



Володимир Широбоков

доктор мед. наук,
академік НАН України,
член-кореспондент АМН України,
завідувач кафедри мікробіології,
імунології та вірусології
Національного медичного
університету ім. О.О. Богомольця,
м. Київ



Дмитро Янковський

доктор біол. наук,
Генеральний директор
НПК "О.Д. Пролісок",
м. Київ



Галина Димент

канд. техн. наук,
директор наукового центру
НПК "О.Д. Пролісок",
м. Київ



Мікробний літопис біосфери Землі

Частина I

Земля є живою планетою, на якій розвивається грандіозне у своїй різноманітності життя, сконцентроване в особливій оболонці земної кулі, що отримала назву біосфери. Живі організми (мікроорганізми, рослини, тварини) існують на поверхні Землі, в її атмосфері, гідросфері та верхній частині літосфери, формуючи специфічну плівку життя на нашій планеті. Різні за своєю організацією, розмірами, екологічними і біологічними властивостями та іншими параметрами організми утворюють цілісний живий організм біосфери, так зване єдине "тіло біосу". Однак, згідно з науковими даними, історія планети Земля включає і період абіогенезу, коли життя на ній було відсутнє (рис. 1).

Питання виникнення життя на Землі, очевидно, існує з часів появи на ній людини розумної (*Homo sapiens*). Про це свідчать успішні численні знахідки археологічних розкопок із зображеннями, що стосуються історії походження життя, яка відповідала переконанням різних стародавніх народів.

До теперішнього часу походження життя на Землі, механізм зародження першої живої клітини та її подальшої еволюції з утворенням наявного сьогодні дивовижного біосферного різноманіття, що включає не менше як 30 000 000 біологічних видів, залишається однією з найбільших загадок, що продовжує хвилювати вчених.

Достеменною датою появи життя на Землі невідома. Згідно з науковими даними, Земля сформувалася 4,5-4,6 млрд. років тому, а в осадових породах віком 3,8 млрд. років уже виявляються сліди життя у вигляді залишків органічних сполук. З цього роблять висновок про те, що, якщо Земля і була неживою, то не більше 700-800 млн. р.

Уявити про процеси зародження й еволюції життя неможливо без хоча б приблизного припущення про екологічні умови, в яких ці процеси відбувалися. Вважають, що спочатку температура поверхні молодшої планети була дуже високою (4000-8000°C). У міру її охолодження утворилася тверда поверхня (літосфера). Атмосфера, що спочатку складалася з легких газів (водень, гелій), не могла ефективно утримуватися недостатньо щільною Землею, і ці гази поступово змінювалися важкими: водяною паром, вуглекислим газом, аміаком і метаном. Коли температура атмосфери Землі опустилася нижче 100°C, водяна пара почала конденсуватися, утворюючи світовий океан, але на перших етапах історії Землі основна маса води перебувала у складі гідратованих порід у зв'язаному стані, і Світовий океан містив менше 10% води, порівняно з тією, що міститься в сучасних водних системах. Припускають, що ще протягом першого півмільярда років існування Землі температура її поверхні наближалася до 100°C, вільна вода на ранній Землі була відсутня і збиралася в міру



Рис. 1. Картина Миколи Ковальова "Доісторичний пейзаж" (фото з сайту <http://macroevolution.narod.ru/paleobas.htm>)

її охолодження. Формування Світового океану, так само як і атмосфери Землі, відбувалося в тісному зв'язку з утворенням земної кори і процесами, які в ній відбувалися. Відсутність кисню в атмосфері первісної Землі мала принципове значення щодо специфіки синтезу і складу органічних сполук. Джерелом енергії на стародавній Землі було ультрафіолетове випромінювання, розряди блискавок, радіоактивність і висока температура (рис. 2).

Той факт, що *першими клітинними формами життя на Землі були без'ядерні мікроорганізми — прокаріоти*, сумнівів не викликає. Ці організми до теперішнього часу переважають в біосфері.

В останні роки сформувався й отримав інтенсивний розвиток новий напрямок палеонтології, що одержав назву *бактеріальна палеонтологія*. Це молода наука, створена на стику мікробіології, палеонтології та геології, що вивчає стародавні копальні мікроорганізми. У теоретичному плані дані бактеріальної палеонтології тісно пов'язані зі з'ясуванням величезного значення прокаріотів біосфери минулого і механізмів її трансформації в сучасну різноманітну прокаріотично-еукаріотичну біосферу.

Незважаючи на те, що визначити організми розміром близько одного або кількох мікрометрів надзвичайно складно, дослідники знаходять реліктові мікроорганізми в найрізноманітніших породах первісного походження.

Практично в усіх осадових утвореннях докембрію виявлені фосфілізовані (скам'янілі) бактерії. Багато мікроорганізмів, що виявлено в льодах і різних гірських породах віком кілька і навіть сотні мільйонів років, вдається "реанімувати" і досліджувати в лабораторіях. Такі знахідки — це своєрідний "мікробний літопис" біосфери, який дозволяє краще уявити історію заселення Землі живими організмами й еволюцію біосфери.

Однією з причин унікальної життєздатності прокаріотів є дивовижна досконалість організації їхніх клітин. На перший погляд, надзвичайно прос-

компоненти клітин і енергію, що забезпечує збереження їхніх популяцій та оптимізацію умов життя. Такі процеси пов'язані з протіканням величезної кількості реакцій, пов'язаних з перенесенням необхідних поживних сполук у клітину, деградацією макромолекул, трансформацією їх у необхідні для життєдіяльності речовини. Безперервно відбувається внутрішньоклітинний синтез білка, зокрема ферментів, необхідних для реалізації метаболічних реакцій, а також хімічних сполук іншої природи, зокрема вуглеводів, нуклеїнових кислот, вітамінів та ін. При цьому клітина постій-



Рис. 2. Зародження життя на Землі (<http://www.ebio.ru/evo03.html>).

то влаштована клітина прокаріотів (рис. 3), насправді є надзвичайно складною організованою живою системою, яка постійно перебуває в активній взаємодії із зовнішнім середовищем.

При мініатюрних розмірах клітини прокаріотів здійснюють безліч складних біологічних процесів, спрямованих на вилучення з навколишнього середовища поживних сполук і безперервне їх перетворення в структурні

но звільняється від шкідливих і не потрібних їй у цей момент сполук, що утворюються в процесі метаболізму. Дуже швидко реагуючи на зміни, що відбуваються в зовнішньому середовищі, прокаріоти здатні миттєво вносити необхідні корективи в механізм свого метаболізму, з тим, щоб нормалізувати життєдіяльність у нових умовах.

Величезна швидкість метаболічних процесів у прокаріотичній клітині пов'язана з наявністю точного і безпо-

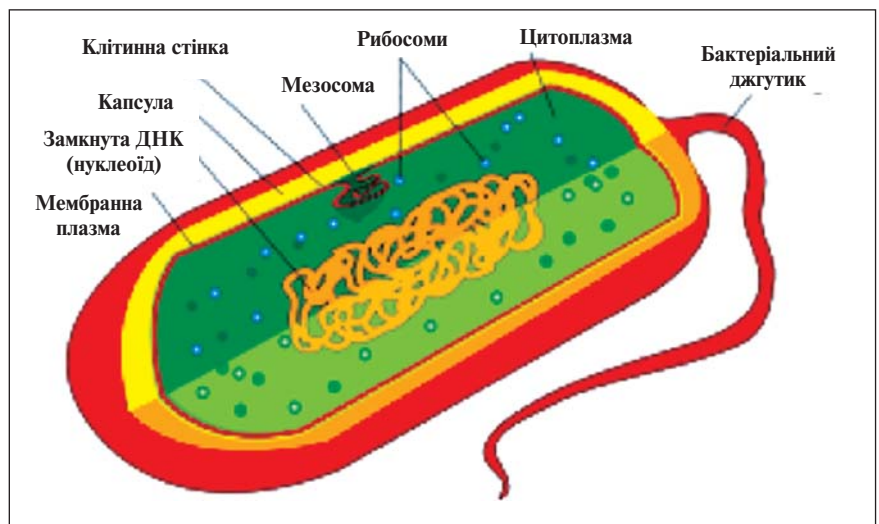
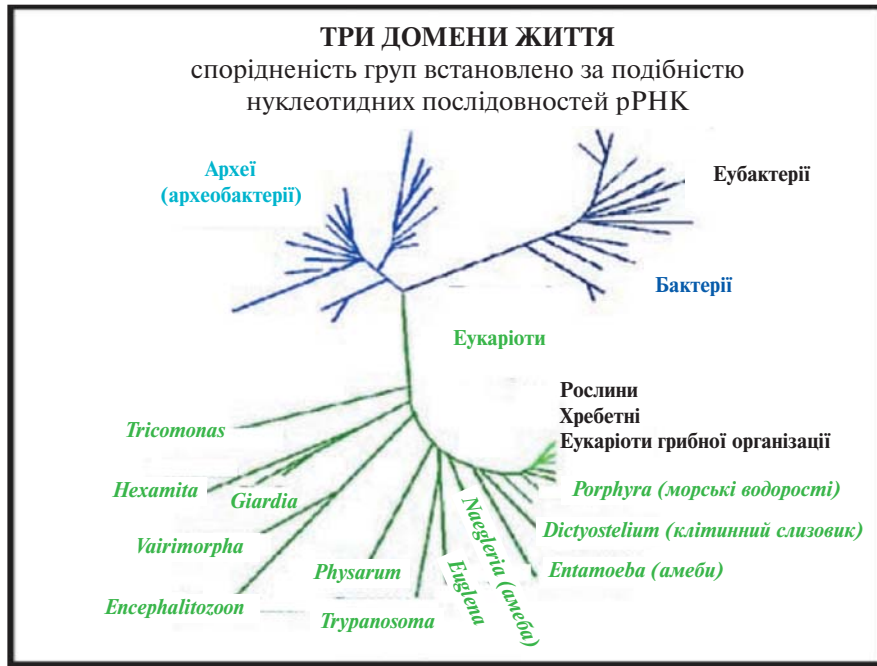


Рис. 3. Прокаріотична клітина в розрізі (www.ssmu.ru)



Мал. 4. Домени життя (малюнок із сайту <http://www.epochtimes.ru>).

