

Эволюция биосферы
с древнейших времен
до наших дней



К 85-летию Г.А. Заварзина



Георгий Александрович Заварзин
28.01.1933–06.09.2011

ISBN 978-5-903825-45-5

УДК 562/569

Эволюция биосферы с древнейших времен до наших дней. К 85-летию Г.А. Заварзина.

Отв. ред. Л.М. Мельникова, С.В. Рожнов.

Серия «Гео-биологические процессы в прошлом».

Москва, ПИН РАН, 2019. 294 с. (71 ил., 13 текст. табл., 3 фототабл.).

<http://www.paleo.ru/institute/publications/geo/>

ISBN 978-5-903825-45-5

Редакционный совет серии:

академик А.Ю. Розанов (ПИН РАН, Москва)

академик Н.Л. Добрецов (ИГМ СО РАН, Новосибирск)

академик Н.А. Колчанов (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск)

академик РАН А.В. Лопатин (ПИН РАН, Москва)

д.б.н. Н.Д. Озернюк (ИБР РАН, Москва)

д.б.н. Н.В. Пименов (ИНМИ РАН, Москва)

д.б.н. А.Г. Пономаренко (ПИН РАН, Москва)

академик РАН С.В. Рожнов (ПИН РАН, Москва)

Ответственные редакторы Л.М. Мельникова, С.В. Рожнов



© Коллектив авторов

© ПИН РАН, 2019

© А.А. Ермаков (обложка)

Гео-биологические системы в прошлом

Программа Президиума РАН
«Эволюция органического мира и планетарных процессов»

Научный совет по проблемам палеобиологии и эволюции органического мира
Научный совет по биологии развития
Научно-образовательный центр ПИН РАН

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ С ДРЕВНЕЙШИХ ВРЕМЕН ДО НАШИХ ДНЕЙ

К 85-ЛЕТИЮ Г.А. ЗАВАРЗИНА

Москва
ПИН РАН
2019

CONTENT

| | |
|--|-----|
| Preface. <i>S.V. Rozhnov</i> | 6 |
| <i>V.N. Kudryarov</i> . Soil respiration and carbon dioxide absorption during photosynthesis in terrestrial ecosystems of Russia | 8 |
| <i>S.V. Shestakov, E.A. Karbysheva</i> . On discrete origin of archaea and bacteria | 25 |
| <i>M.A. Fedonkin</i> . Two records of early life: experience of reading and comparison | 36 |
| <i>V.A. Mukhin, D.K. Diyarova, P.Yu. Voronin, V.I.V. Kuznetsov</i> . Biodiversity and CO ₂ -emission activity of wood-decaying fungi (Basidiomycota, Agaricomycetes) | 48 |
| <i>A.I. Antoshkina, Ye.A. Zhegallo, S.I. Isaenko</i> . Microbial organomineralization in the carbonate ooids | 61 |
| <i>M.M. Astafieva, L.V. Zaitseva</i> . To the question about bacterial transformation of Kursk Magnetic anomaly sierites | 79 |
| <i>E.A. Zhegallo</i> . Biogenic contaminations and mineral pseudo-biogenic structures in earth rocks and astromaterials | 88 |
| <i>S.V. Rozhnov, N.G. Solomonov</i> . Traces of oxygen bubbles in the Cambrian cyanobacterial mat of Siberia and their similarity with the Ediacaran Arkarua | 98 |
| <i>A.V. Pakhnevich, L.V. Zaytseva, O.S. Samylina, S.E. Kichanov</i> . The scopes of the study of stromatolites when sharing methods of tomography, scanning electron microscopy and z-ray microanalysis | 106 |
| <i>I.V. Kovalev, N.O. Kovaleva</i> . Biomarkers as indicators of paleoenvironmental | 121 |
| <i>A.A. Belov, V.S. Cheptsov, E.A. Vorobyova, N.A. Manucharova</i> . Resistance of bacteria isolated from cryo-arid soils to the physico-chemical stress factors | 136 |
| <i>D.A. Lopatina, O.G. Zanina</i> . Palynological analysis of palaeosoils from sections of the Kolyma Lowland | 151 |
| <i>J.J. Berestovskaya, N.V. Pimenov, L.V. Vasilyeva</i> . Bacterial diversity of the soil of the polar tundra of Russia | 160 |
| <i>A.M. Semenov, D.A. Đukić</i> . Microbial communities in processes of formation of the soil and in health of soil | 171 |
| <i>A.V. Borisov, A.O. Alekseev, T.S. Demkina, M.V. El'tsov, P.I. Kalinin, T.V. Alekseeva, T.V. Khomutova</i> . Main stages of the evolution of soils in the Eastern Europe steppe zone in connection with Holocene climate changes | 190 |
| <i>N.O. Kovaleva</i> . Age and evolution of Eurasia mountain soils | 206 |
| | 223 |
| <i>N.G. Sergeeva, L.L. Smyrnova</i> . Unknown morphotypes in the hydrogen sulfide bottom sediments zone of the Black Sea: diversity, hypotheses of origin | 234 |
| <i>A.N. Ostrovskiy</i> . The future of shallow coral reefs | 243 |
| <i>L.E. Petrovskaya, K.A. Novototskaya-Vlasova, M.V. Kryukova, E.V. Spirina, E.M. Rivkin</i> . Biotechnological potential of permafrost | 252 |
| <i>S. Bulat, E. Rudaya, M. Karpunina, D. Symbatyan, D. Marie, E. François, A. Bonin, J.M.F. Martins</i> . Aeolian cyanobacteria in ultimate glaciation Greenland ice core NEEEM as a proxy of paleoclimatic events of global dust transfer | 263 |
| <i>I.A. Krichtafovitch</i> . The biosphere as a supercomputer, self-directed evolution | 287 |

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|---|-----|
| Предисловие. <i>С.В. Рожнов</i> | 6 |
| <i>В.Н. Кудеяров</i> . Почвенное дыхание и поглощение углекислоты при фотосинтезе в наземных экосистемах России | 8 |
| <i>С.В. Шестаков, Е.А. Карбышева</i> . О дискретном происхождении архей и бактерий | 25 |
| <i>М.А. Федонкин</i> . Две летописи ранней жизни: опыт прочтения и сравнения | 36 |
| <i>В.А. Мухин, Д.К. Дярова, П.Ю. Воронин, Вл.В. Кузнецов</i> . Биоразнообразие и CO ₂ -эмиссионная активность дереворазрушающих грибов (Basidiomycota, Agaricomycetes) | 48 |
| <i>А.И. Антошкина, Е.А. Жегалло, С.И. Исаенко</i> . Микробная органоминерализация в карбонатных ооидах | 61 |
| <i>М.М. Астафьева, Л.В. Зайцева</i> . К вопросу о бактериальном преобразовании сидеритов Курско-Магнитной аномалии | 79 |
| <i>Е.А. Жегалло</i> . Биогенные контаминации и минеральные псевдобιοгенные образования в земных горных породах и астроматериалах | 88 |
| <i>С.В. Рожнов</i> . Следы кислородных пузырей в кембрийском цианобактериальном мате Сибири и их сходство с эдиакарскими <i>Arkaria</i> | 98 |
| <i>А.В. Пахневич, Л.В. Зайцева, О.С. Самылина, С.Е. Кичанов</i> . Возможности изучения строматолитов при совместном использовании методов томографии, сканирующей электронной микроскопии и рентгеноспектрального микроанализа | 106 |
| <i>И.В. Ковалев, Н.О. Ковалева</i> . Биомаркеры как индикаторы палеосреды | 121 |
| <i>А.А. Белов, В.С. Чепцов, Е.А. Воробьева, Н.А. Манучарова</i> . Устойчивость бактерий из криоаридных грунтов к физико-химическому стрессу | 136 |
| <i>Д.А. Лопатина, О.Г. Занина</i> . Палинологический анализ погребенных почв из разрезов Колымской низменности | 151 |
| <i>Ю.Ю. Берестовская, Н.В. Пименов, Л.В. Васильева</i> . Микробные сообщества сезонно-талых горизонтов почвы тундры России | 160 |
| <i>А.М. Семенов, Д.А. Джукич</i> . Микробные сообщества в почвообразовательных процессах и здоровье почвы | 171 |
| <i>А.В. Борисов, А.О. Алексеев, Т.С. Демкина, М.В. Ельцов, П.И. Калинин, Т.В. Алексеева, Т.Э. Хомутова</i> . Основные этапы эволюции почв степной зоны Восточной Европы в связи с динамикой климата в голоцене | 190 |
| <i>Н.О. Ковалева</i> . Возраст и эволюция горных почв Евразии | 206 |
| <i>Р.В. Горбунов, Е.И. Ергина</i> . Геоинформационное моделирование скоростей почвообразования зональных почв Крымского полуострова | 223 |
| <i>Н.Г. Сергеева, Л.Л. Смирнова</i> . Неизвестные морфотипы в донных осадках сероводородной зоны Черного моря: разнообразие, гипотезы их происхождения | 234 |
| <i>А.Н. Островский</i> . Будущее мелководных коралловых экосистем | 243 |
| <i>Л.Е. Петровская, К.А. Новотоцкая-Власова, М.В. Крюкова, Е.В. Спирина, Е.М. Ривкина</i> . Биотехнологический потенциал вечной мерзлоты | 252 |
| <i>С.А. Булат, Е.С. Рудая, М.Н. Карпунина, Д.А. Сумбатян, Д. Мари, Е. Француз, А. Бонин, Ж.М.Ф. Мартан</i> . Цианобактерии в Гренландском льду керна НЕЕМ последнего периода оледенения как индикаторы палеоклиматических событий глобального переноса пыли | 263 |
| <i>И.А. Криштафович</i> . Биосфера как суперкомпьютер, направляющий эволюционные процессы | 287 |

ПРЕДИСЛОВИЕ

Этот сборник, опубликованный в серии «Гео-биологические процессы в прошлом», объединяет материалы конференции «Эволюция биосферы с древнейших времен до наших дней», посвященной Георгию Александровичу Заварзину, которому в 2018 году должно было бы исполниться 85 лет. Знаменательно, что эта серия сборников была инициирована Г.А. Заварзиным для публикации материалов конференций и предназначена для широкого круга молодых ученых, аспирантов и студентов. Поэтому стиль изложения материалов в этих сборниках достаточно популярный и понятный для широкого круга ученых. Для более узких специалистов материалы этой конференции подготовлены для специального выпуска Палеонтологического журнала на английском языке. Конференция проходила в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка, с многими сотрудниками которого Георгия Александровича связывали тесные рабочие отношения.

Тематика конференции и ее материалов, опубликованных в этом сборнике, отражает лишь несколько аспектов его многогранной научной деятельности.

Среди них один из самых важных – это баланс углерода в биосфере, на организацию и разработку которого Георгий Александрович потратил много сил и времени. Об этой проблеме и о связанной с ней деятельности Заварзина подробно написал В. Н. Кудеяров в открывающей сборник статье. Круговорот углерода тесно связан с почвами и много докладов было сделано о проблемах изучения почв, как современных, так и ископаемых. Рифовая экосистема также привлекала внимание Георгия Александровича с этой точки зрения. О современном состоянии коралловых рифов рассказывает статья профессора А. Н. Островского из Санкт-Петербурга. Биосферные направления мерзлотоведения и бактериальной палеонтологии не были обделены вниманием Георгия Александровича и поэтому тоже широко отражены в статьях сборника.

Доклады были с благодарностью посвящены Георгию Александровичу его учениками и коллегами, потому что он оказал большое методо-

логическое влияние на развитие многих аспектов рассматриваемых проблем. Это влияние было основано на огромном опыте работы в области природоведческой микробиологии и желании им поделиться, на глубоком интересе ко всем проблемам, с которыми он сталкивался, и к людям, которые этим занимались. Он заражал учеников и коллег своим искренним интересом ко всему, обычному и необычному, большому и маленькому в любимой науке, и благодаря своим глубоким знаниям и широкому подходу побуждал видеть за любой частной исследовательской задачей глубокие биосферные проблемы. Георгий Александрович, обладая уникальным чувством масштаба процессов, умел соединить вместе очень разные процессы в единый биосферный круговорот вещества и энергии. Он активно прививал такой подход окружающим его исследователям своим примером в исследовательской работе, выступлениями и лекциями на конференциях и книгами. И это очень важно в наше время односторонних узкоспециализированных подходов к состоянию биосферы и ее изменениям.

Микробиологи могли бы многое добавить о его более узких, но не менее значимых, микробиологических исследованиях. Но я лишь здесь отмечу его небольшую книжку о комбинаторной модели систематики бактерий, которая недавно была переиздана. Уже давно, как говорил мне Георгий Александрович, система бактерий стала совсем другой. Но этот комбинаторный подход, изучение и заполнение пространства логических возможностей, поставивший во главу угла не эволюционно-морфологический, а эколого-функциональный биогеохимический подход к возможностям существования бактерий в биосфере, оказался очень продуктивным и повлиял на широкий круг исследователей, а не только на микробиологов.

Особенно хочется отметить организационный талант Георгия Александровича. Он находил ученых по сходной проблематике в самых разных уголках Советского Союза, России и увлекал их своими идеями, помогал им вписать частные конкретные исследования в общий поток проблем изучения биосферы и тем самым помогал поднимать науку даже в весьма удаленных уголках нашей страны на высокий современный уровень.

С.В. Рожнов

УДК 631.417.2

ПОЧВЕННОЕ ДЫХАНИЕ И ПОГЛОЩЕНИЕ УГЛЕКИСЛОТЫ ПРИ ФОТОСИНТЕЗЕ В НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ РОССИИ

В.Н. Кудеяров

*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН
г. Пушкино, Московская область
vnikolaevich2001@mail.ru*

Инициированные академиком Г.А. Заварзиным целенаправленные исследования баланса углерода оказали стимулирующее влияние на дальнейшие работы по детальным оценкам отдельных составляющих углеродного баланса на территории России. Впервые оценка баланса углерода на территории России была получена в результате исследований по выполнению проекта Государственной научно-технической программы (ГНТП-18) под руководством акад. Г.А. Заварзина. В дальнейших исследованиях как отечественных коллективов, так и международных был показан широкий разброс в оценках экосистемного стока CO_2 , преимущественно связанный с использованием различных методов оценки резервуаров, источников и стоков парниковых газов.

ВВЕДЕНИЕ

К началу 90-х годов прошлого века в мире пришло осознание, что изменение состава атмосферы является наиболее грозной глобальной экологической катастрофой, прежде всего, заключающейся в изменении климата и окружающей среды. Основной причиной климатических изменений считают нарастание парникового эффекта, связанного с увеличением в атмосфере концентрации парниковых газов (CO_2 , CH_4 , N_2O и др.). Глобальная концентрация CO_2 в атмосфере Земли увеличилась с ~ 277 млн $^{-1}$ в 1750 г. до 400 млн $^{-1}$ в 2015 (на 43%) (Le Quéré et al., 2016).

«Начиная с 1992 г. и принятия рамочной конвенции по климату (Рио-де-Жанейро), внимание было сосредоточено на углеродном балансе стран...

необходимости предпринять действия даже при неполной убежденности в справедливости и обоснованности опасений. При этом основное внимание уделялось углеродному балансу и антропогенной эмиссии парниковых газов» (Г.А. Заварзин. Вступление. Круговорот углерода на территории России. М. 1999.)

Г.А. Заварзин был координатором работ Направления «Воздействие изменений климата на биосферу» Программы ГНТП «Глобальные изменения природной среды и климата», начатой в начале девяностых годов прошлого века и возглавляемой вице-президентом РАН акад. Н.П. Лаверовым, когда появилась необходимость для Российской Федерации составить представление о природных процессах в своих новых границах. В этой междисциплинарной работе участвовал ряд институтов преимущественно ОБН РАН и МГУ им. М.В. Ломоносова, в числе которых были ИФР им. К.А. Тимирязева (акад. А.Т. Мокроносов – первичная продукция фотосинтеза, ЦЭПЛ (акад. А.С. Исаев – продукция лесов), факультет почвоведения МГУ (проф. Д.С. Орлов – резервуары гумуса), Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (проф. Кудеяров – дыхание почв), Институт лесоведения РАН (акад. С.Э. Вомперский – торфообразование) и другие участники.

В глобальном масштабе промышленная эмиссия углекислого газа в абсолютном выражении в 2015 г. достигла 10.1 Гт С (Le Quéré et al., 2016), что составляет 5% от общей эмиссии CO₂ на планете, на фоне относительно постоянной природной эмиссии CO₂ океаном (около 80 Гт С/год) и наземными экосистемами планеты в сумме 120 Гт С/год (Sitch et al., 2015).

Не весь эмитированный углекислый газ техногенного происхождения остается в атмосфере. Так, в 60-х годах прошлого века в атмосфере оставалось лишь 40% от всей промышленной эмиссии CO₂, а в последнее десятилетие – 45% (Le Quéré et al., 2012).

Климатическое Соглашение, принятое на Всемирной конференции по климату ООН в Париже (ноябрь 2015 г.), обязывает страны, подписавшие Соглашение, ограничивать и снижать выбросы парниковых газов до таких пределов, которые позволят удержать глобальное потепление к 2100 г. на уровне около 3 °С относительно доиндустриального уровня (диапазон 2.7–3.3 °С). Соглашение предусматривает конкретные обязательства стран по обеспечению сокращения выбросов парниковых газов.

В этой связи региональные оценки балансов углерода имеют не только научное, но и важное экономико-политическое значение, поскольку предназначены для использования в качестве инструментов для определения меры ответственности различных государств за эмиссии парниковых газов – основного фактора изменения климата.

Однако в Парижском Соглашении, так же как и в Киотском Протоколе (КП), на наш взгляд, имеются недостатки, которые не отвечают националь-

ным интересам России. На территории России имеются значительные площади так называемых «неуправляемых» наземных экосистем. Это могут быть территории, поросшие древесной и травянистой растительностью, кустарниками, заболоченные земли и др. Эти земли не являются безжизненными пустынями, а имеют растительный покров, поглощающий CO_2 . В Соглашении же указывается, что учитываются все совокупные выбросы парниковых газов (ПГ) с территории государства, а поглощение ПГ предлагается учитывать только «управляемыми» лесами на данной территории. На территории России к управляемым землям относится 811.8 млн га, а неуправляемым – 897.9 млн га (Национальный доклад о кадастре, 2011). Кроме этого, устанавливается «максимально возможный учет вклада лесов в баланс углерода, который должен составлять не более 13.3% от выбросов базового 1990 года» (Романовская, 2016; Романовская, Федеричи, 2015). Согласно Второму оценочному докладу Росгидромета об изменениях климата... (2014), промышленная эмиссия парниковых газов за 1990 год составляла 668 млн т С/год. Это означает, что зачету подлежит только 87 млн т С/год, или только 1/3 часть от чистого поглощения CO_2 растительным покровом России.

БАЛАНС УГЛЕРОДА НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ И МЕТОДЫ ЕГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ

Баланс углерода на территории России играет важнейшую роль в глобальном круговороте углерода, поскольку Россия обладает самыми большими площадями лесов и болот – основных поглотителей углерода.

Первые результаты исследований по оценке состояния цикла углерода на территории России были опубликованы в журнале «Природа» (1994, № 7: Заварзин, Мокроносов, Исаев, Вомперский, Орлов, Замолотчиков, Кудеяров).

Дальнейшее развитие исследований, проведенных в рамках возглавляемого акад. Г.А. Заварзиным **направления, было отражено в коллективных монографиях: «Глобальные изменения природной среды и климата»** (под ред. Лаверова, 1997) и **«Круговорот углерода на территории России»** (под ред. Заварзина, 1999), в которых были сделаны оценки различных пулов углерода, стоков и источников углекислого газа в основных биомах и в целом для всей территории России. Кроме биогенных составляющих баланса углерода, были охарактеризованы его латеральные потоки с речным стоком (Виноградов и др., 1999). Более детальное рассмотрение различных потоков углерода на территории России было представлено в коллективной монографии под редакцией Г.А. Заварзина (Кудеяров и др., 2007). В этой монографии основное внимание было обращено на детальную характеристику качественного и количественного составов биогенных источников и стоков CO_2 . Также были вскрыты закономерности климатогенной миграции за историческое время карбонатов, которые

являются одновременно источником и стоком CO_2 в степных почвах Восточной Европы. Была предложена методика оценки пулов и динамики углерода с применением математического моделирования в различных компартментах лесных экосистем.

