

Эволюция жизни и зеленое биоразнообразие

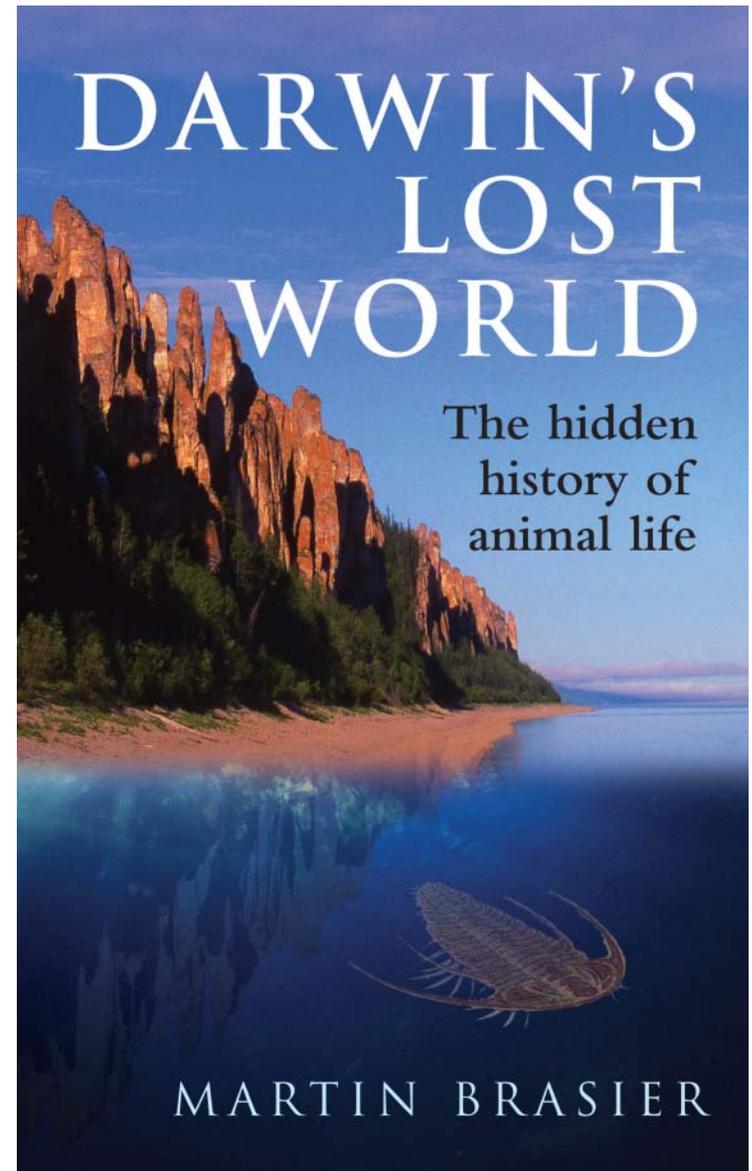
Ранние этапы эволюции биосферы: от зарождения жизни до появления кислородного фотосинтеза и оксигенизации атмосферы

Марков Александр Владимирович
зав. кафедрой биологической эволюции
биологического факультета МГУ

«Darwin's lost world»

Отсутствие ископаемых в докембрийских породах представлялось Дарвину и его современникам одним из главных аргументов против эволюции.

Их обнаружение – одно из сбывшихся предсказаний эволюционной теории.



Катархей (4600-4000)

Англ. **Hadean** (от Hades «Аид», т.е. «адская эра»).
Иногда и по-русски говорят «Гадей»



Катархей: основные факты (1)

- Формирование Земли 4.6 млрд лет назад
- Гравитационная стратификация (расслоение)
- Формирование Луны (в рез-те импакта; поэтому Луна содержит мало железа) – 4.5 млрд.
- Раньше думали, что вся Земля в катархее была расплавлена, но в последнее время в этом сильно засомневались

Ранняя история Солнечной системы

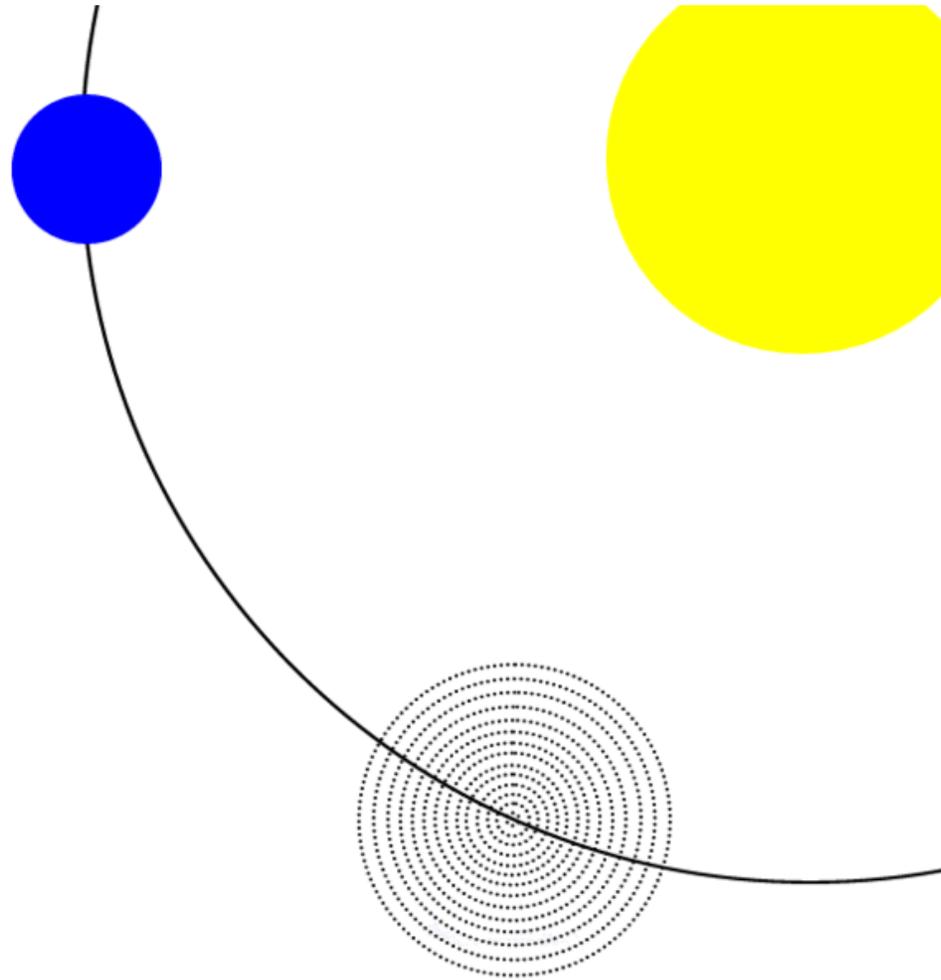
0,5-2 млн. лет до начала	Вспышка сверхновой, загрязнившая протозвездное облако радионуклидами ^{26}Al и ^{60}Fe
0,2-0,3 млн. лет до начала	Центр молекулярного облака начинает сгущаться в прото-Солнце
0	Образование кальций-алюминиевых включений. Прото-Солнце набрало большую часть массы и высветило большую часть гравитационной энергии.
От 0 до 2 млн. лет	Образование хондров
0,2-2,5 млн. лет	Образование планетезималей размерами до 10 км
1-3 млн. лет	Олигархический рост планетарных зародышей размером до 7000 км (во внутренней Солнечной системе) и до 15000 км (в зоне планет-гигантов) *
3-10 млн. лет	Образование Юпитера и Сатурна. Первый этап обеднения пояса астероидов
3-100 млн. лет	Столкновения планетарных зародышей и слияние их в планеты земной группы
60-100 млн. лет	Образование Луны после столкновения Тейи с Землей
600-650 млн. лет	Период нестабильности во внешней Солнечной системе. Разрушение первичного пояса Койпера. Поздняя тяжелая бомбардировка во внутренней Солнечной системе. Второй период обеднения пояса астероидов.

* объединение большей части твердого вещества в районе планет земной группы и пояса астероидов в примерно 100 планетарных зародышей размером 3000-6000 км и массой 1-10% массы Земли (примерно от массы Луны до массы Марса).

Метеориты



Внешний вид и срезы метеоритов:
хондритный (слева), железный (в
середине), каменный (справа).



Модель формирования Луны в результате столкновения Земли с протопланетой Тейей (ок. 4500 млн лет назад)

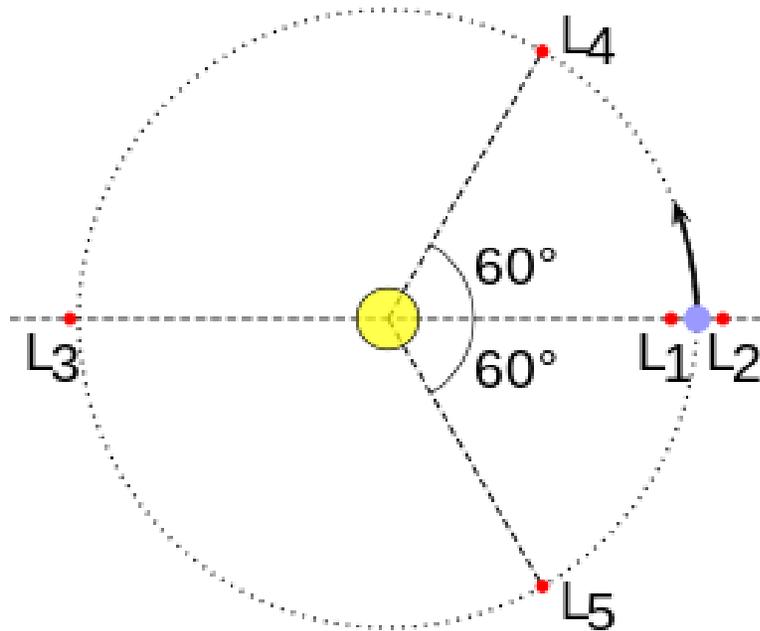


Схема пяти лагранжевых точек в системе двух тел, когда одно тело намного массивнее другого (Солнце и Земля). L1, L2 – много дальше от Земли, чем Луна (1,5 млн км; до Луны 384 тыс.)

- Выброшенный в космос материал происходит в основном из мантий Земли и Тейи, что соответствует малому содержанию железа в Луне.
- Энергия удара разогревает Землю настолько, что вся ее поверхность представляет собой океан магмы, окутанный плотной атмосферой силикатных паров, CO_2 и водяного пара.
- Материал будущей Луны тоже был весь расплавлен при ударе.
- Обломки на околоземной орбите собираются в Луну в течение всего нескольких лет.
- Начальная высота ее орбиты составляет 25-30 тысяч км (примерно в 15 раз меньше современной).
- Через 1-2 млн. лет поверхность Земли охлаждается достаточно для появления первых твердых пород земной коры.

Атмосфера и океан

- Столкновение с Тейей – последнее столкновение с объектом планетарного размера (4,5 млрд. лет назад)
- Океан магмы – дегазация – очень плотная атмосфера из CO_2 и H_2O .
- Через 2 млн лет магма застывает – дожди – образуется океан $+220^\circ\text{C}$ при давлении 100 атм CO_2 .
- Затем CO_2 уходит из атмосферы через выветривание и субдукцию.

Катархей: основные факты (2)

- В Австралии и Канаде найдены катархейские магматические породы (4.28 Sm-Nd age) и кристаллы циркона возрастом до 4.4
- Значит, литосфера в катархее не была полностью расплавлена



Hadean ultramafic rocks near Inukjuak (Nunavik, Quebec, Canada)



Hadean metabasalts and tonalites in the Nain Province (Nunatsiavut, Labrador, Canada)

Guillaume Caro. Differentiation of the Early Silicate Earth <http://www.crpq.cnrs-nancy.fr/spip.php?article1437>

Катархей: основные факты (3)

- В кристаллах циркона возрастом 4.25 – графитовые и алмазные включения с **облегченным изотопным составом углерода** (возможный признак присутствия жизни уже в то время!)
- Рубиско фракционирует углерод, предпочитая CO_2 с обычным, легким изотопом ^{12}C , тяжелому изотопу ^{13}C . Другие ферменты, катализирующие фиксацию углерода, тоже фракционируют, но иначе (напр., PEP-carboxylase фракционирует гораздо слабее; обратный цикл Кребса тоже дает лишь слабое фракционирование).
- К сожалению, фракционирование происходит и при некоторых геохимических процессах.

Циркон – древнейший минерал

ZrSiO₄



Кристаллы циркона возрастом до 4400 млн лет свидетельствуют в пользу того, что:

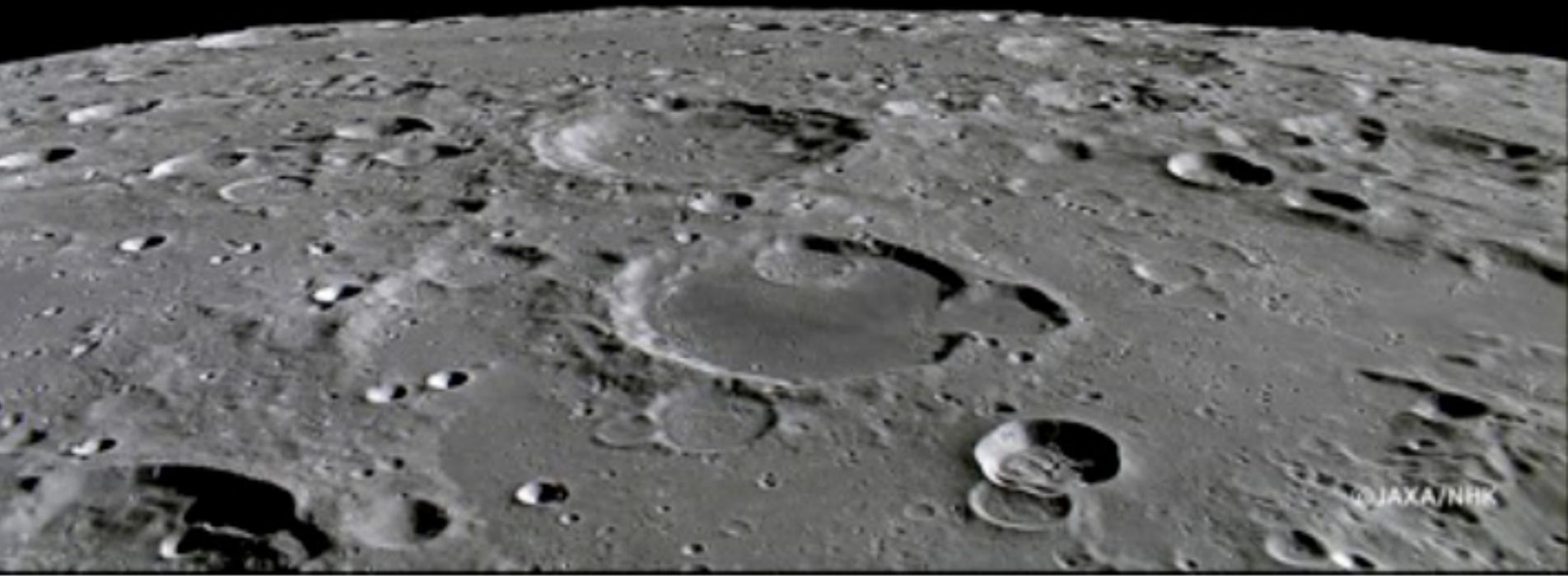
- 1) Земля имела твердую (не расплавленную) литосферу уже в катархее,
- 2) В катархее уже существовала гидросфера (океан?), т.к. эти кристаллы, по мнению большинства геологов, формировались в водной среде (об этом судят по изотопному составу кислорода).

Рубеж катархея и архея:

«Поздняя тяжелая бомбардировка»

(ок. 4.1 – 3.8 млрд лет назад, пик 3.9 – 3.85)

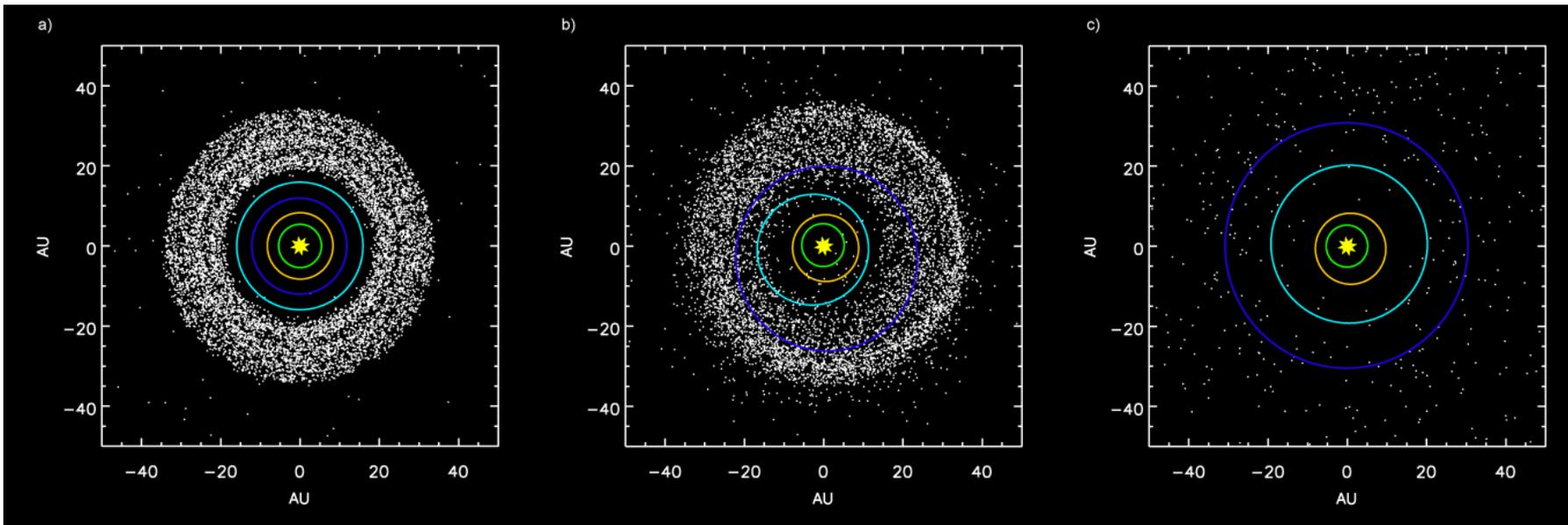
- Теория основана на датировках проб из лунных кратеров (impact melts): все импактные расплавы застыли в интервале от ~ 4.1 до 3.8 млрд лет.