милкового регулювання цих процесів. Контроль економічного витрачання поживних речовин і енергії, синтезу необхідних факторів життєдіяльності здійснюється як на метаболічному та ферментативному, так і на генетичному рівні. Безстатевий процес розмноження, на перший погляд, позбавляє прокаріотів можливості удосконалюватися й еволюціонувати. Однак *еволюція передбачила низку факторів, що модифікують спадковий матеріал клітин та сприяють підвищенню їх адаптаційного потенціалу*. Перш за все, це мутації, що передаються у спадок дочірнім клітинам. У результаті мутацій нові покоління клітин можуть втрачати колишні властивості або набувати нових. Мутанти з корисними ознаками, що дозволяють їм пристосовуватися й інтенсивно розмножуватися в змінених умовах середовища проживання, набувають переваги і зберігаються в результаті природного відбору. Незважаючи на те, що в прокаріотичній клітині міститься тільки одна молекула ДНК, генетичні рекомбінації також дуже поширені у світі прокаріотів. До появи генетичних рекомбінантів може призводити трансформація, що полягає в здатності прокаріотів при певному стані клітин, так званий "компетентності", поглинати з зовнішнього середовища чужорідні молекули ДНК. Частина чужорідних генів за допомогою спеціальних механізмів може влаштовуватися в ДНК нового господаря і наділяти клітину новими властивостями. Переносниками молекул ДНК можуть бути також бактеріофаги. Важливе значення мають плазмиди, здатні за допомо-

гою кон'югації переміщатися з однієї клітини в іншу і передавати окремі гени.

Протягом тривалого часу вважали, що терміни "прокаріоти" і "бактерії" є синонімами, і що бактерії є самостійною і єдиною гілкою еволюції живих організмів. Однак поступово накопичувались дані про те, що відмінності між деякими прокаріотами можуть бути дуже істотними і свідчать про відсутність у них близької еволюційної спорідненості. Глибші дослідження показали, що прокаріоти мають бути поділені, принаймні, на дві групи, що мають різне еволюційне походження: бактерії й археї.

Сучасна ієрархічна систематика живих організмів передбачає три самостійні еволюційні гілки, які запропоновано розглядати як домени, що мають ранг, вищий від традиційних "царств". Ці домени — археї, бактерії й еукаріоти (рис. 4).

До недавнього часу археї називали археобактеріями. Вони різноманітні та поділяються на п'ять царств. Вже саме позначення "архей" ("архе" — означає стародавній) свідчить про те, що на стародавній Землі в початкові періоди еволюції життя археї, мабуть, домінували в біосфері, і відігравали провідну роль у біологічних процесах трансформації елементів. У той час особливо значення мали процеси отримання енергії прокаріотами за рахунок окислення молекулярного водню і використання в окисно-відновних реакціях сполук сірки. Ці речовини є серед продуктів вулканічної діяльності, а їх використання мікроорганізмами повинне було мати особливе значення в

періоди, коли органічна речовина містилася в біосфері ще в дуже незначній кількості. Тільки археї могли вижити в екстремальних умовах первісної Землі, що характеризувалися високою температурою, кислотною атмосферою, відновлювальним середовищем. Бактерії, очевидно, з'явилися вже на наступному етапі еволюції.

Археї мають ряд генетичних і біохімічних ознак, які об'єднують їх як з бактеріями, так і з еукаріотами, що зміцнює припущення про первинність архей в процесі зародження життя на Землі. Інтерес викликає та обставина, що деякі види архей можуть транспортувати в клітини "праві" амінокислоти і вже там їх перетворювати на "ліві" ізомери, придатні для побудови білків. Оскільки теорія абіогенного походження життя на Землі передбачає, що перші амінокислоти утворювались у ще неживій Природі шляхом хімічного синтезу, то в "первинному бульйоні" вони були присутні у вигляді суміші "правих" і "лівих" ізомерів. Разом з тим, добре відомо, що одна з відмінностей живої природи від абіогенної матерії полягає в тому, що живі організми містять тільки "ліві" ізомери амінокислот і тільки "праві" ізомери цукрів.

Археї схожі з бактеріями за розмірами клітин і відсутністю ядра, однак склад і будова клітинних стінок, структура генетичного апарату зближують їх з еукаріотами. Хоча клітини архей структурно відносяться до прокаріотичного типу, багато макромолекул, що входять до їхнього складу (ліпіди, полісахариди, білки), є унікальними і не знайдені у бактерій та в еукаріотів. На відміну від більшості бактерій, переважна частина архей не володіє ригідною клітинною стінкою і не містить в ній мурамову кислоту, специфічну для бактерій. Замість характерного для клітинних стінок бактерій муреїна у низці архей знайдено інший пептидоглікан, що отримав назву псевдомуреїна.

До складу псевдомуреїна крім N-ацетилглюкозаміна, входить раніше невідома N-ацетилталозамінуринова кислота. Покриви клітин у архей можуть мати різну будову і хімічний склад, але для них часто характерна наявність поверхневих шарів, що складаються з певним чином структурованих і укладених молекул білка або глікопротеїдів. Ці морфологічні особливості клітин архей є одним із пояснень їхньої екстремофільності, зокрема здатності розвиватися при високій температурі, кислотності або лужності, в насичених сольових розчинах.

Морфологія клітин архей також у багатьох випадках незвичайна. Серед цих мікроорганізмів трапляються як дуже дрібні клітини, так і довгі паличкоподібні форми, іноді розгалужені, довжиною від 1 до 100 мкм. Діаметр клітин зазвичай становить від 0,4 до 1 мкм, хоча трапляються археї (*Thermophilum*), діаметр клітин яких має 0,17 мкм. Тільки серед архей виявлені організми кубічної форми, а також клітини у вигляді поштових марок, трикутників, квадратів, уламків скла або сітки, з "застряглими" у її отворах клітинами (рис. 5.).

Багато архей є рухливими і мають джгутики, схожі на бактеріальні, але які відрізняються деталями організації. Джгутики архей можуть розташовуватися на 1-2 полюсах клітини або по всій її поверхні. Оскільки білок флагелін, що становить основу джгутиків бактерій, нестійкий у кислому середовищі, то у архей він заміщується глікопротеїнами.

На відміну від еукаріотів і бактерій, клітинні мембрани яких містять ліпіди на основі спиртів та жирних кислот, ліпіди архей в основному представлені ізопраніловими ефірами гліцерину і синтезуються шляхом конденсації гліцерину з ізопреноїдними спиртами. У ряді випадків ліпідна пластина мембрани архей утворена мономолекулярним шаром, що надає їй особливу міцність порівняно з бішаровими мембранами бактерій (рис. 6.).

