

УДК 573.52

ПОИСК ЖИЗНИ НА ВЕНЕРЕ: ИСТОРИЯ ПРОБЛЕМЫ И ОСНОВНЫЕ КОНЦЕПЦИИ

© 2023 г. О. Р. Коцюрбенко*

Югорский государственный университет, Югра, Россия

*e-mail: kotsor@mail.ru

Поступила в редакцию 19.05.2022 г.

После доработки 11.01.2023 г.

Принята к публикации 20.01.2023 г.

Венера всегда являлась одним из приоритетных направлений в рамках программы космических исследований в России. История успешного изучения Венеры в Советском Союзе, прежде всего, связана с доставкой к ней целой серии космических аппаратов и организации первой в истории посадки на ее поверхность. Последние несколько лет астробиологическое направление в исследовании Венеры развивается быстрыми темпами. К настоящему времени опубликовано достаточно большое количество теоретических работ, основной целью которых является оценка возможности существования живых организмов на Венере. Наиболее вероятной экосистемой, в которой могли бы развиваться организмы земного типа, считается плотный облачный слой Венеры. Предполагается, что гипотетические микробные сообщества в нем могут существовать в аэрозолях, представляющих собой довольно концентрированный водный раствор серной кислоты. Микроорганизмы в такой специфической воздушной среде обитания должны находиться под воздействием сразу нескольких экстремальных факторов, основными из которых являются чрезвычайно низкие значения pH и активности воды. Основными стратегиями выживания в таких условиях должны быть наличие эффективных биохимических механизмов сопротивления воздействию неблагоприятных факторов окружающей среды и использование всех возможных способов извлечения энергии в такой экосистеме для поддержания биомассы организмов на уровне устойчивого воспроизводства.

Ключевые слова: Венера, астробиология, экстремофилы, внеземная жизнь

DOI: 10.31857/S0320930X23030052, **EDN:** IHEYMP

ВВЕДЕНИЕ

Венера – наиболее близкая к Земле планета и, после Солнца и Луны, самое яркое небесное тело. По своим размерам Венера лишь немного уступает Земле и, до начала космической эры, рассматривалась как более теплый двойник нашей планеты, на котором вполне могли существовать живые организмы. Однако условия на поверхности Венеры достаточно долгое время были неизвестны из-за скрывающего ее очень плотного облачного слоя. Первые данные о физико-химических параметрах на ее поверхности, полученные космическими аппаратами, показали наличие экстремально высоких температур (470°C) и давления (90 атм.), абсолютно непригодных для существования жизни земного типа. Тем не менее остается надежда обнаружить присутствие живых организмов в облачном слое Венеры, в котором существует достаточно широкая (20–25 км) зона, где значения температуры и давления находятся в пределах, характерных для земных экосистем, а в качестве среды обитания гипотетических микроорганизмов рассматриваются мелкодисперсные

водные аэрозоли. Присутствие микроорганизмов в воздушных аэрозолях в земных облаках уже давно доказано, хотя физические параметры и химический состав в них значительно отличаются от таковых в облаках Венеры, в аэрозолях которых основными экстремальными параметрами являются чрезвычайно низкие значения pH, что обусловлено присутствием в аэрозолях значительных количеств серной кислоты, до 75% (Seager и др., 2021), а также активности воды, которая может быть ниже, чем в самой сухой земной пустыне (Hallsworth и др., 2021). Если гипотетические венерианские организмы смогли адаптироваться к столь экстремальным условиям, то логично предположить их активное участие в различных биогеохимических циклах элементов как необходимый механизм получения энергии и поддержания активной биомассы для своего существования. Вполне вероятно, что такие циклы включают активный обмен веществом между облачным слоем и поверхностью в результате различных конвекционных потоков и вулканических процессов.

Такая экосистема не имеет прямых аналогов на Земле, но по некоторым параметрам определенные земные биосистемы могут использоваться как модельные при анализе возможности заселения облаков Венеры живыми организмами. Так, например, земные облака и гидротермальные наземные и морские системы могут рассматриваться, соответственно, в качестве экологических и метаболических аналогов. Последние представляют собой источник экстремофильных организмов, некоторые из которых по своим физиологическим свойствам, возможно, смогли бы выжить в условиях облачного слоя Венеры.

На протяжении нескольких последних лет астробиология Венеры развивается очень стремительно. В отсутствие прямых доказательств существования микробных форм в облаках Венеры, акцент делается на разработку теоретических концепций, объясняющих принципиальную возможность развития биологических организмов в такой экзотической системе (Коцюрбенко, 2021). Эти работы очень важны не только с точки зрения расширения теоретической методологии при обсуждении потенциальных зон обитаемости в Солнечной системе, но также и для разработки рекомендаций при организации астробиологических экспериментов по поиску живых организмов или их биомаркеров в рамках будущих программ по исследованию Венеры с помощью космических аппаратов.

В данном обзоре астробиология Венеры обсуждается в историческом аспекте, с анализом ее основных перспективных направлений.

ИСТОРИЯ НАБЛЮДЕНИЯ ВЕНЕРЫ

Как яркому небесному светилу, Венере уделялось большое внимание в мифологии. В Вавилоне, где о планете писали еще в 1600 г. до н. э., а также в Древней Греции и Древнем Риме ее отождествляли с различными божественными персонажами. Свое название Венера получила от имени римской богини любви. Древние майя использовали наблюдения за положением Венеры на небе для создания своего календаря. Египтяне полгали, что перед ними появляются две яркие звезды: одна – утром, а вторая – вечером. В единый объект их впервые соединил Пифагор, которого можно считать открывателем Венеры как неделимого небесного тела.

В 1610 г. Галилео Галилей провел первое наблюдение Венеры с телескопом, обнаружив сдвиг фазы диска планеты и подтвердив теорию Коперника, в которой утверждалось, что Солнце расположено в центре системы, а планеты вращаются вокруг него.

В 1639 г. английский астроном Джереми Хоррокс впервые наблюдал прохождение Венеры по

диску Солнца. То же самое явление наблюдал Ломоносов 6 июня 1761 г. с целью в уточнения расстояния от Земли до Солнца и первым открыл атмосферу у Венеры. Он отметил, что при соприкосновении Венеры с диском Солнца вокруг планеты появилось “тонкое, как волосик, сияние” и дал верное научное объяснение этому явлению как результату рефракции солнечных лучей в атмосфере Венеры (табл. 1). “Венера, – писал он, – окружена легкой атмосферой, таковой (лишь бы не большею), каковая обливается около нашего шара земного”.

ИДЕИ ОБИТАЕМОСТИ ВЕНЕРЫ ДО КОСМИЧЕСКОЙ ЭРЫ ЕЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Наличие на Венере жизни периодически обсуждалось задолго до того, как начались современные космические исследования этой планеты. Поскольку условия на поверхности Венеры еще не были известны даже приблизительно, многие ученые, исходя из общей близости основных физических параметров Венеры и Земли, считали, что эти условия должны быть достаточно сходными с земными условиями. С учетом меньшего расстояния до Солнца допускалось, что на Венере будет заметное жарче, но считалось, что там вполне может существовать жидкая вода и, следовательно, биосфера – возможно, даже с высшими животными.

В 1870 г. британский астроном Proctor указал на возможность существования жизни на Венере вблизи полюсов планеты, где, как он полагал, не так жарко, как вблизи экватора (Proctor, 1870).

Шведский химик Svante Arrhenius в 1918 г. описал Венеру как планету с пышной растительностью и влажным климатом, где жизнь может быть похожа на ту, что была на Земле в каменноугольный период.

Такие научные идеи сделали Венеру в первой половине XX века второй среди планет Солнечной системы после Марса по востребованности в жанре научной фантастики. Мир Венеры, в частности, представлялся в качестве аналога “мезозойской эры” Земли с влажным и жарким климатом, населенный гигантскими ящерами.

В середине XX века русский и советский астроном Гавриил Тихов – основатель астробиологии как дисциплины – в результате многолетних наблюдений высказал идею о наличии на Венере растительности желтого или оранжевого цвета, обладающей высоким потенциалом отражения света в этом световом диапазоне, что должно было способствовать отводу избыточной тепловой энергии и помогать развитию растений в жарком климате планеты (Тихов, 1949).

Таблица 1. Важные научные открытия и теоретические концепции в рамках астробиологии Венеры