Рубеж катархея и архея:

«Поздняя тяжелая бомбардировка» (ок. 4.1 – 3.8 млрд лет назад, пик 3.9 – 3.85)

- Если на Луну (а также Марс, Венеру, Меркурий) сыпались астероиды (в осн. планетезимали диаметром 1 – 50 км), то и Земле должно было достаться (хотя прямых свидетельств пока не нашли).
- Переплавилась почти вся древняя (катархейская) кора.
- До появления теории «поздней тяжелой бомбардировки» думали, что Земля пребывала в расплавленном состоянии с самого начала и до 3.8 млрд лет. Теперь склоняются к версии, что в катархее (до бомбардировки) условия на планете были более гостеприимными, была твердая литосфера и мелководные океаны.

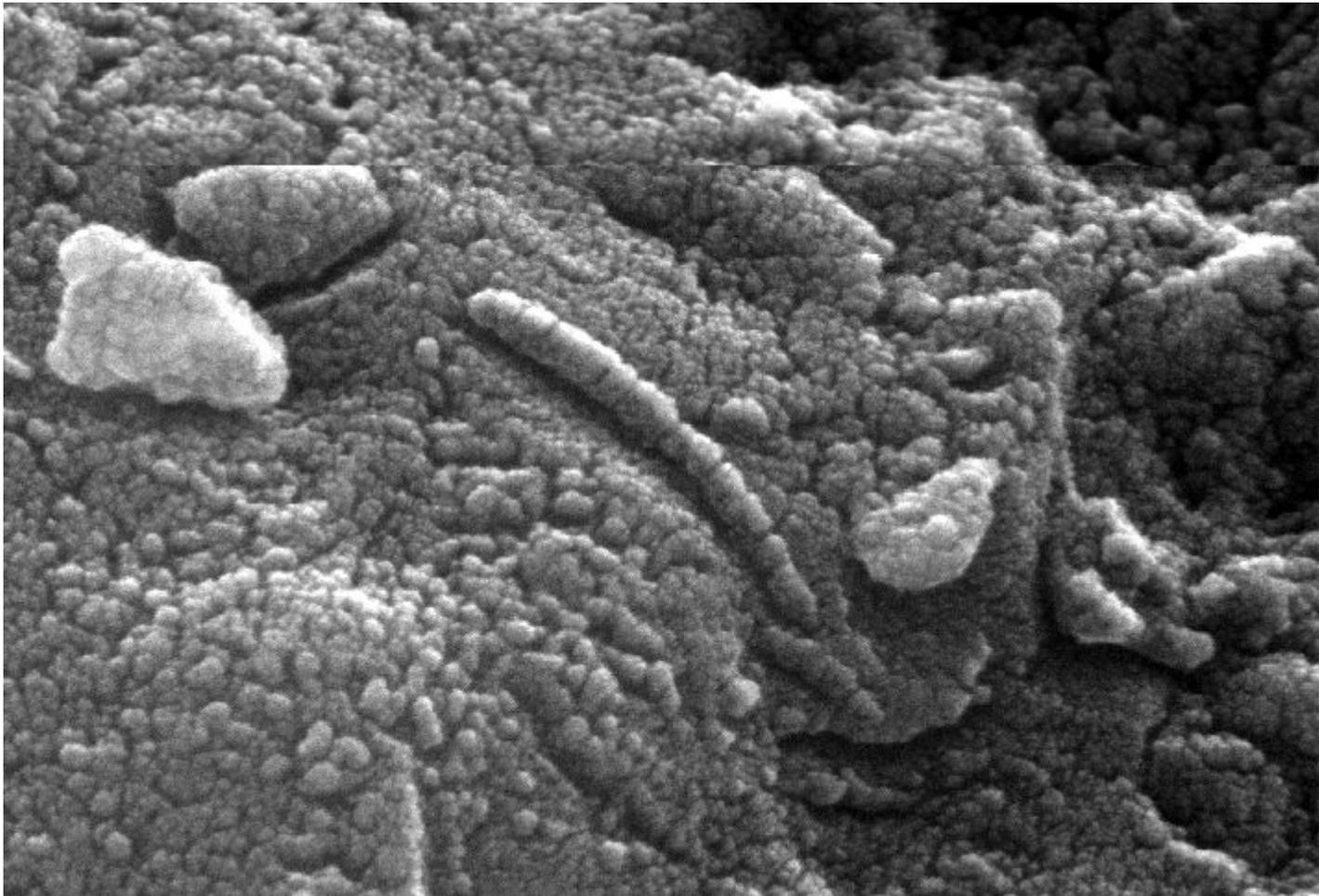


Модель, объясняющая позднюю тяжелую бомбардировку дестабилизацией, произошедшей из-за взаимодействия планет-гигантов с мощным древним поясом Койпера.

Орбиты планет-гигантов к моменту рассеивания межпланетного газа (слева), в период поздней метеоритной бомбардировки (в центре) и современные (справа). Орбиты Юпитера, Сатурна, Урана и Нептуна обозначены зеленым, оранжевым, голубым и синим, соответственно. Белые точки – объекты пояса Койпера.

Жизнь могла:

1. Зародиться в катархее, погибнуть в бомбардировке и зародиться снова уже в архее;
 2. Зародиться в катархее и пережить бомбардировку;
 3. Впервые зародиться в архее, вскоре после бомбардировки;
 4. Зародиться на какой-то другой (прото)планете и попасть на Землю с метеоритами в какой-то момент ближе к концу бомбардировки.
- Тот факт, что LUSA был приспособлен к невысоким температурам, а предковые бактерии и археи были термофилами, согласуется со второй версией. Впрочем, и с четвертой тоже.



«Микрофоссилия» из марсианского метеорита ALH84001.

Возраст породы: >3.5 млрд лет (тогда на Марсе еще была вода на поверхности, возможно, был океан);

Выбит с поверхности Марса 16 млн лет назад;

Упал в Антарктиде 13 000 лет назад.



Архей (4000 – 2500)

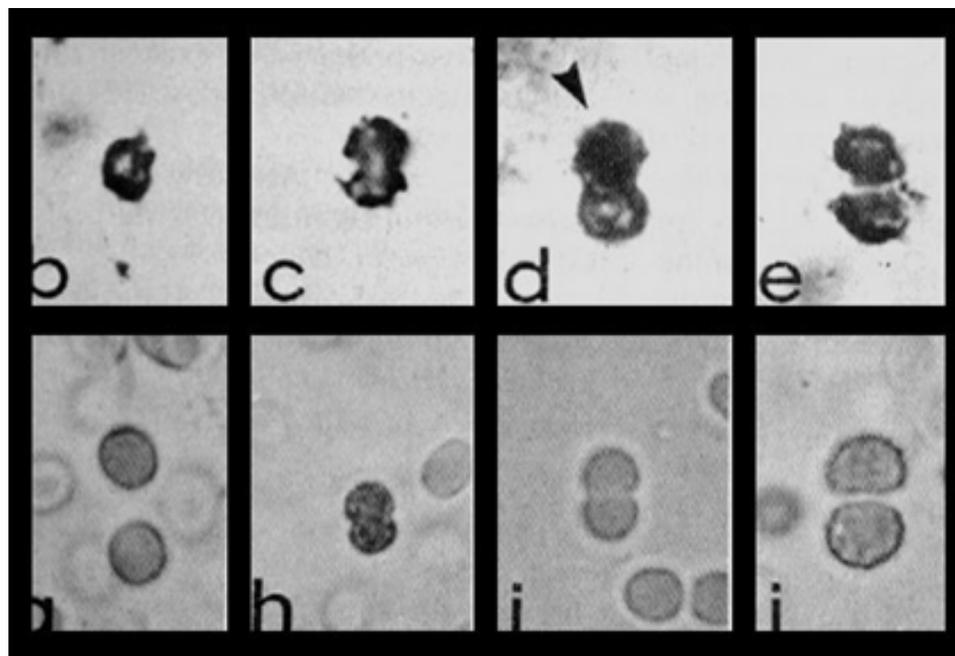
Бескислородный мир
прокариот и прокариотных
сообществ



Древнейшие бесспорные следы жизни. Начало палеонтологической летописи

- **Геологическая** летопись начинается «всерьез» около 3.8 млрд лет назад, по окончании бомбардировки. Древнейшие осадочные породы.
- 3.8 – 3.6: признаки жизни ограничиваются облегченным изотопным составом углерода в графитовых включениях в кристаллах апатита, циркона и др.
- Около 3.5: старт настоящей **палеонтологической** летописи. Первые fossilized (окаменевшие) микроорганизмы и бесспорные следы их жизнедеятельности: строматолиты.
- Недавнее открытие: строматолиты 3.7

Древнейшие находки палеоархейских микрофоссилий (старше 3,5 млрд лет) – спорны (не исключено абиогенное происхождение этих структур)



Древнейшие бесспорные микрофоссилии: ~ 3.465 млрд лет, зап. Австралия (Warrawoona group)



FIGURE 2.5 *Primaevifilum amoenum* (Warrawoona Group). Bar = 10 μm . (Courtesy J. W. Schopf.)

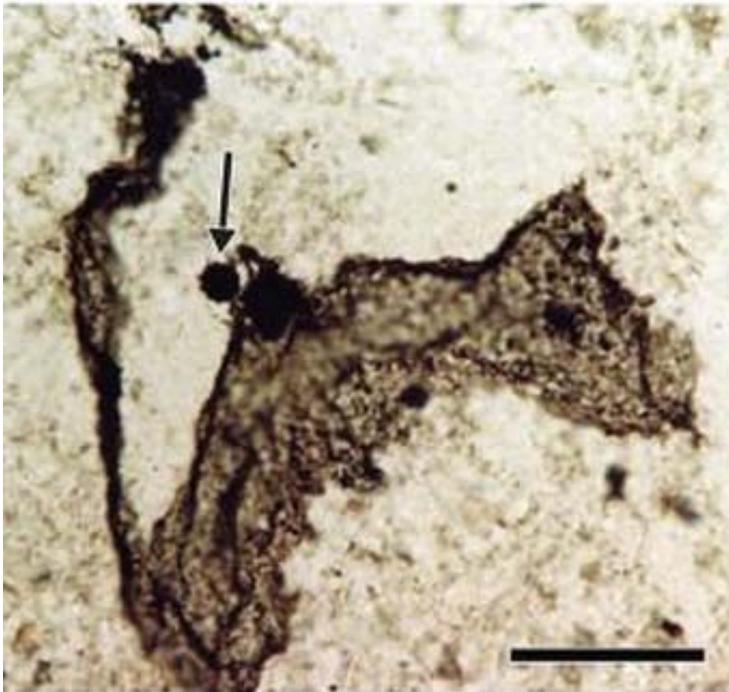


FIGURE 2.7 Film-like microstructures with small sphere (arrow) (Warrawoona Group). Bar = 50 μm . (Courtesy K. Sugitani.)

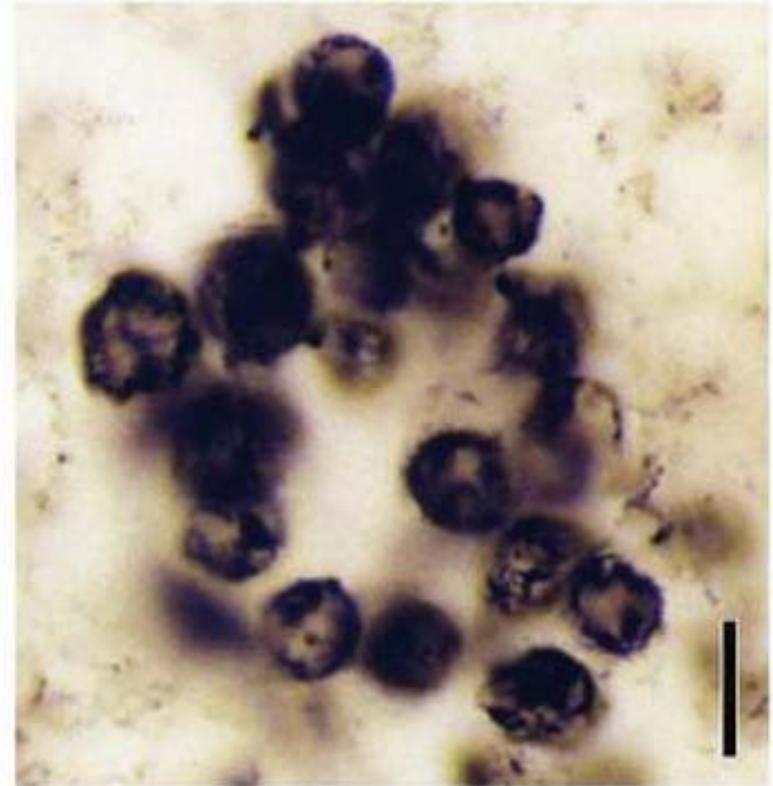


FIGURE 2.6 Colony-like aggregation of small spheroidal microstructures (Warrawoona Group). Bar = 10 μm . (Courtesy K. Sugitani.)

Древнейшие бесспорные микрофоссилии: ~ 3.465 млрд лет, зап. Австралия

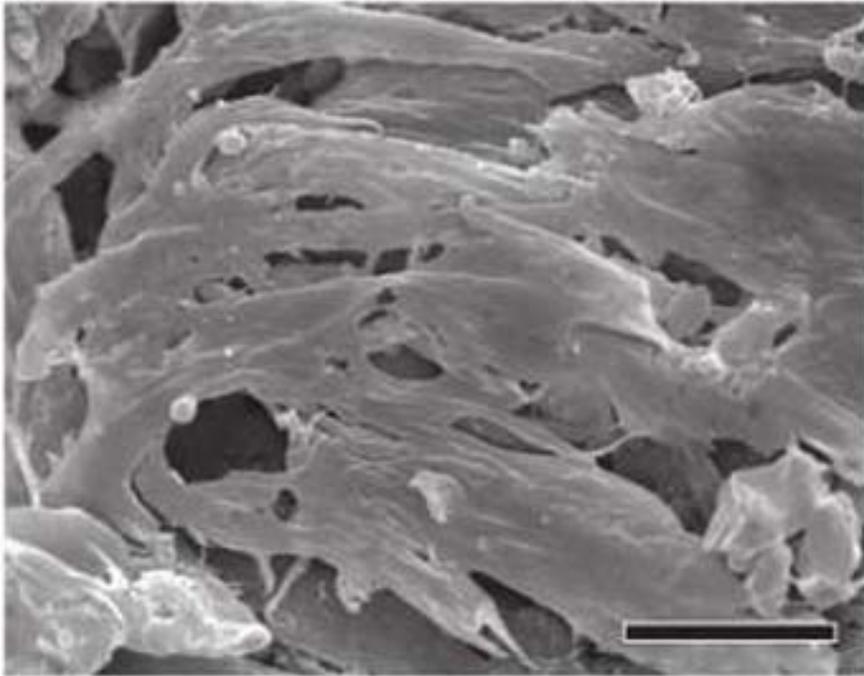


FIGURE 2.9 Parallel and overturned filaments in a microbial mat (Warrawoona Group). Bar = 10 μ m. (From Westall et al., 2006b.)

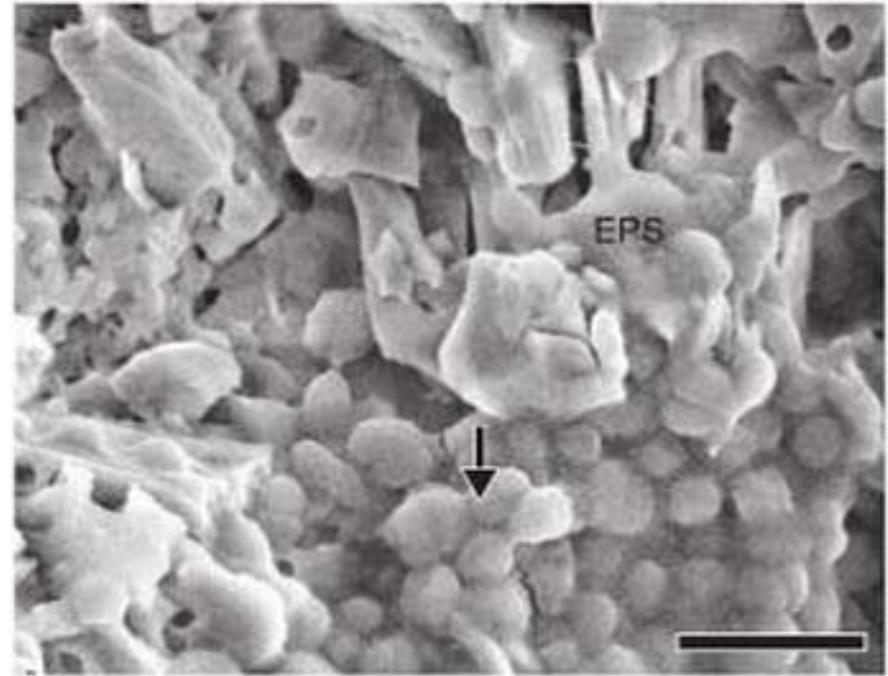


FIGURE 2.8 Colony of coccoidal microfossils and extracellular polymeric substances (EPS). Arrow indicates small coccoid (Warrawoona Group). Bar = 2 μ m. (From Westall et al., 2006a.)