Саме в домені архей виявлено найменший геном серед вільноживучих форм прокариотів: у *Thermoplasma acidophilum* — $0,8 \times 10^9$ Да (для порівняння: молекулярна маса геному *Escherichia coli* — $2,5 \times 10^9$ Да). Особливість геному архей — наявність багаторазово повторюваних нуклеотидних послідовностей, а в генах, що кодують біл-

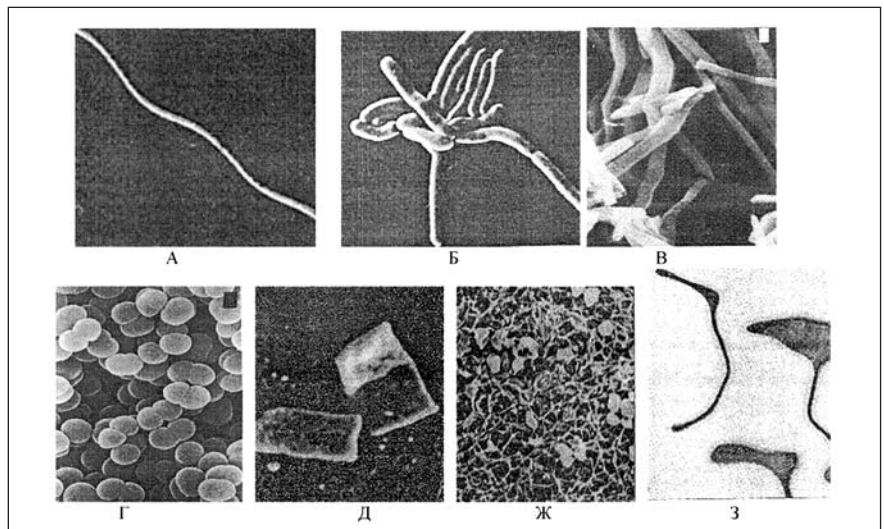


Рис. 5. Мікрофотографії архей: А — *Methanospirillum hungatei* (Madigan et al., 2000); Б — *Methanobrevibacter ruminantium* (Madigan et al., 2000); В — *Halobacterium salinarium* (Prescott et al., 1996); Г — *Halococcus morrhuae* (Prescott et al., 1996); Д — *Haloarcula* (Forterre et al., 2002); Ж — *Pyrodicticum abyssii* (Forterre et al., 2002); З — *Pyrodicticum abyssii* (Forterre et al., 2002)

ки, тРНК і рРНК, — інтронів, що характерно для організації генетичного матеріалу еукаріотів. У деяких архей виявлені основні гістоноподібні білки, пов'язані з ДНК. Функція їх імовірно полягає в забезпеченні певної упаковки ДНК в нуклеоїди. Крім хромосомної ДНК, у клітинах архей виявлені типові для бактерій фаги, плазмиди, елементи, які мігрують.

У домені архей відомі організми з хемоорганогетеротрофним, хемолітоавтотрофним, хемолітогетеротрофним і фотогетеротрофним типом живлення. Способи отримання археями енергії включає бесхлорофільний фотосинтез, бродіння, аеробне та анаеробне дихання, при якому кінцевими акцепторами електронів можуть бути CO_2 та інші C1-з'єднання, молекулярна сірка, NO_3^- , Fe^{3+} і Mo^{6+} . В організ-

мів, які отримують енергію з використанням електронного транспорту, як електронтранспортні компоненти виявлені фередоксини, хінони, цитохроми. Електронний транспорт пов'язаний з трансмембранним переносом протонів. Слід підкреслити, що археям властиві типи енергетичного метаболізму, що не трапляються у бактерій і еукаріотів. Це безхлорофільний фотосинтез і особливий тип анаеробного дихання, в процесі якого відбувається утворення метану.

Для архей, як домену в цілому, характерна здатність існувати в широкому діапазоні умов зовнішнього середовища. Серед них є суворі і факультативні анаероби і облігатні аероби, нейтрофіли і облігатні ацидофіли, екстремальні галофіли. У домені архей поряд з мезофілами, описані екстремальні термофіли, що мають оптимальну температуру росту понад 100°C . Виявлені життєдіяльні археї в джерелах з киплячою водою, солоних озерах, кислих вугільних відвалах і в інших екстремальних системах. Ряд архей здатний розмножуватися при температурі 0°C , якщо водний розчин не замерзає, наприклад, у розчині солей. Деякі глибоководні археї витримують тиск до 1400 атм.

Винятковість архей відносно стійкості до екстремальних факторів середовища можна показати на прикладі відношення різних організмів до високої температури середовища проживання. Скажімо, для тварин, включаючи найпростіших, небезпечною температурною межею є 50°C , для грибів — $56-60^\circ\text{C}$. Ціанобактерії активні в гарячих джерелах при $73-75^\circ\text{C}$,

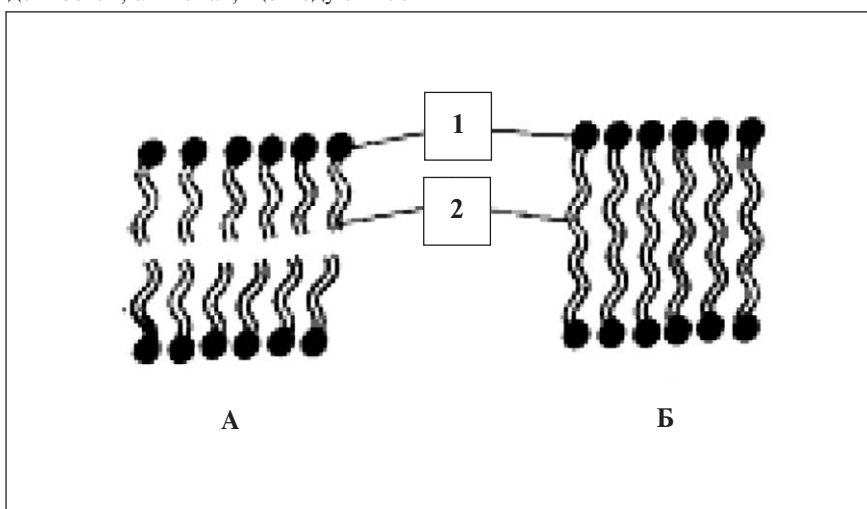


Рис. 6. Схема бішарової мембрани бактерій (А) та моносарової мембрани архей (Б): 1 — молекула гліцерину; 2 — вуглеводневі ланцюги різної довжини (Воробйова, 1987)

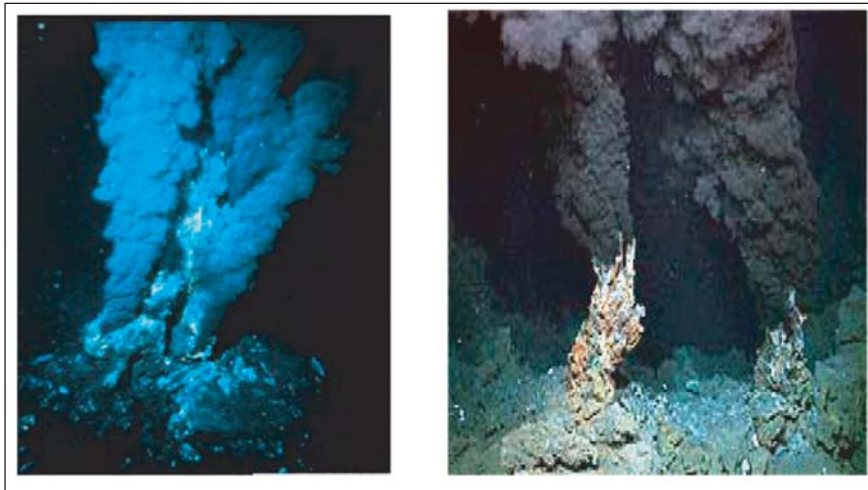


Рис. 7. "Чорні курці" в східній частині Тихого океану на глибині 2460 м (фото з сайтів www.vokrugsveta.ru і www.svobodanews.ru/content/article)

деякі археї активно розмножуються у гарячих гейзерах при температурі вище 100°C.

Археї, які безсумнівно, зіграли значну роль в еволюції біосфери, й у наш час посідають у ній своєрідне місце, забезпечуючи проходження певних процесів кругообігу речовин, що є необхідною умовою її існування. Приблизними сучасними аналогами первісних екстремальних екосистем вважаються спільноти метанотрофних прокариотів сучасних боліт чи екосистеми підводних вулканів під назвою "чорні курці" (рис. 7.).

"Чорні курці" утворюються в районах рифтових зон Тихого океану, де з тріщин крізь товщу океанічної кори просочуються гарячі гази, що мають температуру 400°C і нагрівають воду. У стародавні часи на океанічних глибинах поблизу вулканічних джерел такого типу могло розвиватися життя, незалежне від енергії Сонця, можливість існування якого ще недавно важко було собі уявити. У вулканічній воді розчинено багато сірководню, метану і сульфідів металів. Незважаючи на надзвичайно екстремальні умови, навколо "чорних курців" і донині виникає і бурхливо розвивається життя, в основі якого лежить мікробний хемосинтез. На одиницю площі біомаса таких екстремальних екосистем на 1-2 порядки величин більша за біомасу екосистем поверхні. Тобто хемосинтез на два порядки величин ефективніший, ніж фотосинтез.

В екосистемах зони "чорних курців" переважають археї, які використовують для життя енергію окислення елементарною сіркою молекулярного водню, що міститься у вулканічному газі, в результаті чого утворюється сірчана кислота. При цьому відбувається сильне підкислення середовища, що тільки активізує розвиток ор-

ганізму, здатного розвиватися в межах рН 1-6. Організм не має чітко визначеної форми і легко її змінює, тому що оточений тільки структурованим шаром глікопротеїнових субодиноць і не має ригідної клітинної стінки. На поверхні клітин присутні пилі, за допомогою яких вони можуть прикріплюватися до частинок сірки, які використовуються організмом як субстрат для дихання (мал. 8.). Припускають, що один із секретів унікальної живучості цієї групи архей полягає в наявності потужної антиоксидантної системи, що очищає клітини від вільних радикалів.

Деякі археї виявлені в шарі океанічної породи на глибині 1626 метрів. Такі мікроорганізми там живуть під високим тиском і при температурі, що перевищує 100°C. Вважають, що вік

досліджуваної породи становить 111 млн. років.