Год	Имя ученого/название космической миссии	Открытие/концепция
1761	Ломоносов М.В.	Открытие атмосферы
1870	Проктор Р.	Гипотеза существования жизни у полюсов (Proctor, 1870)
1918	Аррениус С.	Гипотеза жизни подобной земной в каменноугольный период (Arrhenus, 1918)
1949	Тихов Г.	Предположение о наличии растительности желто-оранжевого цвета (Тихов, 1949)
1962, 1964	Mariner-2 и Mariner-5 (США)	Первое изучение другой планеты, экспериментальное подтверждение экстремальных условий на поверхности Венеры
1967	Morowitz Н. и Sagan К.	Гипотеза о существовании жизни в облаках Венеры (Morowitz, Sagan, 1967)
1967–1982	Венера-4–Венера-14 (СССР) Pioneer Venus 2 (США)	Данные о том, что область атмосферного слоя в районе от 52.5 до 54 км имеет температуру между 293 К (+20°C) и 310 К (+37°C), а на высоте 49.5 км давление становится таким же, как на Земле на уровне моря. Посадка на поверхность. Исследование грунта
1997	Grinspoon D.	Гипотеза о фотосинтетических пигментах как о причине УФ-поглощения в облаках (Grinspoon, 1997)
1997–1999	Grinspoon D. и Cockell С.	Формирование концепции обитаемости венерианских облаков, гипотеза об ацидофильных сульфатредуцирующих хемоавтотрофах в облачном слое Венеры (Grinspoon, 1997; Cockell, 1999)
2004	Schulze-Makuch D.	Гипотеза о возможном существовании термоацидофильных серозависимых фототрофных организмов в облачном слое Венеры. Концепция защитных свойств аллотропных форм атомов серы против УФ-радиации (Schulze-Makuch и др., 2004)
2006–2014	Venera Express (ESA)	Комплексные исследования, подтверждение постепенной потери воды атмосферой планеты
2018	Limaye S.	Развитие гипотезы о биологической природе неустановленного УФ-поглопителя и обобщенная концепция биохимических циклов (Limaye и др., 2018)
2019–2020	Bains W. с соавторами, Greaves J. с соавторами	Обнаружение фосфина в облачном слое Венеры (на стадии подтверждения) и концепция его биологического образования (Bains и др., 2019; Greaves и др., 2020)
2020	Seager S. с соавторами	Концепция жизненного цикла “конденсация–высушивание” микробных клеток в облачном слое Венеры (Seager и др., 2021)
2021	Hallsworth J. с соавторами	Концепция экстремально низкой активности воды в облаках Венеры как фактора, препятствующего существованию жизни (Hallsworth и др., 2021)
2021	Milojevic T. с соавторами	Биодоступные формы фосфора в облачном слое Венеры (Milojevic и др., 2021)
2021	Cockell С. с соавторами	Анаэробные сульфатредуцирующие азотфиксирующие хемоавтотрофы как возможный тип живых организмов в облаках Венеры (Cockell и др., 2021)

Таблица 1. Окончание

Год	Имя ученого/название космической миссии	Открытие/концепция
2021	Mogul R. с соавторами	Доказательство возможности осуществления фотосинтеза в облаках Венеры (Mogul и др., 2021a)
2021	Izenberg N. с соавторами	Концепция “ненулевых шансов” в отношении происхождения жизни на Венере (Izenberg и др., 2021)
2021	Bains W. с соавторами	Гипотеза новой неземной биохимии живых организмов применительно к системе облаков Венеры (Bains и др., 2021)
2021	Коцюрбенко О. с соавторами	Обобщенная концепция микробных метаболических процессов и список земных экстремофилов, способных выживать в облачном слое Венеры (Kotsyurbenko и др., 2021)
2021	Складнев Д. с соавторами	Водно-сернокислотная пена как возможная среда обитания для микробного сообщества облаков Венеры (Skladnev и др., 2021)

Однако с конца 1950-х годов появлялось все больше доказательств наличия экстремально жаркого климата на Венере, с сильным парниковым эффектом. Когда космические аппараты, достигшие Венеры, передали данные о реальных физико-химических условиях на ее поверхности, стало ясно, что эти условия исключают не только возможность существования жизни, подобной земной, но даже представляют серьезные затруднения для работы самих автоматических исследовательских зондов.

ИССЛЕДОВАНИЯ ВЕНЕРЫ КОСМИЧЕСКИМИ АППАРАТАМИ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ СОВРЕМЕННЫЕ ПОДХОДЫ К КОНЦЕПЦИЯМ ЕЕ ВОЗМОЖНОЙ ОБИТАЕМОСТИ

Первые версии аппаратов были сконструированы так, чтобы держаться на плаву в предполагаемом венерианском океане, и не имели сильной защиты от очень высоких температур. По мере получения новых данных о Венере в конструкцию аппаратов вносились изменения с целью приспособить их к экстремальным условиям планеты. Последние серии аппаратов уже были способны сохранять работоспособность при высоких температуре и давлении на Венере в течение нескольких часов.

Космический аппарат Mariner-2 в 1962 г. впервые подлетел к Венере на расстояние, при котором смог провести успешное исследование планеты и экспериментально подтвердил теорию об экстремально горячей атмосфере планеты и показал отсутствие магнитного поля (в пределах чувствительности приборов). В 1964 г. Mariner-5 провел уточняющие измерения (табл. 1).

После этого исследования планеты были успешно проведены космическими аппаратами серии “Венера”, один из которых (Венера-7) произвел успешную посадку на ее поверхность в 1970 г. и окончательно подтвердил экстремальные условия (465°C и 90 атм.) на Венере. Одновременно, данные полученные аппаратом при его спуске, позволили рассчитать распределение давления и плотности атмосферы Венеры по высоте вплоть до поверхности.

Аппарат Венера-8, также достигший поверхности, в 1972 г. измерил освещенность на поверхности Венеры, которая оказалась примерно такой же, как на Земле в очень пасмурный день.

В дальнейшем важнейшими достижениями в исследовании Венеры являлись получение первых цветных фотографий ее поверхности в месте посадки, проведение первого анализа грунта и передача звука с поверхности (Венера-13 и -14, 1982), а также осуществление подробного радиолокационного картографирования практически всей ее поверхности с орбиты по данным, полученным аппаратом Magellan в 1991 и 1992 гг., причем для некоторых участков было получено стереоизображение.

В дальнейшем лишь два аппарата подлетали к Венере для ее непосредственного исследования.

В 2006–2014 гг. аппарат ESA Venus Express провел комплексные исследования планеты и обнаружил, в частности, постоянную постепенную потерю воды верхними слоями атмосферы Венеры в результате действия солнечных заряженных частиц (солнечного ветра), что указывает на возможное существование гораздо больших количеств воды на древней Венере.

С 2015 г. осуществляется исследовательская программа японского аппарата Akatsuki, которо-

му удалось получить большой массив информации о структуре и климатическим особенностям венерианских облаков.

ГИПОТЕЗЫ ОБИТАЕМОСТИ ВЕНЕРЫ В КОСМИЧЕСКУЮ ЭРУ ИССЛЕДОВАНИЙ

История выдвижения гипотез наличия жизни на Венере неразрывно связана с уровнем научных знаний, существовавших в этот период (табл. 1).

Данные об экстремальных условиях на поверхности Венеры, полученные космическими аппаратами, опровергли все гипотезы о наличии на ней живых организмов, подобных земным организмам.

Однако новый этап интереса к Венере как перспективному объекту астробиологии был связан с гипотезой об обитаемости венерианских облаков, высказанной впервые в 1967 г. американскими учеными – биофизиком Morowitz и астрономом Sagan (Morowitz, Sagan, 1967).

Температурные условия в облачных слоях Венеры вполне соответствовали таким условиям в различных земных экосистемах, давление на всей протяженности облаков колебалось от слегка превышающего земное до давления, близкого к такому на поверхности Марса, и лишь чрезвычайно кислый рН создавал действительно экстремальные условия в такой экосистеме. В дополнение, очень низкая концентрация водяного пара в облаках (не выше 0.002%) (Donahue, Hodges, 1992) делала маловероятным существование микробных форм жизни. Однако предполагаемое наличие в облачном слое Венеры мелкодисперсных аэрозолей, в которых может содержаться предельно низкое, но все же достаточное для микробной активности количество воды, привело к развитию теории гипотетической венерианской микробной системы.

Астробиологи Grinspoon и Cockell сформировали базовые принципы обитаемости такой микробной системы и предположили, что основными микроорганизмами в таких условиях должны быть ацидофильные сульфатредуцирующие хемоавтотрофы (Grinspoon, 1997; Cockell, 1999). Такое предположение основывалось, помимо физико-химических условий, на наличии большого количества ионов сульфата – основном акцепторе электронов для микробных сульфатредукторов.

В 2004 г. Schulze-Makuch предложил в качестве основных микробных форм венерианских облаков считать термоацидофильные серозависимые фототрофные организмы, принимая во внимание доступность солнечного света в облачных слоях и наличие различных соединений серы, которые могли играть важную роль в микробных окислительно-восстановительных реакциях (Schulze-Makuch, 2004). Он также предположил, что алло-

тропы серы S_8 могут играть защитную роль для микроорганизмов в отношении повышенного УФ-излучения в облаках Венеры.

В последствие Cockell с соавторами сформировал общую концепцию обитаемости в применении к различным внеземным экосистемам (Cockell и др., 2016), с помощью которой стало возможным более четко подойти к характеристике возможных микробных сообществ в венерианских облаках и осуществляемых ими биологических процессов. Такие биохимические циклические процессы были впервые подробно представлены Limaue с соавторами (2018) и обобщены в отношении известных земных энергодающих метаболических реакций (Kotsyurbenko и др., 2021).

Ряд других идей в рамках астробиологии Венеры были высказаны в отношении особенностей метаболизма (Cockell и др., 2021; Milojevic и др., 2021; Mogul и др., 2021a) и стратегий выживания гипотетических венерианских микроорганизмов (Bains и др., 2021; Isenberg и др., 2021; Skladnev и др., 2021).

Важным этапом в развитии концепции наличия микробной системы в облачном слое Венеры является обнаружение в нем неидентифицированного компонента, поглощающего излучение в УФ-диапазоне. Такие данные стали поступать с 1961 г. при дистанционном исследовании атмосферы Венеры и позднее при изучении планеты с помощью космических аппаратов. Визуализация изображений планеты, полученных аппаратами Venus Express (ESA) и Akatsuki (Япония), указывает на распределение этого неизвестного компонента-поглотителя в облачной атмосфере в виде темных полос или прожилок (рис. 1).

К настоящему времени вышло достаточно много работ, где пытались найти объяснение природе поглотителя и предлагали для этой роли различные химические вещества (обобщено в обзоре Pérez-Hoyos, 2018). Однако Grinspoon (Grinspoon, 1997) был первым, кто предположил, что причиной такого поглощения могут быть фотосинтетические пигменты живых организмов. Позднее Limaue указал, что спектр поглощения неустановленного компонента в облаках Венеры хорошо коррелирует со спектром поглощения различных биологически важных молекул (Limaue и др., 2018; 2021).