В 2011 г в Австралии найдены беспорные ископаемые бактерии возрастом 3.4 млрд лет. Скорее всего, сульфат-редукторы (соотношение изотопов серы указывает на существование сульфат-редукторов начиная с 3.5 млрд лет, хотя этот вывод был недавно оспорен)

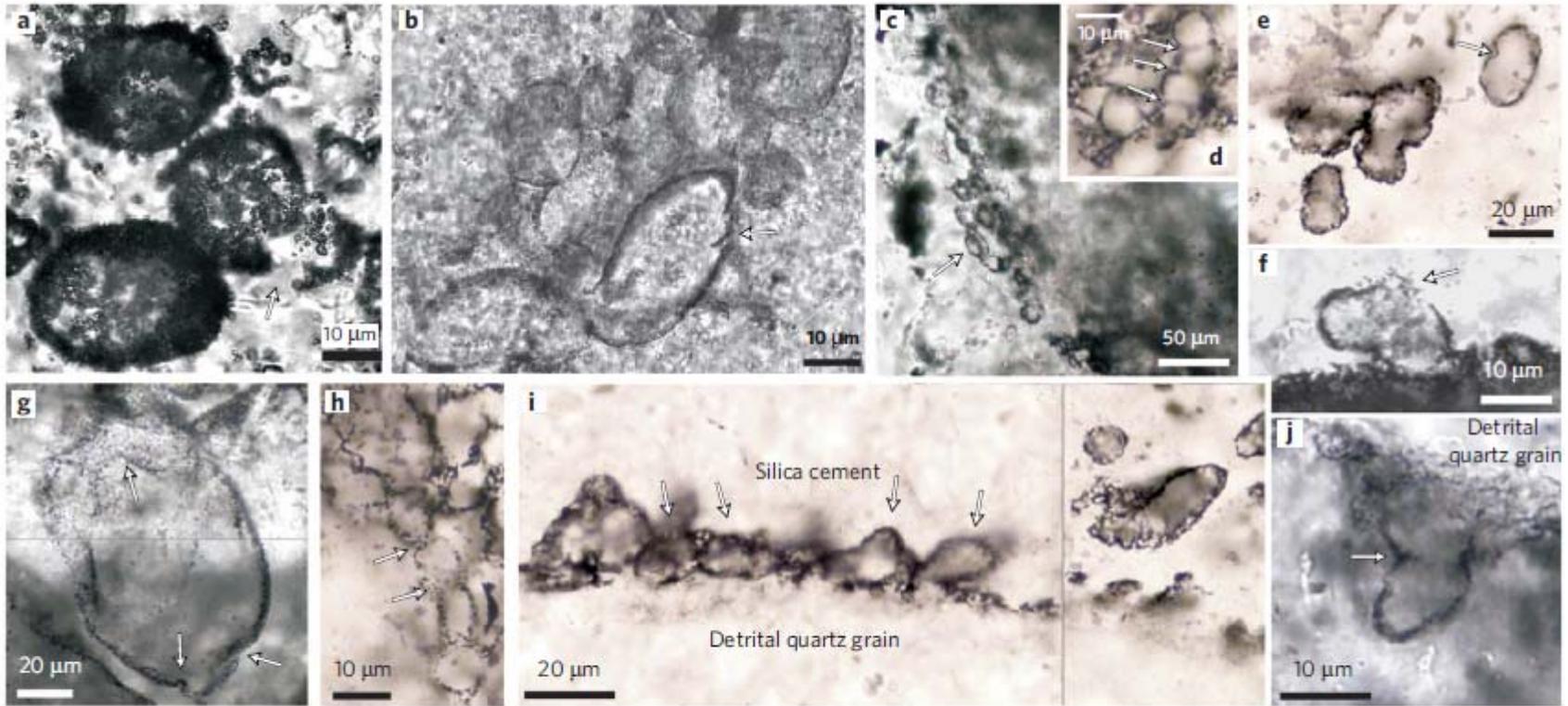
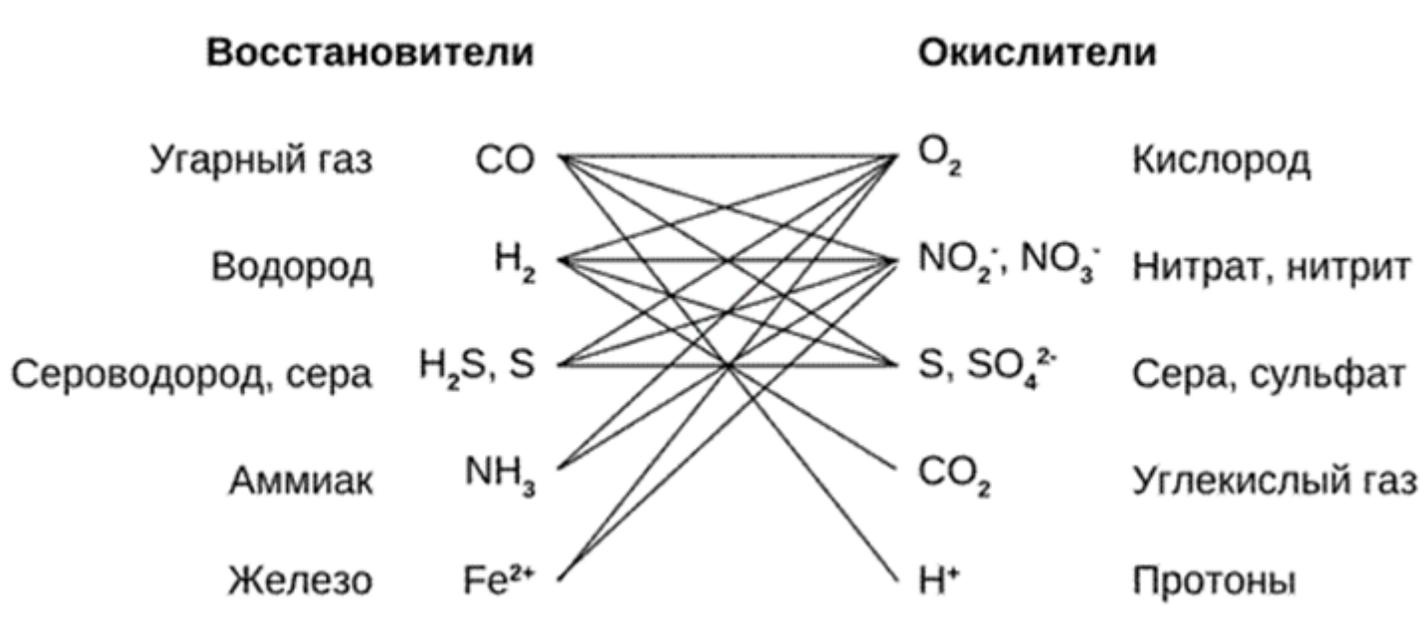


Figure 1 | Examples of spheroidal/ellipsoidal microfossils from the SPF (samples SP9D2, SPE1, SPV3a-c). a, b, e, Clusters of cells, some showing cell wall rupturing (arrows in a, b), folding or invagination (arrow in e). c, d, h, Chains of cells with cellular divisions (arrows). f, i-j, Cells attached to detrital quartz grains, exhibiting cell wall rupturing and putative escape of cell contents (arrow in f), preferred alignment of cells parallel to the surface of the quartz grain (arrows in i), and constriction or folding between two compartments (arrow in j). g, Large cellular compartment with folded walls (arrows).

Wacey et al., 2011. Microfossils of sulphur-metabolizing cells in 3.4-billion-year-old rocks of Western Australia // Nature geoscience

Основные типы метаболизма у прокариот

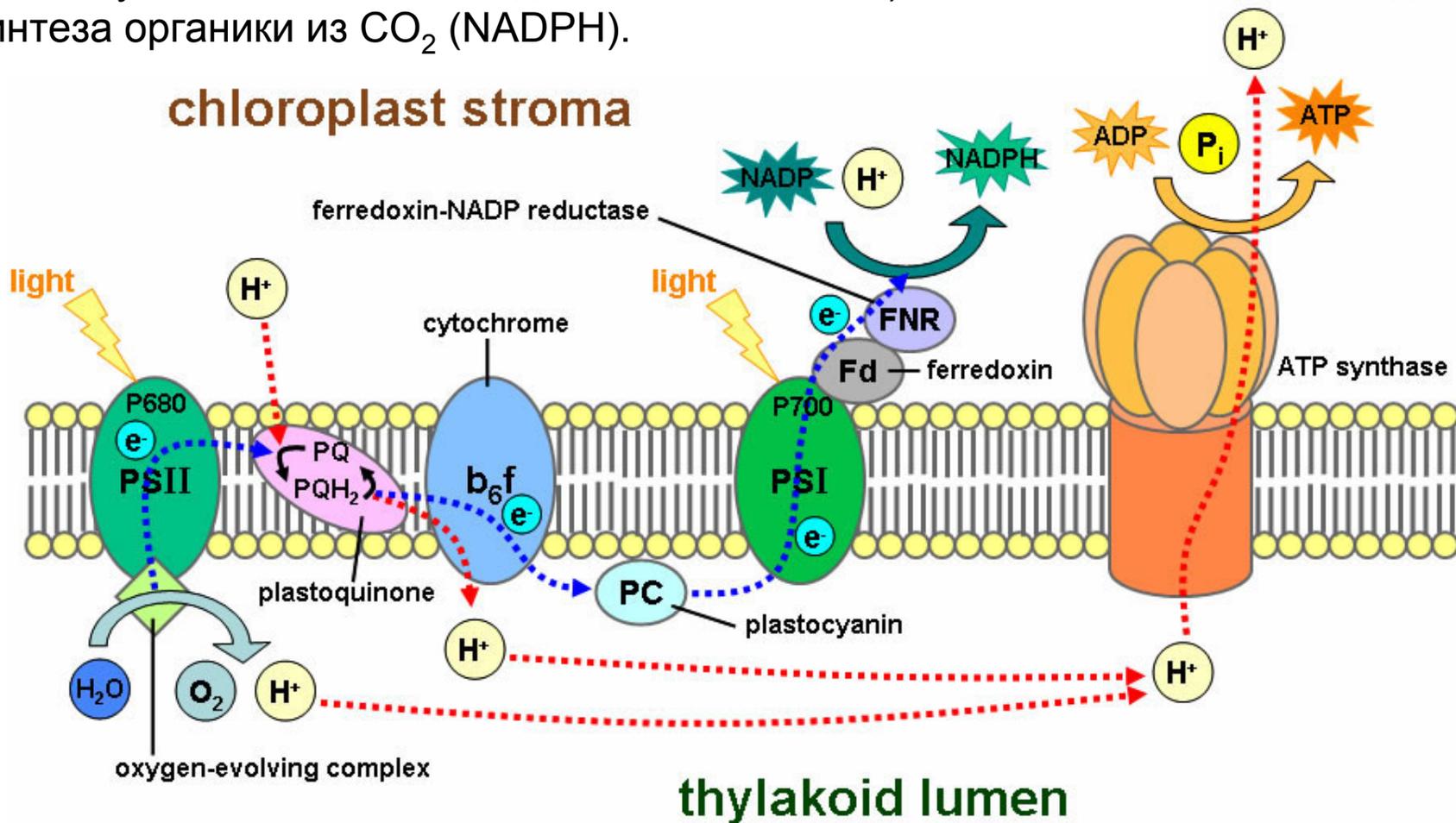
- 1) Гетеротрофы: кислородное дыхание, др. виды дыхания (сульфатное, нитратное), брожение
- 2) Фотоавтотрофы: аноксигенные, оксигенные
- 3) Хемоавтотрофы: метаногены, ацетогены, сульфатредукторы и мн. др.



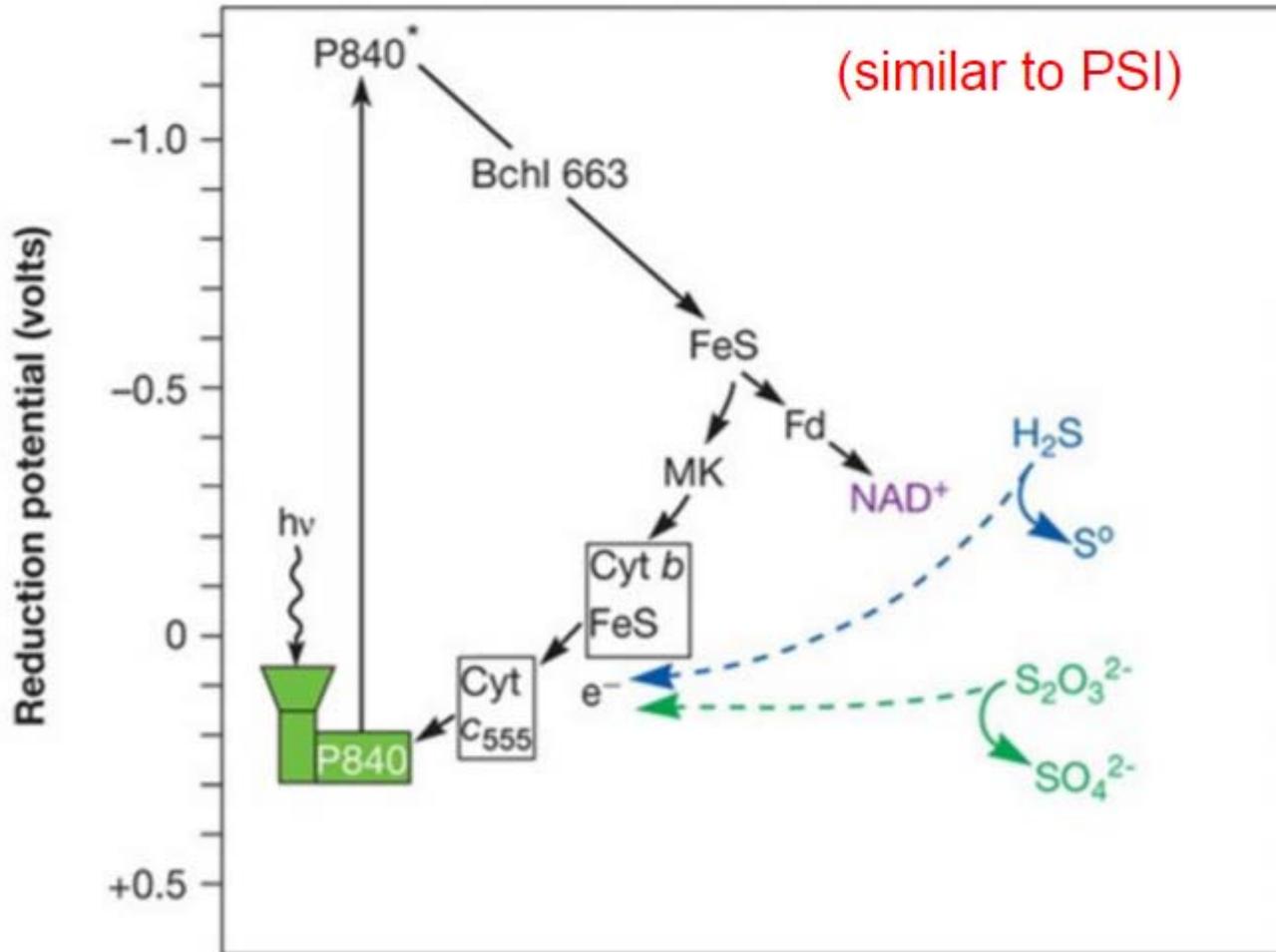
Основные окислители и восстановители, используемые хемосинтезирующими организмами. Линиями соединены те пары, которые позволяют получать энергию.

Оксигенный (кислородный) фотосинтез. Общий принцип фотосинтеза:

- Свет выбивает электрон из подходящей молекулы (напр., хлорофилла). Нужно заполнить образующуюся «дырку»: нужен донор электрона!
- Электрон передается по эстафете из белков (ЭТЦ), постепенно отдавая энергию.
- Энергия используется для: 1) перекачки протонов наружу (создание электрохимического градиента); запасенная в таком виде энергия используется АТФ-синтазой для синтеза АТФ; 2) синтеза восстановителя для синтеза органики из CO_2 (NADPH).



Фотосинтетическая ЭТЦ зеленых серных бактерий (*Chlorobium*)
Похоже на фотосистему I оксигенного фотосинтеза.



Тип фотосинтеза	Донор электрона	Побочный продукт	Число фотосистем
ОКСИГЕННЫЙ	H₂O	O₂	2
АНОКСИГЕННЫЙ	H ₂ S, S	S, SO ₄ ²⁻	1
	Fe ²⁺	Fe ³⁺	1
	H ₂	H ₂ O	1
	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	1

Группы, обладающие хлорофилльным фотосинтезом

Группа	Фотосинтез	Фотосис-тема	Фиксация CO ₂
Цианобактерии и растения	Оксигенный	I+II	цикл Кальвина
Пурпурные серные бактерии	Аноксигенный	II	цикл Кальвина
Зеленые серные бактерии (Chlorobi)	Аноксигенный	I	восстановительный цикл Кребса
Зеленые несерные бактерии (Chloroflexi)	Аноксигенный	II	3-гидроксипропионатный цикл фиксации CO ₂
Гелиобактерии	Аноксигенный	I	Нуждаются в готовой органике

Эти группы – не родственные. Очевидно, важную роль в распространении хлорофилльного фотосинтеза сыграл ГПГ.

Многие структурные блоки, используемые в фотосинтезе, довольно универсальны.

- АТФ-синтазе, работающей на протонном градиенте, всё равно, каким способом создавался протонный градиент.
- Системе переноса возбужденного электрона, использующей его энергию для создания протонного градиента, всё равно, откуда взялся возбужденный электрон. Его можно получить из реакции окисления чего-нибудь, например NADH, как в случае кислородного дыхания.
- Эти блоки есть у очень многих нефотосинтезирующих организмов.
- Поэтому не удивительно, что существуют т.н. **микробы-электротрофы**, которых можно кормить электронами прямо с электрода.
- Пример такой бактерии: *Moorella thermoacetica* . Автотроф-ацетоген. Фиксирует CO₂, электроны получает, например, окисляя H₂. В качестве побочного продукта производит уксус. Электротроф.
- Такую бактерию нетрудно сделать фототрофом, если поместить ее в среду, где есть какие-нибудь молекулы, из которых светом выбиваются электроны. Например, сульфид кадмия. Или, может быть, цинка.

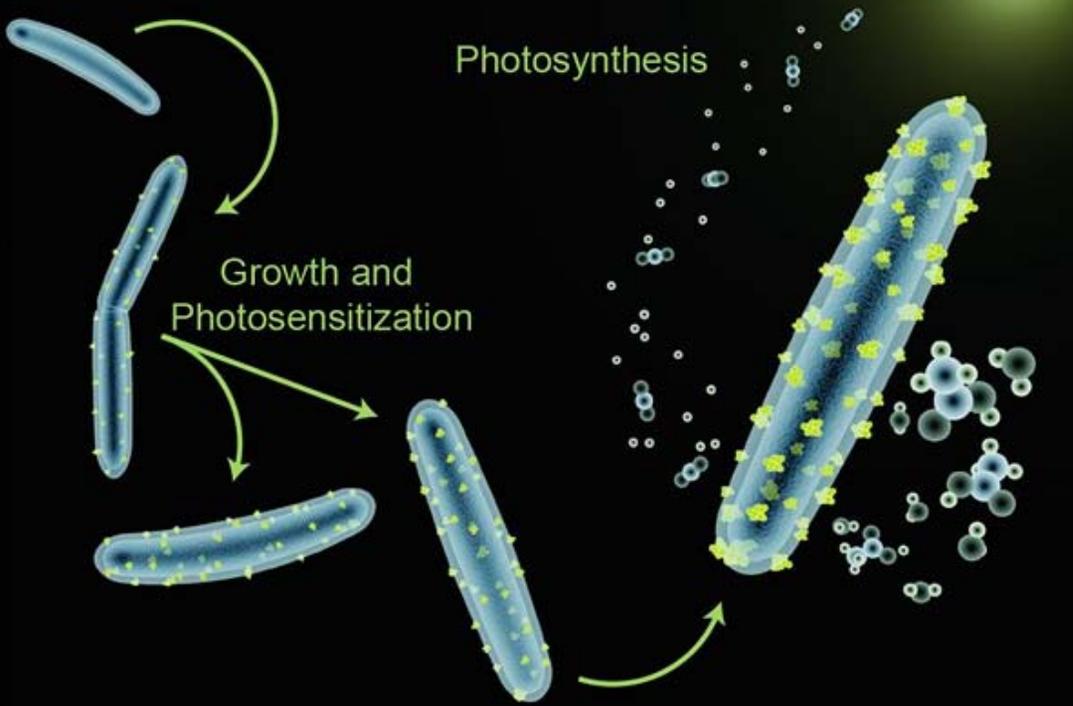


Схема гибридной фотосинтезирующей системы, созданной американскими биоинженерами. Бактерии *Moorella thermoacetica* делятся и растут, осаждавая на своей поверхности наночастицы сульфида кадмия (показаны *желтым цветом*).