На рисунку 9 представлено фото одного з гарячих джерел, вивчення мікробної екології якого показало активне життя дивовижних мікробних спільнот ціанобактерій, пурпурових, сірчаних та інших бактерій. Припускають, що подібні спільноти заселяли первісну Землю з її екстремальною екологією.

Друга група архей-екстремалів пристосована до життя в умовах холоду. При холододовому стресі відбувається стабілізація вторинної структури нуклеїнових кислот і як наслідок — інгібування ДНК-реплікації, генної транскрипції і трансляції. Знижується активність багатьох ферментів і загального метаболізму, а також плинність мембран, що ускладнює транспорт речовин у клітину. Крім цього, в клітині утворюються кристали льоду, які пошкоджують важливі клітинні структури і викликають загибель організму. Психрофільні археї адаптовані до низької температури завдяки високому вмісту в ліпідах мембран поліненасичених жирних кислот, що забезпечують достатню плинність і транспортну активність мембран при низькій температурі. Крім того, у відповідь на низькі температури мікроорганізми синтезують білки холододового шоку, які залучаються до синтезу білків і укладання мРНК.

Ацидофільні археї в процесі еволюційної адаптації до умов життя в екстремально кислих середовищах (рН 0,8-2,0) придбали механізми, що сприяють підтриманню рН цитоплаз-



Рис. 8. Археї виду *Pyrococcus furiosus* — представники екосистем "чорних курців" (фото з сайту www.dbu.de)



Рис. 9. Одне з гарячих джерел Йеллоустонського національного парку (фото з сайту www.mrfs.net)

ми клітини на рівні, близькому до нейтрального, а також забезпеченню активності поверхневих і екзогенних білків. При попаданні в такі середовища неспеціалізованих бактерій можна спостерігати їхню швидку загибель через незворотне руйнування поверхневих білків, що беруть участь у синтезі клітинної стінки і поглинанні з середовища поживних речовин.

Для певної групи прокаріотів (алкаліфілів) селективними є лужні умови. Природними місцями проживання алкаліфілів є лужні термальні джерела та озера, багаті карбонатами.

Галофілні археї, що живуть у морях і солоних озерах, потребують підвищеної концентрації хлориду натрію. Вони становлять групу дуже своєрідних організмів, які здатні розвиватися при концентрації солі 250-300 г/л і вище. Інгібуючий ефект високої кон-

центрації солі зумовлений зневоднюванням клітин за рахунок виходу з них води за осмотичним градієнтом. У галофілних мікроорганізмів цьому фізико-хімічному процесу перешкоджає накопичення в клітинах специфічних осморегуляторних речовин, що забезпечують підтримку необхідного для життя мінімального вмісту води в цитоплазмі. Загальний механізм, спрямований на протистояння мікроорганізмів екстремальній солоності, пов'язаний з викидом клітиною стресового сольового агента та акумуляцією сполук-осмолітів, які є маленькими органічними молекулами, розчинними при високій концентрації. Осмоліти накопичуються у великій кількості в цитоплазмі клітин, що піддаються осмотичному стресу.

Більшість дослідників переконані, що археї і бактерії в поєднанні з геоло-

гічними та атмосферними явищами брали активну участь у конструюванні первісної біологічної оболонки планети. З цього погляду, прокаріотичні мікроорганізми розглядають як першопоселенців Землі, двигуни прогресивної еволюції біосфери, творців і збирачів первинних генів, які надалі відбиралися і вдосконалювалися іншими еволюційними формами життя.

Вважають, що первісні мікроорганізми з'явилися на Землі 3,5 млрд. років тому. Але це тільки припущення, оскільки достатньо точно назвати інтервал часу, коли живих організмів на Землі не було, вчені поки не можуть, тому що перші геологічні породи докембрію, доступні для вивчення, мають вік близько 3,5 млрд. років. Через відсутність геологічних свідчень простежити більш ранні етапи еволюції життя неможливо.

Перші мікроорганізми, на думку багатьох дослідників, існували у формі гетеротрофних прокаріотів, які отримували поживні субстрати та енергію з органічного матеріалу абіогенного походження. Спочатку живленням для стародавніх мікроорганізмів, очевидно, були тільки органічні сполуки, що виникли з первинних вуглеводнів. Але з плином часу кількість таких речовин зменшувалася. Однак утворювалося все більше двоокису вуглецю. У цих умовах первинні живі організми "навчилися" конструювати органічні сполуки з елементів неорганічної природи — вуглекислоти і води. У процесі послідовного розвитку у них з'явилася здібність поглинати енергію сонячного випромінювання, розкласти за рахунок цієї енергії вуглекислоту і будувати з її вуглецю і води органічні речовини.

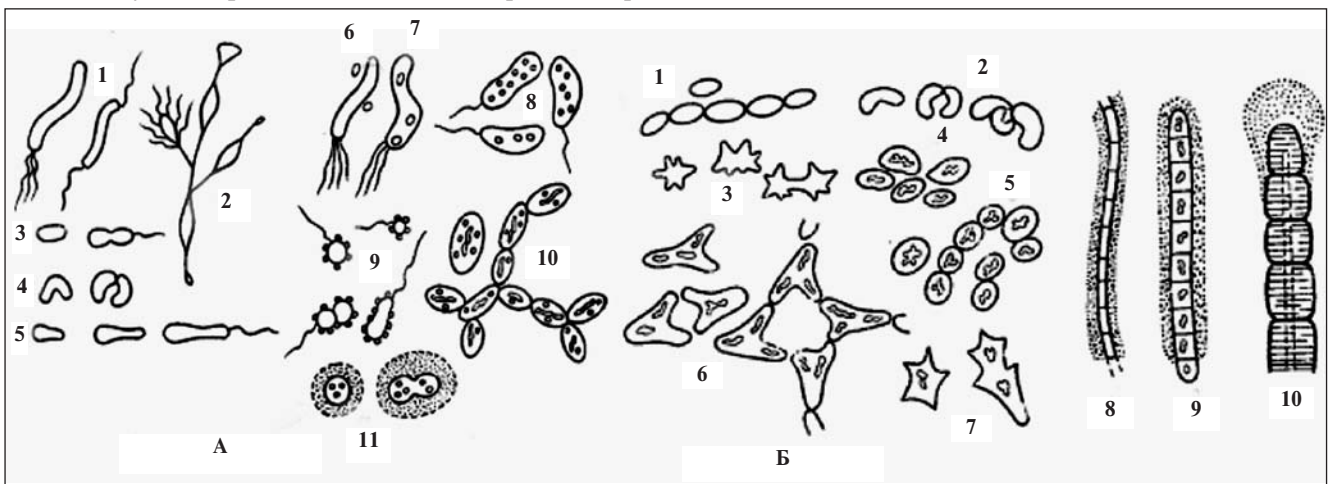


Рис. 10. А — основні морфологічні форми пурпурових бактерій: 1 — *Rhodospirillum*; 2 — *Rhodomicrobium*; 3 — *Rhodobacter sphaeroides*; 4 — *Rhodocyclus*; 5 — *Rhodopseudomonas palustris*; 6 — *Ectothiorhodospira*; 7 — *Thiopirillum*; 8 — *Chromatium*; 9 — *Thiocystis*; 10 — *Thiodictyon*; 11 — *Thiocapsa*; Б — основні морфологічні форми зелених бактерій: 1 — *Chlorobium limicola*; 2 — *Chlorobium vibrioforme*; 3 — *Prosfheochloris aestuarii*; 4 — *Pelodictyon lutecium*; 5 — *Pelodictyon clathratiforme*; 6 — *Clathrochloris sulfurica*; 7 — *Ancalochloris perfluvii*; 8 — *Chloroflexus aurantiacus*; 9 — *Chloronema giganteum*; 10 — *Oscillochloris chrysea* (за Горленко, Дубинина, Кузнецов, 1977).