Так, например, такая корреляция обнаруживается при сравнении спектров поглощения, полученных для облачного слоя Венеры в УФ-диапазоне от 200 до 500 нм, и таких же спектров, характерных для основных макромолекул живых организмов – белков и ДНК (РНК имеет сходный спектр поглощения), которые имеют максимумы при 280 и 254 нм, соответственно (рис. 2). При пониженном рН возможен сдвиг спектра белковых молекул в коротковолновую область (гипо-

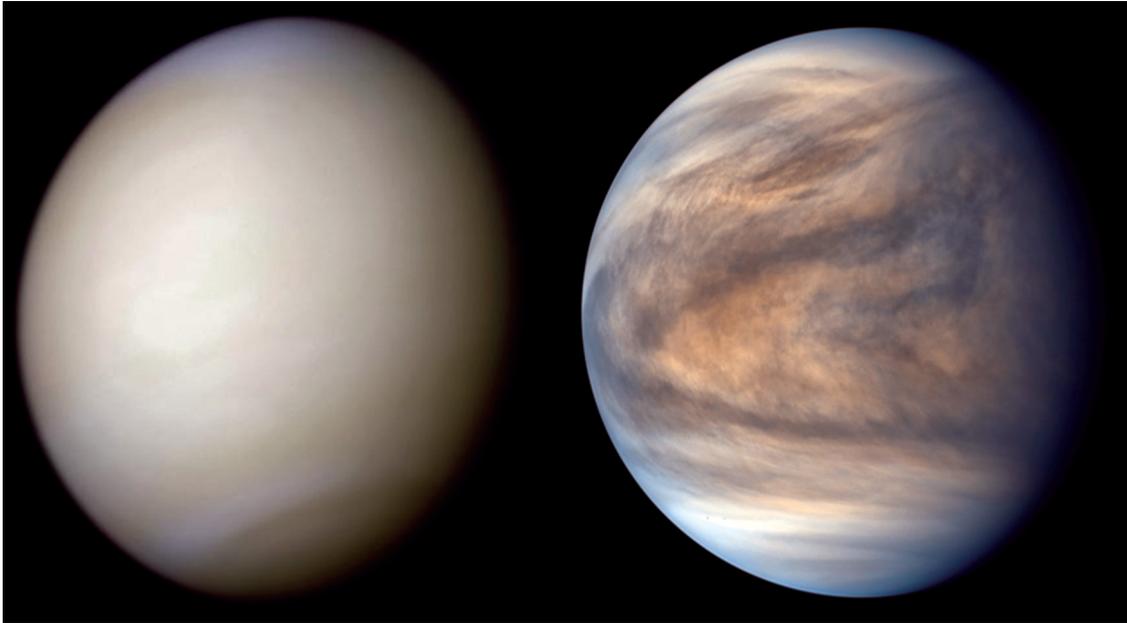


Рис. 1. Изображение Венеры в естественном цвете (Maginer-10, слева) и в УФ-диапазоне, представленном в оттенках видимого цвета (Akatsuki, справа). Светлые и темные участки на фото соответствуют преимущественному отражению или поглощению в УФ-диапазоне. Фото взяты из доступных электронных источников. Источник фото слева: NASA Images http://www.astrosurf.com/nunes/explor/explor_m10.htm. Источник фото справа: <https://news.mit.edu/2021/newer-nimbler-faster-mission-venus-search-signs-life-clouds-sulfuric-acid-1210>.

хромный эффект), что делает соответствие спектров еще более выраженным. В дополнение, спектры поглощения пигментов фотосинтеза, таких как бактериородопсин, характерный для галоархей и бактериохлорофилл, и широко распространенный у фотосинтезирующих прокариот также имеют соответствующие пики в УФ-диапазоне.

До настоящего времени ни один спектр поглощения каких-либо соединений, присутствие ко-

торых в облачном слое Венеры доказано или предполагается учеными, не подошел по своим характеристикам для объяснения этого явления и, следовательно, не существует веских аргументов для опровержения гипотезы его биологического происхождения, что побуждает астробиологов к активному изучению необычной венерианской системы облаков.

ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ ГИПОТЕТИЧЕСКОЙ МИКРОБНОЙ СИСТЕМЫ В ОБЛАЧНОМ СЛОЕ ВЕНЕРЫ

При поиске живых организмов в какой-либо внеземной системе астробиологи, как правило, используют концепцию обитаемости, предложенную английским ученым Cockell (Cockell и др., 2016), которая предполагает выполнение четырех основных условий: наличие 1) биологически значимых элементов и, в первую очередь, элементов CHNOPS-группы, 2) растворителя для биохимических реакций, в качестве которого рассматривается вода, необходимая для всех организмов земного типа, 3) доступного источника энергии и 4) физико-химических условий окружающей среды, необходимых для функционирования организмов.

Соблюдение этих условий для системы облачного слоя Венеры активно обсуждается. К настоящему времени установлено присутствие в нем всех основных биогенных элементов (табл. 2).

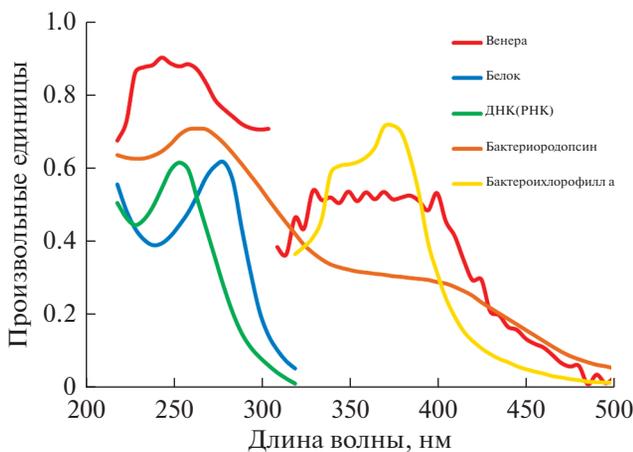


Рис. 2. Сравнение спектров поглощения, полученных для облачного слоя Венеры (взято из Limaue и др., 2018) со спектрами поглощения различных биологических молекул в диапазоне 200–500 нм.

Таблица 2. Элементы и соединения, обнаруженные в атмосфере Венеры (Kotsyurbenko и др., 2021 с дополнением)

Элементы и соединения	Авторы и год открытия
H ₂ O	Vinogradov и др., 1968
CO	Oyama и др., 1980
CO ₂	Oyama и др., 1980
COS	Мухин и др., 1983
N ₂	Oyama и др., 1980
O ₂	Oyama и др., 1980
P	Andreichikov и др., 1987
P ₂ O ₅ + H ₃ PO ₄	Krasnopolsky, 2006
PH ₃	Greaves и др., 2020; Mogul и др., 2021b (требуется подтверждения)
S ₈	Андрейчиков и др., 1987
H ₂ SO ₄	Поршнеv и др., 1987
SO ₂	Barker, 1979
Cl	Surkov и др., 1982
Fe	Андрейчиков и др., 1987
FeCl ₃	Zasova и др., 1981

Наиболее спорной темой в отношении возможности существования жизни являются такие экстремальные факторы, как низкие значения pH и активности воды, которые могут существенно лимитировать развитие организмов земного типа.

В настоящее время на поверхности Венеры жидкой воды нет из-за очень высоких температур, но она присутствует в ее атмосфере в виде водяного пара, хотя и в довольно низкой концентрации, примерно 40–200 частей на миллион (Donahue, Hodges, 1992). Одновременно, одним из основных компонентов облачного слоя Венеры считается серная кислота. Предполагается, что серная кислота образуется в результате фотохимического воздействия на пары воды, CO₂ и SO₂, причем сернистый газ попадает в атмосферу благодаря вулканической активности. Из-за высокой гигроскопичности серной кислоты создаются условия для формирования мелкодисперсных капель, в которых концентрация воды намного выше, чем в среднем по всему облачному слою, и она может быть потенциально доступной для гипотетических венерианских организмов. В таких микроэколониях физико-химические параметры могут быть достаточно благоприятными для развития земных экстремофильных микроорганизмов, которые обладают эффективными механизмами защиты против влияния неблагоприятных факторов и прежде всего, низких значений pH, которые находятся в диапазоне –1.5...+0.5 (Grinspoon, Bullock, 2007) (рис. 3).

Молекулы H₂O подвергаются фотокаталитическому расщеплению в верхних слоях облаков на кислород и водород. Последний особенно ак-

тивно ускользает в космическое пространство, в результате чего атмосфера Венеры постепенно теряет воду. Экстраполяция такого процесса по скорости в прошлое планеты позволяет предположить, что когда-то в облачном слое могли существовать намного более благоприятные условия для обитания организмов при существенно более высокой концентрации водяных паров и не столь экстремальном значении pH. Поскольку процесс потери воды является очень медленным и, скорее всего, очень продолжительным в истории Венеры, то можно предположить, что изначально микробное сообщество могло развиваться в условиях либо нейтрального, либо слабощелочного pH среды. С течением времени происходила микробная сукцессия, в результате которой сформировалось экстремально ацидофильное сообщество. Такие организмы должны обладать эффективными биохимическими механизмами защиты от экстремальных факторов окружающей среды, которые могли возникнуть эволюционно под воздействием все возрастающего влияния негативных внешних физико-химических параметров и, прежде всего, низких значений pH и активности воды.