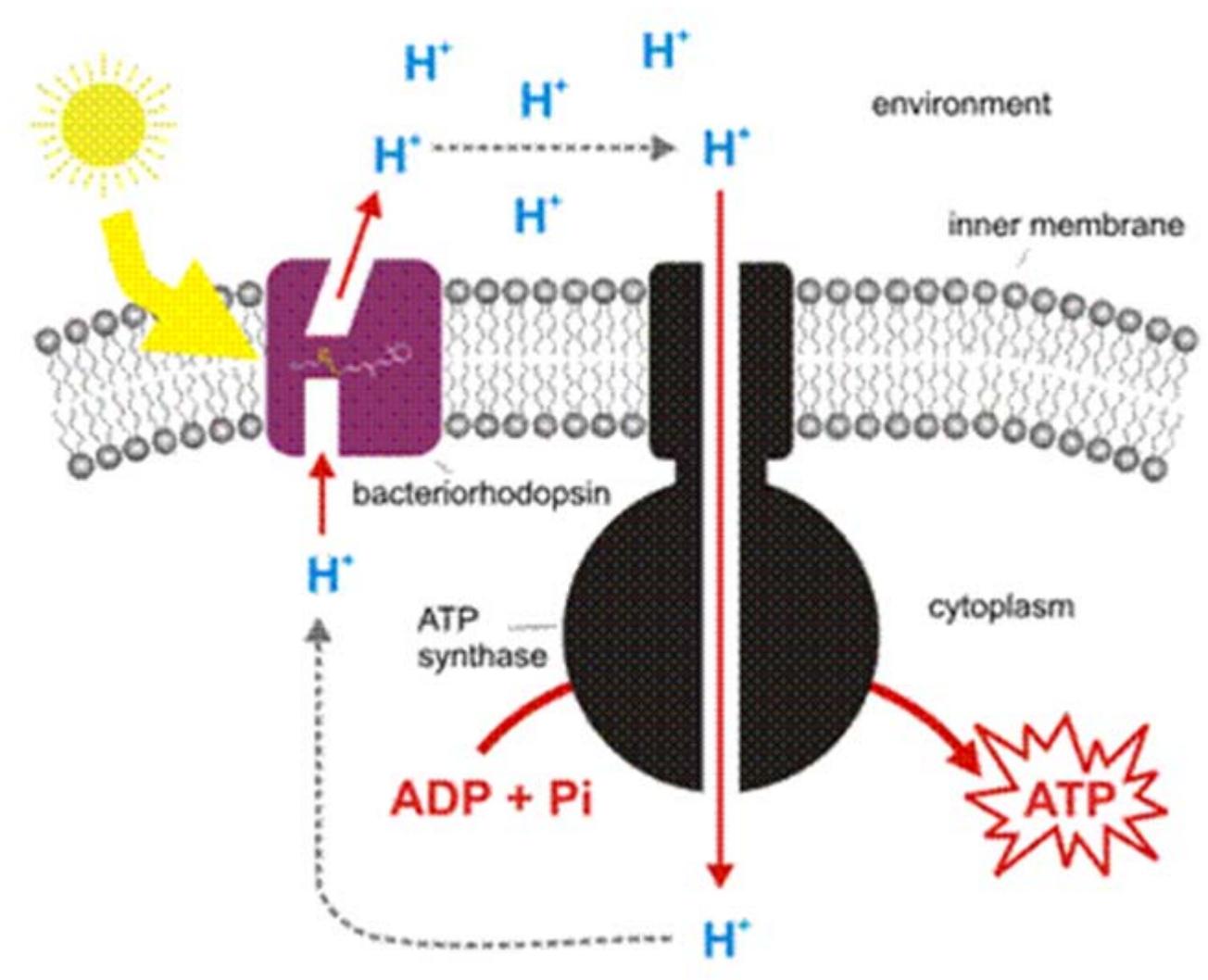
В результате бактерии «фотосенсибилизируются», то есть приобретают способность к фотосинтезу: производству органики (уксусной кислоты) из CO_2 за счет энергии света.

К вопросу о происхождении фотосинтеза.

Если к бактерии-электротрофу (способной «питаться» возбужденными электронами) присоединить полупроводниковые светуловители, бактерия приобретает способность к фотосинтезу при наличии в среде подходящего донора электронов (в данном случае – цистеина).

Цистеин отдает электроны, чтобы закрывать «дырки» в кристаллах CdS. Когда цистеин в среде кончается, клеточные стенки бактерий, покрытые наночастицами CdS, начинают разрушаться (фотоокисление)

Sakimoto et al., 2016. Self-photosensitization of nonphotosynthetic bacteria for solar-to-chemical production // Science. 2016. V. 351. P. 74–77



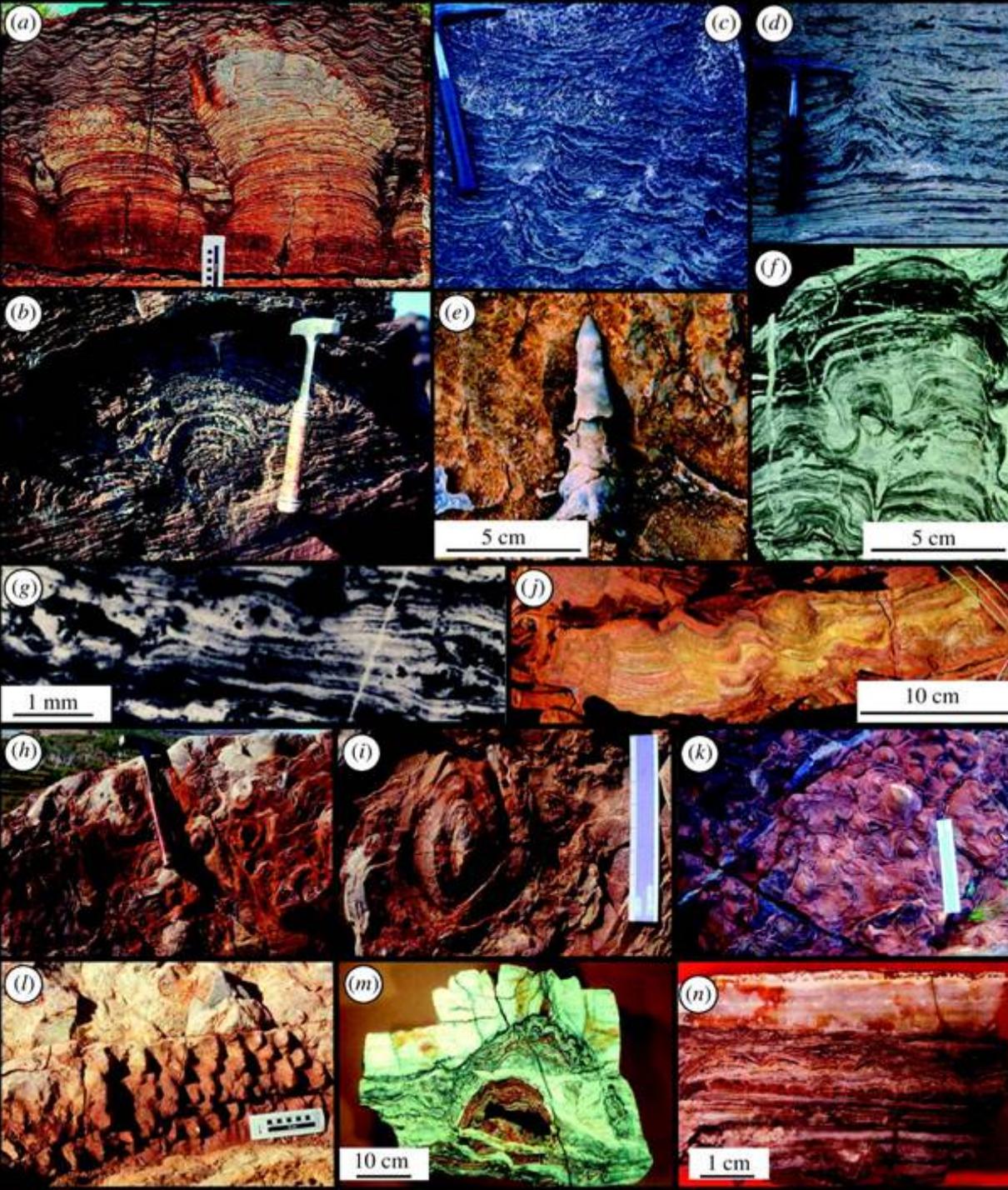
Один из простейших вариантов использования энергии света: бактериородопсиновый «фотосинтез». Без всяких ЭТЦ. Бактериородопсин просто перекачивает протоны через мембрану, используя энергию света. И АТФ-синтаза работает. Доступно каждому!

Древнейшие осадочные породы формации Исуа, Гренландия (3,8 млрд лет)
- облегченный изотопный состав углерода
- BIF: предположительно образовывались в результате жизнедеятельности фотосинтезирующих бактерий, окислявших двухвалентное железо.

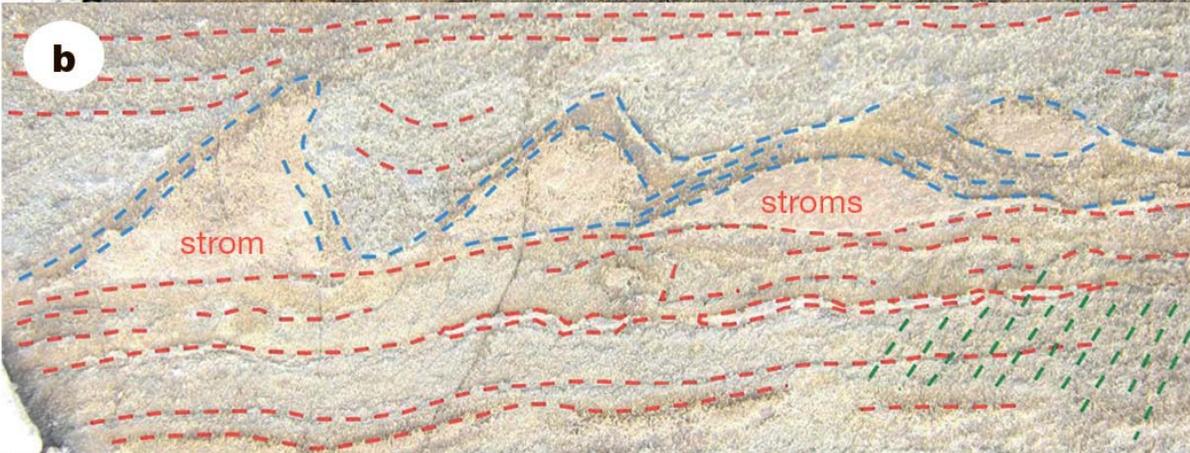


Graphitic BIF (meta-BIF) (Eoarchean, 3.8 Ga; Isua Supracrustal Belt, southwestern Greenland)
Графитовые джеспилиты (banded iron formation, BIF) из формации Исуа, Гренландия, 3.8 млрд лет.

Предполагают, что главными продуцентами в архее были бактерии, осуществлявшие «железный» фотосинтез.



Архейские
строматолиты
(впервые
появляются
около 3.55 млрд
лет назад или
даже раньше, но
древнейшие
находки спорны)



В 2016 г. описаны
строматолиты из
формации Исуа (ок.
3,7 млрд лет!)

Nutman et al., 2016. Rapid
emergence of life shown
by discovery of 3,700-
million-year-old microbial
structures // Nature.



Fig. 4 Photomicrograph in transmitted plain light of fine (20–100 μm) stromatolitic laminae composed of ferruginous dolomitic chert. Scale bar, 5 mm.

Одна из древнейших более-менее достоверных находок строматолитов. Австралия, 3.4-3.5 млрд лет.

It seems that there was a benthic microbiota 3,400–3,500 Myr ago, but its biological affinities are unknown. The common opinion in the literature is that the presence of stromatolites establishes the former presence of cyanobacteria, but that is an unwarranted interpretation, especially for Archean stromatolites^{3,31}. There are living examples of bacterial stromatolites built by other than cyanobacteria, for example, by *Chloroflexus*, a green, photosynthetic, filamentous bacterium which presently constructs stromatolites in hot springs^{31–33}. Furthermore, it is reasonable to suggest that there was a time, before the advent of the appropriate cyanobacteria, when the dominant stromatolite-builders were organisms such as *Chloroflexus*. This is significant because among the bacteria only the cyanobacteria release oxygen during photosynthesis; so at

MR Walter, R Buick, JSR Dunlop. 1980. Stromatolites 3,400–3,500 Myr old from the North Pole area, Western Australia // Nature



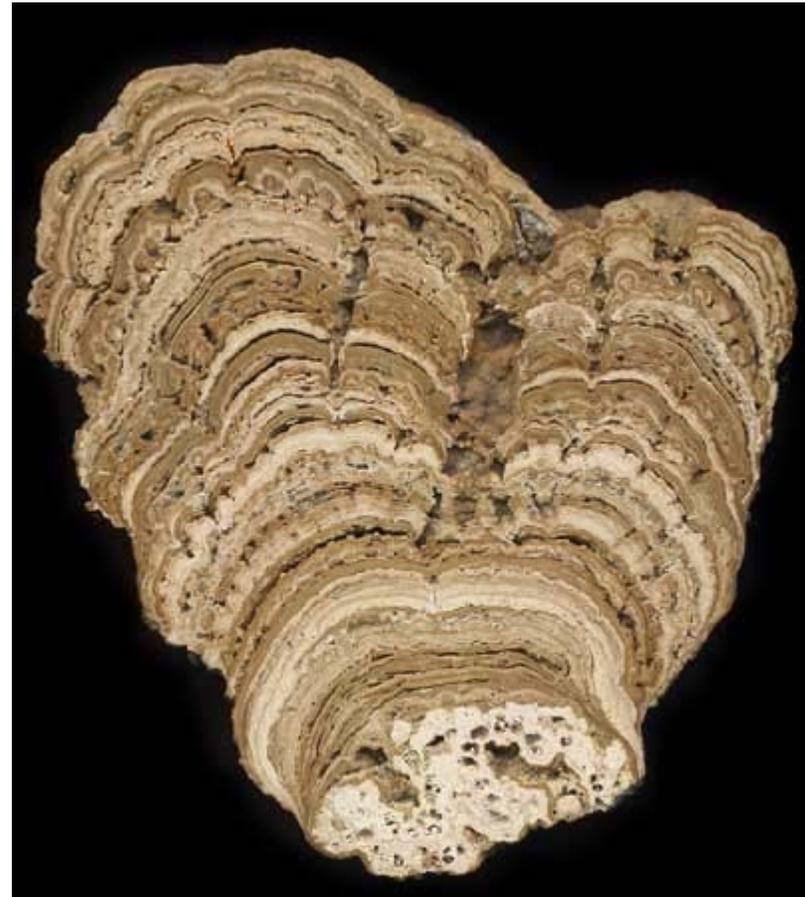
Позднепротерозойские
строматолиты (Таймыр,
Анабарское плато)

Современные строматолиты

- Залив Шарк-Бей (Австралия), Багамские острова



Живые строматолиты в заливе Шарк-Бей



Строматолит в разрезе





FIGURE 2.11 Modern stromatolites from Laguna Mormona, Mexico. (Courtesy J. W. Schopf.)

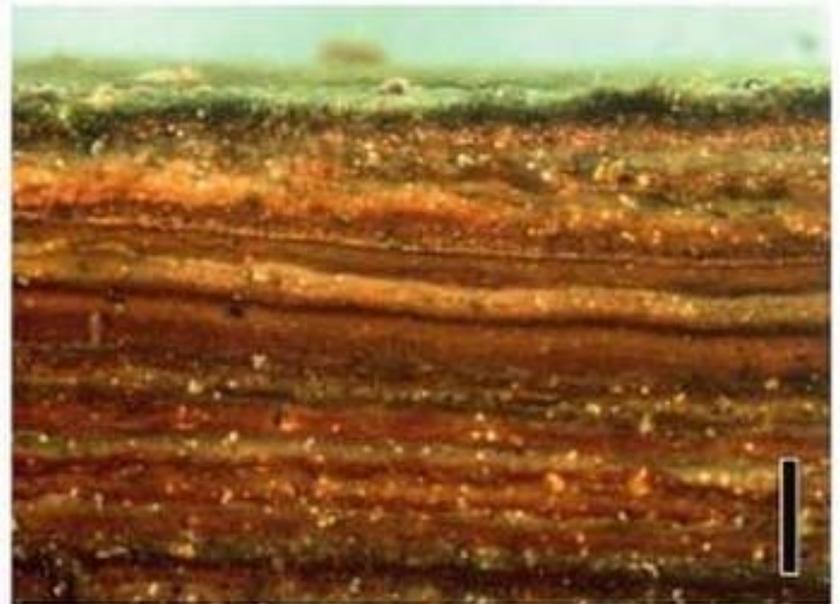


FIGURE 2.12 Modern stromatolite from Laguna Mormona, Mexico, showing lamellae of cyanobacterial colonies. Bar = 3.5 mm (Courtesy J. W. Schopf.)