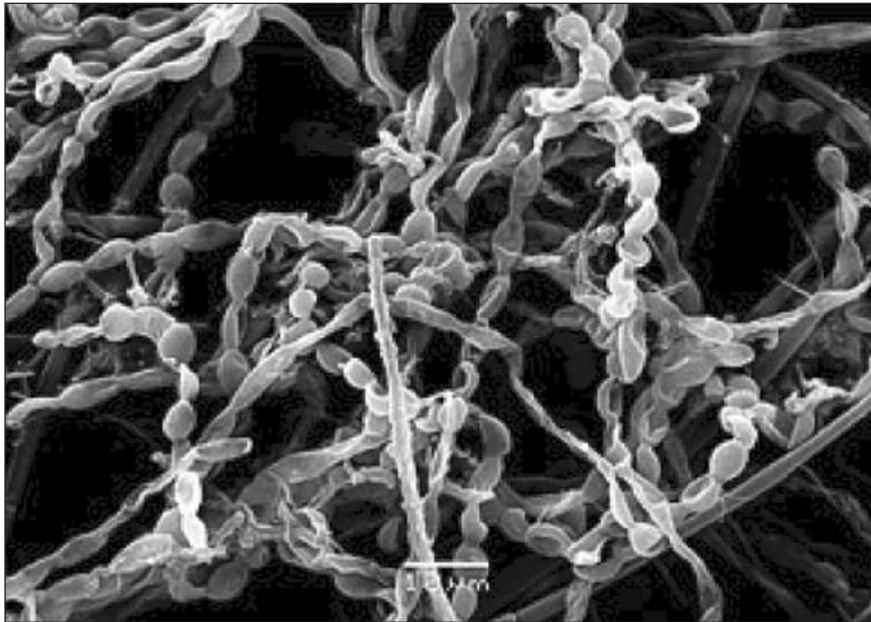


Рис. 11. Планктонні ціанобактерії в електронному мікроскопі
(фото з сайту <http://blacksea.orlyonok.ru>)

В ролі перших автотрофів розглядають анаеробні метанотворювальні археї. Свідчення біологів і геологів про екологічні умови, які, ймовірно, були на первісній планеті, дозволяють стверджувати про панування в її біосфері термофільних прокаріотів. Ці організми перетворювали великі кількості вуглекислого газу в вапняні відкладення. Внаслідок такої активності мікроорганізмів, в атмосфері мав зменшуватися вміст вуглекислого газу, Земля поступово охолоджувалась, що зрештою створило умови для виникнення інших форм життя.

Через відсутність кисню перші прокаріоти використовували як окислювач або джерела енергії мінеральні сполуки. Пошук нових джерел енергії призвів до створення метаболічних систем, що здійснювали використання енергії світла і вуглекислоти. Створення фоторецепторів, формування фотосинтетичного ланцюга перенесення електронів і специфічного механізму фосфорилування, сполученого з транспортом електронів, призвело до появи фотосинтезувальних бактерій, які сприяли появі в атмосфері Землі кисню.

Першими фотосинтезувальними прокаріотами, очевидно, були зелені та пурпурові бактерії, які зберегли анаеробний спосіб життя, але "навчилися" використовувати сонячне світло як зовнішнє джерело енергії (мал. 10). Це допомогло їм придбати незалежність від органічних живильних субстратів. У цьому варіанті фотосинтезу кисень ще не продукувався. В ролі донора водню замість води анаеробні фотосинтезувальні бактерії можуть використовувати сірководень, виділя-

ючи при цьому сірку, а не кисень. Пізніше, коли фотосинтезувальні бактерії "навчилися" використовувати для відновлення вуглекислого газу замість сірководню воду, виділяючи при цьому кисень, почалася ера заселення екосистем Землі ціанобактеріями (синьо-зеленими водоростями), точніше ціанобактеріальними спільнотами, а в атмосфері з'явився кисень, що сприяло появі аеробних організмів (рис. 11).

Поява прокаріотів, здатних до кисневого фотосинтезу, поклала початок кризовим подіям в біосфері. Важливим фактором формування нового способу життя стало набуття ціанобактеріями здатності використовувати в ролі донора електрони води. Це відкрило перед ціанобактеріями величезні можливості, оскільки ресурси води були практично необмеженими. Однак замість сірки і сульфатів при фотосинтезі став виділятися кисень, що був токсичним для стародавніх мешканців біосфери Землі. Очевидно, що першими з цим токсином зіштовхнулись самі ціанобактерії, що призвело до вироблення ними ж перших механізмів антиоксидантного захисту, які, ймовірно, служили тільки для нейтралізації кисню. Пізніше сформувався такий ефективний метаболічний шлях окислення органічних сполук як цикл *Кребса*, з'явилися електронно-транспортні ланцюги, і сформувалося аеробне дихання.

Припускають, що спочатку весь кисень, що виділяли ціанобактерії, поглинався океаном і земною корою, в якій відбувалися інтенсивні процеси окислення. За наявними геологічними даними, вміст кисню в атмосфері досяг 1% від його вмісту в сучасній ат-

мосфері тільки в середньому протерозої, і до цього часу можна віднести виникнення перших аеробних прокаріотів. На користь цього свідчать виявлені у відкладеннях, вік яких близько 2 млрд. років, утворення, властиві облігатно-аеробним мікроорганізмам.

Первісні фотосинтетичні процеси, які відбувалися в минулі геологічні епохи, акумулювали енергію "стародавнього" Сонця у велику кількість корисних копалин, що збереглися до наших днів. Аналіз спеціальних зборів архейських порід дозволив виявити біоморфні утворення, які органічно влітаються у породи, що їх містять і представлені нитчастими, кокоїдними та іншими формами. Виходячи з морфології і розмірів, архейські нитчасті структури більшість дослідників відносять до ціанобактерій.

Оксигенному фотосинтезу, що виник на певному етапі еволюції і пов'язаний з ціанобактеріями, надають великого значення в підготовці біосфери для її подальшого заселення аеробами, зокрема й еукаріотами. Саме ціанобактерії, згідно з багатьма даними, приблизно 1,5 млрд. років тому забезпечили вміст кисню в повітрі до сучасного рівня (20%). У міру насичення первісної біосфери киснем сформувався озоновий екран, що послабив проникнення до поверхні Землі згубного для більшості живих організмів ультрафіолетового опромінення. Це відкрило шлях до еволюції живого органічного світу і створення біосфери в усьому її розмаїтті.

Вважають, що в результаті життєдіяльності ціанобактерій кисень спочатку з'явився в океані, а приблизно через 1 млрд. років після цього він почав накопичуватися в атмосфері. Спочатку утворений кисень взаємодіяв з розчиненим у воді залізом, що призвело до появи оксидів заліза, які поступово осідали на дно. Так протягом мільйонів років за безпосередньої участі мікроорганізмів виникли величезні поклади залізної руди, з якої сьогодні виплавляють сталь. Коли основну кількість заліза в океанах було окислено, кисень у газоподібному стані став надходити в атмосферу, що стимулювало появу аеробних організмів.

Поява кисню в біосфері Землі стала поштовхом для формування способу отримання енергії, заснованого на глибокому окисленні неорганічних і органічних сполук навколишнього середовища. Була створена нова система електронного транспорту — окисного фосфорилування, яка багато в чому схожа з фотосинтетичною системою переносу електронів, але не ідентична їй.

Окисигенізація атмосфери розділила прокаріотів на облигатні аероби, факультативні та облигатні анаероби. Важливо, що облигатно-анаеробні представники стародавньої біосфери не були знищені окисигенізацією атмосфери, а зайняли свої екологічні ніші, причому не тільки в безкисневих екосистемах, але й у складі численних мікробних співтовариств, в яких вони успішно функціонують у симбіозі з облигатними аеробами і факультативними анаеробами. Однією з дивовижних форм таких екосистем є мікробні біоценози, асоційовані з різноманітними еукаріотичними макроорганізмами, зокрема організмом людини, в якому облигатні анаероби займають до 90% всієї мікробіоти.

Виходячи з трофіко-енергетичних механізмів формування мікробних консорціумів, спільноти мікроорганізмів стародавньої окисигенованої біосфери, в спрощеному варіанті, мали складатися з трьох основних компонентів. Першим компонентом були анаеробні фотосинтезувальні мікроорганізми, які використовували енергію сонця і синтезували органічні сполуки з вуглекислого газу. Для реалізації цих процесів анаеробні фотосинтетики використовували сірководень, перетворюючи його в сульфат або сірку. Другим компонентом симбіозу були цукролітичні анаероби, які зброджували органічні сполуки, виділяючи як побічний продукт бродиння водень. Третій компонент симбіозу — сульфатредуцувальні бактерії, які за ра-

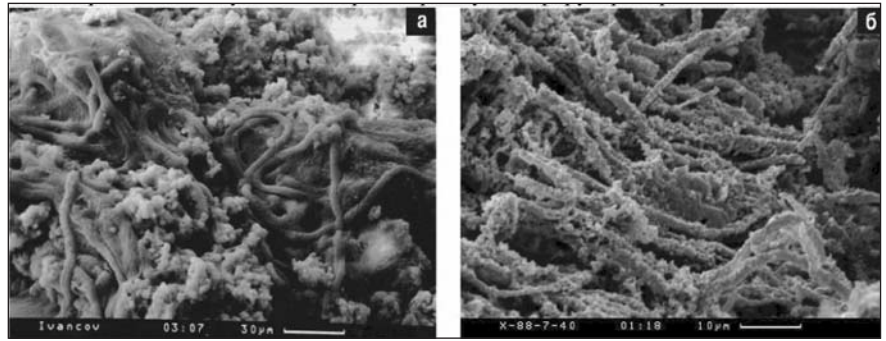


Рис. 12. Сучасні (а) та ранньокембрійські (б) ціанобактерії (фото з сайту <http://www.evolbiol.ru>).

хунок використання сульфатів, які виділяють фотосинтезувальні бактерії, і водню, який виділяють цукролітики, отримували енергію та структурні метаболіти для підтримки своєї життєдіяльності, а в зовнішнє середовище виділяли сірководень, необхідний фотосинтетикам. Такий спрощений приклад кооперування стародавніх мікроорганізмів, що живуть спільно в певних екосистемах, демонструє замкнутий цикл трофічних та енергетичних зв'язків, який забезпечує поживними речовинами і енергією всіх компонентів симбіозу.