В отличие от значений pH, температурные параметры сильно меняются с высотой, но именно нижние слои на высоте 47–57 км считаются наиболее вероятными местами обитаемости организмов по совокупности различных факторов (Limaue и др., 2021). Именно в этом слое обнаруживается основная локализация неустановленного УФ-поглопителя (Vertaux и др., 1996), и уровень солнечной радиации, опасной для клеточных форм, су-

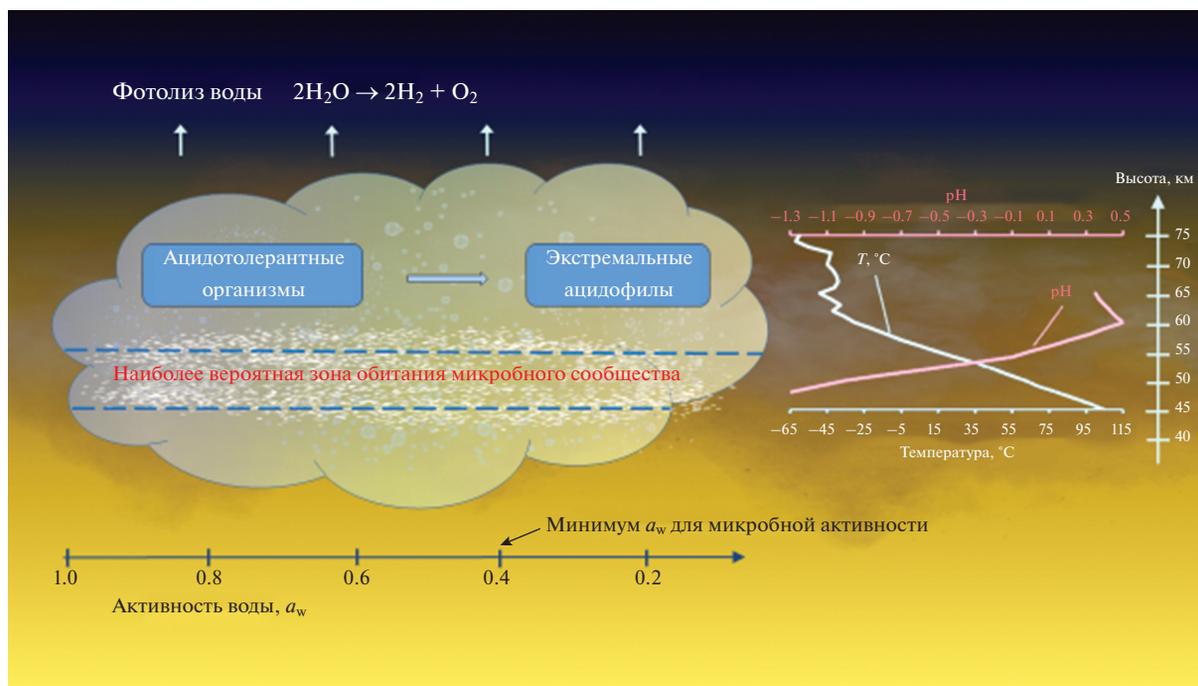


Рис. 3. Профили значений температуры и pH в облачном слое Венеры и сукцессия гипотетического микробного сообщества в условиях постепенной потери воды атмосферой планеты.

щественно снижен. Одновременно, температура в этом слое может достигать 60–70°C, что указывает на развитие преимущественно термофильных организмов.

Помимо благоприятных физико-химических параметров среды, важным условием устойчивости любого микробного сообщества является наличие соответствующей физической организации, обеспечивающей эффективность взаимодействия микроорганизмов между собой. Аэрозоли в облаках Венеры должны иметь достаточный объем и время существования, чтобы дать возможность развитию микробной системы, заключенной в них. При разрушении структуры аэрозоли высвобождающиеся микроорганизмы должны иметь возможность перейти в другую аэрозольную систему при сохранении их общей биомассы на определенном уровне.

Оригинальным решением проблемы устойчивого существования гипотетических микроорганизмов в венерианских аэрозолях является гипотеза циклического перехода микробных форм в споры в процессе их движения в нижние, более горячие облачные слои, разрушения аэрозолей и испарения воды с последующим перемещением легких спор вверх с конвекционными потоками, где они могут быть центрами конденсации с образованием новых постепенно растущих аэрозолей (Seager и др., 2021).

Необходимо отметить, что самые верхние холодные слои облаков также могут быть обитаемы

или служить, например, хранилищем неактивных или покоящихся микробных форм, которые могут время от времени возвращаться в более нагретые нижние слои и активировать свой метаболизм. Было установлено, что земные организмы могут выживать и оставаться жизнеспособными до температур -45°C (Clarke и др., 2013).

Альтернативной гипотезой физической организации среды возможного обитания таких гипотетических микроорганизмов, делающей главный акцент на важность системных микробных связей, является концепция образования воднокислотной пены. Такая пена должна иметь единый протяженный объем жидкой фазы, который позволяет микроорганизмам осуществлять эффективные трофические взаимодействия с обменом метаболитами и другими биологическими компонентами и, соответственно, повышает их шансы на выживание как микробного сообщества (Skladnev и др., 2021).

Таким образом, устойчивость микробной системы обеспечивается как механизмами биохимической адаптации индивидуальных микроорганизмов к условиям окружающей среды, так и организацией эффективного функционирования микробного сообщества как биологической системы (Kotsyurbenko и др., 2020). В последнем случае эффективность функционирования также существенно зависит от способности биосистемы использовать доступные ей энергетические ресурсы, что побуждает микроорганизмы активно

включаться в геохимические циклы различных элементов на планете, трансформируя их в биогеохимические циклы. Идеи о важнейшей биогеохимической роли жизни и ее глобальном планетарном проявлении высказывались В.И. Вернадским (Маров, 2013). В контексте проблемы поиска жизни на эту ее важную особенность как явления необходимо всегда обращать внимание и тщательно анализировать геохимическую ситуацию и термодинамически возможные энергодающие реакции в экосистеме, которые могли бы обеспечить организмам их существование.

Одними из преобладающих компонентов в атмосфере Венеры являются соединения серы, которые вместе с соединениями железа могут использоваться микроорганизмами для получения энергии в окислительно-восстановительных реакциях (Lima и др., 2018; Kotsyurbenko и др., 2021).

В земных экосистемах и сера, и железо вовлечены во множество биохимических реакций, осуществляемых микроорганизмами, наличие некоторых из таких реакций можно также предположить для системы венерианских облаков. Поскольку концентрация кислорода в облачном слое Венеры очень низка, то в качестве модельных микробных процессов там следует рассматривать анаэробные метаболические реакции. Соединения серы в таких реакциях могут принимать разнообразные химические формы с различной степенью окисления (+6, +4, +2, 0, -2), что увеличивает метаболическое многообразие потенциальных энергодающих окислительно-восстановительных реакций и роль серы как ключевого элемента в биогеохимических облачных циклах. Соединения серы могут участвовать и как акцепторы, и как доноры электронов. В последнем случае, в отсутствие O_2 , молекулами – окислителями могут быть соединения железа или азота. В табл. 3 приведены возможные акцепторы и доноры электронов в гипотетических биохимических реакциях в облачной экосистеме Венеры, а также известные микроорганизмы, которые способны осуществлять такие процессы в условиях высоких температур и экстремально низких pH (табл. 3). Для ряда процессов пока такие организмы не открыты. Помимо хемотрофии существует вероятность протекания фотосинтетических процессов, в которых в качестве доноров электронов могут выступать соединения серы и железа.

В качестве источника углерода венерианские организмы могут использовать CO_2 , который присутствует в избытке в атмосфере Венеры. Такой тип метаболизма называется хемо- или фотоавтототрофным и не требует органических соединений для протекания энергодающих реакций. Хемо- и фототрофы могут образовывать трофические взаимодействия, обмениваясь окисленными и восстановленными формами неорганических

соединений, необходимых для биохимических процессов получения энергии (рис. 4).

Очень важной особенностью для экосистемы венерианских облаков является возможность синтеза в таких реакциях соединений, компенсирующих до некоторой степени низкий pH среды, например, таких как NH_3 . В микронишах такой механизм компенсации может быть чрезвычайно необходим для создания более благоприятных условий для функционирования микроорганизмов.

Одновременно, спецификой гипотетической биосистемы венерианских облаков является ее полная изолированность как зоны обитания. Снизу находится высокотемпературная приземная атмосфера и сама раскаленная поверхность планеты, где никакие микроорганизмы земного типа не способны выживать, а сверху облаков при выходе в околопланетное космическое пространство температура быстро падает, достигая очень низких значений, при которых биологическая активность прекращается. Такая экосистемная обособленность совершенно не характерна для земного облачного слоя, в который происходит постоянный перенос микроорганизмов с поверхности (Amato и др., 2017; Delort и др., 2010; 2017). Однако, несмотря на биологическую изолированность, система облаков на Венере, по видимому, является весьма открытой в отношении обменных процессов вещества. Активные конвекционные процессы, сильные ветра и вулканизм должны приводить к постоянному взаимодействию поверхности и облачного слоя, что может быть чрезвычайно важно для тех же микроорганизмов в отношении пополнения их облачной экосистемы необходимыми химическими соединениями, важными для осуществляемых биохимических реакций. Не имея возможности участвовать в биогеохимической деятельности на поверхности планеты, венерианские микроорганизмы могут активно осуществлять такую деятельность в облачном слое, организуя так называемый аэрогеохимический тип жизнедеятельности. Такой способ существования не характерен для земных организмов, но на Венере он может быть единственно возможным из-за особенностей локализации зоны, пригодной для жизни.