Бактериальные маты



Структура типичного современного цианобактериального мата

- **Верхний слой – зеленый.** Цианобактерии: кислородный фотосинтез ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{свет} \rightarrow \text{CH}_2\text{O}$ (органика) + O_2). Аэробные гетеротрофы ($\text{CH}_2\text{O} + \text{O}_2 \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{энергия в форме АТФ}$).
- **Средний слой – розовый.** Пурпурные бактерии: бескислородный фотосинтез ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{S} + \text{свет} \rightarrow \text{CH}_2\text{O} + \text{S}$, SO_4^{2-})
- **Нижний слой – черный** (анаэробный). Гетеротрофы – бродильщики ($\text{CH}_2\text{O} \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2 + \text{АТФ}$), автотрофы – сульфат-редукторы ($\text{SO}_4^{2-} + \text{H}_2 \rightarrow \text{H}_2\text{S} + \text{H}_2\text{O} + \text{АТФ}$), автотрофы – метаногены ($\text{CO}_2 + \text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + \text{H}_2\text{O} + \text{АТФ}$)



Фототрофный микробный мат из соленого озера на о-ве Киритимати (о-ва Лайн, Тихий океан).

1 – Оранжевый слой с цианобактериями.

2 – Зеленый слой с зелеными бактериями и максимальным

разнообразием прокариот,

3 – Красноватый слой с пурпурными несерными бактериями,

4 – Серый слой с сульфат-редуцирующими бактериями и археями, где происходит минерализация (карбонаты, гипс).

Во всех слоях среди внеклеточных полимеров образуется много кристаллов арагонита и гипса.

- Строматолит образуется за счет: 1) структуризации осадка, падающего на мат сверху; 2) отложения минералов (CaCO_3) – «биоминерализация» в результате жизнедеятельности микробов, особенно сульфатредукторов третьего слоя.
- Далеко не всякий мат строит строматолит! Для этого нужны определенные условия.
- Строматолитообразующее микробное сообщество может быть устроено проще (достаточно одного слоя цианобактерий?).

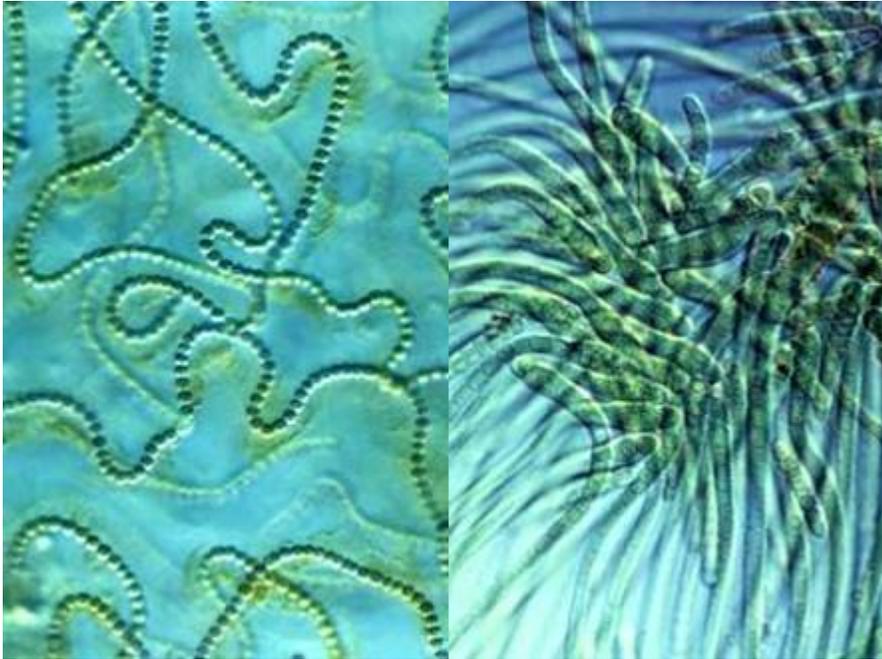


- Все строматолиты образуются при обязательном участии фотосинтезирующих бактерий, обычно – цианобактерий.
- Значит ли это, что цианобактерии (и свободный кислород) появились уже 3.5 млрд лет назад?
- Нет, не значит, т.к. строматолиты могут образовываться микробными сообществами без цианобактерий (их место занимают аноксигенные фотосинтезирующие бактерии, например, зеленые бактерии *Chloroflexus*).



Появление цианобактерий и оксигенного фотосинтеза

Весь свободный кислород атмосферы и гидросферы произведен цианобактериями!

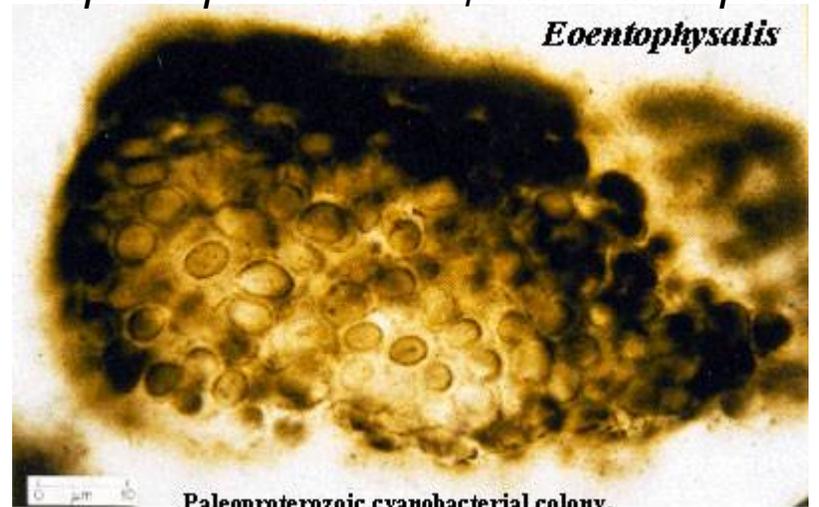


Современные цианобактерии

Цианобактерии – «изобретатели» оксигенного фотосинтеза и единственные организмы, способные его осуществлять (поскольку пластиды растений – это симбиотические цианобактерии)

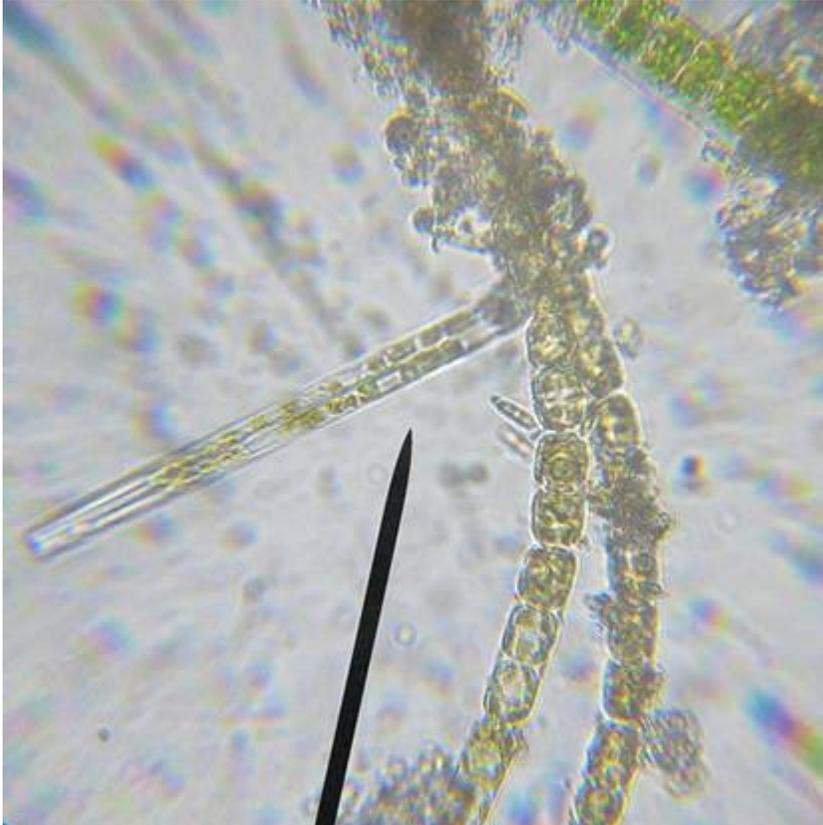


*Ископаемые архейские и протерозойские цианобактерии
*Eoentophysalis**

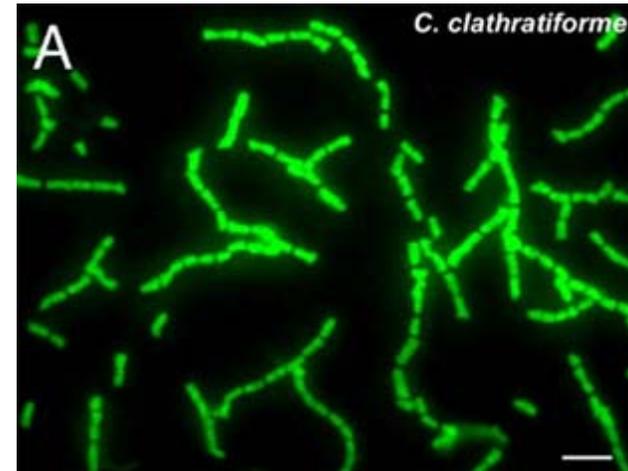


Paleoproterozoic cyanobacterial colony.

Скорее всего, основу архейских микробных сообществ составляли все-таки не цианобактерии, а другие нитчатые фотосинтезирующие бактерии – аноксигенные фотосинтетиками.



Chloroflexus – нитчатая фотосинтезирующая зеленая «несерная» бактерия (выделяет не серу, а сульфат)



Chlorobium – еще одна зеленая бактерия, аноксигенный фотосинтетик

На ископаемом материале отличить нитчатую цианобактерию (оксигенного фотосинтетика) от нитчатой зеленой бактерии (аноксигенного фотосинтетика) крайне трудно.

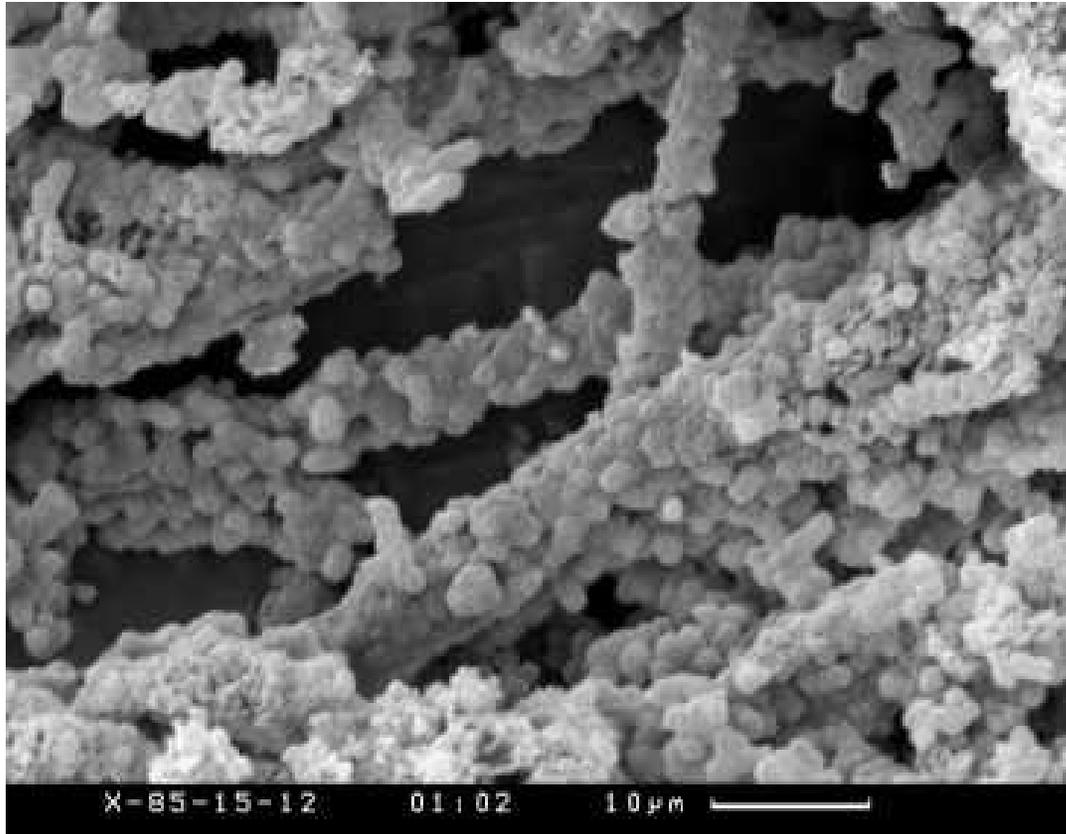
Но молекулярно-генетические данные указывают на существенно более позднее появление цианобактерий по сравнению с аноксигенными фотосинтетиками



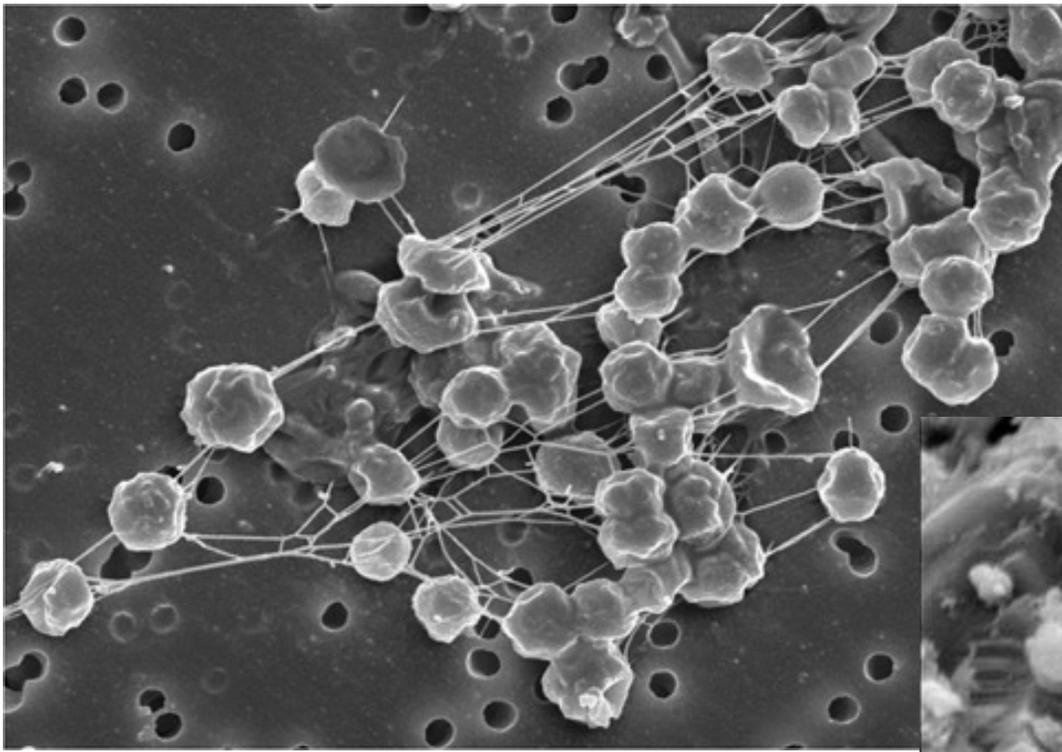
Время появления цианобактерий остается спорным: оценки варьируют от 3500 до 2500 млн лет назад.

Скорее всего они появились примерно 3000 – 2700 млн лет назад.

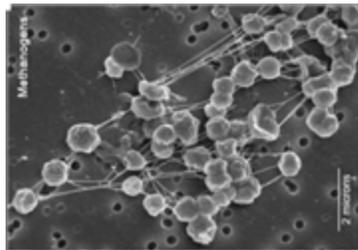
Сергеев В.Н. 2003.
Окремненные микрофоссилии докембрия



Раннекембрийский (~520-530 млн лет) ископаемый циано-бактериальный мат (трактуется как нити цианобактерий, облепленные пурпурными бактериями)

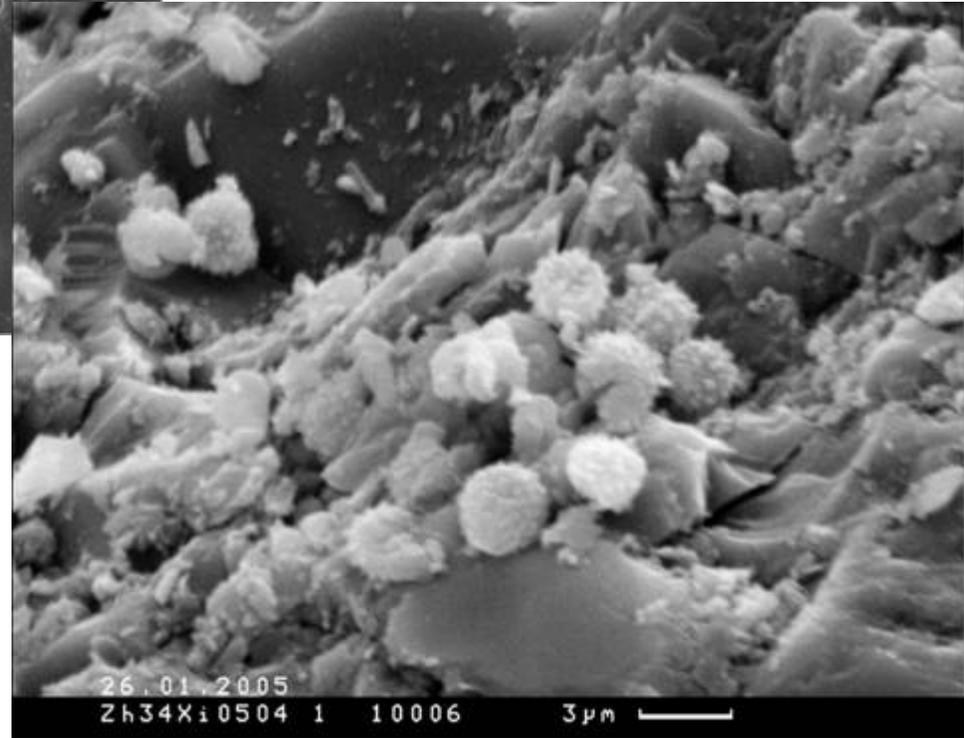


археи-метаногены (современные)



в том же масштабе

По внешнему виду ископаемого микроба трудно понять, что это за микроб. Один из самых информативных признаков – размер.