БАЛАНС УГЛЕРОДА В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ РОССИИ

Данные по площадям земель лесного фонда России и их динамике (1988–2008 гг.) на основе государственного учета лесного фонда и государственного лесного реестра приведены в работе Замолотчикова и др. (2013), в соответствии с которой покрытые лесом земли составляли 787.1 млн га. Материалы синтеза продуктов дистанционного зондирования лесных земель приведены Щепаченко и др. (2015), по данным которых площадь лесов России в настоящее время, согласно российскому национальному определению леса, составляет 711.3 млн га. Покрытые же лесом земли оцениваются величиной, на 110 млн га большей, то есть в 821.3 млн га (Швиденко, Щепаченко, 2014).

Углеродный баланс лесов России определялся за последние 20 лет многими отечественными и международными научными коллективами (Исаев и др., 1995; Исаев, Коровин, 1999; Nilsson et al., 2000; Shvidenko, Nilsson, 2002, 2003; Quegan et al., 2011; Dolman et al., 2012; Замолотчиков и др., 2007, 2011, 2013; Швиденко, Щепаченко, 2014; Schaphoff et al., 2015). Во всех цитируемых работах российские леса в целом выступают в качестве абсолютного экосистемного стока углерода с величинами порядка 239–680 млн т С/год за период 1961–2009 гг. В статье Швиденко и Щепаченко (2014) чистый экосистемный углеродный баланс (ЧЭУБ) покрытых лесом земель России за период 2007–2009 гг. составлял 546 ± 120 млн т С/год, с существенной разницей между европейской и азиатской частями России и четко выраженными зональными градиентами.

При сравнительно небольших межгодовых колебаниях поглощения углерода лесами России потери его в результате лесозаготовок и пожаров варьируют в значительной степени. Показано, что за 1988–2009 гг. потери углерода от деструктивных нарушений составили 174 ± 17 млн т С/год, из которых 90 ± 8 млн т С/год (52%) приходилось на сплошные рубки, а 84 ± 9 (48%) – на лесные пожары (Замолотчиков и др., 2013; Грабовский и др., 2015). Эти данные входят в интервал оценок пожарных эмиссий углерода, опубликованных позднее другим коллективом авторов (Shaphoff et al., 2015). Эмиссия углерода в атмосферу в результате лесных пожаров в период 1961–2009 гг. на всей территории России варьировала в пределах 55.5–232.0 млн т С/год.

Различия в оценках углеродного баланса лесов объясняются разными подходами и методами определения отдельных его статей, а также уровнем неопределенностей полученных результатов. Пожалуй, наибольшей

неопределенностью обладают оценки выбросов парниковых газов в результате лесных пожаров. Если общие площади пожаров отслеживаются с использованием спутникового мониторинга, и это гарантирует достаточно полный их учет, то типы пожаров при этом не идентифицируются (Грабовский и др., 2015).

Наибольшие потери органического углерода происходят при верховых пожарах, при которых помимо надземных фракций напочвенного покрова и подстилки, сгорают хвоя и листва, а также тонкие ветви древостоя (около 33% от общей массы ветвей).

Восстановление растительного покрова после пожара – важнейший фактор, определяющий баланс углерода на лесных территориях. Определение, в какой степени, и в какие сроки восстанавливается чистый сток углерода на бывших гарях – проблема для России весьма актуальная, поскольку общие площади лесов, пройденных огнем, весьма велики и исчисляются десятками миллионов гектаров. Результаты определения баланса углерода на гарях приведены в работе (Dolman et al., 2012). Отмечаются достаточно высокие величины NPP, порядка 1.4 т С/га/год на площади около 24 млн га, что свидетельствует о восстановлении растительного покрова. Но при этом эмиссия CO_2 за счет гетеротрофного дыхания (почва + разложение послепожарных древесных остатков) превышает NPP, и в целом гари оцениваются как источник CO_2 . Похожие данные приводятся и в работе А.З. Швиденко с коллегами (Shvidenko et al., 2013).

ОЦЕНКА БАЛАНСА УГЛЕРОДА НА ВСЕЙ ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

Что касается оценок баланса углерода на всей территории России, включая и нелесные земли, то в этом случае неопределенность оценок гораздо выше. Это связано, прежде всего, с установлением размеров площадей и оценкой биопродуктивности сельскохозяйственных угодий, естественных сенокосов и пастбищ, кустарниковых зарослей, заболоченных земель, разного рода неудобий и т. д.

Оценки биогенного баланса углерода на территории России, полученные за последние 20 лет, находятся в широком диапазоне значений. Здесь, прежде всего, следует упомянуть две диаметрально противоположные оценки баланса углерода на территории России в 1990 г., выполненные в Институте физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (ИФХиБПП РАН) (Кудеяров, 2000) и в Международном институте системного анализа (ИАСА) (Австрия) (Nilsson et al., 2000). В работе (Кудеяров, 2000) территория России была охарактеризована территорией биогенного стока углекислого газа в количестве около 1 Гт С/год. Позднее были внесены коррективы в состав источников CO_2 и его стоков, а также учтен фактор резкого сокращения пахотных угодий в стране, что способствовало значительному уменьшению эмиссии CO_2 в агросекторе.

Заброшенные же пахотные угодья превратились из источника CO_2 в его сток (Kurganova et al., 2010, 2015, 2017). Уровень неопределенности в этих оценках составлял около 20%.

Принципиально иной результат по балансу углерода на территории России для 1990 г. был получен в проекте IIASA (Nilsson et al., 2000). Авторы определили, что территория России в целом является источником углекислого газа в размере 527 млн т С/год. Правда, в последующих публикациях позиция IIASA была изменена, и территория России уже оценивалась как сток углекислого газа (Shvidenko, Nilsson, 2003; Столбовой и др., 2004). Дальнейшие публикации сотрудников IIASA (Shvidenko et al., 2010) о балансе углерода лишь подтвердили факт, что территория России является абсолютным стоком углерода: для периода 2003–2008 гг. среднегодовой чистый сток CO_2 оценивался в 567 ± 259 млн т С/год, а для 2009 г. – в 593 ± 160 млн т С/год. При анализе углеродного баланса в Северном полушарии показано, что в России в период 2000–2004 гг. существовал чистый сток углерода порядка 0.6–1.0 Гт С/год (Ciais et al., 2010).

В работе международного коллектива авторов (Dolman et al., 2012) приведены сравнительные данные чистого стока углерода в наземных экосистемах, полученные с применением трех методов: инвентарного, инверсионного моделирования и метода турбулентных пульсаций (ТП). Получены довольно контрастные данные. Нижняя граница стока оценена в 342 млн т С/год (инвентарный метод и ТП). Верхняя граница оценена в 1350 млн т С/год (инверсионное моделирование). Средняя величина стока, оцененная по трем методам, составила 613 млн т С/год. Для лесов России величины стока углерода, полученные тремя методами, оказались довольно близкими: 615, 662 и 554 млн т С/год соответственно.

СОСТАВЛЯЮЩИЕ БИОГЕННОГО БАЛАНСА УГЛЕРОДА

Для оценки углеродного баланса следует учитывать длительность пребывания $\text{C}_{\text{орг}}$ в резервуарах. Для вегетативных частей растения (листья, побеги текущего вегетационного сезона) она составляет 1 год, для древесных частей – около 100 лет, для гумуса приближается к 1000 лет, для торфа – несколько тысяч лет, для самых древних отложений – более 10 тыс. лет.

Исходные экспериментальные данные для оценки балансов должны содержать пределы неопределенностей, связанные с пространственной и временной неоднородностью территорий, методами измерения потоков CO_2 .

Оценка чистой первичной продукции фотосинтеза

Наиболее полное обобщение по биологической продуктивности Северной Евразии было сделано Н.И. Базилевич (1993). Ею были собраны данные по нескольким тысячам пробных площадок во всех основных биоклиматических и почвенно-географических регионах Северной Евразии. На основе этих данных были сделаны оценки первичной

продукции фотосинтеза (NPP) для территории России (Мокроносов, 1994, 1999; Воронин и др., 1995; Мокроносов, Кудеяров, 1997). В работах этих авторов на базе данных Базилевич обосновывалось использование хлорофильного индекса в качестве универсального показателя для оценки первичной продукции фотосинтеза различных фитоценозов. Однако оценка NPP по хлорофильному индексу требует уточнения с учетом климатических зон, большого разнообразия естественных фитоценозов и агроценозов. Продуктивность последних варьирует в значительной степени не столько от почвенно-климатических условий, сколько от систем земледелия, агротехнологий, мелиораций и других факторов. Однако при этом следует заметить, что величина NPP для территории России в 4.4 Гт С/год, опубликованная в 1994 и 1999 гг. (Мокроносов, 1994, 1999), и значение NPP, приведенное в более поздних публикациях других авторов, применявших для его оценки другие методы – 4.43 Гт С/год, практически совпали (Nilson et al., 2000). В более поздней публикации (Столбовой и др., 2004) NPP на территории России оценен в 4.35 Гт С/год.

В коллективной монографии «Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России» (Кудеяров и др., 2007) П.Ю. Ворониным был обоснован учет расхода первично связанного углерода при фотосинтезе на дыхание стволовой древесины, в результате чего для корректного расчета ежегодного фотосинтетического стока древесной растительности значение NPP следует увеличивать на величину потерь углерода при эмиссии CO₂ инертным древесным пулом, в котором осуществляется многолетний оборот углерода. Ежегодное пополнение инертного древесного резервуара в составе старовозрастного древостоя составляет величину около 20% от фотосинтетического стока углерода. Таким образом, скорректированный на величину потерь дыхания древесного пула фотосинтетический сток углерода в растительный покров на территории России за год оценен в 4.73 Гт С/год.

В более поздней публикации (Dolman et al., 2012) NPP для всей территории России оценивался в 4.76 Гт С/год. В данной работе определение NPP заимствовано из работы Швиденко (Shvidenko et al., 2010), в которой использован полуэмпирический подход в моделировании первичной продукции различных лесообразующих пород (Shvidenko et al., 2007). Как видим, использование двух разных независимых методов определения NPP на территории России дало очень близкие результаты – 4.73 и 4.76 Гт С/год.

Почвенная эмиссия углекислого газа

Почвенная эмиссия CO₂ (в основном за счет дыхания почвенной биоты и корневых систем (R_s) – второй в мире по величине наземный источник углерода, в сумме составляющий 75–100 Гт С/год (Schlesinger, Andrews, 2000; IPCC, 2001). Этот громадный поток CO₂ происходит из почвенного пула углерода, по массе углерода более чем в два раза превышающий

C-CO₂ атмосферы (Tarnocai et al., 2009; Reichstein, Beer, 2008). Согласно климатическим моделям (IPCC, 2007), потепление климата в средних и высоких широтах может ускорить минерализационные процессы в почвах и усилить эмиссию CO₂ в атмосферу, что, в свою очередь, по типу обратных связей в еще большей степени может вызвать потепление климата (Jenkinson, 1991; Knorr et al., 2005; Davidson, Janssens, 2006). Однако повышение температуры в высоких широтах может удлинить вегетационный период и усилить фотосинтетическую активность, и, следовательно, повысить NPP.

Средние показатели удельной дыхательной активности почв мира в период, благоприятный для вегетации растений (оптимальное увлажнение и температура), варьируют не в столь широком интервале и практически не зависят от географического положения региона. Среднесуточные показатели почвенного дыхания за вегетационный период в различных зонах России также не имеют зональной зависимости (Кудеяров и др., 1995, 2007).

Разумеется, годовые потоки CO₂ из почв различных климатических поясов в значительной степени варьируют и зависят от продолжительности вегетационного периода и гидротермических условий (Курганова и др., 2017; Kurganova et al., 2018).

На величину эмиссии CO₂ из почв с непромывным водным режимом при определенных условиях может оказывать влияние образование карбонатов и их разложение. Карбонаты твердой и жидкой фаз находятся в состоянии динамического равновесия с углекислым газом почвенной атмосферы и могут, в зависимости от условий, аккумулировать или отдавать углекислый газ в почвенный воздух, регулировать газовый обмен почвы с атмосферой, а также участвовать в его конвективном переносе на значительные расстояния, как в жидкой, так и в твердой фазе. Для почв степных ландшафтов характерна высокая биологическая продуктивность и значительные резервы кальция, что весьма благоприятно для формирования карбонатного буферного резервуара. Механизмы и количественные оценки некоторых резервуаров и потоков CO₂ в почвах, содержащих карбонаты, рассмотрены в работе (Рысков и др., 1997). В другой работе этих авторов (Рысков и др., 1993) показаны динамика и запасы карбонатов в почвах России за историческое время и их роль как буферного резервуара атмосферного углекислого газа. Сравнительный анализ разновозрастных палеопочв, погребенных под курганными насыпями эпох бронзы, раннего железа и средневековья (конец III-го тысячелетия до н.э. – конец II-го тысячелетия н.э.), позволил установить пространственно-временные закономерности динамики запасов карбонатов в различных почвенно-географических зонах России. Как выяснилось, за последние 3.5 тысячи лет, несмотря на имеющее место педогенное **карбонатообразование, происходило выщелачивание CaCO₃** из двухметровой почвенно-грунтовой толщи. Общий баланс CO₂ за исследованный период складывался таким образом, что

растворение и вынос карбонатов превышали их образование в почвах, и в результате почвы отдавали в атмосферу около 35 млн т C-CO₂ в год.

В литературе принято обозначать дыхание корней как «автотрофное дыхание» (R_A) почвы, а дыхание микроорганизмов и почвенной фауны – как «гетеротрофное дыхание» (R_H). Это разделение весьма важно с позиций оценки экосистемного баланса углерода. Соотношение автотрофного и гетеротрофного дыхания в зависимости от различных факторов варьирует в значительной степени. На основе опубликованных экспериментальных данных исследователи часто оценивают вклад корней растений и почвенных микроорганизмов в почвенное дыхание в соотношении от 1:2 до 1:3 (Кудеяров, 2000; Kurganova, 2003, Кудеяров и др., 2007; Hanson et al., 2000; Bond-Lamberty et al., 2004, 2010).

Обнаружена тесная связь между общим дыханием почвы (R_S) и гетеротрофным дыханием, R_H ($R^2=0.8$, $P<0.001$), что позволило устанавливать R_H на основе годовых значений R_S (Bond-Lamberty et al., 2004). Однако, как показывает практика, этот прием не подходит для разделения видов почвенного дыхания в агроценозах, поскольку последние в одних и тех же почвенно-климатических условиях в значительной степени могут различаться по типам растений, технологиям выращивания и другим факторам.

Общий почвенный источник CO₂ (R_S) был оценен нами для России в пределах 3.1–4.3 Гт С/год. Меньшая величина показывает эмиссию CO₂ только за вегетационный период, а большая – включает в себя эмиссию не только за вегетационный сезон, но и за год в целом. На холодный период года приходится в среднем 20–30% от годовой эмиссии CO₂ из почв. Расчеты были произведены на основе собранного нами банка данных общего почвенного дыхания на территории России (Кудеяров и др., 1995; Курганова, Кудеяров, 1998). И.Н. Курганова (Kurganova, 2003) на основе расширенной базы данных и с применением геоинформационного подхода установила для всей территории России величины: R_S – 5.67, R_A – 2.78 и R_H – 2.89 Гт С/год.

В проекте IIASA (Nilsson et al., 2000) гетеротрофное дыхание для почв России оценено в 3.2 Гт С/год. Позднее на выборке, включающей 2254 записи из общей базы данных, содержащей 3379 записи (Bond-Lamberty et al., 2004) было показано, что гетеротрофное дыхание всего почвенного покрова России составляет 3.47 Гт С/год (Mukhortova et al., 2015). Для почвенного покрова под лесами R_H было определено в 1.7 Гт С/год для периода 2007–2008 гг. (Mukhortova et al., 2015). Это несколько противоречит данным по соотношению NPP лесов и нелесных земель, определенных (Dolman et al., 2012).

Сток углерода в лесных экосистемах России

Наиболее важной величиной в оценке баланса углерода является величина стока CO₂, то есть разность между NPP и гетеротрофным дыханием почвы и находящимися на ее поверхности древесных остатков и подстилки.

По данным Всероссийского научно-исследовательского института лесоводства и механизации лесного хозяйства (ВНИИЛМ) (Филипчук и др., 2016; Филипчук, 2017) годовое депонирование углерода в лесах Российской Федерации в 1988–2014 гг. составляло 530–595 млн т С/год. В обширной сводке данных по балансу углерода в лесах России за более чем 30-летний период величины баланса углерода варьируют в пределах (-177) – (+1097) млн т С/год (Филипчук, 2017).

Согласно оценки ЦЭПЛ РАН, сделанной в соответствии с моделью РОБУЛ, в период 1998–2015 гг. чистый сток углерода в леса России составлял около 200 млн т С/год (Замолотчиков, 2017).

Секвестирование атмосферного углекислого газа экосистемами

Термин «секвестирование углерода» возник применительно к искусственным экосистемам, специально создаваемым для большего связывания CO_2 из атмосферы, что практикуется как один из приемов борьбы с неконтролируемой промышленной эмиссией CO_2 . На секвестирование избытка углекислого газа атмосферы экосистемами можно рассчитывать только в том случае, если меняется тип землепользования. Например, пахотные почвы запускаются под естественное зарастание (залежи) или переводятся под лесные насаждения и луга. В последние годы в связи с реализацией рекомендаций Киотского протокола, а в настоящее время в соответствии с Парижским Климатическим соглашением пропагандируются мероприятия по усилению стока атмосферного углекислого газа за счет восстановления и расширения площадей, покрытых лесом.

Особенность накопления углерода в лесных экосистемах состоит в том, что оно происходит только тогда, когда леса растут. Интенсивное накопление биомассы в лесах умеренной зоны наблюдается до возраста 50–70 лет, затем происходит снижение темпов прироста. В спелых насаждениях баланс CO_2 приближается к нулю, а в перестойных – лес становится источником CO_2 , поскольку возрастной отпад деревьев и разложение дробиса превосходит нарастание новообразованной биомассы (Исаев, Коровин, 1999). Леса часто подвергаются рискам залпового выброса CO_2 в случаях лесных пожаров или массового нашествия вредителей и болезней.

Секвестирование углерода путем новых лесопосадок, безусловно, имеет определенный положительный эффект, но в долговременной перспективе этот эффект может быть сведен к нулю. Кроме того, ограниченность земельных ресурсов на планете и, прежде всего, необходимость пахотных угодий, не позволяет безгранично расширять лесопосадки. Нарастание пулов углерода надземной растительной биомассы, так же как и пулы органического углерода в почвах, имеют свои ограничения, связанные с почвенно-климатическими условиями.

При обсуждении проблемы секвестирования атмосферного CO₂ можно привести опыт Российской Федерации, который возник не как результат специально проведенного эксперимента, а как следствие перестройки сельского хозяйства, связанного с правительственными реформами народного хозяйства страны. В результате упразднения советской системы ведения сельского хозяйства его продукция резко упала по всем показателям. Падение валового сельскохозяйственного продукта произошло по причине сокращения площади пахотных угодий и резкого снижения объемов применения всех видов удобрений. За последние 25 лет площадь пашни сократилась почти на 40 млн га. И невольно эти земли перешли в разряд залежных. Накопление C в залежных землях России за период 1990–2010 гг. могло составить ~900 млн т C или около 45 млн т C/год, что компенсировало примерно 10% промышленной годовой эмиссии C-CO₂ (Kurganova et al., 2010, 2015).

Торфообразование

В силу того, что рельеф на большей части России крайне пологий или волнистый, а речной сток приурочен к равнинам, где создаются области избыточного увлажнения и анаэробноз, значительная часть территории страны покрыта болотами. Отложение углерода в торфах относится к биомной продукции (NBP) с временами пребывания углерода тысячи лет.

В болотах создаются благоприятные условия (анаэробнозис) для «улавливания» органического углерода в силу блокировки его микробной деструкции. В болотах продукция органического углерода (фотосинтез) превосходит деструкцию, и в результате углерод накапливается в основном в виде торфа, представляющего собой биомную продукцию с длительными временами пребывания (NBP). По данным С.Э. Вомперского и др. (1999), ежегодная аккумуляция углерода в торфах на всей территории России составляет около 20 млн т C.