ЗЕМНЫЕ ЭКСТРЕМАЛЬНЫЕ МЕСТА ОБИТАНИЯ КАК МОДЕЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ

Описание гипотетического микробного сообщества в облаках Венеры предполагает поиск модельных земных микробных систем или отдельных микроорганизмов, которые смогли бы выживать в столь экстремальных условиях. На Земле нет прямых аналогов венерианских облачных систем. Тем не менее существуют различные экстремальные места обитания микроорганизмов, которые можно в той или иной степени использовать как

Таблица 3. Гипотетические биохимические реакции как часть цикла элементов в облаках Венеры

	Доноры электронов	Акцепторы электронов	Земной организм
Хемолитоавтотрофия			
Реакции с соединениями серы			
	$H_2 \rightarrow H^+$	$SO_4^{2-} \rightarrow S^{2-}$	<i>Stygiolobus azoricus</i> ¹ <i>Acidianus infernus</i> ² <i>Acidianus brierleyi</i> ²
1	$H_2 \rightarrow H^+$	$S^0 \rightarrow S^{2-}$	
	$S^0 \rightarrow SO_4^{2-}$	$S^0 \rightarrow S^{2-}$	
3	$S^0 \rightarrow SO_4^{2-}$	$NO_3^- \rightarrow NH_4^+$	
3	$S^{2-} \rightarrow SO_4^{2-}$	$NO_3^- \rightarrow NH_4^+$	
Реакции с соединениями железа			
4	$H_2 \rightarrow H^+$	$Fe^{3+} \rightarrow Fe^{2+}$	<i>Acidithiobacillus ferrooxidans</i> ^{3,4,5} <i>Acidianus manzaensis</i> ⁶
	$S^0 \rightarrow S_2O_3^{2-}$	$Fe^{3+} \rightarrow Fe^{2+}$	
6	$S^0 \rightarrow SO_4^{2-}$	$Fe^{3+} \rightarrow Fe^{2+}$	<i>Acidithiobacillus ferrooxidans</i> ^{3,4,5}
6	$S^{2-} \rightarrow SO_4^{2-}$	$Fe^{3+} \rightarrow Fe^{2+}$	<i>Acidianus sulfidivorans</i> ⁷
6	$CO_2 \rightarrow HCOOH$	$Fe^{3+} \rightarrow Fe^{2+}$	<i>Acidithiobacillus ferrooxidans</i> ^{3,4,5}
7	$Fe^{2+} \rightarrow Fe^{3+}$	$NO_3^- \rightarrow N_2 (NO_2^-, N_2, N_2O)$	
Аноксигенный фотосинтез			
8	$S^{2-} \rightarrow S_2$	$CO_2 \rightarrow [CH_2O]$	
9	$Fe^{2+} \rightarrow Fe^{3+}$	$CO_2 \rightarrow [CH_2O]$	

¹ Segerer и др., (1991); ² Segerer и др., (1986); ³ Kelly, Wood (2000); ⁴ Ohmura и др., (2002); ⁵ Valdés и др., (2008); ⁶ Yoshida и др., (2006); ⁷ Plumb и др., (2007).

модельные при теоретическом анализе вероятности существования венерианских организмов. Список организмов, которые потенциально могли бы выжить в экстремальных условиях облачного слоя Венеры, включает анаэробные бактерии и архей, которые растут при повышенных температурах и низких pH и используют различные соединения серы и железа в энергодающих окислительно-восстановительных реакциях, а CO₂ — в качестве единственного источника углерода (табл. 2) (Kotsyurbenko и др., 2021). Все они были выделены из гидротермальных систем так называемой вторичной вулканической активности. К ним, в частности, принадлежат экосистемы кислых fumarol и sulfatar, которые представляют собой трещины и каналы, расположенные на дне или стенках кратеров неактивных или слабоактивных вулканов, выделяющие горячие, преимущественно сернистые газы (рис. 5). В целом, на земле существуют разнообразные виды геотермальных источников, как на поверхности, так и на морском дне, где сера и железо являются ключевыми элементами в высокотемпературных биогеохимических процессах.

Таким образом, гидротермальные системы различных видов можно определить как метаболические аналоги венерианской облачной микробной системы, особенно при ее формировании в условиях существенно большего количества воды в облаках. Соответственно, наиболее близкими земными аналогами современной экстремальной системы облачного слоя могут быть сильно кислые fumarol и sulfatar. Микробное разнообразие таких систем еще далеко не изучено, и можно ожидать выделения новых термоацидофильных микроорганизмов, дальнейшее изучение биохимических и метаболических свойств которых будет вкладом в развитие астробиологии Венеры.

Важной особенностью гипотетической микробной экосистемы Венеры является ее атмосферная локализация. Соответственно, микроорганизмы, присутствующие в земных облаках, могут являться экологической модельной системой, которую также необходимо принимать во внимание при анализе венерианских облаков в отношении их возможной обитаемости. В таких системах

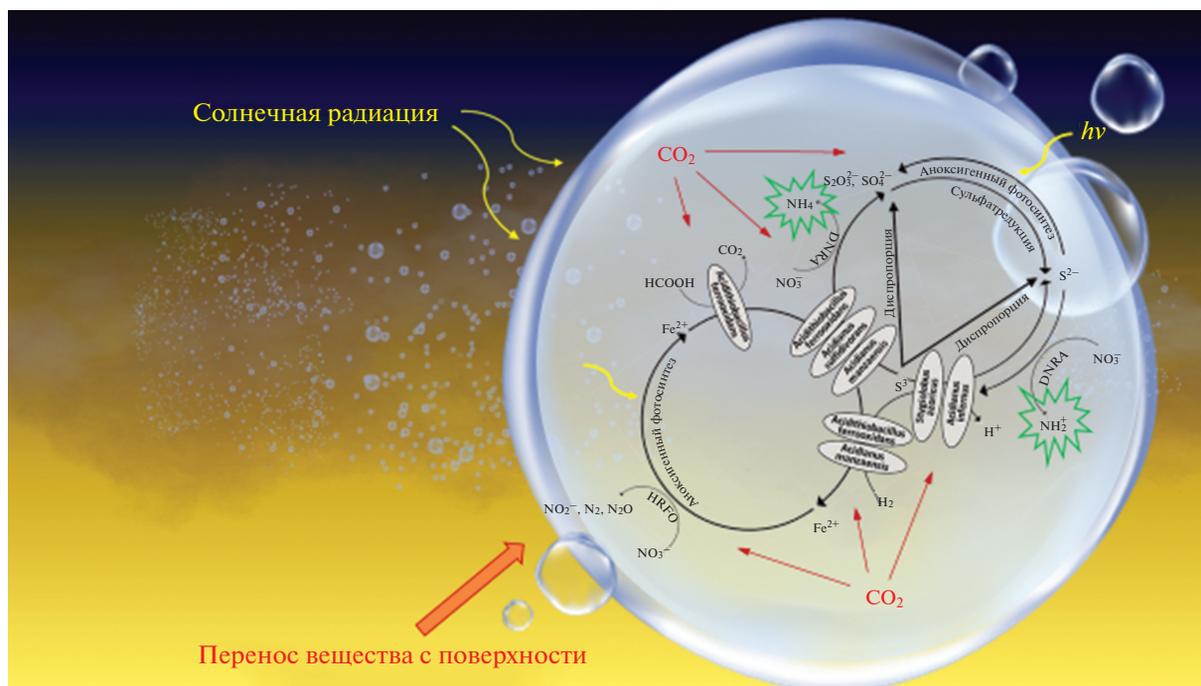


Рис. 4. Схема гипотетических микробных циклов в облачном слое Венеры, в котором центральную роль играют соединения серы и железа. Зеленым цветом обозначено образование компенсирующих низкие значения pH катионов NH_4^+ . Биосистема получает солнечную энергию из верхних слоев и вовлечена в обмен веществом с поверхностью планеты.

микроорганизмы подвергаются воздействию различных экстремальных факторов, главными из которых являются повышенная солнечная радиация, дефицит органического материала, периодическое высыхание и повышенное количество окислительных радикалов (последний фактор не актуален для восстановительной атмосферы Венеры) (Amato и др., 2017). Как уже отмечалось выше, принципиальным отличием микробной системы венерианского облачного слоя от микроорганизмов земных облаков является его жесткая изоляция от поверхности и невозможность его пополнения новой биомассой извне. К тому же его плотность, толщина и масса превышают земные аналоги во много раз.

МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ ОРГАНИЗМОВ К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ УСЛОВИЯМ ОБЛАЧНОГО СЛОЯ ВЕНЕРЫ

В экстремальных условиях в облачном слое Венеры потенциально способно выживать очень небольшое количество земных микроорганизмов, известных на настоящий момент. Основными лимитирующими факторами являются чрезвычайно низкие значения pH, рассчитанные для аэрозольных систем, и экстремально аридные условия близкие к пределу физиологических возможностей земных организмов. Существуют также оценки, по которым значения этих параметров

намного ниже, чем параметры в самых экстремальных земных экосистемах, в которых обнаружены микроорганизмы (Seager и др., 2021; Halls-worth и др., 2021). В таких условиях существование живых организмов возможно только при наличии у них соответствующих систем защиты от агрессивных факторов внешней среды, возможно еще более, эффективных, чем у земных экстремофилов, или благодаря существованию принципиально иной химии жизни, по отношению к которой суровые условия в облаках Венеры уже не являются столь экстремальными.

