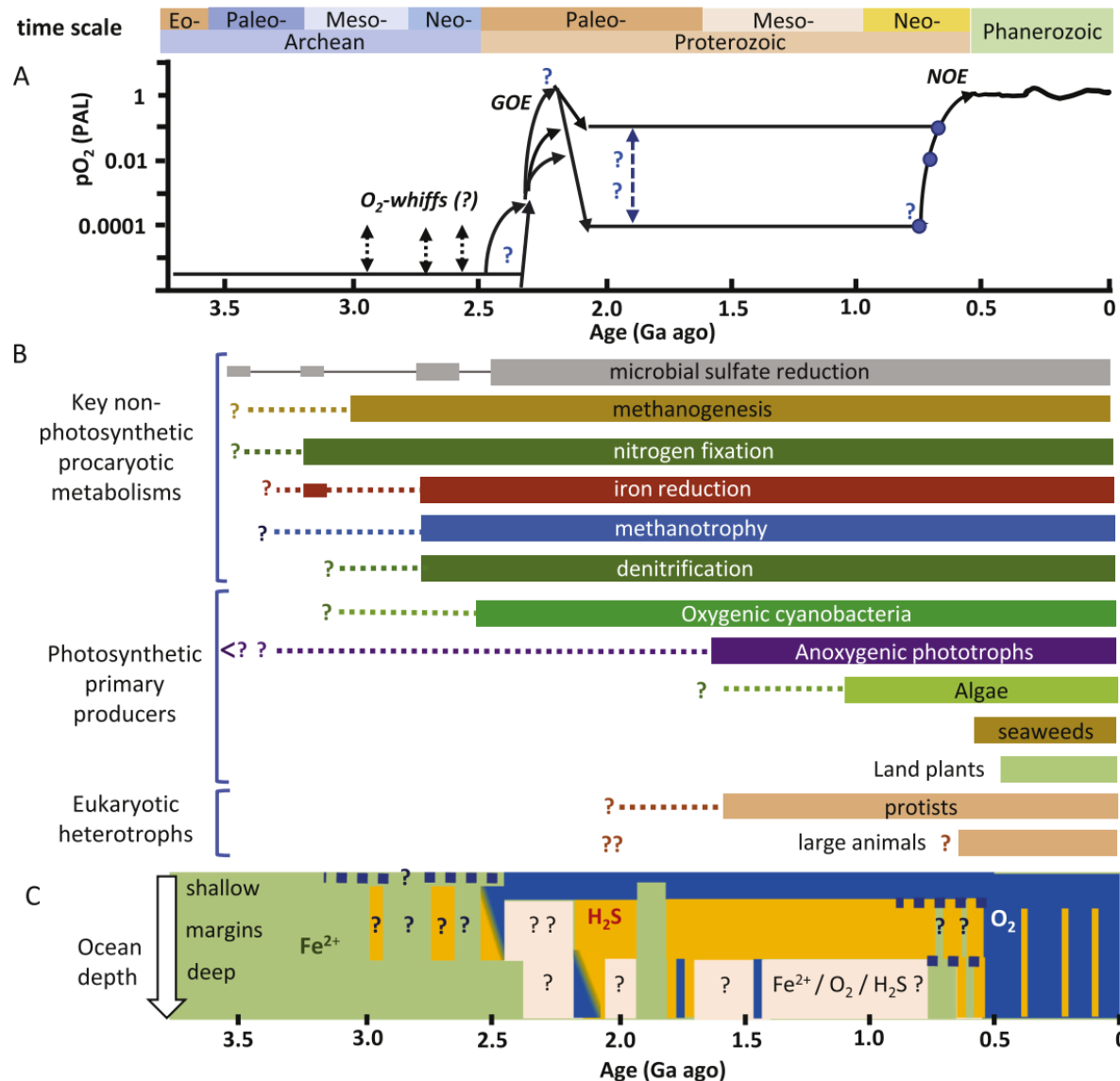
Эволюционные взрывы (Biological Big Bangs – Е.В.Кунин, 2007)

- Диверсификация эукариот после возникновения LECA (в интервале от 2 до 1.4 млрд.л.).
- «Авалонский взрыв» (около 575 млн.л.) – возникновение эдиакарской фауны многоклеточных животных. Большинство из них вымерли до начала кембрийского взрыва.
- «Кембрийский взрыв» (542-520 млн.л.) – появление большинства ныне живущих групп животных, в том числе – с внешним или внутренним скелетом.
- «Великое ордовикское событие биоразнообразия» (GOBE) (489-443 млн.л.) – наибольшее увеличение биоразнообразия, в основном - бентосных организмов.
- «Девонский растительный взрыв» – быстрая и масштабная диверсификация наземных растений и грибов, приведшая к колонизации ими всей земной суши; появление древесной наземной растительности (395-400 млн.л.), резко увеличившее биомассу живого вещества в биосфере Земли.

Предполагаемые причины эволюционных взрывов:

- высокие темпы эволюции при росте содержания кислорода;
- появление полового размножения;
- приобретение твердых скелетов/панцирей в ответ на развитие отношений «хищник-жертва»;
- предшествующие вымирания и освобождение экологических ниш;
- предшествующее оледенение (Snowball Earth);
- распад суперконтинентов (Родинии);
- импактные события.

Ко-эволюция жизни и окружающей среды в истории Земли (По Lepot, 2020).



(А) Изменение парциального давления атмосферного O_2 относительно современного уровня. (Стрелками показаны неопределенности оценок GOE по уровням O_2 и времени).

(В) Оценки времени появления ключевых метаболизмов (групп организмов): не-фотосинтетических прокариотов; фотосинтетических первичных продуцентов; эукариотов-гетеротрофов.

(С) Реконструкция эволюции химического режима океана:

зеленый – железистый (Fe^{2+}) бескислородный;
 рыжий – бескислородный сульфидный («эвксинский») – результат бактериальной сульфат-редукции [источник сульфата – окисление сульфидной серы кислородом?];
 синий – кислородная среда в океане;
 [розовым цветом показаны интервалы, для которых нет ясности].