Наибольшая плотность углерода в слое 1 м приурочена к северным болотам. Мощности торфяников могут достигать десятков метров. Для болот Западной Сибири средняя мощность торфяных залежей составляет 3–4 м (Инишева, 2009). В болотах России сосредоточено 110 млрд т углерода, что в 2.5 раза больше, чем в фитомассе всех лесов России (Инишева, Маслов, 2013). Характерная особенность торфяных болот Западной Сибири заключается в том, что процесс заболачивания продолжается и в настоящее время. За последние 2000 лет площадь болот возросла более чем на 180 тыс. км², т. е. увеличивалась в среднем на 92 км²/год (Инишева, 2009).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Инициирование академиком Г.А. Заварзиным целенаправленных исследований баланса углерода оказали стимулирующее влияние на дальнейшие работы по детальным оценкам отдельных составляющих угле-

родного баланса на территории России. Пожалуй, такая детальная оценка биогеохимического круговорота углерода на столь огромной территории выполнена впервые в мире.

Баланс углерода на территории России играет важнейшую роль в глобальном круговороте углерода, поскольку Россия обладает самыми большими площадями лесов и болот – основных поглотителей углерода.

Впервые оценка баланса углерода на территории России была получена в результате исследований по выполнению проекта Государственной научно-технической программы (ГНТП-18) под руководством акад. Г.А. Заварзина (1999).

В дальнейших исследованиях как отечественных коллективов, так и международных был показан широкий разброс в оценках экосистемного стока CO₂, преимущественно связанный с использованием различных методов оценки резервуаров, источников и стоков парниковых газов.

Потенциал стока не менее 200 млн т С/год лесами России подтвержден абсолютным большинством исследований, выполненных как отечественными, так и международными исследовательскими коллективами.

Однако имеется явное несоответствие предлагаемых МГЭИК для России обязанностей по зачету чистого поглощения парниковых газов. Предлагается засчитывать поглощение парниковых газов в размере не более 13.3% от промышленных эмиссий парниковых газов страны в 1990 г. (87 млн т С/год) (Романовская, Федеричи, 2015; Романовская, 2016), что является абсолютно необъективным подходом к реально складывающемуся углеродному балансу. Эта величина в относительном выражении к чистому стоку углерода лесами составляет не более 1/3 части от наименьшей оценки чистого стока углерода лесами. Потенциал стока не менее 200–300 млн т С/год лесами России подтвержден абсолютным большинством исследований, выполненных как отечественными, так и международными коллективами. Игнорирование значительной части стокового потенциала экосистем России, в будущем может обернуться для страны большими ограничениями в использовании ископаемого топлива.

Статья подготовлена по теме Государственного задания № 0148-2019-0238-2016-012 и ПП-51 238-20-18-0032.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базилевич Н.И.* 1993. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука. 293 с.
- Виноградов М.Е., Романкевич Е.А., Ветров А.А., Ведерников В.И.* 1999. Цикл углерода в Арктических морях России // Круговорот углерода на территории России // Глобальные изменения природной среды и климата. Избр. научн. труды. С. 300–325.

- Вомперский С.Э. 1994. Биосферное значение болот в углеродном цикле // Природа. № 7. С. 44–47.
- Вомперский С.Э., Цыганова О. П., Ковалев А.Г. и др. 1999. Заболоченность территории России как фактор связывания атмосферного углерода // Круговорот углерода на территории России // Глобальные изменения природной среды и климата. Избр. научн. труды. М.: С. 124–145.
- Воронин П.Ю., Ефимцев Е.И., Васильев А.А. и др. 1995. Проективное содержание хлорофилла и биоразнообразие растительности основных ботанико-географических зон России // Физиология растений. Т. 42. С. 295–302.
- Второй оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. 2014. М.: Росгидромет. С. 18–36.
- Грабовский В.Н., Замолодчиков Д.Г., Краев Г.Н., Зукерт Н.В. 2015. Климатогенные и антропогенные модификации биосферных функций бореальных лесов и арктических экосистем России. Отчет о научно-исследовательской работе. ЦЭПЛ РАН, М. 112 с.
- Глобальные изменения природной среды и климата (ред. Н.П. Лаверов) 1997 // Избр. научн. труды. М. 434 с.
- Заварзин Г.А. 1994. Цикл углерода в природных экосистемах России // Природа. № 7. С. 15–18.
- Заварзин Г.А. 1999. Вступление // Круговорот углерода на территории России // Глобальные изменения природной среды и климата. Избр. научн. труды. М. С. 11–16.
- Замолодчиков Д.Г. 1994. Углеродный баланс тундровой и лесотундровой зон // Природа. № 7. С. 22–24.
- Замолодчиков Д.Г. 2017. Поглощение углерода лесами России: активизация национальной дискуссии о роли лесов в Парижском соглашении // Научные дебаты «Роль лесов в Парижском соглашении». 8 августа 2017. http://cepl.rssi.ru/wp-content/uploads/2017/08/НД_20170808
- Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Краев Г.Н. 2011. Динамика бюджета углерода лесов России за два последних десятилетия // Лесоведение. № 6. С. 16–28.
- Замолодчиков Д.Г., Коровин Г.Н., Гитарский М.Л. 2007. Бюджет углерода управляемых лесов Российской Федерации // Лесоведение. № 6. С. 23–34.
- Замолодчиков Д.Г., Честных О.В. 2016. Парижское соглашение о сокращении выбросов парниковых газов и адаптации в контексте лесного хозяйства // Презентация на семинаре «Оптимизация охраны и пользования лесами России как элемент национального вклада в Парижское соглашение». Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН. М. 29 марта 2016 г.
- Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Шуляк П.П., Честных О.В. 2013. Влияние пожаров и заготовок древесины на углеродный баланс лесов России // Лесоведение. № 5. С. 36–49.
- Инишева Л.И. 2009. Болотоведение: учебник для вузов. Томск: Изд-во Томск. гос. пед. ун-та. 210 с.

- Инишева Л.И., Маслов Б.С.* 2013. Загадочный мир болот // Томск: Изд-во Томск. гос. пед. ун-та. 272 с.
- Исаев А.С.* 1994. Углерод в лесных экосистемах // *Природа*. № 7. С. 18–21.
- Исаев А.С., Коровин Г.Н.* 1999. Углерод в лесах Северной Евразии // *Круговорот углерода на территории России // Глобальные изменения природной среды и климата. Избр. научн. труды*. М. С. 63–95.
- Исаев А.С., Коровин Г.Н., Сухих В.И.* и др. 1995. Экологические проблемы поглощения углекислого газа посредством лесовосстановления и лесоразведения в России. (Аналитический обзор). М.: Центр экол. полит. 156 с.
- Киотский протокол к Рамочной Конвенции Организации Объединенных Наций об изменении климата. 1997. Киото, Япония. 27 с.
- Круговорот углерода на территории России (ред. Г.А. Заварзин) 1999 // *Глобальные изменения природной среды и климата. Избр. научн. труды*. М. 330 с.
- Кудеяров В.Н.* 1994. Выделение углекислого газа почвенным покровом России // *Природа*. № 7. С. 37–43.
- Кудеяров В.Н.* 1999. Почвенные источники углекислого газа на территории России // *Круговорот углерода на территории России // Глобальные изменения природной среды и климата. Избр. научн. труды*. М. С. 165–201.
- Кудеяров В.Н.* 2000. Вклад почвы в баланс CO₂ атмосферы на территории России // *Докл. РАН*. Т. 375. № 2. С. 275–277.
- Кудеяров В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А.* и др. 2007. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России. М.: Наука. 315 с.
- Кудеяров В.Н., Хакимов Ф.И., Деева Н.Ф.* и др. 1995. Оценка дыхания почв России // *Почвоведение*. № 1. С. 33–42.
- Курганова И.Н., Кудеяров В.Н.* 1998. Оценка потоков диоксида углерода из почв таежной зоны России // *Почвоведение*. № 9. С. 1058–1071.
- Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Аблеева В.А., Быховец С.С.* 2017. Климат южного Подмосковья: современные тренды и оценка экстремальности // *Фундаментальная и прикладная климатология*. № 4. С. 62–78.
- Лаверов Н.П., Заварзин Г.А. (ред.)* 1999. Круговорот углерода на территории России // *Глобальные изменения природной среды и климата. Избр. научн. труды*. М. 330 с.
- Мокроносов А.Т.* 1994. Фотосинтез и изменение содержания CO₂ в атмосфере // *Природа*. № 7. С. 25–27.
- Мокроносов А.Т.* 1999. Глобальный фотосинтез и биоразнообразие растительности // *Круговорот углерода на территории России (ред.: Н.П. Лаверов, Г.А. Заварзин) // Глобальные изменения природной среды и климата. Избр. научн. труды*. М. С. 19–62.
- Мокроносов А.Т., Кудеяров В.Н.* 1997. Сток и эмиссия углекислого газа на территории России // *Глобальные изменения природной среды и климата // Избр. научн. труды*. М. С. 292–306.

Национальный доклад о кадастре антропогенных выбросов из источников и абсорбции парниковых газов не регулируемых Монреальским протоколом за 1990–2009 гг. 2011. Ч. 1. М. 386 с.

Орлов Д.С. 1994. Трансформация органического вещества в гумусе // Природа. № 7. С. 32–36.

Основные показатели охраны окружающей среды. Статистический бюллетень. 2003. М.: Росстат. 100 с.

Романовская А.А. 2016. Квота на выбросы и учет роли лесов в Парижском соглашении // Презентация на семинаре «Оптимизация охраны и пользования лесами России как элемент национального вклада в Парижское соглашение». Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН. М. 29 марта 2016 г.

Романовская А.А., Федеричи С. 2015. Квота на выбросы и роль лесного сектора в национальных обязательствах Российской Федерации в новом климатическом соглашении // Лесное хозяйство. Тр. С.-Петербург. научно-исслед. Ин-та лесного хоз-ва. № 1. С. 22–38.

Рысков Я.Г., Иванов И.В., Демкин В.А., Хакимов Р.Ф. 1997. Динамика запасов карбонатов в почвах России за историческое время и их роль как буферного резервуара атмосферной углекислоты // Почвоведение. № 8. С. 934–942.

Рысков Я.Г., Мергель С.В., Арлашина Е.А. и др. 1993. Эмиссия и сток CO₂ в почвах, содержащих карбонаты // Дыхание почвы. Пушкино: Пушкинский научный центр РАН. С. 107–124.

Столбовой В.С., Нильсон С., Швиденко А.З., МакКалум И. 2004. Опыт агрегированной оценки основных показателей биопродукционного процесса и углеродного бюджета наземных экосистем России. 3. Биогеохимические потоки углерода // Экология. № 3. С. 179–184.

Филипчук А.Н., Мальшеева Н.В., Моисеев Б.Н., Страхов В.В. 2016. Аналитический обзор методик учета выбросов и поглощения лесами парниковых газов из атмосферы // Лесхоз. информ.: электрон. сетевой журн. № 3. С. 36–85. <http://lhi.vniilm.ru/>

Филипчук А.Н. 2017. Оценка баланса углерода лесами российской федерации. Методологический аспект // Научные дебаты «Роль лесов в Парижском соглашении» Москва, 8 августа 2017. Презентация. http://cepl.rssi.ru/wp-content/uploads/2017/08/НД_20170808_Филипчук.pdf

Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г. 2014. Углеродный бюджет лесов России // Сибирск. лесн. журн. № 1. С. 69–92.

Щепаченко Д.Г., Швиденко А.З., Лесив М.Ю. и др. 2015. Площадь лесов России и ее динамика на основе синтеза продуктов дистанционного зондирования // Лесоведение. № 3. С. 163–171.

Bond-Lamberty B., Thomson A.M. 2010. Temperature-associated increases in the global soil respiration record // Nature. № 464. P. 579–582. Doi: 10.1038/nature08930, 2010.

Bond-Lamberty B., Wang C., Gower S.T. 2004. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? // Global change biol. V. 10. P. 1756–1766. Doi: 10.1111/j.1365-2486.00816.x, 2004

- Ciais P., Canadell J.G., Luysaer S. et al.* 2010. Can we reconcile atmospheric estimates of Northern terrestrial carbon sink with land-based accounting? // *Curr. opin. environ. sustain.* V. 2. P. 225–230. Doi: 10.1016/j.cosust.2010.06.008.
- Davidson E.A., Janssens I.A.* 2006. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change // *Nature.* V. 440. P. 165–173. Doi: 10.1038/nature04514, 2006.
- Dolman A.J., Shvidenko A., Schepaschenko D. et al.* 2012. An estimate of the terrestrial carbon budget of Russia using inventory-based, eddy covariance and inversion method // *Biogeosciences.* V. 9. P. 5323–5340. Doi: 10.5194/bg-9–5323–2012.
- Hanson P.G., Edwards N.T., Garten C.T., Andrews J.A.* 2000. Separating Root and Soil Microbial Contribution to Soil Respiration: A review of methods and observations // *Biogeochemistry.* V. 48. P. 115–146.
- IPCC Special Report on Emissions Scenarios. 2001. A Special Report of Working Group III of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Univ. press. 599 p.
- IPCC Summary for Policymakers. 2007 / Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Univ. press. 18 p.
- Jenkinson D.S.* 1991. Model estimates of CO₂ emissions from soil in response to warming // *Nature.* V. 351. P. 304–306. Doi: 10.1038/351304a0.
- Knorr W., Prentice I.C., House J.I., Holland E.A.* 2005. Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming // *Nature.* V. 433. P. 298–301.
- Kurganova I.N.* 2003. Carbon dioxide emission from soils of Russian terrestrial ecosystems // Interim rep. IR-02–070. IIASA. Laxenburg, Austria. 64 p.
- Kurganova I.N., Kudeyarov V.N., Lopes de Gerenyu V.O.* 2010. Updated estimate of carbon balance on Russian Territory // *Tellus.* 62B. P. 497–505.
- Kurganova I., Lopes de Gerenyu V.O., Kuzyakov Y.* 2015. Large-scale carbon sequestration in post-agrogenic ecosystems in Russia and Kazakhstan // *Catena.* V. 133. P. 461–466.
- Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Myakshina T.N. et al.* 2017. Carbon balance in forest ecosystems of southern part of Moscow region under a rising aridity of climate // *Contemporary problems ecol.* V. 10. No. 7. P. 748–760.
- Kurganova I., Lopes de Gerenyu V.O., Galibina N. et al.* 2018. Coupled effect of temperature and mineral additions facilitates decay of aspen bark // *Geoderma.* № 316 P. 27–37. doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.12.014)(WOS, IF 3.74, Q1)
- Le Quéré C., Andres R.J., Boden T. et al.* 2012. The global carbon budget 1959–2011 // *Earth syst. sci. Data discuss.* V. 5. P. 1107–1157.
- Le Quéré C., Andrew R.M., Canadell J.G. et al.* 2016. Global Carbon Budget 2016 // *Earth syst. sci. Data.* V. 8. P. 605–649. Doi: 10.5194/essd-8-605-2016.
- Mukhortova L., Schepaschenko D., Shvidenko A. et al.* 2015. Soil contribution to carbon budget of Russian forests // *Agricultural and forest meteorology.* V. 200. P. 97–108.
- Nilsson S., Shvidenko A., Stolbovoi V. et al.* 2000. Full carbon account for Russia. IIASA, Laxenburg, Austria. 177 p. Interim rep. IR-00-021. 181 p.

- Quegan S., Beer C., Shvidenko A.* et al. 2011. Estimating the carbon balance of central Siberia using a landscape-ecosystem approach, atmospheric inversion and dynamic global vegetation models // *Global change biol.* V. 17. № 1. P. 351–365.
- Reichstein M., Beer C.* 2008. Soil respiration across scales: the importance of a model-data integration framework for data interpretation // *J. plant nutr. soil sci.* V. 171. P. 344–354. Doi: 10.1002/jpln.200700075
- Schaphoff S., Reyer C.P.O., Schepaschenko D.* et al. 2015. Tamm Review: Observed and projected climate change impacts on Russia's forests and its carbon balance // *Forest ecology and management.* V. 361. P. 432–444. Doi: 10.1016/j.foreco.2015.11.043
- Schlesinger W.H., Andrews J.A.* 2000. Soil respiration and global carbon cycle // *Biogeochemistry.* V. 48. P. 7–20.
- Shvidenko A., Nilsson S.* 2002. Dynamics of Russian forests and the carbon budget in 1961–1998: an assessment based on long-term forest inventory data // *Climatic change.* V. 55. P. 5–37.
- Shvidenko A., Nilsson S.* 2003. A synthesis of the impact of Russian forests on the Global carbon budget for 1961–1998 // *Tellus, B.* V. 55. P. 391–415.
- Shvidenko A.Z., Gustafson E., McGuire A.D.* et al. 2013. Terrestrial ecosystems and their change. Ch. 6. Regional environmental changes in Siberia and their global consequences / Eds P.Y. Groisman, G. Gutman, Dordrecht et al. Springer. P. 171–249. Doi: 10.1007/978-94-007-4569-8_6
- Shvidenko A., Schepaschenko D., McCallum I.* 2010. Bottom-up inventory of the carbon fluxes in Northern Eurasia for comparison with GOSAT Level 4 Products // Rep. IIASA, Laxenburg, Austria. 225 p.
- Shvidenko A., Schepaschenko D., Nilsson S., Bouloui Y.* 2007. Semi-empirical models for assessing biological productivity of Northern Eurasian forests // *Ecol. model.* V. 204. P. 163–179.
- Sitch S., Friedlingstein P., Gruber N.* et al. 2015. Recent trends and drivers of regional sources and sinks of carbon dioxide // *Biogeosciences.* V. 12. P. 653–679.
- Tarnocai C., Canadell J.D., Schuur E.A.G.* et al. 2009. Soil organic pools in the northern circumpolar permafrost // *Global biogeochemical cycles.* V. 23. P. 1–11. Doi: 10.1029/2008GB003327

Soil respiration and carbon dioxide absorption during photosynthesis in terrestrial ecosystems of Russia

V.N. Kudeyarov

The investigations on carbon balance and its composition on the territory of Russia was initiated by academician George Zavarzin in the early nineteenth. The first evaluation of carbon balance on whole Russian territory was estimated during the implementing State Scientific Program (GNTP 18) under leadership George Zavarzin. In the further investigations which were carried out by both Russians scientific groups and International collectives show that results were varied due to different methods used for determination of carbon dioxide sink, emissions CO₂ and carbon pools in the ecosystems.

УДК 575.83

О ДИСКРЕТНОМ ПРОИСХОЖДЕНИИ АРХЕЙ И БАКТЕРИЙ

С.В. Шестаков^{1,2}, Е.А. Карбышева²

¹Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН

*²Кафедра генетики Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова
shestakovgen@mail.ru*

Рассмотрены две версии происхождения архей и бактерий, различающихся по структуре фосфолипидных мембран. В первой, классической версии оба домена произошли от одного универсального общего предка (LUCA), при дифференциации которого возникли метаболически различные субпопуляции, ставшие предшественниками архей и бактерий. Во второй версии постулирована возможность множественности и асинхронности актов зарождения жизни в разных геохимических условиях. Независимо образовавшиеся популяции протоклеток имели исходные метаболические различия, которые явились предпосылкой для дихотомии путей биосинтеза липидных мембран и, соответственно, дискретного возникновения архей и бактерий в ходе коэволюции различных взаимосвязанных систем единой интеграционной сети в протоклетках.

В канонической схеме «дерева жизни» выделено три домена (царства) организмов: бактерии, археи и эукариоты. В последние годы благодаря достижениям в области филогеномики получили поддержку представления о том, что первичными доменами являются бактерии и археи (Williams et al., 2013; Raymann et al., 2015), а эукариоты вторичны и возникли в результате эндосимбиотического взаимодействия архей и бактерий (Rivera, Lake, 2004; Martin et al., 2015). Фундаментальное значение для эволюционной биологии имеют вопросы о том, когда и каким образом произошло разделение на два домена, обладающих универсальным генетическим кодом и общими принципами организации клетки, но различающиеся по ряду су-

ществленных характеристик информационных систем трансляции, транскрипции и репликации. Одно из главных различий касается структуры и стереоспецифичности фосфолипидов мембран (Koga et al., 1998; Pereto et al., 2004; Lombard et al., 2012). У бактерий (и эукариот) основу таких липидов составляет глицерол-3-фосфат (G3P), соединенный с жирными кислотами, тогда как у архей стереохимически противоположный глицерол-1-фосфат (G1P) связан с изопренацильной группой. Синтез G1P-остова у архей осуществляется дегидрогеназой, не имеющей гомологии с ферментом синтеза G3P-блока в фосфолипидных мембранах у бактерий. Между бактериями и археями выявлены также различия в строении клеточных стенок и структуре ионных помп, в белковом составе жгутиков (несмотря на их функциональное сходство), в путях анаэробного метаболизма (Eme, Doolittle, 2015). Археям свойственна система синтеза тетрагидрофолата, связанная с метаногенезом, тогда как у бактерий синтезируется тетрагидрометаноптерин, обслуживающий процесс ацетогенеза (Sousa, Martin, 2014). Все эти различия обусловлены ко-эволюцией разных, но взаимосвязанных систем, включая и фосфолипидные мембраны.