При стрессовых воздействиях в микробных клетках активируются процессы, направленные на сохранение гомеостаза и стабилизацию внутренней структуры. К ним, например, относятся синтез heat-shock протеинов и липидов клеточной мембраны более ригидной структуры, отвечающих за проницаемость веществ при повышении температуры, синтез веществ осмолитов и осмопротекторов, таких как трегалоза и бетаин при повышенной солености, активация протонной помпы для откачки избыточного количества H^+ при пониженных значениях pH или выделение в окружающую среду веществ, задерживающих молекулы воды, например, экзополисахаридов, в случае с процессом высыхания, повышающих гидрофильность клеточной поверхности (Amato и др., 2017; Vařtilingom и др., 2013). Одновременно происходит перестройка общего мета-

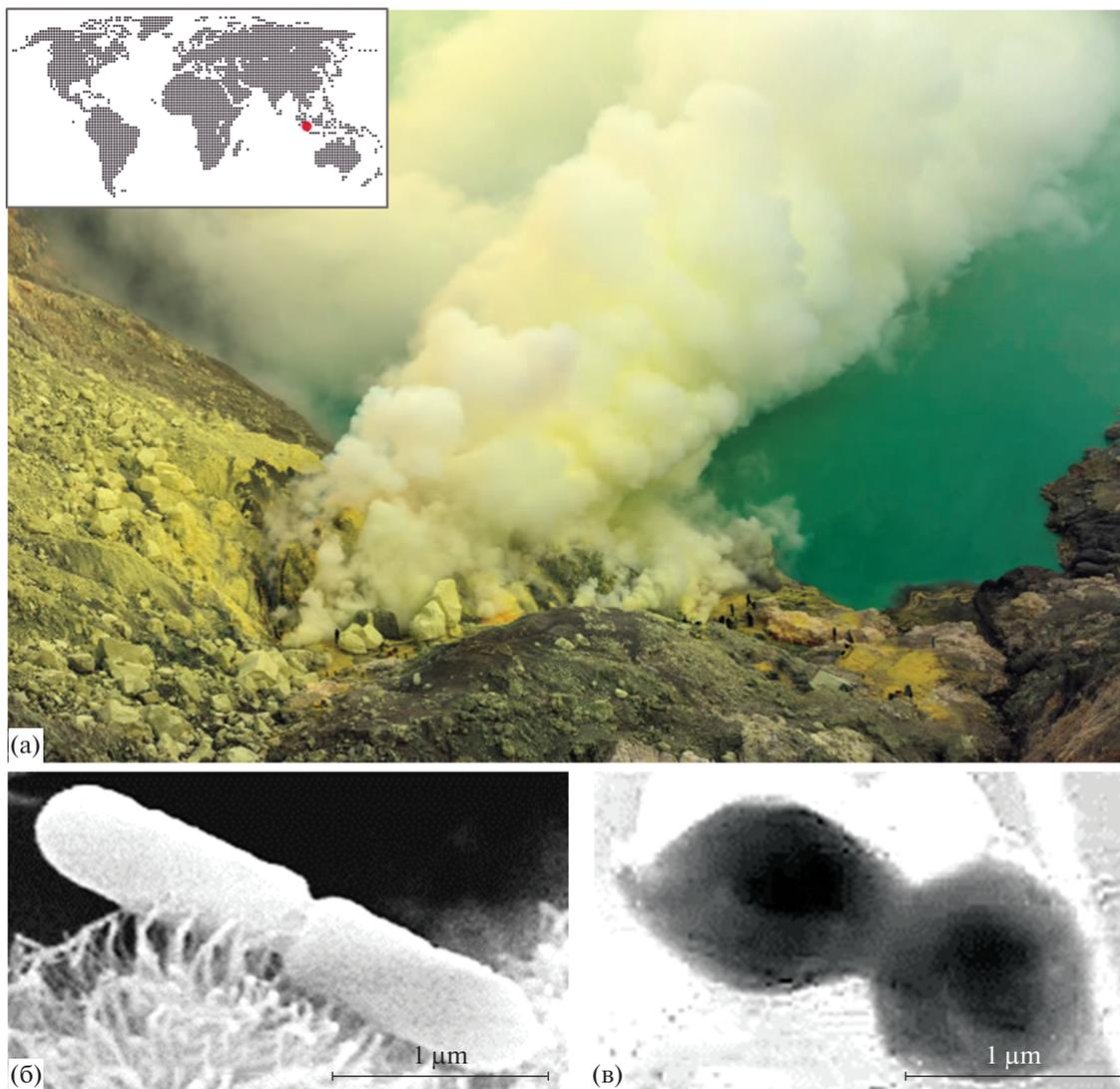


Рис. 5. Гидротермы и термоацидофильные организмы как модели для изучения гипотетической микробной системы облаков Венеры. а – горячая серная fumarола и самое большое экстремально кислое озеро в кальдере вулкана Кавах Иджен (Kawah Ijen) на острове Ява (Индонезия): pH 0.2–0.5. $T_{\text{газов}} = 170\text{–}240^\circ\text{C}$; б – протеобактерия *Acidithiobacillus ferrooxidans* (Valdés и др., 2008); в – кренархеота *Acidianus infernus* (Seeger и др., 1986). Источник фото (а) <https://geology.com/volcanoes/kawah-ijen/>.

близма в направлении наиболее экономного режима расходования энергии с процессов биосинтеза к процессам метаболического поддержания клеток. Работа механизмов защиты от стрессовых факторов требует дополнительной энергии, поэтому логично ожидать в экстремальных системах минимизации количества биомассы.

Активация всех биохимических процессов стрессовых ответов у микроорганизмов регулируются генетически (Gottesman, 2019). Поскольку в облаках Венеры усиление негативного влияния стрессовых факторов среды могло происходить очень медленно, то необходимая скорость эволюционных изменений в направлении формирования механизмов защиты не должна была лимити-

роваться временем. Более того, можно предположить, что сверхэкстремальные условия в системе венерианских облаков могли инициировать возникновение столь эффективных биохимических механизмов защиты у гипотетических микробных форм, которыми не обладает ни один земной организм.

В качестве предельного варианта концепции эволюционной адаптации можно привести гипотезу Bains (Bains и др., 2021), обосновывающую вероятность существования организмов в облаках Венеры, которые в качестве универсального растворителя используют не воду, а водно-серно-кислотный раствор. Для таких организмов предполагаемая жидкая фаза в аэрозолях будет рас-

смаиваться не как экстремальная экосистема, а как вполне благоприятная среда обитания. Очевидно, что в этом случае вся биохимия такой гипотетической микробной клетки должна быть существенно отличной от земной, и все основные биомолекулы должны сохранять устойчивость и активность в таком растворителе. Однако анализ положений такой гипотезы в настоящее время находится скорее в рамках органической химии, а не биологии.

В дополнение необходимо также отметить оригинальную гипотезу, предложенную российским ученым Ксанфомалити, которая допускает существование жизни на поверхности Венеры в другой органической форме, стабильной при высоких температурах (Ksanfomality и др., 2018; 2019). Синтез органических полимерных молекул сложной структуры может происходить при высоких температурах в ряде последовательных реакций с участием газообразных соединений, находящихся в атмосфере при каталитической функции различных оксидов металлов, присутствующих в грунте Венеры, с образованием в конечном итоге углеродно-азотных соединений графитовой структуры с триазиновыми мономерами (Snytnikov, 2019), которые могут являться основой экзотической формы жизни на Венере. Однако такая гипотетическая химия жизни детально не изучалась и может рассматриваться чисто умозрительно.

КОНЦЕПЦИИ ОБИТАЕМОСТИ С УЧЕТОМ СИСТЕМЫ ВЕНЕРИАНСКИХ ОБЛАКОВ

Несмотря на отсутствие на настоящий момент каких-либо доказательств существования микроорганизмов на Венере, различные научные идеи, обсуждаемые в рамках астробиологии Венеры, вносят существенный вклад в проблематику поиска жизни вне Земли.

Классическая концепция зоны обитаемости, определяемая по расстоянию от центральной звезды, в основу которой положены, прежде всего, приемлемые для организмов температурные условия и доступность энергии звезды, относится к жизни на поверхности планеты и в настоящее время должна быть существенно дополнена (Ананьева и др., 2020). Уже давно рассматривается возможное наличие биосистем в подледных океанах спутников Юпитера и прежде всего Европы и Энцелада, в которых она может, в частности, поддерживаться внутренней энергией этих небесных тел (Noack и др., 2016; Nimmo, Rappalardo, 2016; Shematovich, 2018). Гипотетическая облачная система Венеры представляет новый тип экосистемы, где существенным моментом для обеспечения энергией микробного сообщества может являться интенсивный обмен веществом между раскаленной поверхностью планеты и облаками.

Более того, высокие температуры на поверхности планеты создают в тоже время умеренные, вполне приемлемые для развития организмов земного типа, температурные условия на достаточно больших высотах. Таким образом, в современной концепции зон обитания, классический поверхностный тип жизни, который также включает подповерхностные, как часть верхнего слоя земной коры, и океанические (экзогидросферные) биосистемы, дополняется достаточно четко локализованными закрытыми системами, такими, как эндогидросферными и атмосферными (аэрогеохимическими), Последний тип, в пределах Солнечной системы, по-видимому, может быть характерным только для Венеры.

Обязательное выполнение четырех основных условий для возможного существования жизни — наличие воды, основных биогенных элементов, источника энергии и приемлемых физико-химических условий, может во многих случаях быть существенно дополнено оценкой биогеохимической активности гипотетических организмов на планете. Такая оценка может быть проведена на основе построения возможных геохимических циклов элементов на исследуемой планете и интеграцию в них гипотетических биологических организмов. Интеграция, в свою очередь, должна производиться на основании термодинамической эффективности возможных биогенных реакций, используемых микроорганизмами для получения энергии, а также с оценкой возможной трофической структуры гипотетического микробного сообщества и его физической организации на уровне микронивелей. Для такой подробной оценки существует достаточно большое количество накопленного материала при исследовании земных биосистем. Тем не менее любая внеземная система может иметь свои отличия от любых земных экосистем, особенности, которые необходимо принимать во внимание при проведении каких-либо экстраполяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние несколько лет астробиология Венеры развивалась стремительными темпами и преодолела путь, существенно более длинный, чем за все предыдущие десятилетия своего существования как научного направления.

Основными научными вопросами, вынесенными на обсуждение современными астробиологами в отношении обитаемости Венеры, являются: 1) принципиальная возможность для организмов земного типа выживать в условиях венерианского облачного слоя, 2) тип метаболизма, способного поддерживать гипотетические микробные системы в атмосфере Венеры и 3) поиск модельных микробных систем на Земле, изучение которых могло бы дать ответы на вопрос, как наиболее оп-

тимальным образом можно было бы подготовить астробиологическую научную программу по детектированию живых организмов в облаках Венеры в рамках будущих космических миссий к этой планете.