Цікаво, що стародавні прокаріоти, які виявляються в різних первісних породах, морфологічно мало відрізняються від сучасних (рис. 12). Наприклад, як стверджують бактеріальні палеонтологи, мікрофосилії ціанобактерій, вік яких перевищує 2 млрд. років, можна класифікувати за сучасними визначниками синьо-зелених водоростей. Отже, вивчаючи сучасні ціано-

бактеріальні спільноти, можна певною мірою скласти уявлення про мікробну біосферу протерозою.

Таким чином, згідно з сучасними даними науки, прокаріоти були єдиними мешканцями нашої планети протягом 2/3 часу еволюції біосфери. Життєдіяльність прокаріотів призвела до накопичення в атмосфері молекулярного кисню і до збагачення літосфери та гідросфери органічною речовиною. Після підготовки прокаріотами умов приблизно 1,5 млрд. років тому на Землі з'явилися перші еукаріоти. Як відомо, всі еукаріотичні організми значною мірою залежать від наявності пов'язаного азоту, в той час як серед ціанобактерій і мікроорганізмів, які їх супроводжують, є багато таких, що фіксують атмосферний азот. Виникнення і розвиток еукаріотів стало можливим на Землі тільки після того, як прокаріоти накопичили достатню кількість зв'язаного азоту. Оскільки еукаріоти з самого початку були аеробами і залежали від кисню, то, очевидно, що повний розвиток прокаріотичної екосистеми — необхідна попередня умова для появи еукаріотів. На малюнку 13 показана гіпотетична схема еволюції біосфери Землі.

Дослідження таких викопних решток, як строматоліти, мікрофосилії та мінералізовані продукти життєдіяльності організмів (хемофосилії), дозволяють скласти уявлення про первісну біосферу. Строматоліти являють собою тонкошарові осадові гірські породи, сформовані внаслідок осадження мінералів на поверхні або всередині мікробного співтовариства (матів). За формою строматоліти нагадують великі валуни і являють цікаве співтовариство мікроорганізмів, яке живе у вапнякових або доломітових породах, що утворилися в результаті їхньої життєдіяльності (рис. 14).

Стародавні строматоліти виявлені бактеріальними палеонтологами в породах віком 3,5 млрд. років. Строматоліти є мінеральними залишками екосистем стародавніх прокаріотів і утворюють величезні товщі гірських

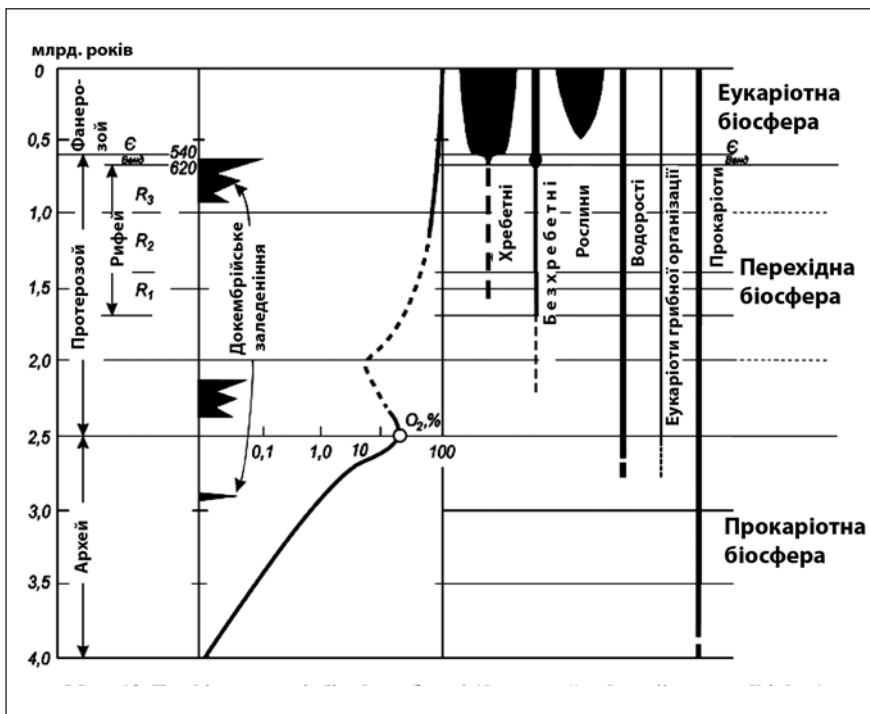


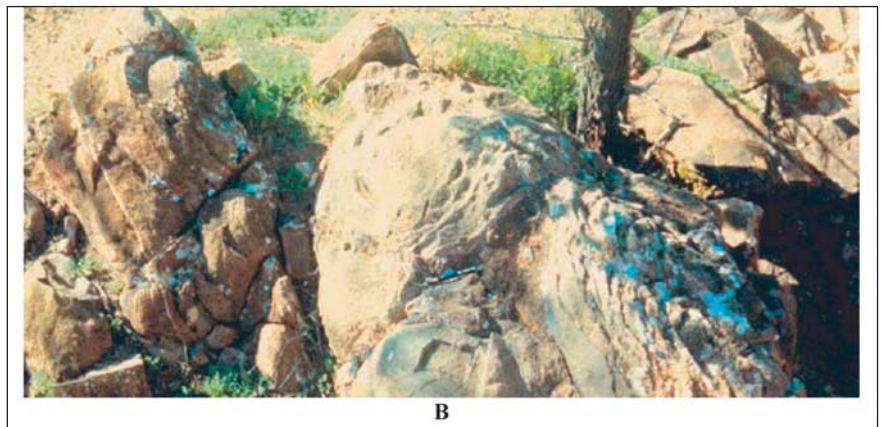
Рис. 13. Графік еволюції біосфери Землі (з сайту <http://www.evolbiol.ru>).



Рис. 14. А — архейські строматоліти; Б і В — сучасні строматоліти (фото з сайту <http://macroevolution/rozanov1999.pdf>)

порід. Вивчення архейських строматолітів дозволяє бактеріальним палеонтологам стверджувати, що найдавнішими першопоселенцями Землі були групи анаеробних прокаріотів і фотосинтезувальних бактерій.

Строматоліти — це класичний приклад сталого симбіозу прокаріотів різних видів. На глибину кількох сантиметрів від поверхні строматоліти насичені мікроорганізмами: у верхньому шарі мешкають фотосинтезувальні ціанобактерії, що виробляють кисень; глибше виявляються бактерії, які до певної міри терпимі до кисню і не мають потреби в сонячному світлі, в нижньому шарі мешкають бактерії, які можуть жити тільки за відсутності кисню (суворі анаероби). Розташовані в різних шарах, ці мікроорганізми становлять єдину екологічну систему, об'єднану складними взаємовідносинами, у тому числі харчовими та енергетичними зв'язками. За мікробною плівкою виявляється порода, що утворюється в результаті взаємодії залишків відмерлих мікроорганізмів з розчиненим у воді карбонатом кальцію. На поверхню строматоліта, що живе на мілководді, постійно випадають частинки осаду, звичайно карбонату кальцію. Накопичуючись, він починає затінювати зону перебування ціанобактерій. Тому вони мігрують вгору,



крізь осад. В результаті формується тонкошарова споруда, що складається з послідовних шарів вапняку і органічної речовини.

Вважають, що в давні часи мілководдя первісної Землі було заповнене строматолітами, і в докембрії міг існувати "ціанобактеріальний мат від моря і до моря", що становив континентальну компоненту первісної біосфери Землі. Підрахунок маси строматолітів привів до висновків про те, що біомаса прокаріотичного співтовариства в стародавні часи була на 1-2 порядки величин більша за прокаріотичну біомасу сучасної біосфери. Зменшення чисельності прокаріотів пояснюють тим, що після появи і початку еволюції еукаріотів, останні потіснили знач-

ною мірою прокаріотичні спільноти, які підготували для них життєві умови. При цьому самі прокаріоти перемістилися зі звичних місць проживання в екологічні ніші з екстремальними умовами, в яких еукаріоти розвиватися не могли, наприклад, в лагуни, які пересихали, з високою солоністю води, вулканічні та інші гарячі джерела та ін.

В екстремальних умовах до теперішнього часу збереглися чітко прокаріотичні спільноти, аналогічні до первісних консорціумів. У деяких регіонах живуть сучасні строматоліти, які за структурою і складом дуже нагадують архейські. Ділянками активного розвитку реліктових спільнот прокаріотів є гідротермальні ділянки та гіперсоліові водойми. У цих екстре-

мальних екосистемах можна спостерігати досить пишний розвиток характерних спільнот прокаріотів.

Старовинні прокаріоти будували особливі бактеріальні мати. Вони являють собою щільний "килим", що складається з декількох функціональних шарів (рис. 15).