Для понимания роли липидных структур в происхождении архей и бактерий целесообразно кратко изложить гипотезы о зарождении жизни на Земле (не обсуждая идею о внеземном происхождении жизни и гипотезу о возникновении архей и бактерий из эукариот (Staley, 2017)). В одной из гипотез предполагается (Koonin, Martin, 2005), что на этапах добиологической эволюции предшественники макромолекул и субстраты каталитических реакций находились в неорганических железо-сульфидных ячейках, расположенных вблизи морских гидротермальных микрократеров (иного рода, чем высокотемпературные «черные курильщики» с $\text{pH}=1-2$). В этих ячейках использовали энергию, генерация которой была связана с выделением H_2 при серпентинизации минералов, приводящей к защелачиванию среды ($\text{pH}=9-10$) (Russell et al., 2010). Водород являлся донором электронов для восстановления CO_2 ; образующаяся энергия обеспечивала синтез органических соединений, молекул РНК, простейших белков, процессы метаногенеза и ацетогенеза (Martin, Russell, 2003; Lane et al., 2010). Такая геохимическая система была своеобразным инкубатором для протоклеток с примитивными генетическими элементами и белковыми порами, которые могли быть функциональными предшественниками мембран.

Согласно другой гипотезе (Mulikidjanian et al., 2012) жизнь зародилась не в морской среде, а в континентальных мелководных водоемах, которые насыщались парами от наземных горячих источников и снабжались хлором, серой и другими элементами, поступающими из горных пород. Для этой модели характерны более благоприятные условия (по сравнению с морской гидротермальной нишей) для формирования протоклеток: 1) высокое соотношение K^+/Na^+ , соответствующее уровню в современных клетках; 2) высо-

кая концентрация фосфора, цинка, марганца и ряда других элементов, необходимых для различных синтезов; 3) большое количество CO_2 в атмосфере; 4) близкая к оптимальной температура в наземных водоемах (20–30 °C); 5) использование пористой силикатной поверхности для образования агрегатов и биопленок. Источником энергии была солнечная радиация, распад радиоактивных соединений, геохимические процессы, продуцирующие доноры электронов. В сценарии зарождения жизни в анаэробных наземных условиях важную каталитическую роль играли цинк и марганец, синтез липидоподобных структур, участвующих в создании ионного градиента (Mulkiđjanian et al., 2012). На ключевое значение высокого соотношения K^+/Na^+ для образования протоклеток указывал Ю.В. Наточин (2009), критикующий представления о зарождении жизни в морской среде.

Гипотеза о наземном происхождении жизни не противоречит тому, что протоклетки могли возникать локально и асинхронно (на протяжении длительного периода) в разных районах планеты, где функционировали горячие источники. По нашему мнению, можно допустить многократность актов зарождения жизни и возможность независимого возникновения протоклеток в локальных геохимических условиях, что явилось предпосылкой для раздельного развития архей и бактерий на самых ранних этапах эволюции. В этом утверждении мы исходим из представлений о мозаичности, многообразии географической оболочки Земли (Заварзин, 2010) и ранее высказанных нами (Шестаков, 2003; Шестаков, 2009) и другими авторами (Raup, Valentine, 1983; Woese, 2004; Заварзин, 2008; Theobald, 2010) сообщений о значении для зарождения жизни локальных различий в физико-химических, геохимических условиях. Наша позиция не совпадает с общепринятым постулатом о происхождении организмов из гипотетического общего предка. Этот постулат подразумевает, что жизнь на Земле возникла единожды в результате взаимодействия каталитических процессов в неорганической среде и приобрела в конечном счете клеточную форму, пройдя через серию «узких горлышек» отбора, определявших русло структурно-функциональной эволюции организмов. На этой догме базируется понятие об универсальном общем предке, обозначаемом в большинстве работ как LUCA (Last Universal Common Ancestor) (Koonin, 2003; Glansdorff et al., 2008; Fournier et al., 2015).

В трактовке сущности LUCA существуют два основных подхода, различия между которыми имеют прямое отношение к вопросу об истоках возникновения первичных доменов. В первоначальной концепции, разработанной К. Вёзе (Woese, 1998, 2002) LUCA не является организмом, а рассматривается как консорциум генетически примитивных прогенот (ранних протоклеток) с небольшим набором белков, легкопроницаемыми оболочками и разнообразных по сочетанию метаболических характеристик. Генотипы прогенот нестабильны и вариабельны из-за высокой мутабельности,

интенсивных горизонтальных генетических переносов и обмена белками и метаболитами между прогенотами. Эволюционировали не отдельные прогеноты, а все сообщество в целом как «коммунальное хозяйство» с общим генным фондом. В процессе кооперативного взаимодействия получали преимущество наиболее энергетически и метаболически эффективные субпопуляции прогенот. Путем горизонтальных переносов приобретались новые качества, происходило усложнение геномов, расширение спектра белков. Возникали геноты, обладавшие ограниченной способностью к горизонтальным переносам, шла «кристаллизация» структур и функций первичных клеток, способных к вертикальному наследованию (Woese, 2002).

В другом подходе LUCA рассматривали как сложно-организованную клетку с большим геномом, с развитыми метаболическими сетями, в том числе обеспечивающими синтез мембранных липидов, необходимых для осуществления энергетических процессов (Glansdorff et al., 2008). Предполагалось, что LUCA-клетки подвергались редукционной эволюции, в ходе которой в определенных условиях терялись «ненужные» гены и структуры, что привело к дивергенции архей и бактерий, различающихся, в частности, по строению фосфолипидных мембран. К критическому рассмотрению этой модели мы вернемся в следующем разделе статьи.

В позднем варианте гипотезы «коммунального хозяйства» (Woese, 2004) уже рассматривались прогеноты с РНК-геномами, а переход к ДНК-геномам происходил на стадии «кристаллизации» клеточных структур, хотя схема перехода оставалась неясной. В работах Фортера (Forterre, 2006; Forterre, Gribaldo, 2007) была предложена оригинальная модель происхождения ДНК и белков репликации от древних вирусов различного типа. Согласно этой модели ДНК-вирус инфицировавший РНК-геномную протоклетку терял гены капсидных и литических белков и превращался в плазмидоподобный элемент, который путем ретротранскрипции становился ДНК-геномом, заместившим менее стабильный РНК-геном. Предполагалось, что при переходе от РНК-генома к ДНК-геному и произошло разделение протоклеток по стереоспецифичности липидов и по принадлежности к археям или бактериям. Из популяций РНК-геномных протоклеток в «коммунальном хозяйстве» выжили только те, которые получили от разных вирусов ДНК более стабильную (по сравнению с РНК) и с более эффективными системами репликации и транскрипции. Гипотеза «Три вируса – три домена» не отрицала концепцию LUCA и была близка к идеям о важной роли древних вирусов в эволюции, высказанным другими авторами (Агол, 2009; Koonin et al., 2006). В этой гипотезе нас привлекает то, что инфицирование протоклеток разными ДНК-вирусами могло происходить несинхронно во времени и в популяциях, локализованных в разных эконисшах (в частности, предшественники архей могли выжить в термофильных условиях без конкуренции с мезофильными бактериями).

Очевидным является то, что липиды играли важнейшую роль уже на ранних этапах эволюции, когда происходило обособление содержимого протоклеток от внешней среды и создавались условия для метаболических процессов и систем синтеза нуклеиновых кислот и белков (Gould, 2018). Понимание значимости этой роли нашло отражение в концепции «Мир липидов» (Segre et al., 2001), который мог предшествовать «Миру РНК» или коэволюционировать вместе с ним в процессе развития протоклеток. В другой работе предложена концепция «Мира РНК-липиды» без вовлечения интегральных белков в организацию примитивных мембран (Deamer, 2008). Липидоподобные структуры, синтезированные абиотически, обладали способностью к усложнению (образованию длинных цепочек жирных кислот), к спонтанной самоорганизации, самосборке везикул (пузырьков), к ускорению процессов катализа. В замкнутых везикулах шло концентрирование субстратов и конгломератов макромолекул, сопряжение биохимических реакций, формировались системы переноса ионов (Griffiths, 2007).

В изучении ранних этапов эволюции одним из ключевых является вопрос о том, на каком этапе и как происходило возникновение липидных стереоизомеров у архей и бактерий и как связаны различия в фосфолипидных мембранах с процессами энергетического метаболизма. Рассмотрим представления разных авторов о синтезе фосфолипидов разной стереоспецифичности в контексте проблемы дискретного происхождения архей и бактерий.

По версии Мартина–Рассела (Martin, Russell, 2003) предшественники ранних протоклеток не имели липидных мембран, но использовали белковые поры. Сперва липиды синтезировались абиотически, а в ходе последующей эволюции возникли два типа ферментов, осуществляющих синтез стереохимически альтернативных глицерол-фосфатов, определяющих специфику фосфолипидных мембран у архей и бактерий. Гипотезу независимого возникновения двух негомологичных дегидрогеназ, ответственных за синтез стереоспецифических фосфолипидов высказали ранее японские авторы (Koga et al., 1998). В другой версии постулировано, что в протоклетках синтезировались липидные рацематы и фосфолипидные мембраны имели гетерохиральную природу (Wachtershauser, 2003). Под действием метаболических селективных факторов в популяциях взаимодействующих протоклеток происходила сегрегация с образованием линий, обогащенных разными стереоизомерами. Предполагалось, что гетерохиральные фосфолипиды нестабильны и поэтому отбор в субпопуляциях шел по признаку монохиральности мембран. Такой селекции способствовал переход от неспецифического синтеза глицерол-фосфата к системе различных дегидрогеназ, катализирующих образование стереоспецифических фосфолипидов. Возможность асинхронности появления негомологичных дегидрогеназ указывала на то, что сперва возникли бактерии, а археи появились позднее (Wachtershauser, 2003). В модифицированной схеме (Pereto et al.,

2004) предполагалось, что неспецифический синтез гетерохиральных фосфолипидов мембран происходил в первичных клетках (LUCA), где в ходе эволюции и возникли стереоспецифические дегидрогеназы из предковых ферментов различного филогенетического происхождения. Такая версия не противоречила гипотезе, согласно которой разделение на фосфолипиды разного типа (и, соответственно, на археи и бактерии) произошло вследствие редуccionной эволюции LUCA (Glansdorff et al., 2008). Дивергенцию мембран связывали с нестабильностью гетерохиральных структур и селекцией на монохиральность более стабильных мембран.

Однако представления о селективном преимуществе монохиральных липидных мембран подверглись аргументированной критике. В опытах с липосомами показано, что гетерохиральные липиды не менее стабильны, чем монохиральные структуры (Shimada et al., 2011). Разные по стереоспецифичности липиды совместимы в одной клетке без проявления негативных эффектов. В созданном с помощью методов генетической инженерии штамме *Escherichia coli* синтезируются оба типа фосфолипидов и гетерохиральность мембран не влияет на жизнеспособность гибридных клеток (Caforio et al., 2018). В результате геномного анализа у некоторых некультивируемых архей выявлена способность синтезировать химерные липиды, что указывает на возможность образования гетерохиральных мембран (Villanueva et al., 2017). Таким образом, монохиральность фосфолипидных мембран у архей и бактерий не обусловлена их селективным преимуществом, а связана прежде всего с функциями независимо возникших на ранних этапах эволюции дегидрогеназ, ответственных за синтез разных стереоизомеров (G1P у архей и G3P у бактерий).

Многие исследователи поддерживают предположение о первичной гетерохиральности фосфолипидных мембран (Pereto et al., 2004; Lombard et al., 2012), хотя вопрос о движущих силах перехода к монохиральности остается дискуссионным. Помимо стереоспецифичных глицерол-фосфатов в состав сложных двуслойных мембран входят жирные кислоты или изопrenoиды, а также интегральные белки, ответственные за транспортные (Sec, Yid C и др.) и энергетические процессы. Формирование фосфолипидных мембран могло быть результатом только коэволюции и сопряжения разных систем, включая метаболические сети, структуры клеточных стенок, жгутиков, аппарата репликации, ионного транспорта (Szathmary, 2007; Mulkidjanian et al., 2009). Если, как полагают микробиологи, ацетогенные бактерии и метаногенные археи были древнейшими прокариотами, то дихотомия этих доменов может быть связана с развитием разных путей метаболизма в различных геохимических условиях (Martin et al., 2014). В ранних протоклетках переход от геохимической энергетики к биоэнергетике сопровождался возникновением ряда белков/ферментов, различающихся у архей и бактерий. Эти различия заключаются в следу-

ющем: 1) археям свойственны АТФ-синтазы F-типа, а бактерии обладают АТФ-синтазами A/V-типа (Mulkiđjanian et al., 2009); 2) факторы переноса C-блоков имеют разную природу – гидрометаноферин у архей и тетрагидрофолат у бактерий (Sousa, Martin, 2014); 3) выявлена разница в наборах мембранных белков в помпах, ответственных за ионный градиент (Sousa et al., 2013). Дихотомия типов метаболизма (ацетогенез и метаногенез) и фосфолипидных мембран в протоклетках сопряжена с переходом от простого Na^+ -зависимого градиента к более сложному и энергетически эффективному протонному градиенту, обеспечивающему хемиосмотический трансмембранный способ генерации энергии (Mulkiđjanian et al., 2009). Таким образом, можно полагать, что на ранних этапах эволюции одним из главных движущих трендов была селекция на повышение энергетического снабжения различных типов метаболизма.

Взаимосвязь дивергенции липидных мембран с системами биоэнергетики рассмотрена (Sojo et al., 2014) с помощью математической модели, основанной на предположении об использовании протоклетками (LUCA) протонного градиента. В этой концептуальной работе предложена схема участия гипотетического белка-антипортера в функционировании ионных помп и, соответственно, в эволюции фосфолипидных структур. Мембраны, содержащие глицеролфосфатную основу, обладают низкой проницаемостью и не могут обеспечить получение свободной энергии извне (геохимического происхождения). Использовать природный протонный градиент могут только протоклетки с «протекающими» (leaky) мембранами, которые и были по мнению авторов (Sojo et al., 2014) свойственны LUCA. Такие несовершенные мембраны были лишены глицерол-фосфата, но содержали жирные кислоты и, возможно, изопреноиды. На основе моделирования было обосновано предположение о существовании в протоклетках белка-антипортера, повышающего эффективность переноса протонов. Антипортер был одним из первых предковых белков (как и примитивная АТФ-синтаза), который участвовал в становлении ионных помп в протоклетках и способствовал эволюционному усложнению фосфолипидных мембран. Действие антипортера создавало условия для формирования Na^+ -зависимого градиента и давало селективные преимущества для снижения проницаемости мембран, в частности за счет включения в структуру глицерол-фосфата. Согласно этой гипотезе фосфолипиды с альтернативной стереоспецифичностью возникли уже после формирования первичных ионных помп в отдельных, независимых популяциях протоклеток, различавшихся метаболически и занимавших разные экологические ниши. Из этой работы (Sojo et al., 2014) можно сделать такие выводы: 1) LUCA мог состоять из нескольких метаболически и экологически различных популяций; 2) возникновению фосфолипидных мембран предшествовало формирование ионных помп, осуществляющих хемиосмотическую генерацию энергии;

3) становление стереоспецифичных липидов происходило в метаболически различавшихся независимых популяциях; 4) дивергенция типов фосфолипидных мембран стала одним из решающих факторов разделения архей и бактерий.

На основе анализа рассмотренных выше сведений можно выделить две обобщенные версии о происхождении протоклеток и разделении доменов. В первой, почти консенсусно распространенной версии оба домена произошли из одного универсального общего предка, который представлял собой консорциум РНК (позднее ДНК) – геномных протоклеток, различавшихся по метаболическим свойствам. В результате обмена генетическими элементами и метаболитами формировались линии (субпопуляции), различия между которыми определялись влиянием внешних факторов и выражались в расширении спектра белков. На этом этапе эволюции появились предпосылки для возникновения и оптимизации аппарата трансмембранного хемиосмотического способа генерации энергии, связанного с механизмом усложнения фосфолипидных мембран. Окончательному фенотипическому разделению архей и бактерий предшествовала дивергенция независимых путей синтеза стереохимически альтернативных типов глицеролфосфатных блоков. Превращение протоклеток в полноценные клетки с некоторыми различиями в системах трансляции, транскрипции, в строении мембран и т. п. было следствием коэволюции разных структур, входящих в интегрированную сеть, обеспечивающую селективные преимущества клеток в конкретных экологических условиях.

Во второй версии действовали те же универсальные принципы построения структурно-функциональной организации клеток. Однако вопрос о возникновении первичных протоклеток рассматривается с позиций гипотезы о многократности, множественности и асинхронности актов зарождения жизни в разных геохимических и географических условиях. Возможность зарождения в зоне морских гидротермальных щелочных микрократеров и/или в континентальных водоемах с высоким соотношением K^+ / Na^+ и снабжаемых парами газов из горячих источников позволяет думать о независимом происхождении нескольких типов стартовых протоклеток (вариантов LUCA), из которых выжили только те, которые стали предшественниками архей и бактерий. Исходя из этой гипотезы мы склонны полагать, что предпосылки к дискретному происхождению доменов появились на ранних этапах перехода от добиологической к биологической эволюции, когда в разное время и в разных местах возникли протоклетки, исходно различающиеся по биохимическим характеристикам, отражающим специфику экологических условий. Такие протоклетки не имели общего предка, но распространяясь за пределы первоначальной ниши могли взаимодействовать путем горизонтальных переносов с протоклетками другого локального происхождения, частично сохраняя свойства, приобретенные в

период своего зарождения. Среди этих свойств могли быть заложены различия в системах репликации и трансляции (например, полученные от разного типа вирусов согласно концепции «разные вирусы – разные домены»), а также в строении ионных помп и липидных структур.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агол В.И.* 2009. Вирус – до или после клетки? // Проблемы происхождения жизни. М.: ПИН РАН. С. 31–40.
- Заварзин Г.А.* 2008. Планета бактерий // Вестник РАН. Т. 78. № 4. С. 328–345.
- Заварзин Г.А.* 2010. Начальные этапы эволюции биосферы // Вестник РАН. Т. 80, № 4. С. 1085–1098.
- Наточин Ю.В.* 2009. Возникновение мембран // Проблемы происхождения жизни. М.: ПИН РАН. С. 255–228.
- Шестаков С.В.* 2003. О ранних этапах биологической эволюции с позиций геномики // Палеонтол. журн. № 6. С. 50–57.
- Шестаков С.В.* 2009. Тезисы о проблемах биологической эволюции. // Проблемы происхождения жизни. М.: ПИН РАН. С. 245–247.
- Caforio A., Siliakus M.F., Exterkate M. et al.* 2018. Converting *Escherichia coli* into an archaeobacterium with a hybrid heterochiral membrane // Proc. natl. acad. sci. USA. V. 115. P. 3704–3709.
- Deamer D.* 2008. Origins of life: how leaky were primitive cells // Nature. V. 454. P. 37–38.
- Eme L., Doolittle W.F.* 2015. Archaea // Curr. biol. V. 25. R845–R875.
- Forterre P.* 2006. Three RNA cells for ribosomal lineages and three DNA viruses to replicate their genomes: a hypothesis for the origin of cellular domain // Proc. natl. acad. sci. USA. V. 103. P. 3669–3674.
- Forterre P., Gribaldo S.* 2007. The origin of modern terrestrial life // HFSP J. V. 1. P. 156–168.
- Fournier G.P., Andam C.P., Gogarten J.P.* 2015. Ancient horizontal gene transfer and the last common ancestor // BMC Evol. biol. V.15:70.
- Gould S.B.* 2018. Membranes and evolution // Curr. biol. V. 28. R367–R420.
- Glansdorff N., Xu Y., Labedan B.* 2008. The Last Universal Common Ancestor: emergence constitution and genetic legacy of an elusive forerunner // Biol. direct. V.3:29.
- Griffiths G.* 2007. Cell evolution and the problem of membrane topology // Nat. rev. mol. cell biol. V. 8. P. 1018–1024.
- Koga Y., Kyuragi T., Nishihara M., Sone N.* 1998. Did archaeal and bacterial cells arise independently from noncellular precursors? A hypothesis stating that the advent of membrane phospholipid with enantiometric glycerophosphate backbones caused the separation of the two lines of descent // J. mol. evol. V. 46. P. 54–63.