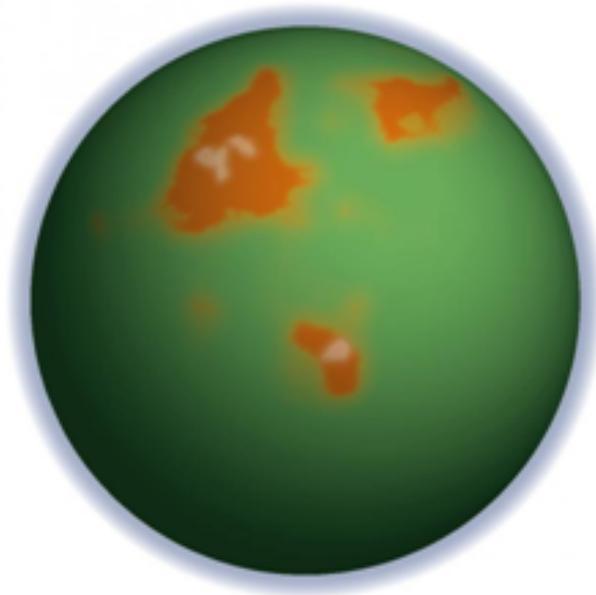


Позднеархейские (2700 млн лет) ископаемые прокариоты

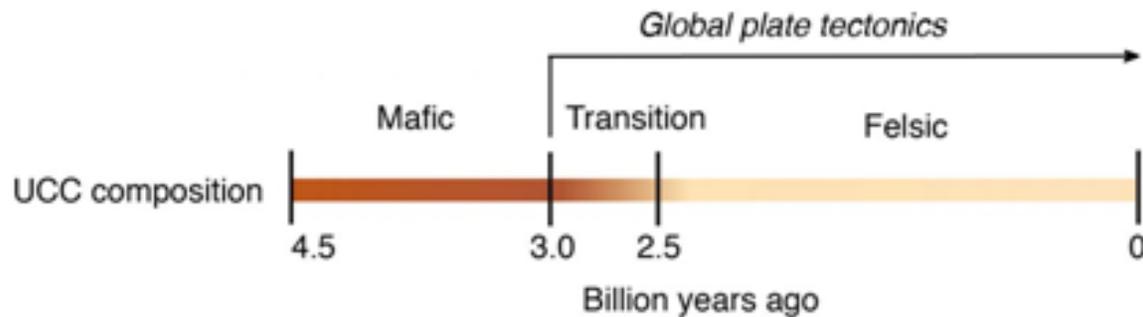
Поздний архей (3000 – 2500 млн лет назад)

- ? Старт тектоники плит
- ? Завершение гравитационной стратификации недр
- Быстрый рост континентов (континентальной коры). В конце архея шло ускоренное формирование континентальной коры (видно по возрасту пород, слагающих континенты)

Early Archean

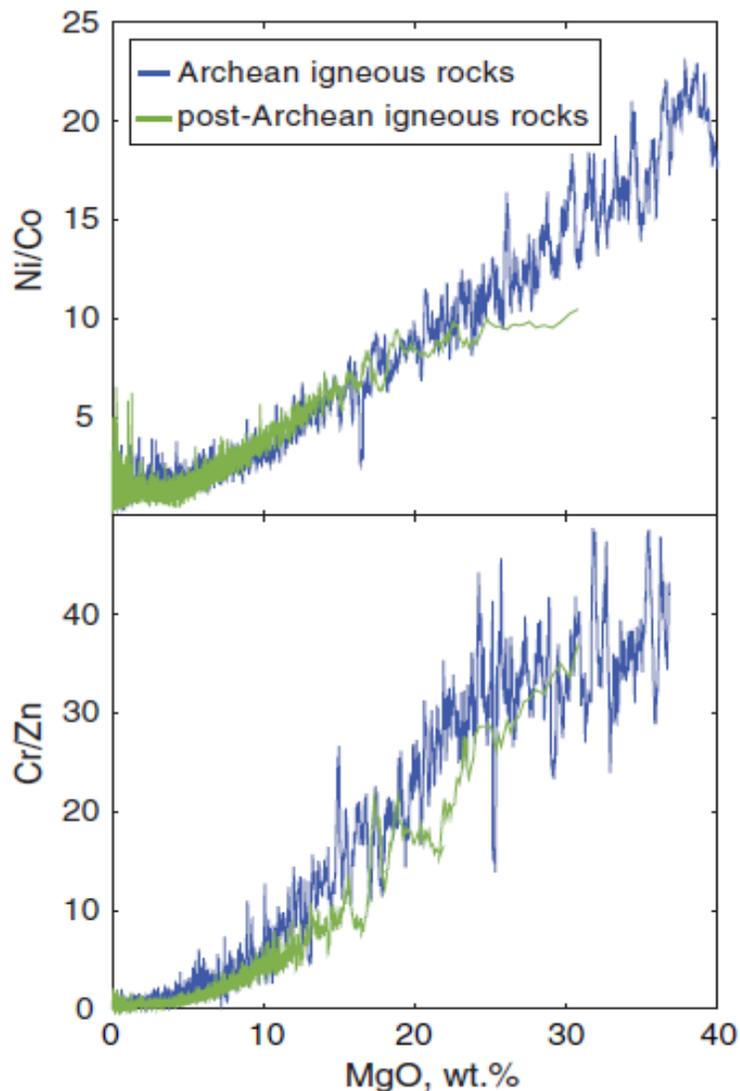


Present day

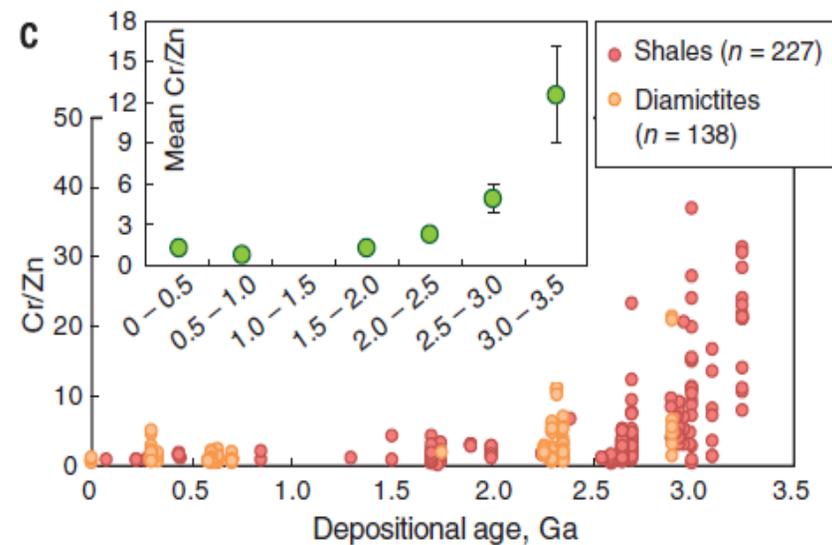
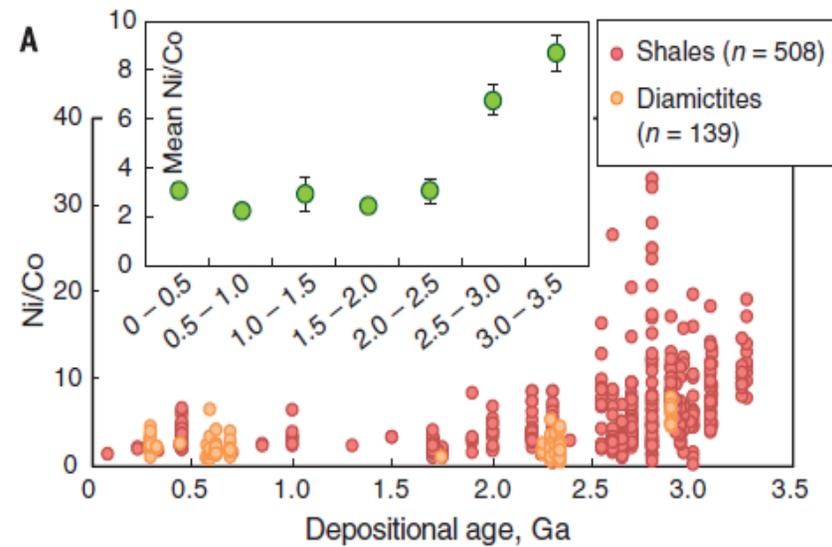


Земля в раннем архее и сегодня. Рыжие пятна – протоконтиненты, сложенные породами, богатыми магнием и железом (mafic – «мафические» породы). Рисунок отражает общую идею о том, что площадь и толщина протоконтинентов были невелики. Зеленый цвет океана символизирует высокую концентрацию двухвалентного железа (Fe^{2+}). UCC composition – состав верхней континентальной коры, Felsic – «фельзические», богатые кремнием и алюминием горные породы.

Tang M., Chen K., Rudnick R.L. Archean upper crust transition from mafic to felsic marks the onset of plate tectonics // Science. 2016. V. 351. P. 372-375.

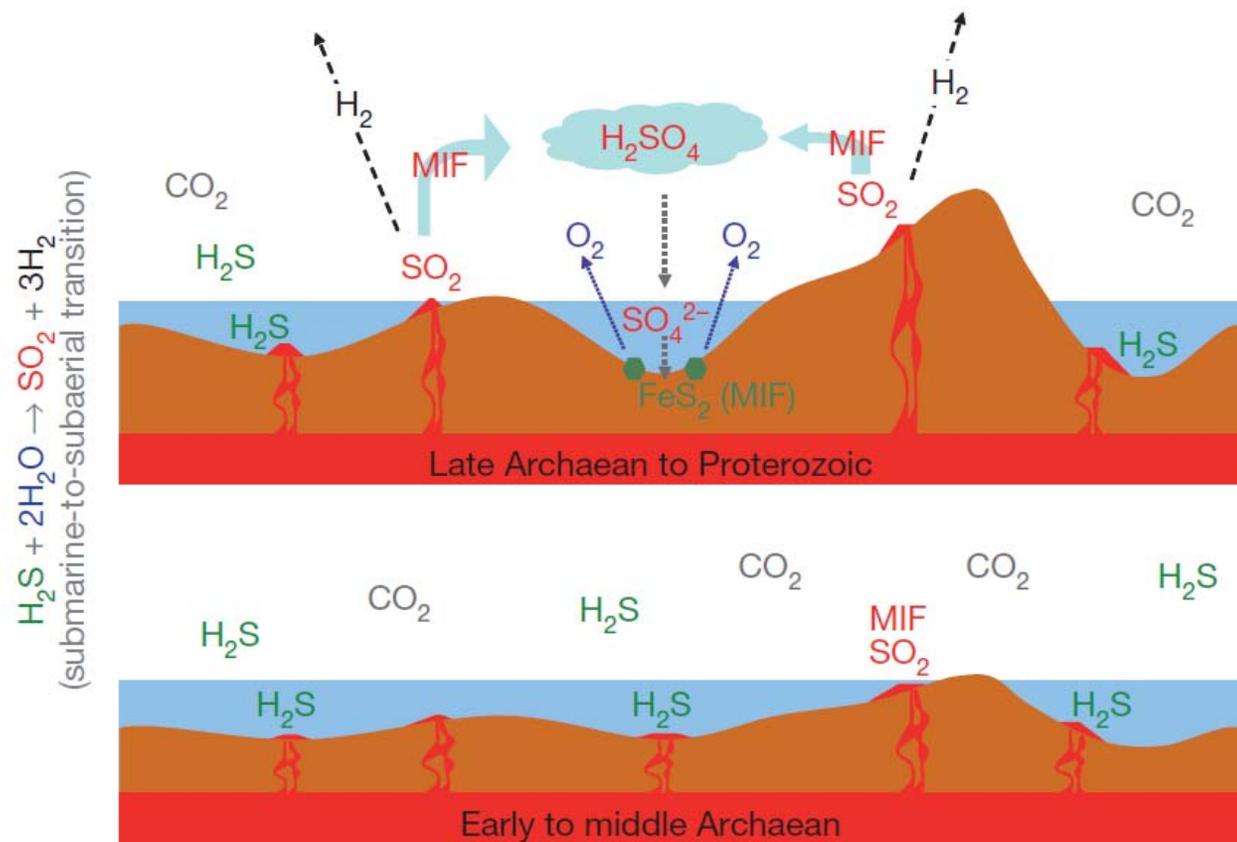


- Океаническая кора Земли, как и поверхностный слой др. планет Земной группы, состоит из богатых магнием тяжелых пород (базальты). В верхней континентальной коре преобладают бедные магнием легкие породы (граниты).
- Из чего состояла континентальная кора в древности, определить трудно, т.к. древние магматические породы избирательно разрушены эрозией, а из осадочных терригенных пород магний вымывается.
- Эту трудность удалось преодолеть, т.к. оказалось, что об исходном содержании магния можно судить по соотношению никеля, кобальта, хрома и цинка.



- Оказалось, что вплоть до 3 млрд лет назад континенты были сложены породами, богатыми магнием.
- В течение позднего архея (3,0 – 2,5 млрд лет назад) объем континентов быстро рос (и вырос в 5 раз!) за счет формирования гранитов.
- Это свидетельствует о старте тектоники плит 3 млрд лет назад или чуть раньше, потому что для образования гранитов в мантию должно поступать много воды, а это происходит при погружении океанической коры в мантию в зонах субдукции.

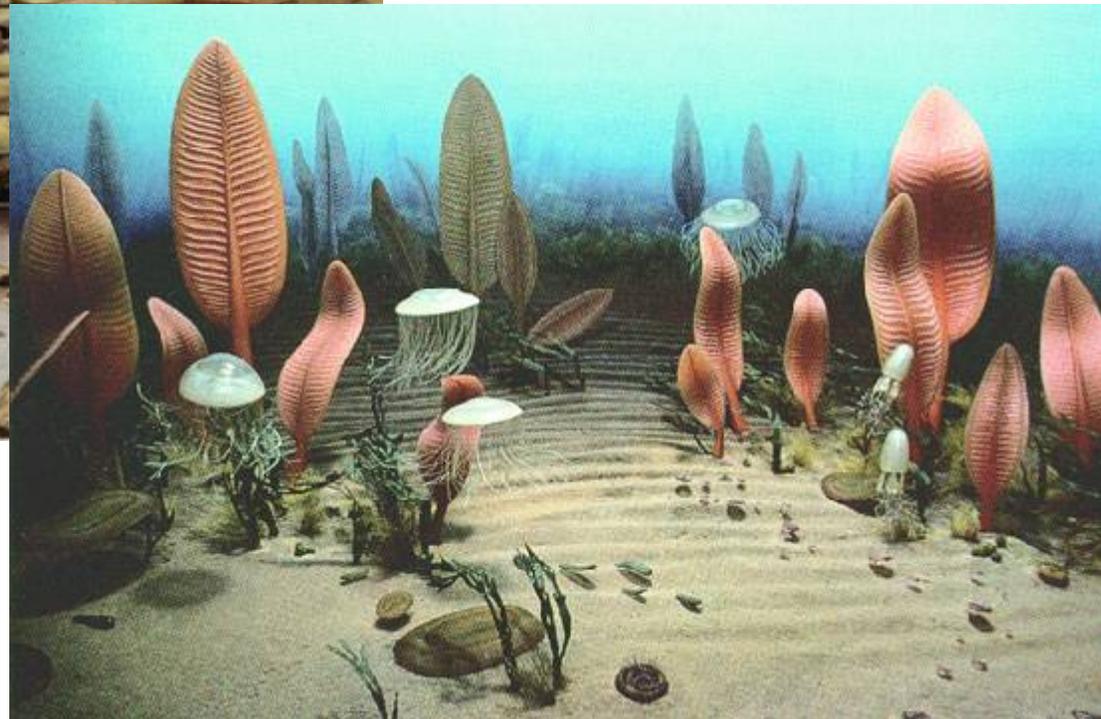
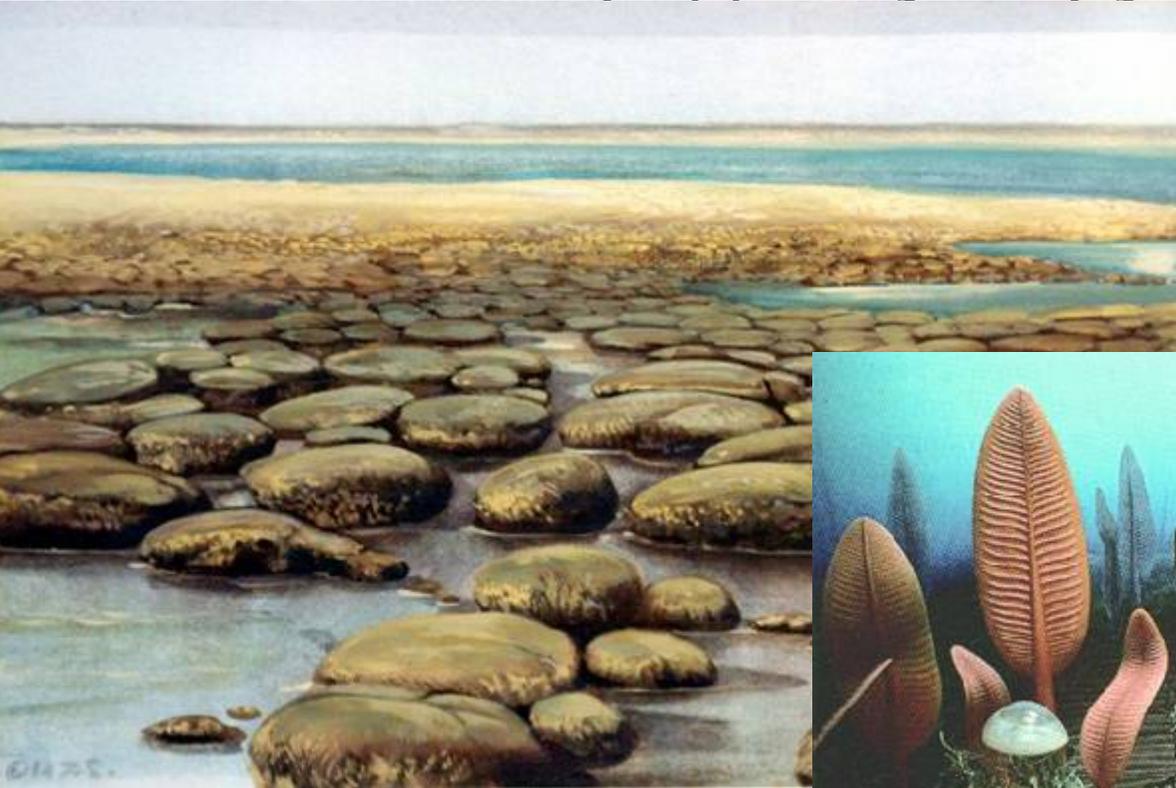
- Формирование континентов → переход от преимущественно подводного к преимущественно наземному вулканизму → в ходе дегазации магмы при наземном вулканизме выделяется больше SO_2 → в атмосферу поступает меньше H_2S и больше SO_2 → в бескислородных усл. происходит фракционирование изотопов серы → SO_4^{2-} растворяется в океане → железо осаждается в форме пирита → кислород, производимый ц-б, перестает расходоваться на окисление железа и начинает накапливаться.