Вивчення сучасних утворень такого типу показало, що верхній шар мата складається з автотрофних ціанобактерій і аеробних гетеротрофних прокаріотів, що утилізують кисень і відмерлу або осаджену на поверхню мата органіку. Підкладка мата складається з анаеробних фотосинтезувальних прокаріотів — пурпурових і зелених бактерій, що утилізують світлову енергію, і факультативних анаеробів-гетеротрофів. Центральна зона складається з облигатних анаеробів, які використовують для своєї життєдіяльності все, що залишилось. Зона розвитку сульфатвідновних і метанотворювальних прокаріотів міститься внизу, а ціанобактерії живуть і розвиваються в стандартних кисневих умовах. На думку дослідників бактеріальних матів, для визначення структури давніх утворень цього типу наведену схему слід перевернути. Тоді на ранніх етапах розвитку Землі у верхньому шарі мату, який

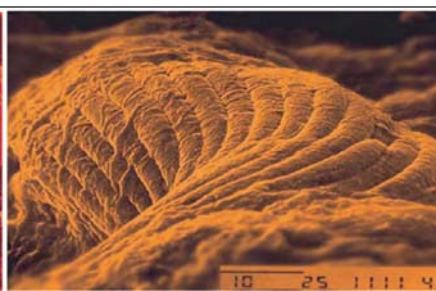
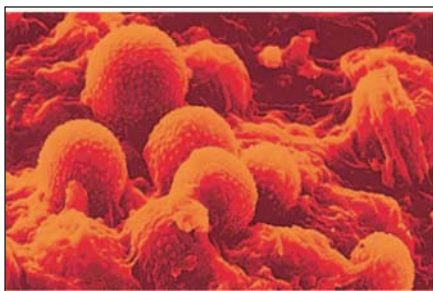


Рис. 15. Бактеріальні мати (фото з сайту <http://macroevolution/rozanov1999.pdf>)

контактує з відновлювальним середовищем, виявляється сульфатредуковані і метанотрофні археї.

Як бактеріальні мати, так і строма-толіти є міцним симбіозом різних видів первісних мікроорганізмів. Ці дивні спільноти прокаріотів є своєрідним живим пам'ятником стародавньої біосфери Землі, оскільки збереглися в екстремальних місцях проживання до цього часу й існують як єдиний багатифункціональний організм. Таким чином, **сучасна наука має в своєму розпорядженні достатній обсяг доказів, що свідчать про те, що першими формами клітинного життя на Землі були найдавніші прокаріоти, які з'явилися на планеті приблизно 3,5 млрд. років тому.** Значно гострішими є дискусії відносно механізму виникнення перших живих клітин на планеті.

Згідно з досить популярною у наукових колах гіпотезою хімічної еволюції біосфери Землі, початок розвитку життя дали біологічні молекули, що виникли мільярди років тому за рахунок хімічних реакцій між простими хімічними сполуками. Гіпотеза базується на тому, що історія життя на Землі включає дві стадії. На першій стадії процеси хімічної еволюції призвели до утворення перших варіантів живої клітини з неорганічних матеріалів, які на другій стадії розвитку еволюціонували, породжуючи різноманіття життя на Землі.

Єдність у біосфері мінеральної і живої матерії зумовлює реальну можливість участі неорганічного матеріалу в зародженні й еволюції живого світу Землі. Роботами видатних натуралістів ХХ століття *В.І. Вернадського, Дж. Бернала, А.І. Опаріна* та інших закладені ідеї про супротивний шлях геохімічної та біологічної історії Землі.

Концепція виникнення життя абіогенним шляхом, в результаті взаємодії органічних сполук, що утворилися в умовах стародавньої Землі, була сформульована в 20-х роках минулого століття *А.І. Опаріним* і *Дж. Холдейном* майже одночасно і незалежно. Вони припускали, що амінокислоти, нуклеотиди та інші органічні молекули, що становлять основу життя, могли виникнути хімічним шляхом, у відповідності до умов, що існували тоді на Землі. Синтезовані з простих молекул (метану, аміаку, сірководню та ін.) органічні сполуки, могли поступово накопичуватися в океані і призводити до виникнення так званого "первинного бульйону". У результаті передбіологічної еволюції відбувалося поступове ускладнення синтезованих хімічних шляхом простих вуглецевих сполук з подальшим формуванням з них

просторово відокремлених систем, які в результаті перетворювалися на попередників життя, а потім і в первинні живі організми.

За гіпотезою *А.І. Опаріна*, в "первинному бульйоні" довгі нитчасті молекули білків могли гортатися в кульки, склеюватися один з одним, збільшуючись. Завдяки цьому, вони ставали стійкими до руйнівних впливів зовнішнього середовища. Білкові кульки в "первинному бульйоні" притягували до себе і пов'язували молекули води та жирів. Жири осідали на поверхні білкових тіл, обволікаючи їх шаром, структура якого віддалено нагадувала клітинну мембрану. Цей процес *А.І. Опарін* назвав *коацервацією* (від лат. *coacervus* — "згусток"). Отримані таким чином коацервати поступово поглинали з довколишнього розчину все нові порції сполук, їх структура безперервно ускладнювалася, поки вони не перетворилися на перші примітивні живі клітини. У 1953 р. *С. Міллер* відтворив в колбі газовий склад первинної атмосфери Землі і за допомогою електричних розрядів, що імітують грози, синтезував низку органічних сполук. Пізніше *С. Фоксу* вдалося поєднати амінокислоти в короткі регулярні ланцюги, тобто здійснити безматричний синтез поліпептидів.

Багато аспектів гіпотези "первинного бульйону" так і не знайшли переконливого підтвердження. В експериментах, що імітують умови на стародавній Землі, навіть найпростіші молекули утворюються в дуже невеликих кількостях. Тому викликає сумніви можливість їхнього ефективного відділення і очищення у ході геохімічних процесів. Збільшення молекул ще більше ускладнює можливість утворення та накопичення потрібних полімерів. Хоча відсутність кисню і мікроорганізмів, що розкладають складні молекули, пояснює можливість накопичення органічних сполук, які весь час виникають, все ще незрозуміло, яким чином, у первинних океанах Землі виникали все складніші органічні субстанції. Оскільки навіть найпростіші живі організми надзвичайно складно влаштовані, багато вчених прийшли до висновку про неможливість їх отримання внаслідок абіогенезу.

Тоді увагу багатьох дослідників привернула теорія панспермії, яка пояснювала появу життя на Землі за рахунок надходження зародків мікроорганізмів з Космосу, наприклад з метеоритами або космічним пилом. На позиції вічності життя в Космосі і можливості її занесення на Землю, як тільки там сформувалися специфічні

умови, стояли такі видатні вчені як *Л. Пастер, Г. Гельмгольц, С. Арпеніус, В.І. Вернадський*.

Чимало прихильників панспермії залишається і сьогодні. Їхня гіпотетична позиція базується на тому, що молода Земля, не захищена щільною атмосферою, піддавалася масованим бомбардуванням кометами. Незважаючи на те, що ці космічні тіла в основному складаються з льоду, вони також містять такі компоненти як аміак, формальдегід, ціанід водню, ціаноацетилен, аденін та інші сполуки, які можуть бути використані для абіогенного синтезу амінокислот, нуклеїнових і жирних кислот — основних компонентів клітини. Вода комет, згідно з гіпотезою панспермії, утворила океани, в яких через сотні мільйонів років і з'явилося життя. В середині ХХ ст. відомий англійський учений, лауреат Нобелівської премії *Френсіс Крік* разом з американським дослідником *Леслі Оргелом* опублікували статтю під назвою "Керована панспермія". На думку авторів, "якась примітивна форма життя була свідомо занесена на Землю іншою цивілізацією". Автори вважають, що якщо земляни здатні занести життя на іншу планету, то чому б не припустити, що життя на Землі — це справа рук інопланетян?

Проведені експерименти показали, що деякі спори легко витримують наднизькі температури міжпланетного простору (220°C нижче нуля). Крім того, було встановлено, що за відсутності кисню значно послаблюється жорстка дія на біологічні субстанції сонячних променів, що могло в умовах аноксигенної атмосфери древньої Землі дати шанс окремим спорам вижити. На рис. 16 показані археї, виявлені в стародавніх породах, яким приписують роль перших організмів, занесених з космосу.

Спеціальними дослідженнями показано, що в космічних тілах і міжзоряних пилових хмарах є проста органіка і навіть амінокислоти. Спектральний аналіз показав наявність аденіну та пурину в хвості комети Хейлі-Боппа, а в метеориті Мерчисон знайшли піримідин. "Кометна" гіпотеза популярна серед космологів ще й тим, що вона пояснює появу життя на Землі після утворення Місяця. Як прийнято вважати, приблизно 4,5 млрд. років тому Земля зіткнулася з величезним космічним тілом. Її поверхня розплавилася, частина речовини вихлюпнулася на орбіту, де з неї утворився невеликий супутник — Місяць. Після такої катастрофи на планеті не повинно було залишитися ніякої органіки і води. Їхню появу знову пов'язують з



Рис. 16. Археї — гіпотетичні гості з космосу
(http://www.ng.ru/scince/2008-09-24/15_micro.html)

доставкою з космосу кометами. Більшість вчених заперечує можливість транспортування на Землю живих організмів з метеоритами. Основними аргументами є те, що в космічному просторі метеорити не тільки охолоджуються до температур $< -200^{\circ}\text{C}$, але також піддаються вакуумуванню і жорсткому випромінюванню, а, падаючи на Землю, нагріваються до температури вище 1000°C , що призводить до розплавлення їхніх поверхневих шарів. На думку фахівців, виявлені в метеоритах мікроорганізми мають земне походження і потрапляють у них шляхом всмоктування повітря разом з мікроорганізмами, що в ньому містяться, вакуумованими метеоритами при розколюванні в атмосфері або при ударі об Землю. На рис. 17 показаний метеорит Муггау, що упав на Землю близько 100 млн. років тому.