- Koonin E.V.* 2003. Comparative genomics, minimal gene-sets and the last universal common ancestor // *Nat. rev. microbiol.* V. 1. P. 127–136.
- Koonin E.V., Martin W.* 2005. On the origin of genomes and cells within inorganic compartments // *Trends genet.* V. 21. P. 647–654.
- Koonin E.V., Senkevich T.G., Dolia V.V.* 2006. The ancient virus world and evolution of cells // *Biol. direct.* V.1:29.
- Lane N., Allen J.F., Martin W.* 2010. How did LUCA make a living? Chemiosmosis in the origin of life // *BioEssays.* V. 32. P. 271–280.
- Lombard J., Lopez-Garcia P., Moreira D.* 2012. The early evolution of lipid membranes and the three domains of life // *Nat. rev. microbiol.* V. 10. P. 507–515.
- Martin W.F., Garg S., Zimorsky V.* 2015. Endosymbiotic theories for eukaryote origin // *Phyl. trans. roy. soc. B.* V.370: 20140330.
- Martin W.F., Russel M.J.* 2003. On the origin of cells: a hypothesis for the evolutionary transitions from abiotic geochemistry to chemoautotrophic prokaryotes and from prokaryotes to nucleated cells // *Phyl. trans. roy. soc. B. Biol. sci.* V. 358. P. 59–83.
- Martin W.F., Sousa F.L., Lane N.* 2014. Energy at life's origin // *Science.* V. 344. P. 1092–1093.
- Mulkiđjanian A.Y., Bychkov A.Yu., Dibrova D.V. et al.* 2012. Origin of first cells at terrestrial, anoxic geothermal fields // *Proc. natl. acad. sci. USA.* V. 109. E821–E830.
- Mulkiđjanian A.Y., Galperin M.Y., Koonin E.V.* 2009. Co-evolution of primordial membranes and membrane proteins // *Trends biochem. sci.* V. 34. P. 206–215.
- Pereto J., Lopez-Garcia P., Moreira D.* 2004. Ancestral lipid biosynthesis and early membrane evolution // *Trends biochem. sci.* V. 29. P. 469–477.
- Raup D.M., Valentine J.W.* 1983. Multiple origins of life // *Proc. natl. acad. sci. USA.* V. 80. P. 2981–2984.
- Raymann K., Brochier-Armanet C., Gribaldo S.* 2015. The two-domain tree of life is linked to a new root for the archaea // *Proc. natl. acad. sci. USA.* V. 112. P. 6670–6675.
- Rivera M.C., Lake J.A.* 2004. The ring of life provides evidence for a genome fusion origin of eukaryotes // *Nature.* V. 431. P. 152–155.
- Russell M.J., Hall A.J., Martin W.* 2010. Serpentinization as a source of energy at the origin of life // *Geobiology.* V. 8. P. 355–377.
- Segre D., Ben-Eli D., Deamer D.W., Lancet D.* 2001. The lipid world // *Origins life evol. biosphere.* V. 31. P. 119–145.
- Shimada H., Yamagishi A.* 2011. Stability of heterochiral hybrid membrane made of bacterial sn-G3P lipids and archaeal sn-G1P lipids // *Biochemistry.* V. 50. P. 4114–4120.
- Sojo V., Pomiankowski A., Lane N.* 2014. A bioenergetic basis for membrane divergence in archaea and bacteria // *PloS biol.* V. 12. e1001926.
- Sousa F.L., Martin W.F.* 2014. Biochemical fossils of the ancient transition from geoenergetics to bioenergetics in prokaryotic one carbon compound metabolism // *Biochim. biophys. acta.* V. 1837. P. 964–981.

- Sousa F.L., Thierygart T., Landan G. et al.* 2013. Early bioenergetic evolution // *Phyl. trans. roy. soc. Lond. B. Biol. sci.* V. 368. P. 1–30.
- Staley J.T.* 2017. Domain cell theory supports the independent evolution of the eukarya, bacteria and archaea and the nuclear compartment commonality hypothesis // *Open biol.* V.7: 170041.
- Szathmary E.* 2007. Coevolution of metabolic networks and membranes: the scenario of progressive sequestration // *Phyl. trans. roy. soc. B.* V. 362. P. 1781–1787.
- Theobald D.L.* 2010. A formal test of the theory of universal common ancestry // *Nature.* V. 465. P. 219–222.
- Villanueva L., Schouten S., Damste J.S.S.* 2017. Phylogenomic analysis of lipid biosynthetic genes of archaea shed light on the “lipid divide” // *Environ. microbiol.* V. 19. P. 54–69.
- Wächtershauser G.* 2003. From pre-cells to Eukarya – a tale of two lipids // *Mol. microbiol.* V. 47. P. 13–22.
- Williams T.A., Foster P.G., Cox C.J., Embley T.M.* 2013. An archaeal origin of eukaryotes supports only two primary domains of life // *Nature.* V. 504. P. 231–236.
- Woese C.* 1998. The universal ancestor // *Proc. natl. acad. sci. USA.* V. 95. P. 6854–6859.
- Woese C.R.* 2002. On the evolution of cells // *Proc. natl. acad. sci. USA.* V. 99. P. 8742–8747.
- Woese C.R.* 2004. A new biology for a new century // *Microbiol. mol. biol. rev.* V. 68. P. 173–186.

On discrete origin of archaea and bacteria

S.V. Shestakov, E.A. Karbysheva

Two versions of the origin of archaea and bacteria possessing different types of phospholipid membranes are considered. According to the first, widespread version both domains arose from a single universal common ancestor (generalized LUCA) which differentiation led off to the appearance of protocell subpopulations serving as precursors of archaea and bacteria. Second version postulates possibilities for multiple and asynchronous events of life origination in various geochemical conditions. Independently arisen protocells had initially different properties that become a prerequisite of a dichotomy of pathways of membrane lipids and correspondingly discrete arise of archaea and bacteria in the frame of co-evolution with another protocell systems in integral network.

Key words: archaea, bacteria, evolution, protocell, phospholipid membranes

УДК 575.852

ДВЕ ЛЕТОПИСИ РАННЕЙ ЖИЗНИ: ОПЫТ ПРОЧТЕНИЯ И СРАВНЕНИЯ

М.А. Федонкин

Геологический институт РАН, г. Москва

mafedonkin@mail.ru

Сравнение геологической летописи и молекулярной (геномной) летописи жизни выявляет противоречия в области датирования важнейших эволюционных событий. Адекватное понимание степени представительности этих летописей, а также возможностей и ограничений используемых методов исследования открывает возможности более глубокого постижения биологической эволюции и истории биосферы.

Ключевые слова: биоразнообразие, палеонтологическая летопись, молекулярные часы, геномика, протеомика, метаболомика, филогения, эволюция

Сравнение геологической летописи жизни, включающей ископаемые остатки вымерших организмов, а также геохимические, минералогические и изотопные сигналы жизнедеятельности биот, надежно датированные изотопно-геохронологическими методами, и молекулярной летописи жизни, заключенной, прежде всего, в геноме ныне живущих организмов, нередко выявляет конфликт данных в части хронологии важнейших эволюционных событий. Молекулярные часы обычно указывают более раннее время появления той или иной группы организмов в сравнении с изотопным возрастом древнейших окаменелостей соответствующей группы. Это противоречие заметно увеличивается по мере перехода к более ранним этапам геологической истории и биологической эволюции (Федонкин, 2006). Понимание природы тех явлений, которые мы читаем в геологической истории и в геноме как сигналы эволюционных биотических событий, поможет снять ука-

занные противоречия этих двух летописей. Особенно важным представляется адекватное понимание меры представительности обеих летописей, которые, как любая летопись, имеют свои ограничения, дефекты, пробелы, искажения и допускают неоднозначное толкование.

ДЕФЕКТЫ ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ

Степень неполноты стратиграфической летописи глубоко осознавали исследователи на заре геологии. Чарльз Лайель оставил нам прекрасную метафору: геологическая летопись – это история мира, написанная на изменявшемся языке; из нее сохранился лишь последний том, в нем – неполная краткая глава, где на каждой странице уцелело лишь несколько строк. Каждое слово медленно менявшегося языка представляет собой формы жизни. Именно неполнотой геологической летописи Чарльз Дарвин объяснял редкость нахождения переходных форм между видами геологического прошлого (см. главу X его труда «Происхождение видов»). В поддержку этого взгляда П. Тейяр де Шарден сформулировал парадокс трансформизма, раскрывающий причины таких пробелов в ископаемой летописи: начало каждого эволюционного ствола еще не является типичным компонентом последнего и обычно ускользает от внимания исследователя в силу скудости сохранившегося и дошедшего до нас материала (Teilhard de Chardin, 1925). К этому можно было бы добавить и фактор ограниченности первичных биотопов предков тех групп, которые стали массовыми в дальнейшей истории органического мира.

Низкая представительность геологической летописи остается весьма сложной и не всегда осознаваемой проблемой. Возможность непосредственного палеонтологического изучения осадочных толщ в естественных обнажениях существенно снижается по мере увеличения возраста отложений. Архейские и протерозойские отложения существенно меньше обнажены эрозией в сравнении с фанерозойскими породами. Сохранность ископаемых определяется широким спектром тафономических и палеоэкологических факторов, размером, вещественным составом и строением живших организмов, а также длительной историей постседиментационных преобразований ископаемых остатков. Интервалы времени формирования осадков эпиплатформенных мелководных морей и континентальных отложений включают огромную долю времени на перерывы осадконакопления. Скрытые перерывы в осадконакоплении и размывы документируются даже в толщах, накопившихся в глубоководных палеобассейнах, которые весьма незначительно представлены в геологической летописи, – большая часть палеонтологических данных получена из осадков эпиплатформенных морских палеобассейнов и континентальных отложений.

С расширением арсенала методов изучения геологической летописи (изотопная геохронология, геохимия изотопов, хемотратиграфия, магни-

тостратиграфия, палеобиохимия и др.) появились возможности получать качественно новые данные об истории Земли и ее живого мира. Вместе с накоплением опыта приходят знания о сложном поведении изотопных систем в разных условиях, а также о том, что геохимические и геофизические сигналы имеют факторное пространство достоверности, а минералы-хронометры не всегда безупречны. Множество других ограничений и опасностей подстерегают геологов в процессе расшифровки геологической летописи в аспектах химического состава атмосферы и океана, климата, палеогеографии, скорости и интенсивности геодинамических и вулканических процессов прошлого. Интерпретация геологической летописи усложняется по мере роста ее возраста, потому что свидетельства стираются или искажаются последующими событиями, а также по причине сужения возможностей актуалистических подходов к интерпретации.

НЕПОЛНОТА ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ

К настоящему времени описано около 250 000 валидных ископаемых видов, представляющих, в основном, остатки животных и растений фанерозоя. Полагают, что это количество видов составляет ничтожную долю былого биоразнообразия Земли (Prothero, 2013). Действительно, множество таксонов высокого ранга неизвестно в ископаемом состоянии по причине малого размера организмов, отсутствия у них минеральных элементов или скелета, а также ввиду специфичных особенностей их биотопа. Такие организмы составляют ныне, а весьма вероятно, и в прошлом, абсолютное большинство видов. Так, например, богатейшие экосистемы почв, которые являются средой обитания для почти четверти известных видов Земли, в ископаемом состоянии сохраняют крайне мало свидетельств былого биоразнообразия. Причина не только в процессах выветривания и денудации почв, но и в том, что экосистемы высокого биологического разнообразия характеризуются эффективным круговоротом органического и растворимого минерального вещества. Весьма показательны в этом отношении и многие прокариотные экосистемы.

Докембрийская палеонтологическая летопись, составляющая около 85% истории жизни на Земле, резко отличается от фанерозоя крайне низким биоразнообразием и преобладанием микробных таксонов. Эта летопись становится все менее внятной по мере роста древности ископаемых организмов, поскольку их размер уменьшается, набор диагностических признаков сужается, а интерпретация крайне усложняется, особенно в сфере изучения ископаемых прокариотных клеток. Напомним, что в диагностике ныне живущих бактерий и архей морфологические признаки клетки имеют второстепенное значение, в то время как микропалеонтология докембрия в большинстве случаев опирается на форму и размеры ископаемых. Среди описанных прокариотных таксонов архея и протерозоя преобладают цианобактерии (Сергеев, 2006). Видимость преобладания цианобактерий в архее

и протерозое определяется размерами клетки, весьма крупными для прокариот, а также условиями среды обитания, обеспечивающими возможность быстрого окремнения. Строматолиты и другие биогенные отложения и биоминералы, кероген и сохранившиеся молекулярные фрагменты липидов, а также биологически информативные изотопные отношения ряда биофильных элементов лишь отчасти восполняют ущербность палеонтологической характеристики архея и значительной части протерозоя и дают основания для суждений о бактериальном разнообразии, о биогеохимических циклах в докембрийском океане и о существовании некоторых видов метаболических процессов в условиях древней биосферы. Суждения об огромных пробелах в палеонтологической летописи представляются справедливыми, особенно сейчас, когда мы только начинаем осознавать чудовищную неполноту наших знаний о биоразнообразии Земли сегодня.

НЕПОЛНОТА ЗНАНИЙ О СОВРЕМЕННОМ БИОРАЗНООБРАЗИИ

К настоящему времени описано и каталогизировано около 1.5 миллиона видов ныне живущих организмов. Большая часть из них насекомые. Сложные статистические модели показывают, что на Земле обитает не менее 8.7 миллионов видов, представляющих пять царств живого (Moга et al., 2011), то есть доля известных нам видов составляет менее 15% предполагаемого биоразнообразия. Эта выборка во многом определяется размером организмов, доступностью их местообитаний, практическим интересом (пищевой ресурс, медицина, биотехнология и пр.). Наиболее полны наши представления о видовом разнообразии птиц и млекопитающих. Другие группы изучены слабо, например, описано лишь около 7% прогнозируемого количества грибов, выявлено менее 10% форм жизни в Мировом океане. Но перечисленное выше – лишь одна из многих оценок современного биоразнообразия, условно ее можно назвать оптимистической. Дело в том, что предполагаемое количество видов, населяющих ныне нашу планету, оценивается весьма по-разному: от трех до ста миллионов (см. Encyclopedia of Life, Catalogue of Life и другие мировые базы данных), до двух миллиардов (Larsen et al., 2017) и даже до триллиона видов (Lenpon, Losey, 2016), и это значит, что неполнота наших знаний о разнообразии современной биоты Земли крайне велика.

Радикальные изменения оценки численности существующих видов в сторону увеличения, наблюдаемые в последние годы, связаны, прежде всего, с новейшими открытиями в области экологии, микробиологии и геномики. Изучение новых местообитаний, например, океанических гидротерм и глубоких недр земной коры (глубинная биосфера) выявляет громадное количество новых видов, определяемых подчас лишь с помощью генетических технологий, например, путем анализа специфичных фрагментов ДНК. Новейшие исследования по генной систематике показывают возможность

существования ныне до 40 миллионов видов насекомых. Анализ разнообразия внутренних симбионтов насекомых (клещи, нематоды, одноклеточные эукариотные организмы и бактерии) показал, что каждый из изученных видов насекомых имеет, по меньшей мере, десяток видов бактерий, присущих только этому виду насекомых. Один этот факт позволяет прогнозировать, что количество видов прокариот должно достигать двух миллиардов. И если более ранние оценки современного биоразнообразия демонстрировали преобладание животных видов, то по данным новейших исследований не животные делают главный вклад в биоразнообразии, а бактерии, которые составляют 70–90% всех видов на Земле (Larsen et al., 2017).

В зависимости от того, какая из моделей оценки биоразнообразия Земли отвечает реальности, число известных нам видов может составлять от 10–15% до тысячных долей одного процента от общей численности видов на Земле. Это обстоятельство возвращает нас к вопросу о представительности палеонтологической летописи и предваряет вопрос о том, насколько обоснованы филогенетические и эволюционные построения, развиваемые в рамках сравнительной геномики.

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ЧАСЫ И ФИЛОГЕНЕТИКА

Одним из важнейших направлений молекулярной биологии является сравнительный анализ последовательностей ДНК и белков существующих видов организмов. Данные этого анализа составляют основу для выводов об истории видового разнообразия сравниваемых групп, нисходящей к их последнему общему предку. Филогенетическое древо, выведенное на основе этих данных, отражает эволюционную близость видов. Степень генетического сходства рассматривается как мера эволюционного времени, позволяющая оценивать последовательность и возраст таких эволюционных событий, как происхождение и диверсификация групп. Эти исследования опираются на концепцию «молекулярных часов», которая предполагает, что скорость изменения последовательностей нуклеотидов и аминокислот в среднем постоянна в течение геологического времени и что мутации происходят независимо друг от друга. Наличие палеонтологических данных об изучаемых группах, надежно датированных изотопными методами геохронологии, открывает возможность калибровки молекулярного древа жизни и оценки времени дивергенции видов (Benton, Donoghue, 2007).

Сейчас эти и другие базовые положения концепции «молекулярных часов» вызывают обоснованные сомнения. Так, например, результаты филогенетических построений обычно представляются в виде древа, ветви которого всегда указывают на увеличение разнообразия. Однако палеонтология доказательно документирует события массовых вымираний и эпизоды низкого биоразнообразия в фанерозойской истории Земли. Постоянство хода молекулярных часов и независимость мутаций друг от друга также подвергаются сомнению: эти часы работают неравномерно, поскольку мутация в

одном месте генома повышает вероятность другой мутации в другом, соседнем районе ДНК (Vowles, Amos, 2004). Среди основных факторов, осложняющих молекулярное датирование эволюционных событий, называют: а) ограниченную выборку генов и организмов; б) небольшое число ссылок на ископаемые виды, используемые для калибровки «молекулярных часов»; в) вариации молекулярных темпов эволюции между геномами и видами.

Чтобы преодолеть эти сложности, анализируются все более крупные объемы данных о большем количестве генов возрастающего числа видов, получивших полную расшифровку генома. Однако высказываются и такие мнения, что очень большие объемы данных не всегда дают лучшие результаты. Делаются попытки адаптации моделей молекулярных часов к фактам неравномерной скорости изменения изучаемых молекул. В результате определяются не датировки событий, а их вероятностные интервалы времени, например, билатеральные многоклеточные животные появились в интервале 642–761 млн лет назад, то есть за 100 млн лет до «кембрийского взрыва» биоразнообразия (Douzery et al., 2006).

На точность молекулярных часов оказывают влияние такие факторы, как скорость диверсификации и скорость вымирания видов и клад, эволюция разных генов и эволюция функций, разница в скорости эволюции разных видов, межвидовые взаимодействия, методы датировки филогенетических деревьев, биохимические особенности разных организмов в части скорости и качества репликации и репарации ДНК, размер популяции, влияющий на скорость фиксации околонейтральных мутаций, жизненный цикл вида, скорость метаболизма, продолжительность жизни поколения и многое другое. Учитывать влияние всех этих факторов на ход «молекулярных часов» вряд ли возможно, отсюда неизбежные упрощения моделей, поиск лучшего молекулярного маркера в системе, которая отличается высочайшей функциональной связностью – в живом организме.

Специалисты указывают на ряд положений, которые широко принимаются в области молекулярной биологии, но не являются доказательно достоверными. К таким положениям относятся, например, мнения о том, что некоторые молекулярные маркеры по своей природе лучше других маркеров, что ДНК митохондрий дает более высокие значения индекса фиксации (FST, мера дифференциации популяции из-за генетической структуры), чем ДНК ядра клетки, что большие объемы данных всегда лучше меньших, и многие другие.