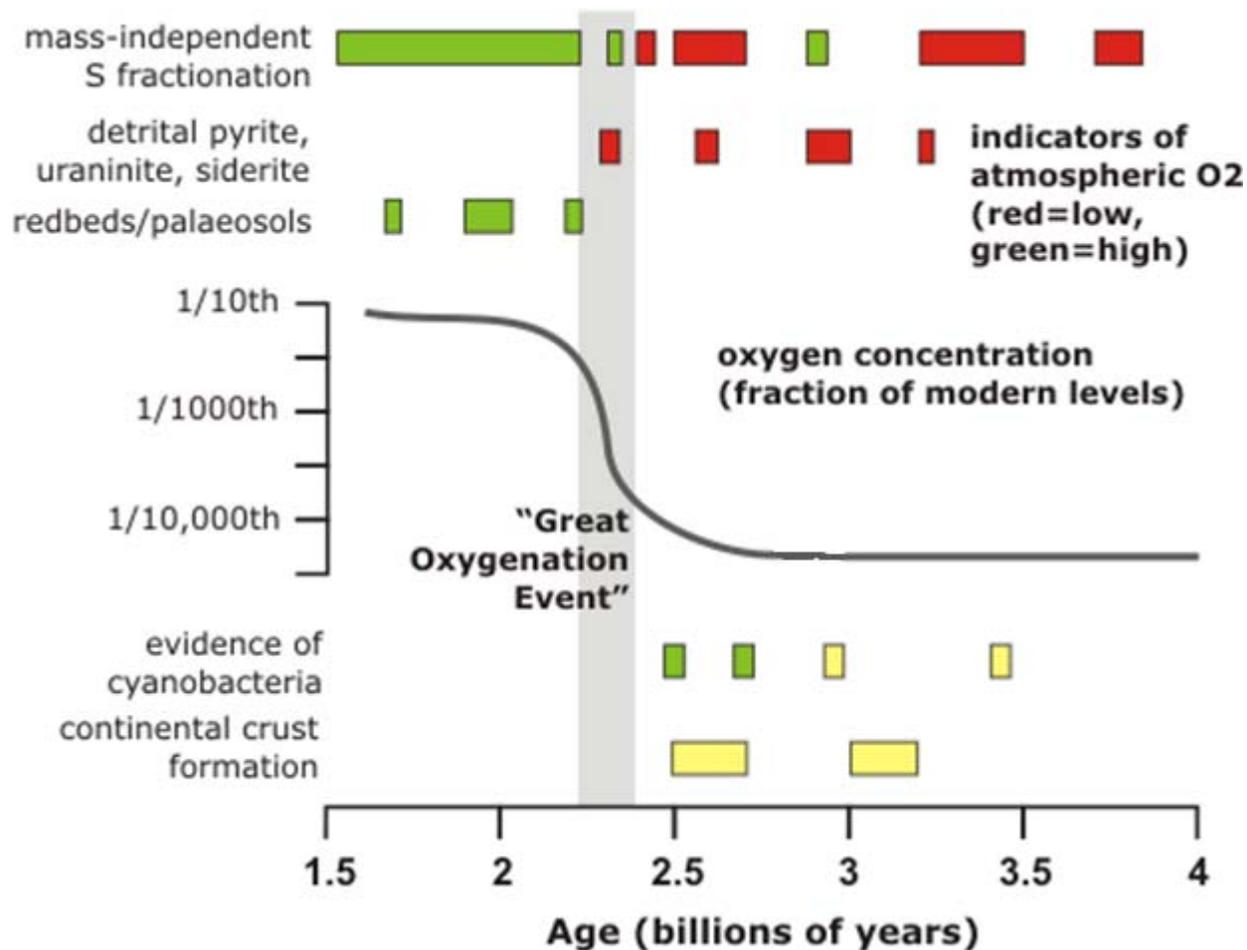
Gaillard et al., 2011. Atmospheric oxygenation caused by a change in volcanic degassing pressure // Nature

Протерозой (2500 – 542)

от бескислородного мира прокариот – к
кислородному миру эукариот



Оксигенизация атмосферы



Great oxygenation event – начиная с 2.45 млрд. Возм. причины: распространение цианобактерий, истощение запасов растворенного железа в океане, изменение состава вулканических газов, подъем континентов и поступление оксидов серы в атмосферу.

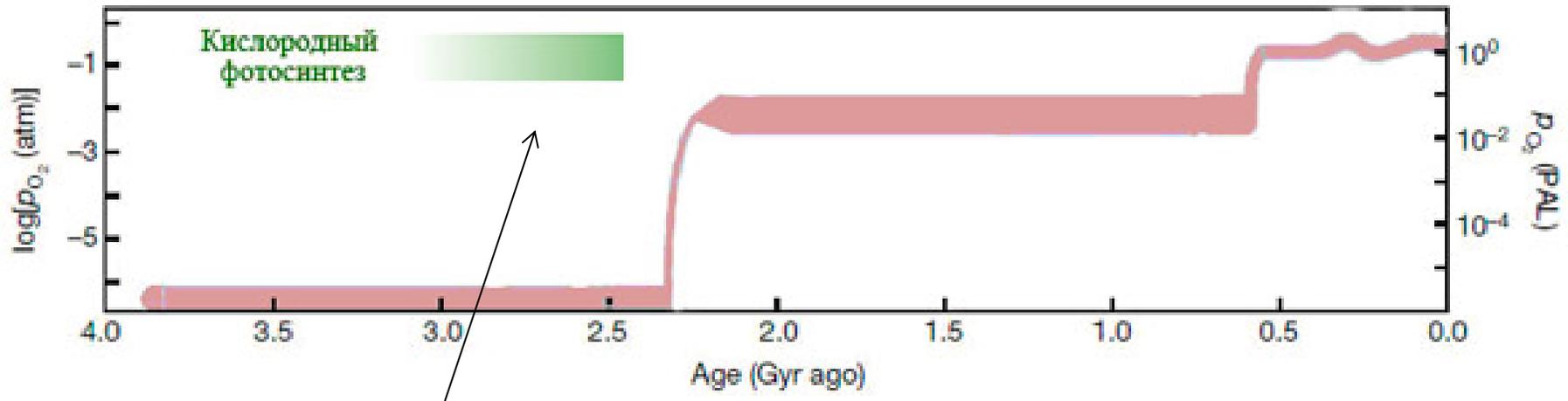
Полосчатые железные руды



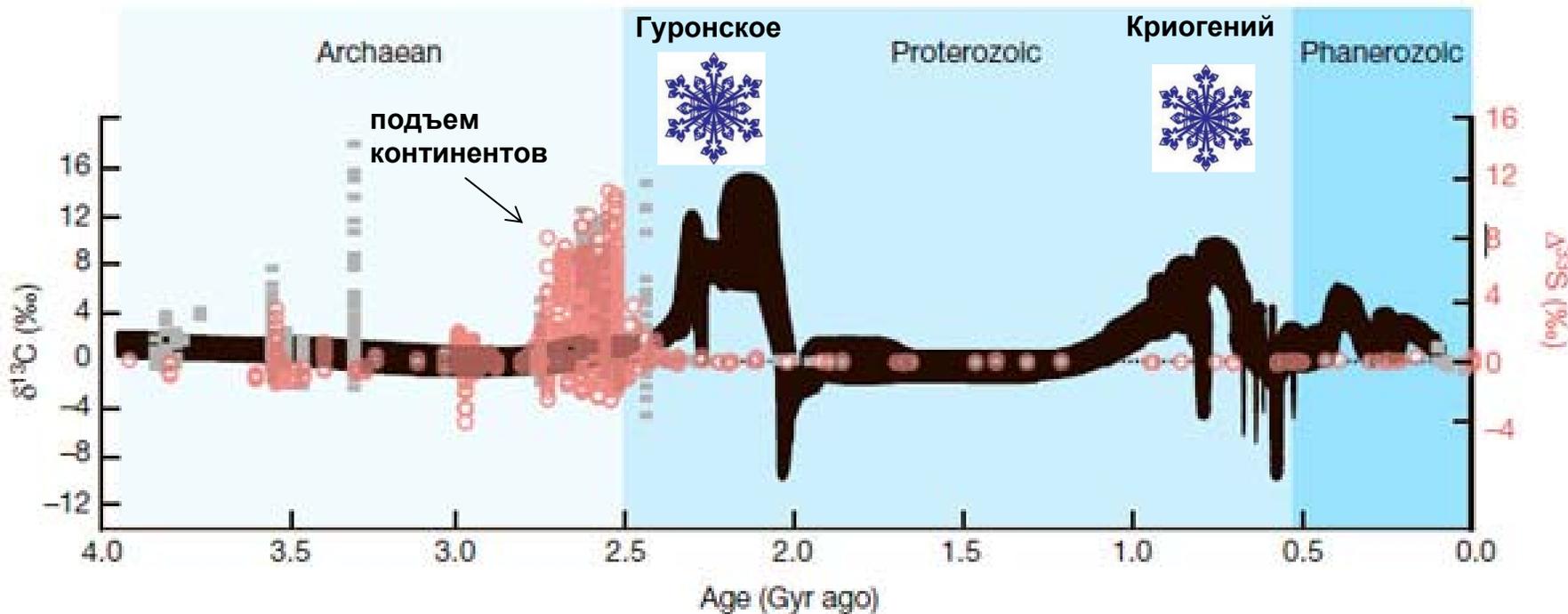
Формировались в докембрии (3.8 – 1.8 млрд лет назад; максимум около 2.5 + поздний эпизод 0.8 – 0.6 млрд лет назад). Возможно, сформировались в результате «популяционных волн» древних фотосинтетиков: сначала аноксигенных, а затем и оксигенных.

Интерпретации: первые – аноксигенное фотоокисление; максимум – великое кислородное событие; поздний эпизод – второй период резкого роста кислорода (?).

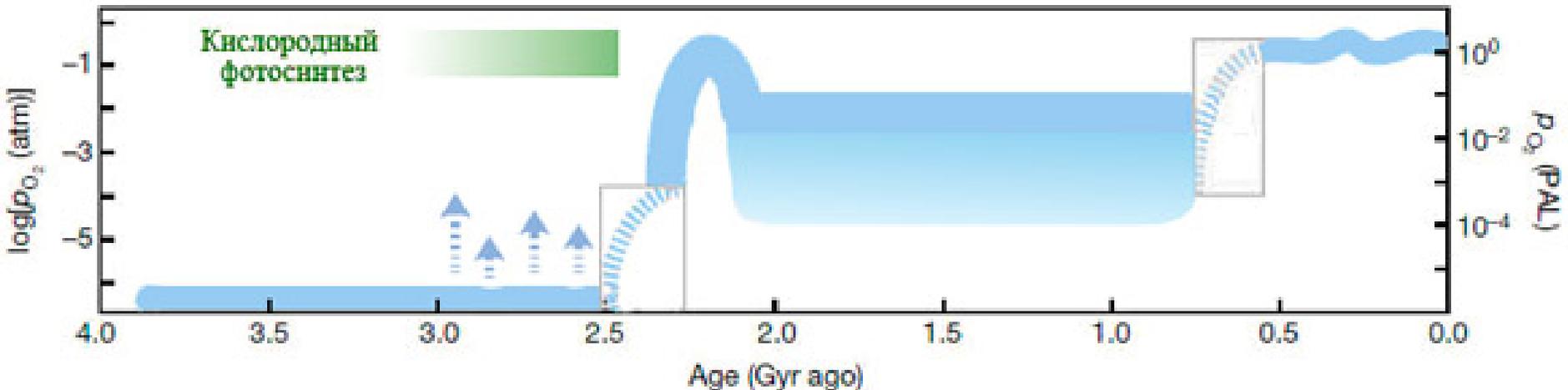
Динамика содержания кислорода в атмосфере (упрощенная, устаревшая схема)



кислород уже
производится ц-б,
но тратится на
окисление железа

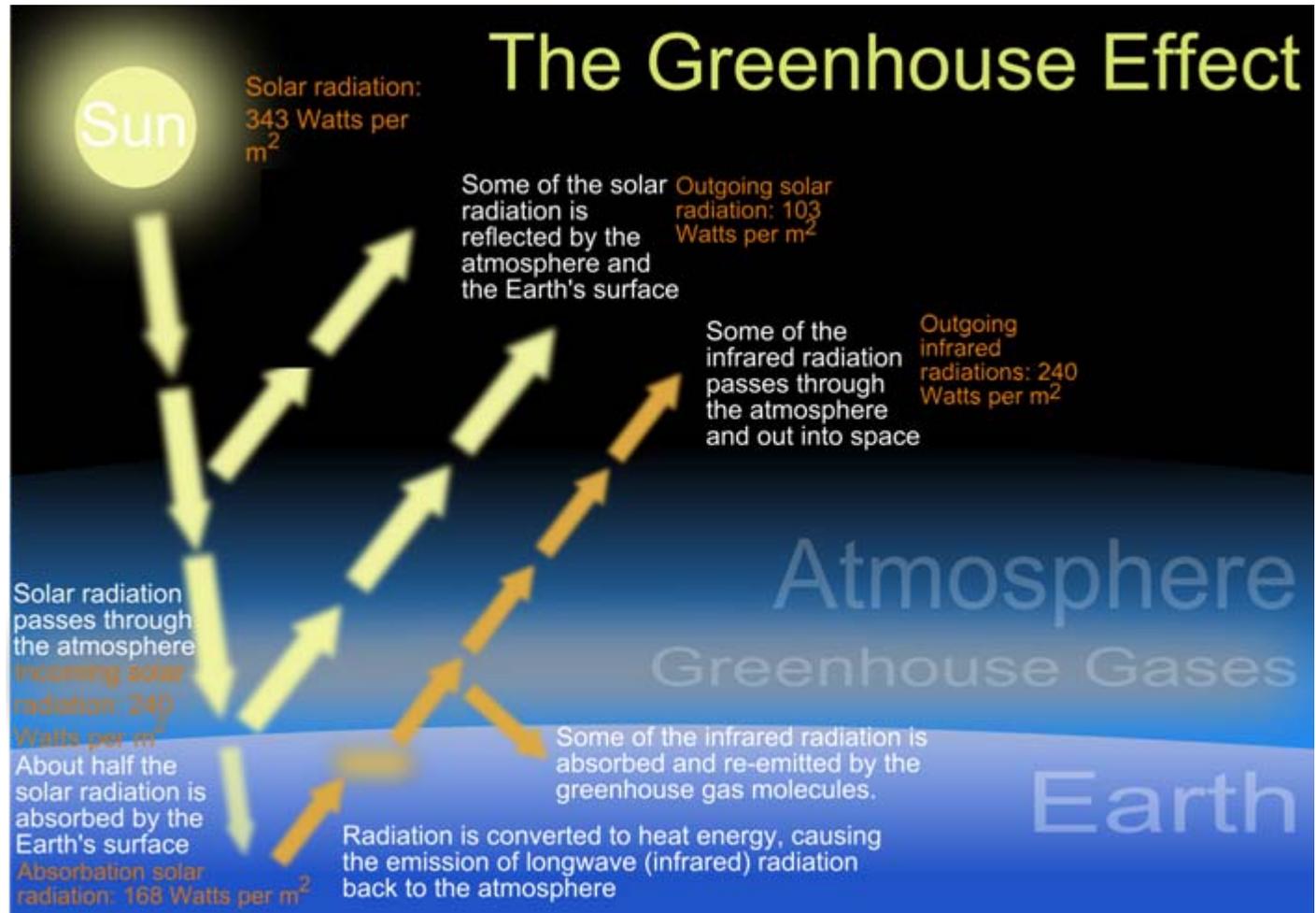


Изотопные кривые углерода-13 (черная; подъемы, возможно, соответствуют периодам бурного роста продуктивности и биомассы автотрофов) и серы-33 (розовые и серые точки; подъемы свидетельствуют о бескислородной атмосфере)



Современные представления об истории кислорода на Земле.

Климат

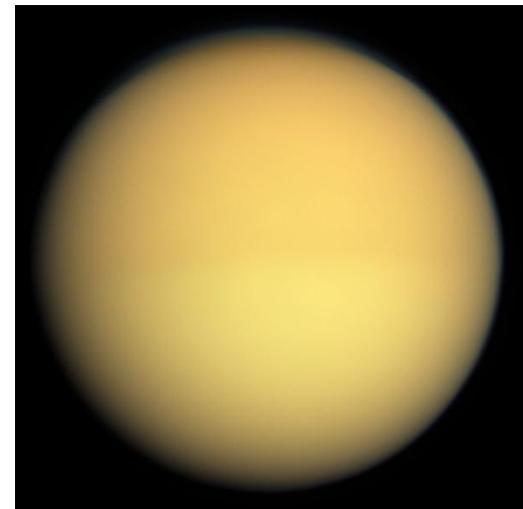


парниковый эффект:

- Главный источник тепла в атмосфере и гидросфере – солнечное излучение.
- Приходит в основном в видимом диапазоне, отражается и уходит – в инфракрасном.
- Газы, пропускающие видимый свет, но задерживающий инфракрасный – парниковые (греют).

Важнейшие парниковые газы

- Водяной пар (но тучи – охлаждаются, т.к. не пропускают свет)
- Метан (если его мало; если много – под действием УФ образуются непрозрачные для света углеводороды, как на Титане)
- CO₂



Цикл углерода

Процессы, в результате которых CO_2 поступает в атмосферу:

- 1) Вулканизм. При дегазации магмы выделяется много CO_2 . Запасы углерода в мантии пополняются за счет субдукции.
- 2) Окисление органики гетеротрофами (дыхание: $\text{C}_{\text{орг}} + \text{O}_2 = \text{CO}_2$).
- 3) Дополнительный фактор парникового эффекта: метаногенез, в том числе в кишечнике травоядных.



Цикл углерода

Процессы, в результате которых CO_2 изымается из атмосферы:

- 1) **Выветривание**. В континентальной коре много силиката кальция. Силикат кальция реагирует с CO_2 с образованием CaCO_3 , значительная часть которого затем смывается в океаны.



- Выветривание усиливается при горообразовании (подъем Гималаев, начавшийся в эоцене ок. 50 млн лет назад в результате движения австралийско-индийской плиты на север, считается одной из причин нынешнего ледникового периода).



Цикл углерода

- Выветривание усиливается при потеплении и повышенной влажности; CO_2 изымается из атмосферы, парниковый эффект слабеет, температура снижается.
- Оледенение блокирует доступ CO_2 к горным породам, выветривание слабеет, CO_2 накапливается в атмосфере, усиливается парниковый эффект, льды тают.