Думка щодо походження цих організмів (космічне або земне) є суперечливою, проте присутність їх у настільки давніх породах підтверджує реліктовий характер виявлених прокариотів

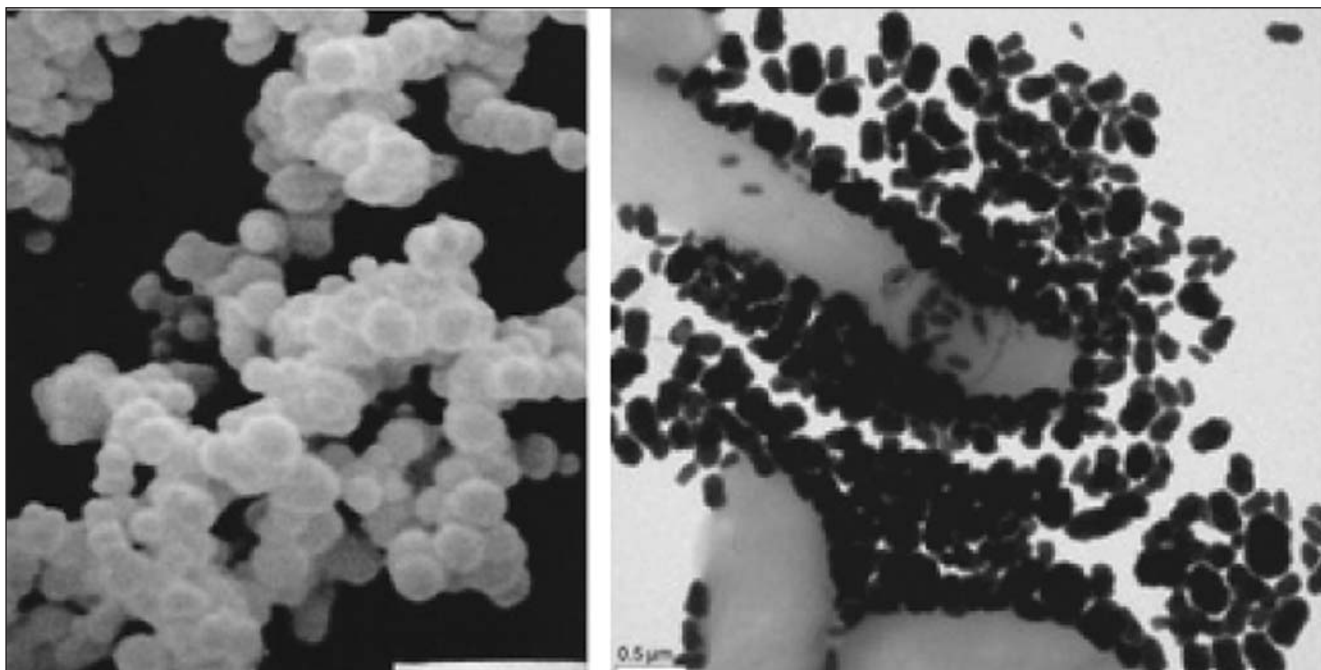


Рис. 18. Наноби (біла шкала в правому нижньому куті фото зліва дорівнює 100 нм) [за Kajander, 1998].

Поряд з цим, встановлено багато спільного між сучасними нанобактеріями (нанобами) і біоморфними структурами, виявленими у складі окремих метеоритів. Скажімо, дослідники НАСА повідомили про відкриття структур, подібних до нанобів, у 1996 р. в метеориті марсіанського походження ALH84001. Оскільки вік метеорита становить 3,8-4,5 млрд. років, активувалася дискусія про походження нанобів і життя на Землі в цілому.

На думку окремих вчених, структури, знайдені в метеориті ALH84001, є скам'янілими останками представників давнього життя на Марсі, так само як і подібні структури в іншому марсіанському метеориті Dhofar 019 і в немарсіанських вуглецевих метеоритах Allende і Murchison. А виявлені в багатьох сучасних екосистемах наноби — це первісні форми життя, що збереглися на Землі.



Рис. 17. Метеорит Муррей, що упав на Землю понад 100 млн. років тому (фото з сайту www.membrana.ru).

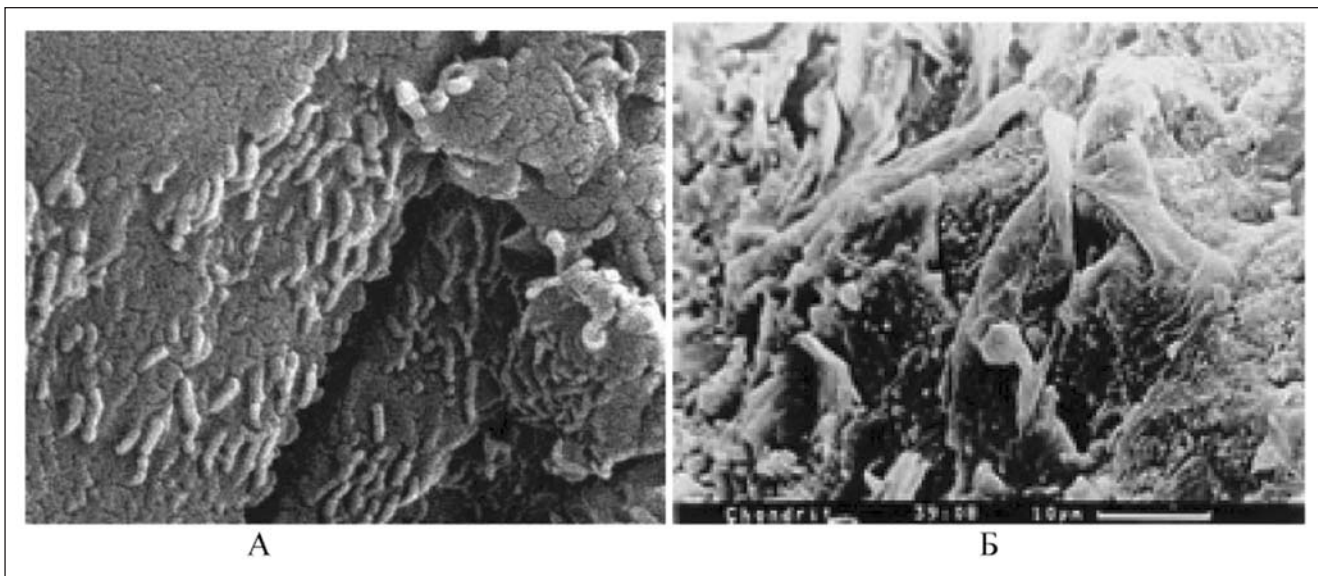


Рис. 19. А — скам'янілі бактерії на метеориті "Алан Хілз" (фото з сайту <http://galspace.spb.ru/index26.html>); Б — за допомогою електронної мікроскопії на метеоритах виявлені останки мікроорганізмів, схожі на сучасні ціанобактерії (за С.І. Жмура, 2003)

Наноби спочатку були описані як "карликова форма бактерій, що переважно досягає 0,02-0,2 мкм (20-200 нм) в діаметрі", тобто менша, ніж деякі віруси (рис. 18). Деякі дослідники нанобів припускають, що більша частина біомаси Землі складається саме з цих організмів, які беруть участь у світовому кругообігу мінералів і органіки. З'являється все більше припущень про зв'язок нанобів з виникненням перших живих організмів на Землі.

Особливістю нанобів є їхня екстремальність. Нанобів не вбиває ні кип'ятіння, ні висока радіація, ні вплив багатьох агресивних хіміопрепаратів. Причому, наноби виявилися поліекстремофілами: вони легко переносять вплив відразу декількох екстремальних впливів.

У березні 1999 р. оголошено про виявлення нанобів у товщі порід марсіанських метеоритів Nakhla і Shergotty, що мають вік 1,3 млрд. років і 165-300 млн. років відповідно. Дослідники вжили спеціальних заходів, щоб повністю виключити можливість заб-

руднення зразків метеорита мікроорганізмами земного походження.

У результаті дослідження метеоритних порід, вік яких становить близько 4 - 6 млрд. років, виявлені реліктові бактерії і найпростіші гриби, схожі з земними формами. Виявлені також метеоритні мікрофосілії, деякі з яких нагадують ціано-бактеріальні мати стародавніх періодів розвитку Землі (рис. 19).

(Продовження статті
читайте у № 4, 2010)