LUCA – ПОСЛЕДНИЙ УНИВЕРСАЛЬНЫЙ ОБЩИЙ ПРЕДОК

В этой связи хотелось бы коснуться концепции LUCA (Last Universal Common Ancestor), которая сформировалась в области геномики и активно развивается. Во многих научных статьях LUCA обсуждается как реальный клеточный организм, обладающий определенным набором генов и метаболических реакций. Этот предок всех организмов был прокариотным

метаногеном с аминокислотным, нуклеотидным, углеводным и липидным метаболизмом. Соответственно реконструируются характеристики его местообитания и время его появления на Земле (Weiss et al., 2016). Новейшие данные позволяют предполагать ранее появление LUCA – более 3.9 млрд лет назад, то есть до окончания массивированной бомбардировки нашей планеты метеорами и другими космическими телами в интервале 4.1–3.8 млрд лет назад. В результате исследования молекулярных данных о 29 генах, присущих 102 видам ныне живущих организмов (от бактерий до животных), сформирована хронология главнейших эволюционных событий, выверенная с помощью надежных палеонтологических данных (всего 9 ископаемых видов). Эта хронология показывает возникновение эукариотных организмов 1.8 млрд лет назад, расхождение прокариотных ветвей архей и бактерий 3.5 млрд лет назад, и происхождение LUCA не позднее 4.5 млрд лет назад (Betts et al., 2018). Эта датировка означает, что последний универсальный всеобщий предок пережил не только глобальную метеоритную атаку, но и предполагаемое столкновение Земли с протопланетой (Theia) размером с Марс, породившее Луну. Впрочем, основания этой популярной космической гипотезы оспариваются рядом ученых с позиций моделирования процессов формирования системы Земля–Луна и сравнительной геохимии планет (Галимов, 2013).

Есть веские основания сомневаться в плодотворности концепции последнего универсального всеобщего предка, поскольку она ограничивает исследования рамками монофилии, в то время, как известно, насколько широко распространены латеральный дрейф генов и различные формы симбиогенеза в мире прокариотных организмов и многих эукариотных групп. Концепция LUCA, ведя исследователей к монофилии всего живого, заставляет их искать предельно малый размер клетки или минимальный набор генов, который бы обеспечил возможность свободного существования клетки более 4 млрд лет назад в условиях ранней Земли. Однако самые малые геномы характерны для некоторых эндосимбионтов – их геномы редуцировались в ходе взаимодействия и коэволюции с хозяином. Обсуждая тему минимального генома, трудно обойти данные о вирусном геноме, размер которого редко превышает самый малый геном прокариот. Малый размер и структура вирусных геномов определяется отнюдь не их древностью, а скорее эволюционной историей их эукариотных хозяев (Campillo-Balderas et al., 2015). Кроме того, очень немногие гены являются общими для трех доменов живого (бактерий, архей и эукариот) и еще меньше генов можно проследить методами сравнительной геномики в длительной эволюционной истории вплоть до гипотетического всеобщего предка. Проблема реконструкции LUCA осложняется широко распространенными явлениями горизонтального дрейфа генов и их утери, искажающими или стирающими эволюционные сигналы.

Несмотря на операционную удобство концепции LUCA для разработки биоисторических реконструкций, вряд ли следует буквально воспринимать как факт существование единого всеобщего предка всего живого на Земле. Скорее, LUCA – неизбежный эпифеномен, следствие древовидных моделей. И единый предок, и древо жизни имеют ограниченное соответствие сложной эволюции жизни, особенно в свете данных о многократных симбиогенетических событиях в истории прокариот, простейших и растений.

ГЕНОМИКА, ПРОТЕОМИКА, ИЛИ МЕТАБОЛОМИКА?

Альтернативой концепции минимального генома LUCA предлагается концепция «глобального распределенного генома», функционирующего в форме взаимодействия между геномами разных организмов и их коэволюции в условиях ранней Земли (Poole et al., 2015; Fullmer et al., 2015). Основания для такого подхода можно найти в экологии бактерий. Г.А. Заварзин отмечал, что прокариотные экосистемы формируют рециклинг важнейших биофильных элементов, и в трофических связях этих циклов соседствуют представители филогенетически удаленных групп (Заварзин, 2011). Такая кооперация является основой устойчивости и эффективности прокариотных экосистем и залогом выживания всех ее компонентов. Построение модели всеобщего предка вне подобной экосистемы сопряжено с непреодолимыми трудностями. Экосистемный подход к проблеме происхождения сложной клетки через синтрофию, через комплексообразование и дополнительность разных типов метаболизма близок взглядам на жизнь как глобально распределенный геном или пангеном. Такой подход помогает понять причины большого размера реконструируемых геномов гипотетических всеобщих предков.

В сфере молекулярной биологии при исследовании эволюционных процессов наблюдается явно выраженный сдвиг от геномики и протеомики в сторону метаболомики. Метаболомика, быстро развивающаяся область исследований метаболитов, химических веществ, производимых в клетках в ходе базовых химических реакций, поддерживающих жизнедеятельность. Ключевыми остаются вопросы о механизмах и времени формирования различных типов хемосинтеза, особенно разнообразных в прокариотных доменах бактерий и архей (Wacey et al., 2010; Wolfe et al., 2018). Благодаря биохимической деятельности прокариот на протяжении миллиардов лет сформировались глобальные циклы биофильных элементов, прежде всего, углерода, серы, азота, кислорода и фосфора, возникла биосфера современного типа и сложная организация жизни.

Палеонтологическая летопись малоинформативна в этом отношении, поскольку морфология подавляющего большинства прокариотных организмов не позволяет нам судить об их физиологии, образе жизни и систематическом положении. Диагностическими и классификационными при-

знаками прокариот, прежде всего, являются данные об их метаболизме. И в этой связи особую ценность ископаемой или геологической летописи обретают биогенные осадки, биоминералы, молекулярные биомаркеры, геохимические и изотопные сигналы геологического прошлого. Эти данные в не меньшей степени, чем микропалеонтология, проливают свет на раннюю историю органического мира и учитываются в молекулярных моделях наиболее ранних эволюционных бифуркаций древа жизни.

МОЛЕКУЛЯРНЫЙ КАЛЕНДАРЬ ОСНОВНЫХ ЭВОЛЮЦИОННЫХ СОБЫТИЙ

По данным молекулярной биологии клеточная жизнь существовала на Земле до начала формирования древнейших фрагментов геологической летописи, доступных для исследования. Следует отметить довольно странное явление, которое вытекает из ряда молекулярных моделей – гипотетический всеобщий предок LUCA существовал на Земле около 1 млрд лет до того момента, когда 3.4 млрд лет назад произошла первая эволюционная бифуркация, давшая начало главным доменам прокариот – Eubacteria and Archaeobacteria (Betts et al., 2018). В домене Eubacteria молекулярного древа жизни цианобактерии занимают одну из последних ветвей, на что указывает позднее появление современных групп, а также на то, что «великое кислородное событие», произошедшее значительно раньше (2.2–2.4 млрд лет) осуществлялось фотосинтезирующими предками ныне живущих классов цианобактерий.

Ввиду того, что среди сохранившихся микрофоссилий архея и протерозоя преобладают цианобактерии (Sergeev, 2018), открывается уникальная возможность сопоставления палеонтологических данных о происхождении и диверсификация цианобактерий с данным молекулярной биологии (Schirrmeister et al., 2013). Цианобактерии – единственная группа органического мира, положившая начало кислородному фотосинтезу и аэробному состоянию биосферы в докембрийской истории Земли. Ранние формы кислородного фотосинтеза присутствовали на протяжении всего архейского эона. Синтез данных геохимии и молекулярной биологии показывает возможность существования кислородного фотосинтеза уже 3 млрд. лет назад, а к началу протерозоя 2.5 млрд. лет назад цианобактерии достигли высокого уровня диверсификации – они стали доминирующими первичными продуцентами. Уже в раннем протерозое 2.5–2.3 млрд. лет назад, благодаря активности цианобактерий, произошли радикальные изменения геохимических циклов, вызванные быстрой оксигенизацией атмосферы и гидросферы (Great Oxidation Event, GOE). Основные группы цианобактерий, включая эволюционную линию, ведущую к формированию хлоропластов, формировались после этого события. Ископаемые остатки, биомаркеры и данные геномики (модели молекулярных часов) согласованно указывают на первое появление эукариотных зеленых водорослей в позднем протерозое до появления многоклеточных животных (Sanchez-Baracaldo, Cardon, 2019).

Симбиотическое происхождение митохондрии в интервале 2.053–1.21 млрд лет назад отражает позднее появление группы Alphaproteobacteria, к которой принадлежал свободноживущий предок митохондрии. Эвкарисотные клетки современного уровня сложности появились около 1.84 млрд лет назад, то есть значительно позже GOE, что заставляет нас искать и другие факторы их диверсификации помимо роста концентрации кислорода в атмосфере и в океане. К таким факторам можно отнести сокращение геохимического базиса прокариотной жизни в части водорода и некоторых металлов переходной группы (Федонкин, 2003; Fedonkin, 2009). Время диверсификации билатеральных многоклеточных животных (Bilateria, Triploblastica) определяется методами сравнительной геномики в интервале 642–761 млн лет назад, то есть 100–200 млн лет до начала кембрийского эволюционного взрыва.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В течение последних десятилетий, начиная с пионерских работ Эмили Цукеркандль и Линуса Полинга, которые впервые оценили время эволюционного расхождения четырех членов семейства генов гемоглобина (α , β , γ и δ), предполагая возможность использования молекулярных часов, калиброванных данными палеонтологической летописи (Zuckerlandl, Pauling, 1962), эта методология получила стремительное развитие, стала мощным инструментом исследования в области эволюционной биологии, оказала глубокое влияние на разработку теории молекулярной эволюции. По мере прогресса в области секвенирования ДНК существенно расширилась область применения подходов молекулярных часов в теоретических и практических областях. Цели изучения времени дивергенции крупных групп органического мира требуют внимания к медленно меняющейся ядерной ДНК. Установление времени самых ранних эволюционных бифуркаций в истории жизни на Земле основано на изучении самых консервативных белков.

Модели молекулярных часов, основанные на разных методиках, нередко противоречат не только ископаемой летописи, но и друг другу, однако диапазон расхождения результатов заметно уменьшается по мере роста количества полностью расшифрованных геномов и совершенствования методов секвенирования. Критическое значение в процедуре калибровки молекулярных часов имеет надежность интерпретации и датирования ископаемого материала, который должен включать не только окаменелости, но широкий спектр геохимических (в том числе, изотопных) и палеобиохимических сигналов, биоминералы и биолиты, формировавшиеся под влиянием биоты, а также данные палеоэкологии и палеобиогеографии.

Особое значение для реконструкции ранней истории биосферы имеет определение времени формирования основных типов метаболизма бактерий и архей, возникновения оксигенного фотосинтеза, становления эвкарисотной клетки и происхождения многоклеточных животных. Эти со-

бытия оказали определяющие влияние на механизмы функционирования глобальных биогеохимических циклов химических элементов в биосфере. Прикладное значение геосторических реконструкций, включающих все еще недооцененный фактор биоты, заключается в существенном росте прогностического потенциала моделей становления и эволюции биогеохимических циклов, седиментогенеза и рудогенеза в условиях ранней Земли. Разрешение противоречий между данными геологической летописи и молекулярной истории жизни в отношении хронологии и динамики важнейших событий и трендов в мире живого и в ранней биосфере неизбежно потребует учета сложностей, кратко обозначенных выше, но результатом будет совершенствованию методов исследования и формирование достоверных моделей биосферных процессов на ранней Земле.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Галимов Э.М. (ред.). 2013. Проблемы зарождения и эволюции биосферы. М.: КРАСАНД, 640 с.
- Заварзин Г.А. 2011. Эволюция прокариотной биосферы. «Микробы в круговороте жизни» 120 лет спустя. Чтения им. С.Н. Виноградского. М.: МАКС Пресс. 144 с.
- Сергеев В.Н. 2006. Окременные микрофоссилии докембрия: природа, классификация и биостратиграфическое значение. Тр. ГИН РАН. Вып. 567 / Ред. М.А. Семихатов. М.: ГЕОС. 280 с.
- Федонкин М.А. 2003. Сужение геохимического базиса жизни и эвкарриотизация биосферы: причинная связь // Палеонтол. журн. № 6. С. 33–40.
- Федонкин М.А. 2006. Две летописи жизни: опыт сопоставления (палеобиология и геномика о ранних этапах эволюции биосферы) // Проблемы геологии и минералогии. Сыктывкар: Геопринт. С. 331–350.
- Betts H.C., Puttick M.N., Clark J.W. et al. 2018. Integrated genomic and fossil evidence illuminates life's early evolution and eukaryote origin // Nature ecology & evolution. V. 2. P. 1556–1562.
- Campillo-Balderas J.A., Lazcano A., Becerra A. 2015. Viral Genome Size Distribution Does not Correlate with the Antiquity of the Host Lineages // Front. ecol. evol. 3:143. Catalogue of Life <http://catalogueoflife.org/portfolio/encyclopedia-life>
- Benton M.J., Donoghue P.C.J. 2007. Paleontological evidence to date the tree of life // Mol. biol. evol. 24(1). P. 26–53.
- Douzery E.J., Delsuc F., Philippe H. 2006. Molecular dating in the genomic era // PLoS biology. 22(4). P. 374–380.
- Encyclopedia of Life (<https://eol.org/>)
- Fedonkin M.A. 2009. Eukaryotization of the Early biosphere: a biogeochemical aspect // Geochemistry int. V. 47. N 13. P. 1–69.
- Fullmer M.S., Soucy S.M., Gogarten J.P. 2015. The pan-genome as a shared genomic resource: mutual cheating, cooperation and the black queen hypothesis // Front. microbiol. 6:728.

- Knoll A.H., Strauss J.V., Bergmann K.* 2016. Life: the first two billion years // *Phil. trans. roy. soc. B: Biol. sci.* V. 371. N 1707. Nov. P. 20150493.
- Larsen B.B., Miller E.C., Rhodes M.K., Wiens J.J.* 2017. Inordinate Fondness Multiplied and Redistributed: the Number of Species on Earth and the New Pie of Life // *Quart. rev. biol.* V. 92. No. 3. P. 229–265.
- Lennon J., Locey K.* 2016. Scaling laws predict global microbial diversity // *PNAS*. May 24. 113 (21) P. 5970–5975.
- Mora C., Tittensor D.P., Adl S.* et al. 2011. How many species are there on Earth and in the Ocean? // *PLoS Biol.* 9(8): e1001127.
- Poole A.M., Lundin D., Rytkönen K.T.* 2015. The evolution of early cellular systems viewed through the lens of biological interactions // *Front. microbiol.* 6:1144.
- Prothero D.R.* 2013. **Bringing fossils to life: an introduction to paleobiology** (3 ed.). Columbia Univ. press. P. 21.
- Sanchez-Baracaldo P., Cardon T.* On the origin of oxygenic photosynthesis and Cyanobacteria. *New Phytologist* (2019), pp. 1–7, doi: 10.1111/nph.16249
- Schirmermeister B.E., de Vos J.M., Antonelli A., Bagheria H.C.* Evolution of multicellularity coincided with increased diversification of cyanobacteria and the Great Oxidation Event. *PNAS*, January 29, 2013, v. 110, no. 5, pp. 1791–1796.
- Sergeev V.N.* The Biostratigraphic Paradox of Precambrian Cyanobacteria: Distinguishing the Succession of Microfossil Assemblages and Evolutionary Changes Observed among Proterozoic Prokaryotic Microorganisms // *Paleontol. j.* 2018. V. 52, No. 10, pp. 62–75.
- Teilhard de Chardin.* 1925. Le paradoxe transformiste // *Rev. quest. sci.* № 7. P. 53–80.
- Vowles E.J., Amos W.* 2004. Evidence for widespread convergent evolution around human microsatellites // *PLoS Biol.* 2(8): e199.
- Wacey D., McLoughlin N., Whitehouse M.J., Kilburn M.R.* 2010. Two coexisting sulfur metabolisms in a ca. 3400Ma sandstone // *Geology.* 38. P.1115–1118.
- Weiss M.C.* et al. 2016. The physiology and habitat of the last universal common ancestor // *Nat. microbiol.* V. 1. 16116.
- Wolfe J., Fournier G.P.* 2018. Horizontal gene transfer constrains the timing of methanogen evolution // *Nat. ecol. evol.* V. 2. P. 897–903.
- Zuckerlandl E., Pauling L.* 1962. Molecular disease, evolution, and genetic heterogeneity / *Horizons in Biochemistry*. Eds M. Kasha, B. Pullman. Academic press. N-Y. P. 189–225.

Two records of early life: experience of reading and comparison

M.A. Fedonkin

A comparison of the geological record and the molecular (genomic) record of life reveals contradictions in the dating of the most important evolutionary events. Adequate understanding of the degree of representativeness of these records, as well as the possibilities and limitations of the research methods used, opens up the possibility of a deeper understanding of the biological evolution and history of the biosphere.

УДК 581.526.42 :(574.4:546.26): 582.284

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И CO₂-ЭМИССИОННАЯ АКТИВНОСТЬ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИХ ГРИБОВ (BASIDIOMYCOTA, AGARICOMYCETES)

В.А. Мухин¹, Д.К. Днярова¹, П.Ю. Воронин², Вл.В. Кузнецов²

¹*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург*

²*Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва*

victor.mukhin@ipae.uran.ru

Лесные экосистемы это глобальный регулятор газового состава (O₂ и CO₂) атмосферы и климата Земли. Основной и специфической чертой их углеродного цикла является наличие большого медленно реализуемого древесного пула углерода. Мобилизация углерода и других элементов, аккумулированных в древесном пуле, достигается в ходе биологического разложения древесного дебриса. Определяющую роль в этом процессе играют базидиальные (Basidiomycota, Agaricomycetes) ксилотрофные грибы, которые являются единственной группой организмов, способных к разложению лигноцеллюлозного комплекса. Данная группа организмов появляется в каменноугольном периоде, а в настоящее время представлена двумя эколого-физиологическими типами: грибы белой и бурой гнили. Первые, более древняя, предковая для грибов бурой гнили группа грибов, однако они не отличаются по эффективности окислительной конверсии углерода древесного дебриса и по CO₂-эмиссионной активности. Современный этап в эволюции ксилотрофных грибов характеризуется трансформацией и замещением природных их сообществ, производными, антропогенными, что, скорее всего, окажет существенное влияние на углеродно-кислородный баланс и эмиссию CO₂ при разложении древесного дебриса.

Ключевые слова: лесные экосистемы, углеродный цикл, древесный пул, ксилотрофные грибы, биоразнообразие, эволюция

Сокращения: δ¹³C – изотопная дискриминация тяжелого (¹³C) изотопа углерода; δ¹⁵N – изотопная дискриминация тяжелого (¹⁵N) изотопа азота.

Динамическую основу существования жизни составляют биогеохимические циклы – обмен веществом между различными компонентами биосферы, обусловленный жизнедеятельностью организмов и носящий циклический характер, из числа которых углеродный цикл является одним из ключевых для понимания эволюции и современного состояния биосферы. В последнее время углеродный цикл – предмет пристального внимания не только биологов, но и климатологов, экономистов, политиков. Такой, можно сказать, «ажитоажный» интерес вызван тем, что изменение климата принято связывать с ростом концентрации в атмосфере парниковых газов, среди которых углеродсодержащие соединения (CO_2 , CH_4) играют главную роль (Груза, Ранькова, 2006; Кудеяров и др., 2007).

Пожалуй, одна из наиболее обсуждаемых проблем современности – это стабилизация содержания в атмосфере парниковых газов и, прежде всего, CO_2 на уровне, исключающим изменение климатической системы Земли (Данилов-Данильян, 2006). У современной науки пока нет достаточно надежных данных о балансе углерода и изучение природных резервуаров биологически связанного углерода, источников его эмиссии в атмосферу рассматривается как важнейшая экологическая задача (Заварзин, 2006; Кудеяров и др., 2007).

Годовой результат наземного фотосинтеза составляет около 120 Гт углерода, половина которого расходуется растениями на дыхание и возвращается в виде CO_2 в атмосферу, а оставшаяся часть соответствует углероду ежегодной продукции биомассы (Кудеяров и др., 2007). Суммарные объемы аккумулированного углерода в наземной биомассе и мертвой органике оцениваются в более чем 2000 Гт – почти в три раза больше его запасов в атмосфере. Крупнейшими поглотителями, а соответственно и резервуарами атмосферного углерода являются леса – около половины CO_2 , ассимилируемого наземной растительностью (Исаев, Коровин, 2006) – а основные центры концентрации органического углерода расположены в бореальном климатическом поясе, листопадных лесах северного умеренного пояса, а также в дождевых лесах тропиков. Растительность России содержит 39 Гт углерода, из них 34 Гт – около 90% – приходится на леса (Заварзин, 2006).