Если гипотетическая микробная система облачного слоя Венеры существует, то ее можно определить как совершенно новый тип биосистем, характеризующихся биологической изоляцией (локализацией в относительно узкой зоне обитания), но связанных с поверхностными и приповерхностными геохимическими процессами, что должно способствовать повышению устойчивости такой микробной системы, через ее активное включение в геохимические циклы элементов и извлечение энергии с использованием центральных доступных неорганических соединений в системе, к которым принадлежат соединения серы и железа. К факторам, повышающим устойчивость такой биосистемы, также относится соответствующая физическая организация в микрорайонах, в которой физические и химические параметры могут быть более благоприятными для развития микроорганизмов, чем условия во внешней среде. Важными факторами выживания для биологических организмов является наличие у них эффективных биохимических механизмов сопротивления стрессовым воздействиям факторов окружающей среды, которые могли сформироваться у венерианских организмов в течение длительной эволюции микробных сообществ в условиях постепенного ухудшения условий обитания, в частности, из-за потери атмосферной воды и существенного закисления облачной экосистемы.

Хемолитоавтотрофные организмы, активно включенные в аэрогеохимические циклы элементов на Венере и использующие неорганические соединения для получения энергии и CO_2 в качестве единственного источника углерода, могут быть преобладающими формами жизни в ее облачном слое. Одновременно, в системе облаков существуют также условия для осуществления аноксигенного фотосинтеза, где в качестве доноров электронов могут выступать те же ключевые неорганические соединения, в частности, соединения серы.

Наиболее близким метаболическим аналогом такой гипотетической системы являются кислые гидротермальные источники, локализованные в различных земных экосистемах вторичной вулканической активности. Именно из таких систем выделены микроорганизмы, которые, благодаря своим физиологическим характеристикам, вероятно, способны выживать в условиях облачного слоя Венеры. Более детальное исследование таких микроорганизмов необходимо, чтобы понять их адаптационные возможности и составить бо-

лее четкое представление о том, какие биомаркеры должны быть предметом поиска в облаках Венеры для прямого или косвенного доказательства биологической активности, включая разработку надежных методов их детектирования.

В целом, в современной астробиологии, существенно дополненной концепциями обитания в системе облачного слоя Венеры, формируется новое биогеохимическое направление, характеризующееся более детальным поиском, оценкой и расчетом условий возможного существования организмов земного типа во внеземных экосистемах. Такая оценка производится путем наложения метаболического и биохимического потенциала земных организмов на экстремальные условия на космических телах в Солнечной системе. Результатом такого наложения является поиск приемлемых зон обитания для земных организмов в рамках их земных пределов существования или разработка концепций возможной адаптации земных организмов к новым, запретным для них, физико-химическим условиям при анализе потенциала их молекулярно-генетического аппарата.

В рамках такого подхода вновь увеличивается значимость идеи Вернадского о биогеохимической деятельности жизни как ее фундаментального свойства и как явления планетарного масштаба.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева В.И., Тавров А.В., Петрова Е.В., Кораблев О.И.* Зоны обитаемости. От Солнечной системы к экзопланетам // Земля и Вселенная. 2020. № 3. С. 37–45. <https://doi.org/10.7868/S0044394820030044>
- Андрейчиков Б.М., Ахметшин И.К., Корчуганов Б.Н., Мухин Л.М., Огородников Б.И., Петрянов И.В., Скитович В.И.* Химический состав и структура облаков Венеры по результатам рентгенорадиометрических экспериментов, проведенных на спускаемых аппаратах АМС “Вега-1,-2” // Космич. исслед. 1987. Т. 25. С. 15.
- Коцюрбенко О.Р.* Есть ли жизнь... на Венере? // Земля и Вселенная. 2021. Т. 3. С. 6–20. <https://doi.org/10.7868/S0044394821030014>
- Маров М.Я.* Владимир Иванович Вернадский: учение о Биосфере и Астробиология // Ноосфера. 2013. № 3. С. 111–131.
- Мухин Л.М., Гельман Б.Г., Ламонов Н.И., Мельников В.В., Ненароков Д.Ф., Охотников Б.П., Ротин В.А., Хохлов В.Н.* Газохроматографический анализ химического состава атмосферы Венеры на спускаемых аппаратах АМС “Венера-13” и “Венера-14” // Космич. исслед. 1983. Т. 21. С. 225–230.
- Поршнев Н.В., Мухин Л.М., Гельман Б.Е., Ненароков Д.Ф., Ротин В.А., Дьячков А.В., Бондарев В.Б.* Газохроматографический анализ продуктов термических реакций аэрозоля облачного слоя Венеры на АМС “Вега-1” и “Вега-2” // Космич. исслед. 1987. Т. 25. С. 715–720.

- Тихов Г.А. Астроботаника. Алма-Ата: Академия наук Казахской ССР, 1949. 23 с.
- Amato P., Joly M., Besaury L., Oudart A., Taib N., Moné A.I., Deguillaume L., Delort A.-M., Debross D. Active microorganisms thrive among extremely diverse communities in cloud water // PLoS One. 2017. V. 12. № 8. id. e0182869.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182869
- Arrhenius S. The Destinies of stars. New York and London: The Knickerbocker Press, 1918.
- Bains W., Petkowski J.J., Sousa-Silva C., Seager S. New environmental model for thermodynamic ecology of biological phosphine production // Sci. Total Environment. 2019. V. 658. P. 521–536.
https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.086
- Bains W., Petkowski J.J., Zhan Z., Seager S. Evaluating alternatives to water as solvents for life: the example of sulfuric acid // Life. 2021. V. 11. id. 400.
https://doi.org/10.3390/life11050400
- Barker E.S. Detection of SO₂ in the UV spectrum of Venus // Geophys. Res. Lett. 1979. V. 6. P. 117–120.
- Bertaux J.-L., Widemann T., Hauchecorne A., Moroz V.I., Ekonomov A.P. VEGA 1 and VEGA 2 entry probes: an investigation of local UV absorption (220–400nm) in the atmosphere of Venus (SO₂ aerosols, cloud structure) // J. Geophys. Res.: Planets. 1996. V. 101. P. 12709–12745.
- Clarke A., Morris G.J., Fonseca F., Murray B.J., Acton E., Price H.C. A low temperature limit for life on Earth // PLoS One. 2013. V. 8. № 6. id. e66207.pone.0066207.
https://doi.org/10.1371/journal
- Cockell C.S. Life on Venus // Planet. and Space Sci. 1999. V. 47. P. 1487–1501.
- Cockell C.S., Bush T., Bryce C.S., Direito S., Fox-Powell M., Harrison P., Lammer H., Landenmark H., Martin-Torres J., Nicholson N., Noack L., O'Malley-James J., Payler S.J., Rushby A., Samuels T., Schwendner P., Wadsworth J., Zorzano M.P. Habitability: a review // Astrobiology. 2016. V. 16. P. 89–117.
- Cockell C.S., Higgins P.M., Johnstone A.A. Biologically available chemical energy in the temperate but uninhabitable Venusian cloud layer: What do we want to know? // Astrobiology. 2021. V. 21. № 10.
https://doi.org/10.1089/ast.2020.2280
- Delort A.-M., Vaïtilingom M., Amato P., Sancelme M., Parazols M., Mailhot G., Laj P., Deguillaume L. A short overview of the microbial population in clouds: Potential roles in atmospheric chemistry and nucleation processes // Atmos. Res. 2010. V. 98. P. 249–260.
- Delort A.-M., Vaïtilingom M., Joly M., Amato P., Wirgot N., Lallement A., Sancelme M., Deguillaume L. Clouds: a transient and stressing habitat for microorganisms // Microbial Ecology of Extreme Environments / Eds Chénard C., Lauro F.M. Cham, Switzerland: Springer Int. Publ. 2017. P. 215–245.
- Donahue T.M., Hodges R.R. Past and present water budget of Venus // J. Geophys. Res. 1992. V. 97. P. 6083–6091.
- Gottesman S. Trouble is coming: Signaling pathways that regulate general stress responses in bacteria // J. Biol. Chem. 2019. V. 294. № 31. P. 11685–11700. .
https://doi.org/10.1074/jbc.REV119.005593
- Greaves J.S., Richards A.M.S., Bains W., Rimmer P.B., Sagawa H., Clements D.L., Seager S., Petkowski J.J., Sousa-Silva C., Sukrit Ranjan S., Drabek-Maunders E., Fraser H.J., Cartwright A., Mueller-Wodarg I., Zhan Z., Friberg P., Coulson I., Lee E., Hoge J. Phosphine gas in the cloud decks of Venus // Nature Astronomy. 2020. V. 5, № 7. P. 655–664.
https://doi.org/10.1038/s41550-020-1174-4
- Grinspoon D.H. Venus Revealed: A New Look Below the Clouds of Our Mysterious Twin Planet. MA: Addison Wesley, Reading, 1997. 355 p.
- Grinspoon D.H., Bullock M.A. Astrobiology and Venus exploration // Exploring Venus as a Terrestrial Planet / Eds Esposito L.W., Stofan E.R., Cravens T.E. New York: John Wiley & Sons, 2007. V. 176. P. 191–206.
- Hallsworth J.E., Koop T., Dallas T.D., Zorzano M.-P., Burkhardt J., Golyshina O.V., Martín-Torres J., Dymond M.K., Ball P., McKay C.P. Water activity in Venus's uninhabitable clouds and other planetary atmospheres // Nature Astronomy. 2021. V. 5. P. 665–675.
https://doi.org/10.1038/s41550-021-01391-3
- Izenberg N.R., Gentry D.M., Smith D.J., Gilmore M.S., Grinspoon D.H., Bullock M.A., Boston P.J., Słowik G.P. The Venus life equation // Astrobiology. 2021. V. 21. № 10.
https://doi.org/10.1089/ast.2020.2326
- Kelly D.P., Wood A.P. Reclassification of some species of *Thiobacillus* to the newly designated genera *Acidithiobacillus* gen. nov., *Halothiobacillus* gen. nov. and *Thermithiobacillus* gen. nov // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2000. V. 50. P. 511–516.
- Kotsyurbenko O.R., Glagolev M.V., Sabrekov A.F., Terentjeva I.E. Systems approach to the study of microbial methanogenesis in West-Siberian wetlands // Environ. Dyn. Glob. Clim. Chang. 2020. V. 11. № 1. P. 54–68.
- Kotsyurbenko O.R., Cordova Jr J.A., Belov A.A., Cheptsov V.S., Khrunyk J., Kölbl D., Kryuchkova M.O., Milojevic T., Mogul R., Sasaki S., Słowik G.P., Snytnikov V., Vorobyova E.A. Exobiology of Venus clouds: New insights into habitability through terrestrial models and methods of detection // Astrobiology. 2021. V. 21. № 10. P. 1186–1205
https://doi.org/10.1089/ast.2020.2296
- Krasnopolsky V.A. Chemical composition of Venus atmosphere and clouds: Some unsolved problems // Planet. and Space Sci. 2006. V. 54. P. 1352–1359.
- Ksanfomality L.V., Selivanov A.S., Gektin Yu.M. Signs of hypothetical flora and fauna of the planet Venus: Returning to archive of the old TV-experiments // Int. J. Opt. Photonic Eng. 2018. id. 3:007.
- Ksanfomality L.V., Zelenyi L.M., Parmon V.N., Snytnikov V.N. Hypothetical signs of life on Venus: Revising results of 1975–1982 TV experiments // Phys. Usp. 2019. V. 62. P. 378–404.
https://doi.org/10.3367/UFNe.2018.12.038507
- Limaye S.S., Mogul R., Smith D.J., Ansari A.H., Słowik G.P., Vaishampayan P. Venus' spectral signatures and the potential for life in the clouds // Astrobiology. 2018. V. 18. P. 1181–1198.
- Limaye S.S., Mogul R., Baines K.H., Bullock M.A., Cockell C., Cutts J.A., Gentry D.M., Grinspoon D.H., Head J.W., Jessup K.-L., Kompanichenko V., Lee Y.J., Mathies R., Milojevic T., Pertzborn R.A., Rothschild L., Sasaki S., Schulze-Makuch D., Smith D.J., Way M.J. Venus, an as-