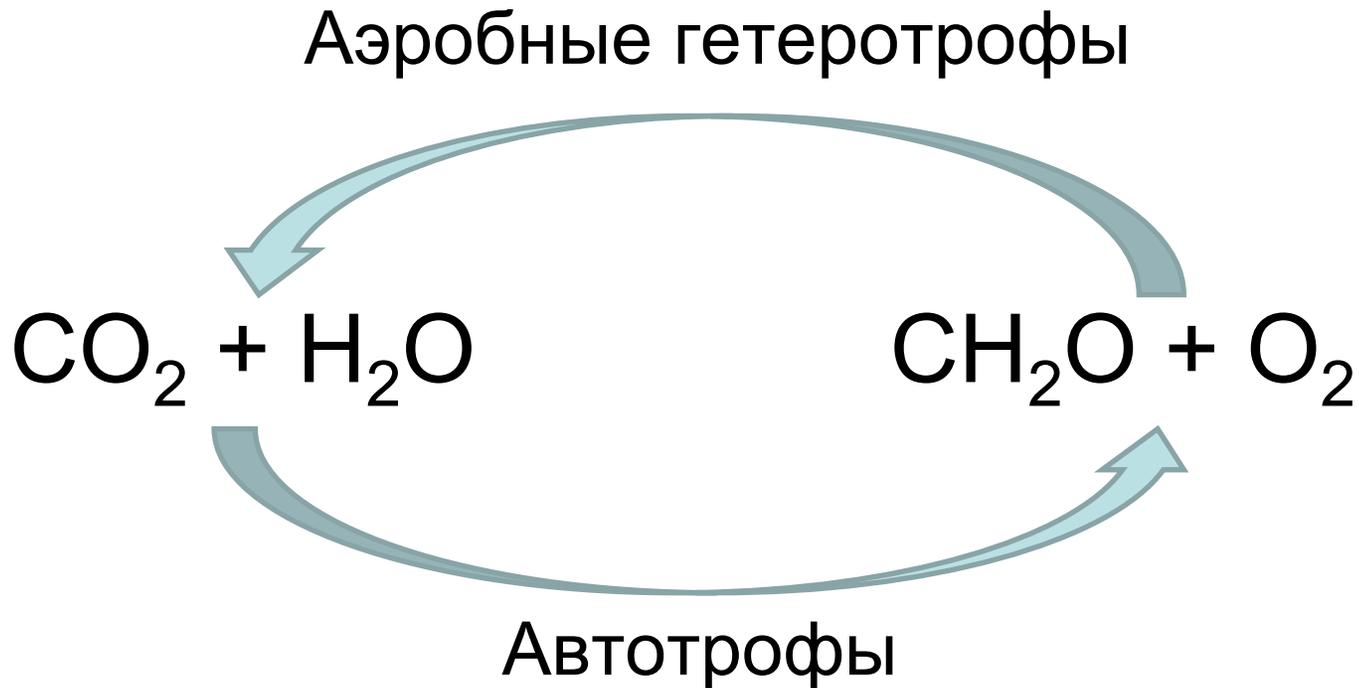
Цикл углерода

Процессы, в результате которых CO_2 изымается из атмосферы:

- 2) Фиксация CO_2 автотрофами** (кислородный фотосинтез: $\text{CO}_2 = \text{C}_{\text{орг}} + \text{O}_2$). Биологический цикл несовершенен: не вся органика перерабатывается гетеротрофами, часть ее захоранивается в земной коре (уголь, нефть).
- 3) Биогенное осаждение CaCO_3** : от строматолитов до животных с карбонатными скелетами (моллюски, фораминиферы, кораллы и мн. др.). Океанические карбонатные осадки затем отправляются на «переплавку» в астеносфере (в зонах субдукции).

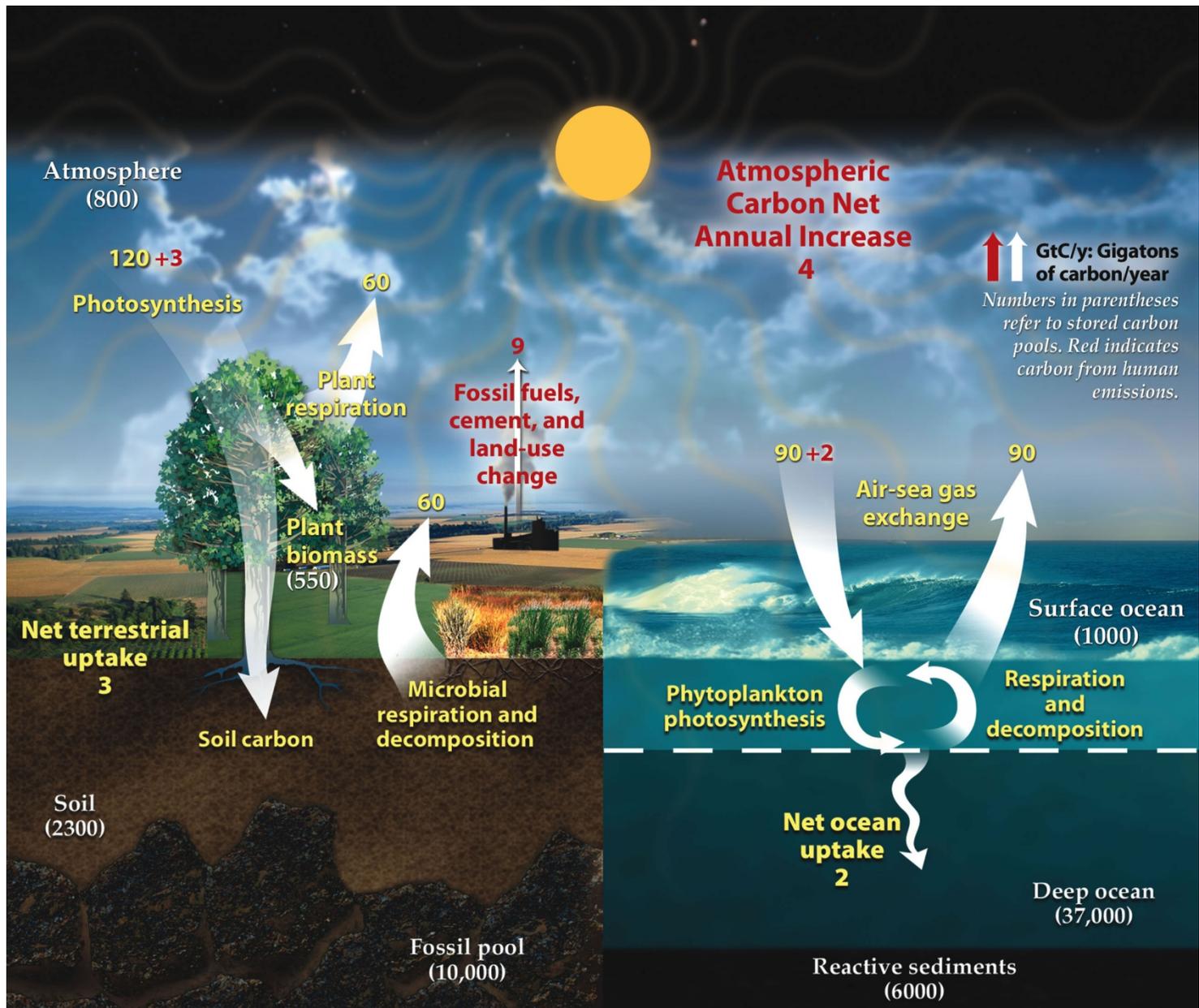


Биогенный цикл углерода



Если эти два процесса не полностью уравновешены, то происходит одно из двух:

- 1) Углерод захоранивается, кислорода в атмосфере становится больше, углекислого газа меньше, парниковый эффект слабеет.
- 2) Углерод возвращается в круговорот, кислорода становится меньше, углекислого газа больше, парниковый эффект усиливается



This diagram of the **fast** carbon cycle shows the movement of carbon between land, atmosphere, and oceans in *billions of tons of carbon* per year. Yellow numbers are natural fluxes, red are human contributions in billions of tons of carbon per year. White numbers indicate stored carbon.

События, влияющие на парниковый эффект:

- Усиленный вулканизм (напр., при расколе материков или при формировании «мантийных плюмов»).
- Эволюционные «успехи» гетеротрофов (что ведет к более безотходному биогенному циклу углерода: меньше органики захоранивается). Пример: появление в карбоне грибов, способных переваривать лигнин, положило конец массовому захоронению органики -> кончился ледниковый период.

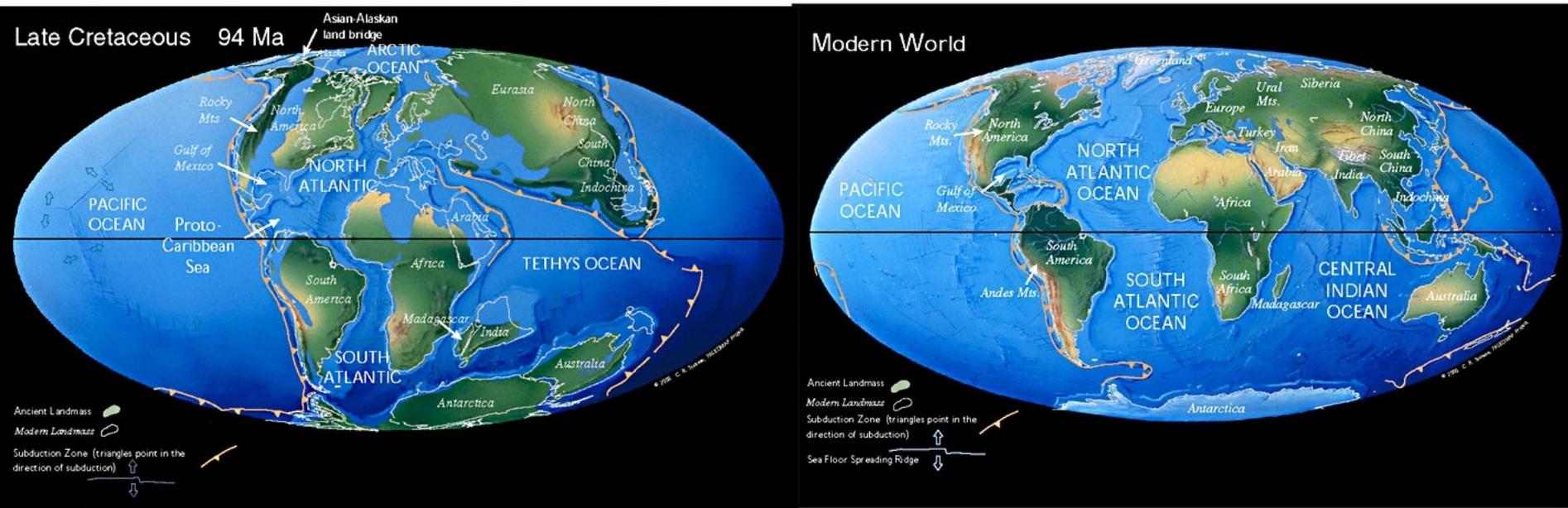


События, влияющие на парниковый эффект:

- Горообразование, усиление выветривания.
- Эволюционные «успехи» автотрофов. Древнейшее (Гуронское) оледенение в начале протерозоя (ок. 2,4 – 2,1 млрд лет назад) предположительно было вызвано «кислородной катастрофой». Рост содержания кислорода обязательно сопровождается захоронением органики! (если вся органика успешно окисляется гетеротрофами и не захоранивается, то весь кислород уходит на дыхание, и концентрация кислорода в атмосфере не растет).
- Эволюционные «успехи» организмов с карбонатными скелетами (например, планктонных фораминифер и кокколитофорид в мезозое)

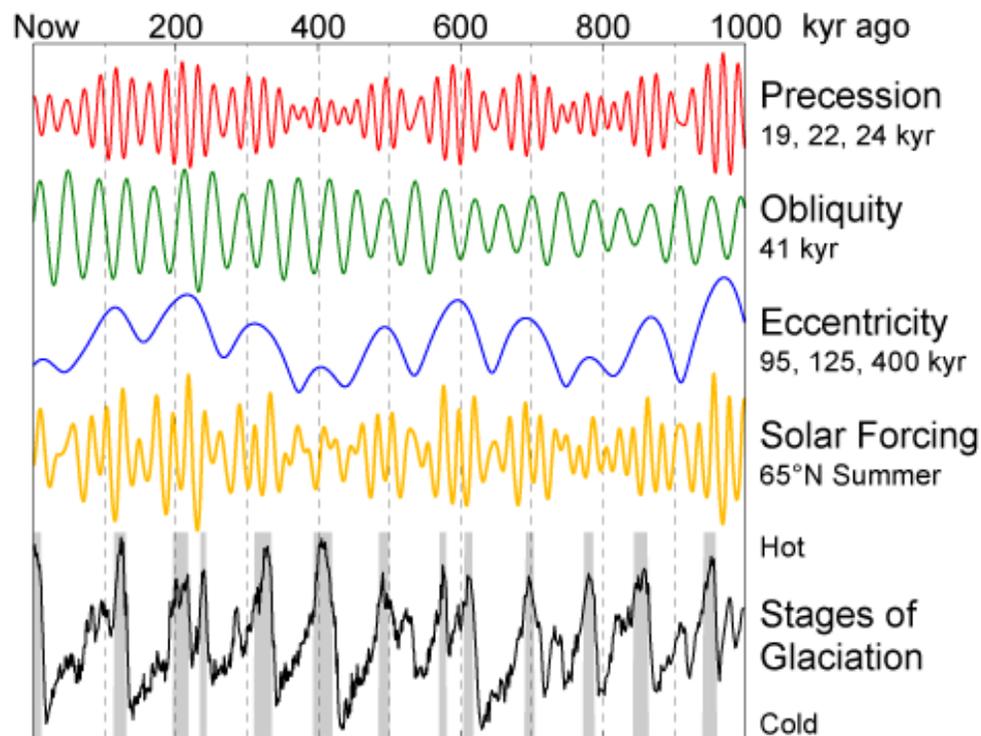
Кроме парниковых газов, на климат влияют:

- Система океанских течений, определяемая конфигурацией материков. Потеплению способствует свободная циркуляция (небольшие разобщенные материки), похолоданию – затрудненная циркуляция в низких широтах и «застой» холодных вод в высоких широтах (например, циркумантарктическое течение и полузамкнутый северный океан).



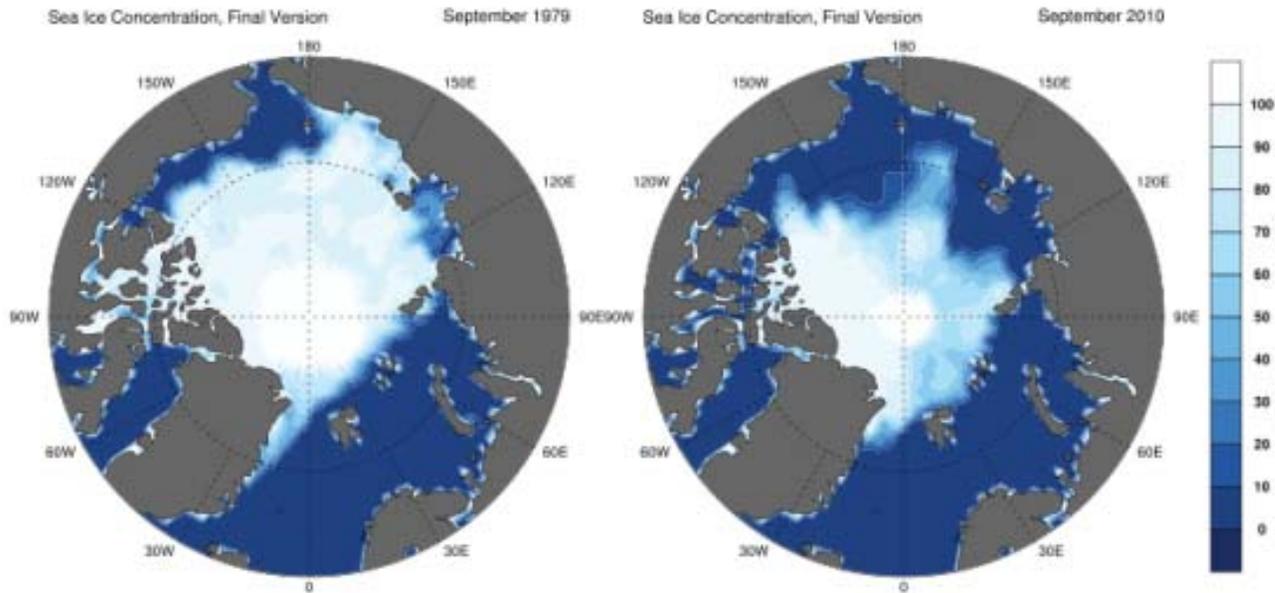
Кроме парниковых газов, на климат влияют:

- **Колебания параметров земной орбиты («циклы Миланковича»):** объясняют цикличность оледенений и межледниковий *внутри* ледникового периода, но не наступление самого л.п.)



Кроме парниковых газов, на климат влияют:

- **Альбедо:** белый снег и лед способствуют дальнейшему похолоданию. Это дает положительную обратную связь при наступлении ледников.



Кроме парниковых газов, на климат влияют:

- **Количество осадков.** Когда океан покрывается льдом, испарение уменьшается, и рост ледников замедляется. Это дает отрицательную обратную связь.



- Важнейшая ООС: когда значительная часть планеты покрывается льдом, уменьшается площадь, пригодная для фотосинтезирующих организмов. Уменьшается фотосинтез – снижается биогенный отток углерода из атмосферы – углекислый газ начинает накапливаться (из-за вулканов) – усиливается парниковый эффект.
- Еще одна ООС: оледенение уменьшает выветривание, блокируя доступ атмосферного воздуха к горным породам. Это тоже снижает отток углерода из атмосферы.

Ледниковые отложения - тиллиты

- **Тиллиты** – грубообломочные осадочные образования. Свидетельства ледникового происхождения тиллитов: разнообразная форма, состав и размеры обломков, слабая сортировка компонентов, разнообразная степень окатанности и округлённости, присутствие валунов в форме утюга, штрихованные грани обломков, отполированные поверхности со штрихами и бороздами.



Тиллиты, образовавшиеся во время древнейшего (Гуронского) оледенения в палеопротерозое (ок. 2,4 – 2,1 млрд лет назад, во время «великой оксигенизации»). Восточная Канада.