В силу этого, леса являются глобальными регуляторами газового состава атмосферы и климата Земли (Букварева, 2010). Специфической особенностью биологического круговорота лесных экосистем является наличие большого по объему и медленно реализуемого пула углерода и биофильных элементов, аккумулируемых в древесине, что является адаптацией древесных растений к существованию в экстралювиальных условиях (Пономарева, 1976). В лесах России объем этого пула составляет около 30 Гт С (Кудеяров и др., 2007). Мобилизация биофильных элементов древесного пула достигается в результате биологического разложения древесного

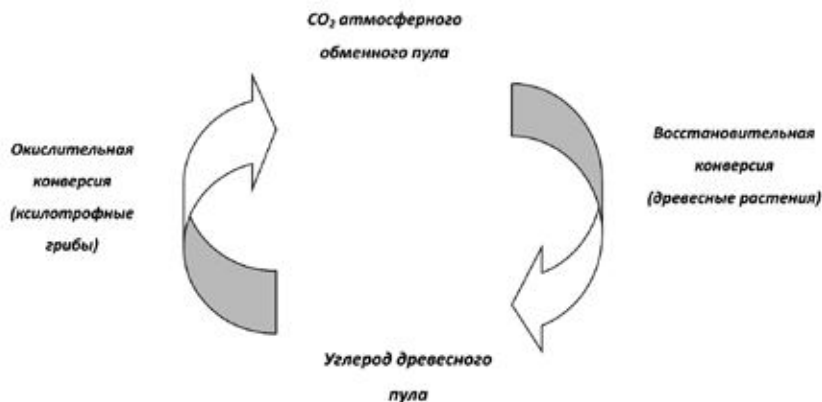


Рис. 1. Биогенная составляющая углеродного цикла лесных экосистем.

дебриса – процесса, инициируемого и контролируемого дереворазрушающими организмами. По объему ежегодной эмиссии диоксида углерода разложение древесины является вторым (после почвы) по значимости природным источником данного парникового газа на территории РФ (Кудеяров и др., 2007). Помимо диоксида углерода при разложении древесины грибами имеет место и эмиссия метана (Мухин, Воронин, 2007а, 2009; Lenhart et al., 2012).

Вся совокупность имеющихся на сегодняшний день данных однозначно свидетельствует об определяющей роли ксилотрофных базидиальных грибов в сообществах ксилофильных организмов (Мухин, 1981; Заварзин, 2006; Мухин, Воронин, 2007б; Заварзин, Заварзина, 2009; Мухин, 2009, 2015). Эта группа грибов осуществляет основную стадию разложения древесины (ксилолиза) из трех, придающих этому процессу «конвейерный» характер, когда каждый из его временных этапов осуществляется специализированной группой грибов (Частухин, Николаевская, 1969). К ксилотрофным относят грибы, питание которых основывается на использовании продуктов ферментативного расщепления лигноцеллюлозного комплекса древесины. Они единственные в современной биосфере организмы, способные к биохимической конверсии лигноцеллюлозного комплекса древесины. Это определяет современный взгляд относительно их места и роли в лесных экосистемах – уникальная, биосферно-значимая группа организмов, совместная с древесными растениями, жизнедеятельность которых лежит в основе углеродного цикла лесных экосистем, которые Г.А. Заварзин (2006) характеризует как древесно-мицелиальные биоценозы. Если древесные растения отвечают за стоковую компоненту углеродного цикла, то ксилотрофные грибы – за эмиссионную (рис. 1) и, наряду с древесными растениями, играют важную роль в газо- и климатрегулирующих функциях лесных экосистем.

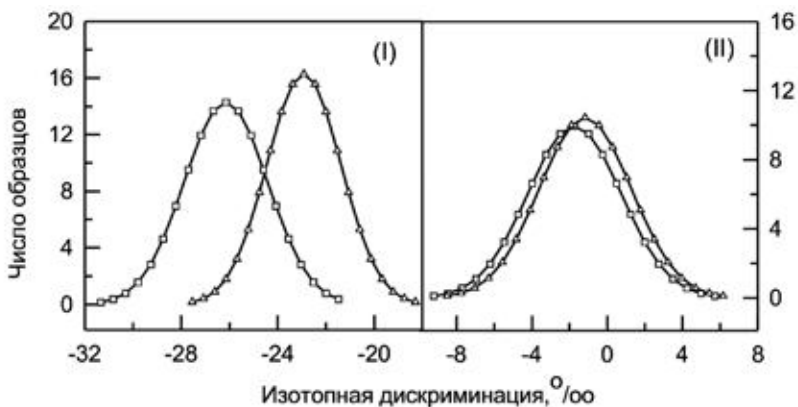


Рис. 2. Нормальные распределения $\delta^{13}\text{C}$ (I) и $\delta^{15}\text{N}$ (II) в древесных субстратах (квадраты) и базидиокарпах (треугольники) грибов (Мухин и др., 2013)

Окислительная конверсия органического углерода древесного пула в диоксид – это, несомненно, основная экосистемная функция ксилотрофных грибов, но не единственная. При разложении древесины, наряду с мобилизацией углерода и переводом его в CO_2 , происходит и мобилизация содержащихся в ней большого спектра биофильных элементов, в частности азота. Древесный пул – это крупный резервуар азота, притом, что содержание этого элемента в древесине очень низкое – C/N 500:1 (Ванин, 1934) – 1250:1 (Watkinson et al., 2006). Суммарно в древесном пуле лесов России по нашим экспертным оценкам (Мухин и др., 2014а) аккумулировано порядка 70 Мт азота, и это второй по значимости (после почвы) резервуар длительного депонирования данного элемента.

Анализ соотношения стабильных изотопов азота в ксилотрофных грибах показывает, что трофический сдвиг по изотопному составу азота по отношению к древесине у них отсутствует (рис. 2). Это нами рассматривается как свидетельство закрытого азотного обмена ксилотрофных грибов, что делает их своего рода геохимическими ловушками, предотвращающими вынос азота из экосистем (Мухин, 2015; Mukhin, Diyarova, 2015). Это соответствует представлениям Wardle (2002), Lindahl et al., (2002), Wardle et al., (2004a,b), Lal (2004), согласно которым, при разложении древесного дебриса азот не поступает напрямую в почву, а остается в мицелии грибов, играющего роль азотного резервуара. По оценкам Baath и Söderström (1979), он может содержать до 20% почвенного азота.

Нельзя не отметить исключительно важную роль ксилотрофных грибов в образовании почвенного, водного гумуса в экосистемах бореально-лесной зоны (Заварзин, Заварзина, 2009). Результаты наших работ по изучению изотопного состава углерода почвенного гумуса и древесины, разрушаемой ксилотрофными грибами в сосново-березовых предле-

соседей леса Среднего Урала, однозначно указывают на древесину как на прекурсор почвенного гумуса. Сигнатуры изотопного состава углерода гумуса ($\delta^{13}\text{C} = -26.3 \pm 0.3\%$) и углерода разрушаемой грибами древесины ($\delta^{13}\text{C} = -26.3 \pm 0.3\%$) не различаются. В то же время, изотопный состав углерода гумуса и подстилки ($\delta^{13}\text{C} = -28.2 \pm 0.08\%$) существенно различается ($p = 0.0001$, $n = 6$).

Таким образом, в лесных экосистемах ксилотрофные грибы выполняют ряд важных, во многом уникальных экологических функций. Однако для XIX и большей части XX в. были характерны представления о вредности дереворазрушающих грибов, поражающих живые деревья, разрушающих лесоматериалы и наносящих тем самым огромный экономический ущерб. С экологической точки зрения их рассматривали лишь как минерализаторов древесных остатков и санитаров леса (Бондарцев, 1953). К сожалению, эти взгляды по-прежнему имеют достаточно широкое распространение и, как констатирует Г.А. Заварзин (2006), биосферная роль грибов как основных деструкторов древесины «явно недооценивается».

Ксилотрофные, или дереворазрушающие грибы – это сравнительно небольшая по таксономическому разнообразию экологическая группа грибов: 800–1700 видов преимущественно афиллофороидных (57–79%) и агарикоидных (19–37%) гименомицетов. Небольшую часть ксилотрофных грибов (2–6%) составляют дрожалковые грибы, но их значение в разложении древесины еще не совсем ясно (Мухин, 1978; Gilbertson, 1980). Все они относятся к отделу Basidiomycota, отсюда и их широко распространенное название базидиальные дереворазрушающие, или базидиальные ксилотрофные грибы.

Е. Пармасто (Parmasto, 1986) считает, что их появление синхронно и синтопически связано с ранней эволюцией *Pinidae* и *Angiospermae*: дивергировали от древних неспециализированных сапротрофов, возможно почвообитающих Basidiomycota, в меловом периоде или ранее. Именно этим временем датируются самые древние находки афиллофороидных и агарикоидных грибов (Каратыгин, 2005). В этот период происходила ломка мезофитовой полихронной флоры и становление современной кайнофитовой (Криштофович, 1957), что могло инициировать процессы адаптивной радиации, так как у ксилотрофных базидиомицетов освоение новых древесных субстратов может быть начальной точкой видообразования (Hal-lenberg, 1987).

Отражением этих процессов является хорошо выраженная в настоящее время специализация ксилотрофных грибов по отношению к лиственной и хвойной древесине, резкая дифференциация их комплексов по видовому составу в хвойных и лиственных лесах. Например, согласно нашим данным (Мухин, 1993), в Западной Сибири из 344 видов ксилотрофных грибов 105 участвуют в разложении хвойного и 136 лиственного дебриса. Осталь-

ные 103 вида являются деструкторами и лиственного, и хвойного дебриса, но многие из них при анализе их частотного распределения по древесным субстратам обнаруживают четко выраженные преферендумы к лиственной или хвойной древесине. Таким образом, трофическая специализация – это результат сопряженной эволюции древесных растений и ксилотрофных грибов и, в силу этого, сообщества ксилотрофных грибов – это не случайный набор видов, а коэволюционно сформировавшиеся устойчивые симбиотические ассоциации.

Ксилотрофные грибы хвойных и лиственных лесов существенно различаются по их способности к разложению лигноцеллюлозного комплекса. Так, в составе грибов-деструкторов хвойной древесины значительное место занимают возбудители деструктивной, или бурой гнили, не имеющие ферментов для разложения лигнина (Gilbertson, 1980; Gilbertson, Ryvarden, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1993). Эта относительно небольшая по биологическому разнообразию группа грибов: в Северной Америке к ним относится 18, а в Европе 22% трутовых грибов (Ryvarden, Gilbertson, 1993). В Западной Сибири, по нашим оценкам (Мухин, 1993), к грибам бурой гнили относится 15% всех описанных в регионе ксилотрофных грибов. В хвойных лесах грибы бурой гнили не только отличаются высоким разнообразием, но и являются экологическими доминантами в процессах разложения хвойной древесины (Мухин, 1993).

К грибам белой гнили относится большинство ксилотрофных базидиомицетов: 85–94% (Gilbertson, 1980; Мухин, 1993) – и они абсолютно преобладают в лиственных лесах. Их отличает способность к разложению не только целлюлозы, но и лигнина и они способны самостоятельно – без участия других организмов осуществить полное разложение древесины (Henningson, 1965; Степанова, Мухин, 1979). Имеются палеонтологические свидетельства наличия белой гнили из перми – около 290 млн лет назад (Каратыгин, 2005). Близкие результаты дает и филогенетический анализ, основывающийся на реконструкции происхождения AA2 генов: белая гниль появляется около 300 млн. лет назад – в конце каменноугольного периода (Floudas et al., 2012). Лигнин – основной предшественник угля, и появление белой гнили в конце карбона, как полагает Robinson (1990), оказало сильное влияние на глобальный цикл углерода. Молекулярно-генетические аспекты эволюционных связей грибов белой и бурой гнили подробно рассматриваются в работе Наги и др. (Nagy et al., 2015).

Не будет преувеличением сказать, что различия между грибами белой и бурой гнили – это самые существенные из имеющихся у ксилотрофных грибов особенностей, остальные – результат их более частных адаптаций к биоэкологическим особенностям отдельных видов и групп древесных растений, климатическим условиям их местопроизрастаний, различным фракциям древесных остатков. Основопологающей функцией грибов, как

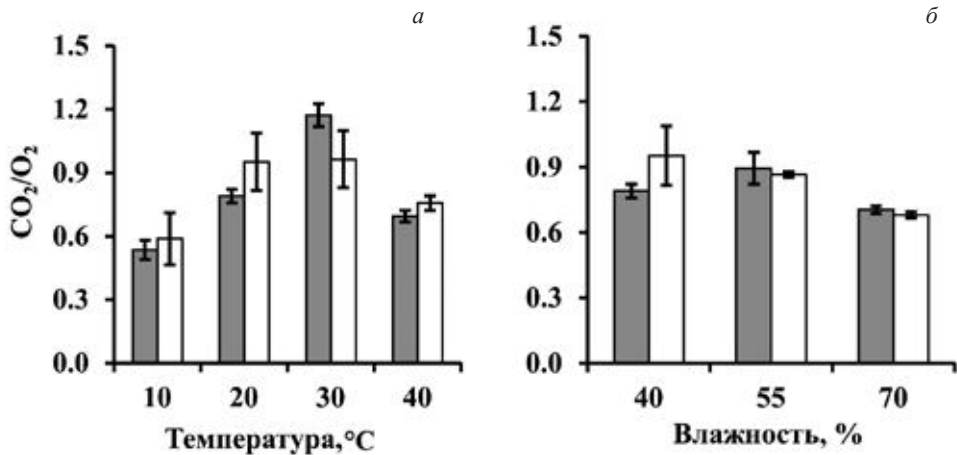


Рис. 3. Соотношение потоков CO₂ и O₂ (средние значение и стандартная ошибка) в газообмене грибов белой (*Daedaleopsis tricolor* – светлые колонки) и бурой (*Piptoporus betulinus* – темные колонки) гнили при разной температуре и 40% относительной влажности древесины (а), при разной влажности и температуре 20 °C (б).

белой, так и бурой гнили в лесных экосистемах является разложение древесины, сопровождающееся окислительной конверсией органического углерода в CO₂, а также мобилизацией биофильных элементов, аккумулируемых в древесном пуле. Обладают ли они равными возможностями в осуществлении данной функции?

При разложении древесного дебриса потребляется O₂ и эмитируется CO₂, масштабы этого процесса, который образно можно назвать биологическим горением, характеризуют следующие цифры: при ежегодной эмиссии CO₂ в лесах России от разложения древесного дебриса равной в углеродном эквиваленте 213 Мт (Кудеяров и др., 2007) потребление O₂ составляет около 600 Мт. Углеродно-кислородный баланс микогенного разложения древесины характеризует не только объемы эмиссии CO₂ и потребления O₂, но и эффективность окислительной конверсии органического углерода древесного пула в CO₂ – чем выше отношение CO₂/O₂, тем выше эффективность процесса, и наоборот. Наши данные (рис. 3) показывают отсутствие у грибов белой и бурой гнили значимых различий ($P > 0.05$) по CO₂/O₂ при температуре 10–40 °C и влажности 40–70%. Другими словами, грибы белой и бурой гнили характеризуются одинаковой эффективностью окислительной конверсии органического углерода древесного дебриса в CO₂.

Грибы белой и бурой гнили не отличаются значимо ($P > 0.05$) и по CO₂-эмиссионной активности при разных значениях температуры (10–40 °C) и влажности (40–70%), более того, и у тех и у других она оди-

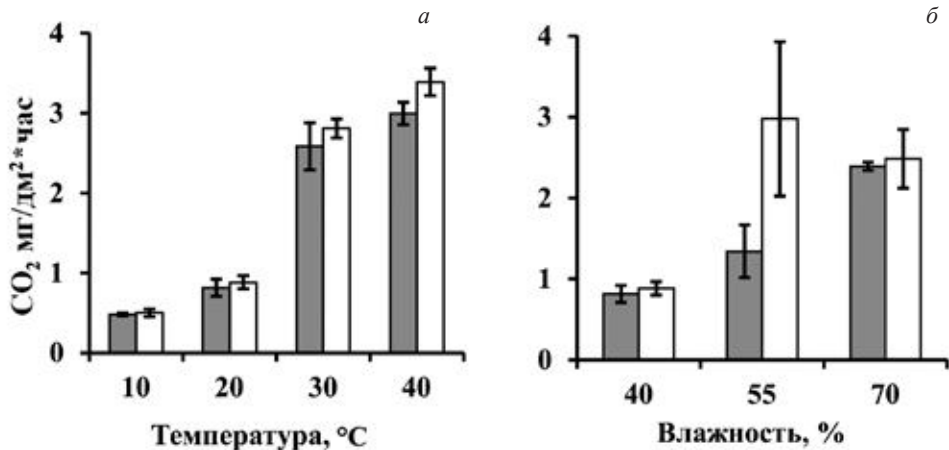


Рис. 4. CO₂ эмиссионная активность (средние значения и стандартная ошибка) субстратного мицелия грибов белой (*Daedaleopsis tricolor* – светлые колонки) и бурой (*Piptoporus betulinus* – темные колонки) гнили при разной температуре и 40% относительной влажности древесины (а), при разной влажности и температуре 20 °С (б).

наково реагирует на изменение гидротермических условий (рис. 4). Температура – это, несомненно, основной предиктор CO₂-эмиссионной активности ксилотрофных грибов и древесного дебриса при его микогенном разложении. По нашим экспертным оценкам (Мухин и др., 2010), повышение ее только на один градус увеличивает эмиссию CO₂ в лесах России на 90 Мт/год. Влажность – второй по значимости предиктор CO₂-эмиссионной активности, существенно усиливающий (до 3-х раз) температурный эффект (Мухин, Диярова, 2016). Функциональные зависимости между влажностью разрушаемого грибами дебриса, его CO₂-эмиссионной активностью и степенью деструкции придают микогенному разложению характер самоускоряющегося процесса, стабилизирующегося лишь при 70% относительной влажности древесины (Мухин и др., 2015). В силу всего сказанного, климатические изменения однозначно окажут сильное влияние на продукцию и эмиссию CO₂ при биологическом разложении древесины в лесных экосистемах.

Одним из экологически и биогеохимически важных феноменов, имеющих место при микогенном разложении древесного дебриса, является фракционирование стабильных изотопов углерода. Грибы различают и фракционируют легкий (¹²C) и тяжелый (¹³C) изотопы и их изотопный состав более утяжеленный, чем разрушаемой ими древесины. В контексте рассматриваемого нами вопроса – эколого-физиологические различия грибов белой и бурой гнили – следует отметить, что трофический сдвиг у тех

и других равно выражен и это говорит о том, что они одинаково успешно фракционируют стабильные изотопы углерода (Мухин и др., 2014б).