- trobiology target // *Astrobiology*. 2021. V. 21. № 10. P. 1163–1185.
<https://doi.org/10.1089/ast.2020.2268>
- Milojevic T., Treiman A.H., Limaye S.S. Phosphorus in the clouds of Venus: Potential for bioavailability // *Astrobiology*. 2021. V. 21. № 10.
<https://doi.org/10.1089/ast.2020.2267>
- Mogul R., Limaye S.S., Lee Y.J., Pasillas M. Potential for phototrophy in Venus' clouds // *Astrobiology*. 2021a. V. 21. № 10. P. 1237–1249.
<https://doi.org/10.1089/ast.2021.0032>
- Mogul R., Limaye S.S., Way M.J., Cordova J.A. Venus' mass spectra show signs of disequilibria in the middle clouds // *Geophys. Res. Lett.* 2021b. V. 48. № 7. id. e2020GL091327.
<https://doi.org/10.1029/2020GL091327>
- Morowitz H., Sagan C. Life in the clouds of Venus? // *Nature*. 1967. V. 215. № 5107. P. 1259–1260.
<https://doi.org/10.1038/2151259a0>
- Noack L., Höning D., Rivoldini A., Heistracher C., Zimov N., Journaux B., Lammer H., Van Hoolst T., Bredehöft J.H. Water-rich planets: How habitable is a water layer deeper than on Earth? // *Icarus*. 2016. V. 277. P. 215–236.
<https://doi.org/10.1016/j.icarus.2016.05.009>
- Nimmo F., Pappalardo R.T. Ocean worlds in the outer Solar system // *J. Geophys. Res.: Planets*. 2016. V. 121. P. 1378–1399.
<https://doi.org/10.1002/2016JE005081>
- Ohmura N., Sasaki K., Matsumoto N., Saiki H. Anaerobic respiration using Fe^{3+} , S^0 , and H_2 in the chemolithoautotrophic bacterium *Acidithiobacillus ferrooxidans* // *J. Bacteriol.* 2002. V. 184. P. 2081–2087.
- Oyama V.I., Carle G.C., Woeller F., Pollack J.B., Reynolds R.T., Craig R.A. Pioneer Venus gas chromatography of the lower atmosphere of Venus // *J. Geophys. Res.: Space Phys.* 1980. V. 85. P. 7891–7902.
- Pérez-Hoyos S., Sánchez-Lavega A., García-Muñoz A., Irwin P.G.J., Peralta J., Holsclaw G., McClintock W.M., Sanz-Requena J.F. Venus upper clouds and the UV absorber from MESSENGER/MASCS observations // *J. Geophys. Res.: Planets*. 2018. V. 123. № 1. P. 145–162.
<https://doi.org/10.1002/2017JE005406>
- Plumb J.J., Haddad C.M., Gibson J.A.E., Franzmann P.D. *Acidianus sulfidivorans* sp. nov., an extremely acidophilic, thermophilic archaeon isolated from a solfatara on Lihir Island, Papua New Guinea, and emendation of the genus description // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2007. V. 57. P. 1418–1423.
<https://doi.org/10.1099/ijs.0.64846-0>
- Proctor R.A. Other Worlds Than Ours: The Plurality of Worlds Studied Under the Light of Recent Scientific Researches. New York: J.A. Hill and Co., 1870. 74 p.
- Schulze-Makuch D., Grinspoon D.H., Abbas O., Irwin L.N., Bullock M.A. A sulfur-based survival strategy for putative phototrophic life in the venusian atmosphere // *Astrobiology*. 2004. V. 4. P. 11–18.
- Seager S., Petkowski J.J., Gao P., Bains W., Bryan N.C., Ranjan S., Greaves J. The Venusian lower atmosphere haze as a depot for desiccated microbial life: A proposed life cycle for persistence of the Venusian aerial biosphere // *Astrobiology*. 2021. V. 21. № 2. id. 2244 (18 p.).
<https://doi.org/10.1089/ast.2020.2244>
- Segeer A.H., Neuner A., Kristjansson J.K., Stetter K.O. *Acidianus infernus* gen. nov., sp. nov., and *Acidianus brierleyi* comb. nov.: facultatively aerobic, extremely acidophilic thermophilic sulfur-metabolizing archaeobacterial // *Int. J. Syst. Bacteriol.* 1986. V. 36. P. 559–564.
- Segeer A.H., Trincone A., Gahrz M., Stetter K.O. *Stygiolobus azoricus* gen. nov., sp. nov. represents a novel genus of anaerobic, extremely thermoacidophilic archaeobacteria of the order *Sulfolobales* // *Int. J. Syst. Bacteriol.* 1991. V. 41. P. 495–501.
- Shematovich V.I. Ocean worlds in the outer regions of the Solar System (review) // *Sol. Syst. Res.* 2018. V. 52. № 5. P. 371–381.
<https://doi.org/10.1134/S0038094618050076>
- Skladnev D.A., Karlov S.P., Khrunyk Y.Y., Kotsyurbenko O.R. Water–sulfuric acid foam as a possible habitat for hypothetical microbial community in the cloud layer of Venus // *MDPI Life*. 2021. V. 11. id. 1034.
<https://doi.org/10.3390/life11101034>
- Snytnikov V.N. Chemical base of hypothetical life on Venus // Venera-D Landing Sites Selection and Cloud Layer Habitability Workshop. 2–5 October, Space Research Institute, Moscow, Russia. 2019. <http://venera-d.cosmos.ru/uploads/media/7>.
- Surkov Y.A., Kirnozov F.F., Glazov V.N., Dunchenko A.G., Arashkevich V.V. Aerosols in the clouds on Venus: preliminary Venera-14 data // *Pis'ma Astron. Zh.* 1982. V. 8. P. 700–704.
- Vaitilingom M., Deguillaume L, Vinatier V, Sancelme M., Amato P., Chaumerliac N., Delort A.-N. Potential impact of microbial activity on the oxidant capacity and organic carbon budget in clouds // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2013. V. 110. P. 559–564.
- Valdés J., Pedroso I., Quatrini R., Dodson R.J., Tettelin H., Blake R., Eisen J.A., Holmes D.S. *Acidithiobacillus ferrooxidans* metabolism: From genome sequence to industrial applications // *BMC Genomics*. 2008. V. 9. id. 597.
<https://doi.org/10.1186/1471-2164-9-597>
- Vinogradov A.P., Surkov U.A., Florensky C.P. The chemical composition of the Venus atmosphere based on the data of the interplanetary station Venera 4 // *J. Atmos. Sci.* 1968. V. 25. P. 535–536.
- Yoshida N., Nakasato M., Ohmura N., Ando A., Saiki H., Ishii M., Igarashi Y. *Acidianus manzaensis* sp. nov., a novel thermoacidophilic archaeon growing autotrophically by the oxidation of H_2 with the reduction of Fe^{3+} // *Curr. Microbiol.* 2006. V. 53. P. 406–411.
- Zasova L.V., Krasnopolsky V.A., Moroz V.I. Vertical distribution of SO_2 in upper cloud layer of Venus and origin of UV absorption // *Adv. Space Res.* 1981. V. 1. P. 13–16.