Для современного этапа эволюции грибной биоты в целом и ксилотрофных грибов в частности определяющим является процесс синантропизации – глобального масштаба явление, в ходе которого природные, климатогенные типы грибных сообществ замещаются производными, антропогенными. Синантропизация порождает два альтернативных антропогенных тренда в перестройке микобиоты. Это, прежде всего, сокращение ее биологического разнообразия за счет элиминации видов из страхового, ценотического резерва, что снижает адаптивный потенциал грибных сообществ, который складывается из экологической пластичности доминирующих видов и их видового богатства (Mukhin, 2000). Альтернативный антропогенный тренд в перестройке микобиоты связан с увеличением численности и расширением ареалов антропотолерантных и антропофильных грибов. Вновь формирующиеся грибные сообщества отличаются иным по отношению к природным сообществам видовым богатством и выходом на доминирующие позиции видов, приспособленных к разложению мелких фракций древесных остатков (Мухин и др., 2000; Костицина и др., 2017). Скорее всего, все это негативно отразится на интенсивности и стабильности процессов биологического разложения древесного дебриса, на соотношении процессов продуцирования и разложения органических веществ в лесных экосистемах, баланс которых для экосистем и биосферы имеет важнейшее значение (Одум, 1975).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все вышеизложенное свидетельствует, что ксилотрофные базидиальные грибы представляют собой важную с экологической, биогеохимической точки зрения биосферно-значимую группу сапротрофных организмов. Они осуществляют мобилизацию углерода, других биофильных элементов, аккумулируемых в древесном пуле лесных экосистем, и тем самым, делают их доступным для продуцентов. Это уникальная биогеохимическая функция ксилотрофных грибов, так как в современной биосфере они являются единственными на сегодняшний день известными организмами, способными к разложению лигноцеллюлозного комплекса древесины. Наряду с древесными растениями, они определяют O_2 – CO_2 газообмен лесных экосистем, их газо- и климатрегулирующую роль. Центральной задачей, стоящей перед экологией и микологией, является изучение эволюционного разветвления, современного состояния биологического разнообразия базидиальных дереворазрушающих грибов.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, частично поддержана Комплексной программой УрО РАН (проект № 18-4-4-44).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бондарцев А.С.* 1953. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1106 с.
- Букварева Е.Н.* 2010. Роль наземных экосистем в регуляции климата и место России в посткиотском процессе. М.: Товарищество научных изданий КМК. 97 с.
- Ванин С.И.* 1934. Древесиноведение. Л.: Гослестехиздат. 548 с.
- Груза Г.В., Ранькова Э.Я.* 2006. Наблюдаемые изменения современного климата // Возможности предотвращения изменения климата и его негативных последствий: проблема Киотского протокола. Мат-лы Совета-семинара при президенте РАН / под ред. Ю.А. Израэля. М.: Наука. С. 60–74.
- Данилов-Данильян В.И.* 2006. Экологические, экономические и политические аспекты проблемы Киотского протокола // Возможности предотвращения изменения климата и его негативных последствий: проблема Киотского протокола. Мат-лы Совета-семинара при президенте РАН / под ред. Ю.А. Израэля. М.: Наука. С. 29–49.
- Заварзин Г.А.* 2006. Углеродный баланс России // Возможности предотвращения изменения климата и его негативных последствий: проблема Киотского протокола. Мат-лы Совета-семинара при президенте РАН / под ред. Ю.А. Израэля. М.: Наука. С. 134–151.
- Заварзин Г.А., Заварзина А.Г.* 2009. Ксилотрофы и микофильные бактерии при образовании дистрофных вод // Микробиология. Т. 78, № 5. С. 579–591.
- Исаев А.С., Коровин Г.Н.* 2006. Леса России и Киотский протокол // Возможности предотвращения изменения климата и его негативных последствий: проблема Киотского протокола. Мат-лы Совета-семинара при президенте РАН / под ред. Ю.А. Израэля. М. С. 287–305.
- Каратыгин И.В.* 2005. Грибы как компонент экосистем прошлого // Ботан. журн. Т. 9. № 9. С. 1297–1318.
- Костицина М.В., Мухин В.А., Третьякова А.С.* 2017. Грибы-ксилотрофы, ассоциированные с адвентивными видами древесных растений на урбанизированных территориях // Современная микология в России: мат-лы 4 съезда микологов России / под ред. Ю.Т. Дьякова, Ю.В. Сергеева. М.: Нац. акад. микол. Т. 6. С. 221–224.
- Кудеяров В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А.* и др. 2007. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России / отв. ред. Г.А. Заварзин. М.: Наука. 315 с.
- Криштофович А.Н.* 1957. Палеоботаника. 4-е изд. Л.: Гослестехиздат. 650 с.
- Мухин В.А.* 1978. Структура флоры базидиальных дереворазрушающих грибов евразийской части Голарктики (СССР) // Микология и фитопатология. Т. 12. Вып. 1. С. 55–60.
- Мухин В.А.* 1981. Роль базидиальных дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах // Лесоведение. № 1. С. 46–53.
- Мухин В.А.* 1993. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: УИФ Наука. 230 с.

- Мухин В.А., Веселкин Д.В., Брындина Е.В. и др. 2000. Основные закономерности современного этапа эволюции микобиоты лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем. Москва-Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 26–36.
- Мухин В.А., Воронин П.Ю. 2007а. Метаногенез, сопровождающий разложение древесины трутовыми грибами // Доклады РАН. Т. 413. № 6. С. 848–849.
- Мухин В.А., Воронин П.Ю. 2007б. Микогенное разложение древесины и эмиссия углерода в лесных экосистемах // Экология. № 1. С. 24–29.
- Мухин В.А. 2009. Углеродный цикл лесных экосистем: окислительная конверсия // Фотосинтез: физиология, онтогенез, экология / под ред. Е.С. Роньжиной. Калининград: изд-во ФГОУ ВПО КГТУ. С. 126–135.
- Мухин В.А., Воронин П.Ю. 2009. Метаногенная активность древесного дебриса // Экология. № 3. С. 163–167.
- Мухин В.А., Воронин П.Ю., Сухарева А.В. и др. 2010. Грибное разложение древесины при потеплении климата в бореально-гумидной лесорастительной зоне // Докл. РАН. Т. 431. № 3. С. 423–425.
- Мухин В.А., Воронин П.Ю., Веливецкая Т.А. и др. 2013. Фракционирование стабильных изотопов азота и углерода в ходе окислительной конверсии органического вещества древесного пула лесных экосистем // Докл. РАН. Т. 453. № 3. С. 352–353.
- Мухин В.А., Воронин П.Ю., Веливецкая Т.А. и др. 2014а. Соотношение стабильных изотопов азота в древесных субстратах и дереворазрушающих грибах в лесных экосистемах Западной Сибири // Экология. № 6. С. 469–476.
- Мухин В.А., Воронин П.Ю., Веливецкая Т.А. и др. 2014б. Соотношение стабильных изотопов углерода в дереворазрушающих грибах и разрушаемых ими древесных субстратах // Экология. № 1. С. 14–21.
- Мухин В.А. 2015. Дереворазрушающие грибы – современная экологическая парадигма // Биоразнообразии и экология грибов и грибоподобных организмов Северной Евразии. Мат-лы Всерос. конф. (с междунар. участием). Екатеринбург: изд-во Урал. ун-та. С. 170–172.
- Мухин В.А., Диярова Д.К., Веселкин Д.В. 2015. Влажность как фактор CO₂-эмиссионной активности древесного дебриса // Лесоведение. № 3. С. 208–213.
- Мухин В.А., Диярова Д.К. 2016. Влажность и температурная чувствительность CO₂-эмиссионной активности древесного дебриса // Научные основы устойчивого управления лесами. Мат-лы 2-й Всерос. научн. конф. (с междунар. участием). М.: ЦЭПЛ РАН. С. 92–93.
- Одум Е. 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.
- Пономарева В. 1976. Жизнь леса // Наука и жизнь. № 7. С. 21–26.
- Степанова Н.Т., Мухин В.А. 1979. Основы экологии дереворазрушающих грибов. М.: Наука. 100 с.

- Частухин В.Я., Николаевская М.А. 1969. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л.: Наука. 324 с.
- Baath E., Söderström B. 1979. Fungal biomass and fungal immobilisation of plant nutrients in Swedish coniferous forest soils // Rev. d'écologie et de biologie du sol. № 16. P. 477–89.
- Floudas D., Binder M., Riley R. et al. 2012. The Paleozoic origin of enzymatic lignin decomposition reconstructed from 31 fungal genomes // Science. № 336. P. 1715–1719.
- Gilbertson R.L. 1980. Wood-rotting fungi of North America // Mycologia. V. 72. № 1. P. 1–54.
- Gilbertson R.L., Ryvarde L. 1986. North American Polypores. Oslo: Fungiflora, V. 1. 433 p.
- Hallenberg N. 1987. On speciation in Corticiaceae (Basidiomycetes) // Windahlia. № 17. P. 19–25.
- Henningsson B. 1965. Physiology a decay activity of the birch conk fungus *Polyporus betulinus* (Bull.) Fr. // Stud. forest. Sues. № 34. 77 p.
- Lal R. 2004. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security // Science. № 304. P. 1623–1627.
- Lenhart K., Bunge M., Ratering S. et al. 2012. Evidence for methane production by saprotrophic fungi // Nature communications. V. 3. Art. 1046.
- Lindahl B.O., Taylor A.F.S., Finlay R.D. 2002. Defining nutritional constraints on carbon cycling in boreal forests – towards a less ‘phytcentric’ perspective // Plant and soil. № 242. P. 123–135.
- Mukhin V.A. 2000. Stability and adaptive potential of the Subarctic biota of Xylotrophic Basidiomycetes // Heritage of the Russian Arctic. Research, conservation and international Co-operation / eds B.S. Ebbing et al. Moscow: Ecopros publ. P. 169–177.
- Mukhin V.A., Diyarova D.K. 2015. Wood-decaying Fungi and the Carbon Cycle of Forest Ecosystems // Intern. sci. conf. “Forestry: bridge to the future”. Sofia: Univ. of forestry. P. 80–81.
- Nagy L.G., Riley R., Tritt A. et al. 2015. Comparative genomics of early-diverging mushroom-forming Fungi provides insights into the origins of Lignocellulose Decay capabilities // Mol. biol. evol. № 33(4). P. 959–970.
- Parmasto E. 1986. On origin of the Hymenomycetes (What are corticioid fungi?) // Windahlia. № 16. P. 3–19.
- Robinson J. 1990. Lignin, land plants, and fungi: biological evolution affecting Phanerozoic oxygen balance // Geology. № 18. P. 607–610.
- Ryvarde L., Gilbertson R.L. 1993. European Polypores. Pt 1 (Abortiporus–Lindtneria). Oslo: Fungiflora. 387 p.
- Watkinson S., Bebbler D., Darrah P. et al. 2006. The role of wood decay fungi in the carbon and nitrogen dynamics of the forest floor // Fungi in biogeochemical cycles / Ed. G.M. Gadd. Cambridge: Univ. press. P. 151–181.
- Wardle D.A. 2002. Communities and ecosystems: linking the aboveground and belowground components / Monographs in population biol. V. 34. Princeton: Princeton univ. press. P. 497–498.

Wardle D.A., Walker L.R., Bardgett R.D. 2004a. Mature forest ecosystems eventually decline as soil properties deteriorate and phosphorus becomes depleted // *Science*. № 305. P. 509–513.

Wardle D.A., Bardgett R.D., Klironomos J.N. et al. 2004b. Ecological linkages between aboveground and belowground biota // *Science*. № 304. P. 1629–1633.

Biodiversity and CO₂-emission activity of wood-decaying fungi (Basidiomycota, Agaricomycetes)

V.A. Mukhin, D.K. Diyarova, P.Yu. Voronin, V.I.V. Kuznetsov

Forest ecosystems are a global regulator of the gas composition (O₂ and CO₂) of the atmosphere and climate of the Earth. The main and specific feature of their carbon cycle is the presence of a large slowly realized wood pool of carbon. Mobilization of carbon and other elements accumulated in the woody pool is achieved in result of biodegradation of woody debris. In this process basidial (Basidiomycota, Agaricomycetes) xylotrophic fungi play a main role because they are the only group of organisms that able decompose lignocellulose complex. They were appears in the carboniferous period, and currently represent by two eco-physiological groups: fungi of white and fungi of brown rot. The first, more ancient, ancestral group for brown rot fungi, however, they do not differ in the efficiency of oxidative carbon conversion of woody debris and CO₂-emission activity. The current stage in evolution of xylotrophic fungi is characterized by the transformation and replacement of their natural communities by anthropogenic derivatives, which is likely to have a significant impact on the carbon-oxygen balance and activity of CO₂-emission under decomposition of woody debris.

Key words: forest ecosystems, carbon cycle, woody pool, xylotrophic fungi, biodiversity, evolution

УДК 551.83+552.58

МИКРОБНАЯ ОРГАНОМИНЕРАЛИЗАЦИЯ В КАРБОНАТНЫХ ООИДАХ

А.И. Антошкина¹, Е.А. Жегалло², С.И. Исаенко¹

¹*Институт геологии Коми НЦ УрО РАН имени акад. Н. П. Юшкина, Сыктывкар*
Antoshkina@geo.komisc.ru

²*Палеонтологический институт РАН имени А.А. Борисяка, Москва*

В статье представлены первые результаты исследований по органо-минерализации в карбонатных ооидах из разрезов палеозоя Тимано-Североуральского региона, формировавшихся в разных обстановках и имевших разный первичный минеральный состав. С помощью сканирующего электронного микроскопа идентифицированы сохранившиеся в разных формах минерализованные микробные пленки и изменение морфологии первичных зерен органическими кислотами. Установлена связь микробов и органоминерализации, проявленной в виде законсервированных зародышей аморфной фазы карбоната кальция на поверхностях минерализованных биопленок, включая и выделения внеклеточного полимерного вещества – продукта жизнедеятельности бактерий в ооидных корках. Рамановская спектроскопия выявила в структуре ооидов органическое вещество разной степени структурированности – от аморфного до слабоупорядоченного углерода, что позволяет считать полученные данные изотопного состава карбонатов ооидов, соответствующих их первичному составу и условиям формирования.

Ключевые слова: органоминерализация, аморфный карбонат кальция, EPS, карбонатные ооиды, палеозой

ВВЕДЕНИЕ

Хотя на протяжении всей истории Земли ооиды были важными компонентами многих мелководных карбонатов, существовали и существуют до настоящего времени различные гипотезы их образования. Ооиды рассматриваются как один из важных индикаторов для реконструкции обстановок осадконакопления и химизма вод (Kump, Hine, 1986; Calner, Säll, 1999; Li et al., 2017 и др.). Хотя ооидообразование является важным вкладчиком в глобальный карбонатный бюджет, предполагается, что ооидные отложения не являются подходящими индикаторами палеоклимата, поскольку они на протяжении своей жизни подвержены воздействию сложной цепи абиотических и биологических процессов, которые могут привести к значительным геохимическим отклонениям (Diaz et al., 2015). Ооиды, включая и классические оолиты, традиционно рассматривались как абиотические зерна, образованные преимущественно в суспензии подвижными теплыми водами, пересыщенными CaCO_3 (Newell et al., 1960; Davies et al., 1978; Sumner, Grotzinger, 1993 и др.). Ф. Монахан и М. Литл (Monaghan, Lytle, 1956) на основании лабораторных экспериментов, изучая действие бактерий, ассимилирующих SO_4 и выделяющих CaCO_3 , обнаружили, что кальцит имеет структуру, сходную с оолитовой. В водоемах, лагунах, озерах и в прибрежной полосе моря с теплой, хорошо прогреваемой водой, постоянное движение воды и высокое содержание в ней углекислого кальция, достигающее резкого пересыщения, благоприятствуют образованию ооидов/оолитов. Согласно ряду исследователей, оолитовые структуры возникают вследствие жизнедеятельности бактерий или водорослей (А. Ротплетц, В. Бредли, Е. Кальковский и др.). Другие исследователи, хотя и обнаруживали присутствие в ооидах и классических оолитах микроорганизмы, но предполагали, что микробы участвуют только в деструктивных процессах как микросверлильщики поверхностей корок, формирующих ооиды (Duguid et al., 2010; Trower et al., 2018 и др.).

С. Дупраз и П.Т. Висшер (Dupraz, Visscher, 2005) предложили карбонатную биоминерализацию путем зародышеобразования кристаллов опосредованно на рекомбинированном EPS карбонатного осадка после его бактериальной деградации. При этом высвобождаются связанные с EPS ионы, такие как Ca^{2+} , Mg^{2+} или HCO_3^- , что приводит к перенасыщению раствора для карбонатов Ca и Mg. По мнению Défarge (2011), органоминерализацию характеризуют процессы минералообразования, которые опосредуются органическим веществом (ОВ) независимо от живых организмов, из которых оно происходит. Органические соединения могут представлять собой продукты экскреции или отдельные части живых организмов, или реликты и побочные продукты мертвых организмов, которые попали в воду или почву, отложения или породы. Органоминералы как минеральный продукт

органоминерализации следует отличать от хемогенных, так как некоторые из них могут содержать ОВ во время роста кристаллов из органических минералов, таких как графит, и из биоминералов, продуцируемых живыми организмами.

И все же, фактический механизм образования CaCO_3 до сих пор остается неопределенным, поскольку не все карбонаты следуют классической модели роста кристаллов. По мнению (Aizenberg et al., 1996; Addadi et al., 2003) аморфная фаза наночастиц карбоната кальция является промежуточным побочным продуктом биоминерализации, и этот процесс происходит в микробиялитовых системах с преобладанием внеклеточного полимерного вещества (Jones, Peng, 2012). Ранее, при электронномикроскопическом изучении карбонатных ооидов из силурийских карбонатов, было установлено разнообразие их микроструктур и минерализованного гликокаликса (Антошкина, Шеболкин, 2014), однако не было обращено внимание на образование структур аморфного карбоната кальция. Полученные новые данные исследований карбонатных ооидов из разнофациальных разрезов палеозоя позволяют рассмотреть на примере изучения современных ооидов предлагаемые модели органоминерализации применительно к ископаемым ооидам, что и является целью данной статьи.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для исследования помимо авторского был любезно предоставлен сотрудниками лаборатории литологии и осадочных формаций Института геологии Коми НЦ УрО РАН Е.С. Пономаренко, В.А. Салдиным и А.Н. Шадриним из полевых сборов разных лет, которым авторы очень признательны. Карбонатные ооиды были отобраны из отложений венлока (гряда Чернышева), лудлова (Северный Урал), верхнего франа (Северный и Полярный Урал, Южный Тиман), нижней перми (Северный Урал, Южный Тиман). Пробы для анализов отбирались с помощью тонких стоматологических свёрл. Регистрация спектров комбинационного рассеяния света для установления структуры органического вещества в конкрециях проводилась на спектрометре Horiba Jobin Yvon LabRam HR800 С.И. Исаенко. Рентгеноструктурные исследования доломитовых ооидов выполнены на дифрактометре Shimadzu XRD-6000 Си-анод, ток – 30 mA, напряжение – 30 kV, фильтр Ni, шаг сканирования 2 гета – 0.05, скорость съемки – 1 гр./мин (аналитик Б.А. Макеев). Для изучения микроструктуры и химического состава минералов использовались оптическая микроскопия (компьютеризированный комплекс OLIMPUS BX51) и аналитическая СЭМ (JSM-6400 Jeol) (аналитики В.Н. Филиппов, Е.А. Тропников). На электронных сканирующих микроскопах CamScan–4, Cambridge и EVO–50, Zeiss исследования проведены Е.А. Жегалло. Изотопный состав углерода и кислорода в карбонатах анализировался на масс-спектрометре Delta V Advantage

(аналитик И.В. Смолева). Значения $\delta^{13}\text{C}$ даны в промилле относительно стандарта PDB, $\delta^{18}\text{O}$ – стандарта SMOW. Ошибка определений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ не превышает $\pm 0.1\%$ (1 σ). Валовое содержание Сорг определялось в нерастворимом в концентрированной соляной кислоте остатке породы (НОП) с использованием экспресс-анализатора на углерод «АН-7529» (аналитик С.А. Забоева). В качестве стандарта использовали глюкозу. Аналитические исследования произведены в ЦКП «Геонаука» ИГ Коми НЦ УрО РАН и Палеонтологическом институте РАН им. А.А. Борисяка

ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ

Устойчиво мнение, что морские ооиды являются шаровидными конкрециями, образованными слоями в виде корочек из тангенциально или радиально расположенных арагонитовых или кальцитовых кристаллов, сросшихся вокруг ядра. По С.С. Шульцу (1962), изучавшему современные оолиты Каспийского моря, при образовании каждого концентра сначала откладывался слой аморфного вещества, а затем шло постепенное образование микрокристаллов кальцита, расположенных по нормали к поверхности осаждения. Т. Фриман (Freeman, 1962) исследовал условия образования оолитов с резко асимметричным строением в спокойных водах лагуны Мадрэ (Северная Америка). Такие же особенности строения были отмечены Н.С. Скиба и Н.П. Юшкиным (1961) для кальцитовых оолитов рудника Шор-Су, не испытавших в процессе своего образования никакой транспортировки или вращения. Дж. Фергюсон с коллегами (Ferguson et al., 1978) исследовали арагонитовые, кальцитовые и моногидрокальцитовые синтетические ооиды, сходные по морфологии и внутренней структуре с природными спокойноводными ооидами, отобранными из морской воды, содержащей ОВ. Они установили, что способность различных типов ОВ стимулировать образование синтетических ооидов уменьшается в следующем порядке: гуминовые кислоты → белковые вещества → фульвовые кислоты → аминокислоты → аминсахара → водорослевая слизь → аминокислотно-сахарные конденсаты. Выявилось, что способность стимулировать образование ооидов из растворов с разными ОВ не соответствует степени, с которой ОВ сорбируется поверхностями карбонатов. Однако она связана с определенным типом органо-карбонатного взаимодействия, при котором путем объединения отдельных органических молекул в результате взаимодействия металла и гидрофобных/гидрофильных взаимодействий образуются органические мембраны. В результате экспериментальных данных установлено, что периодические колебания физического и/или химического состава исходного раствора не являются необходимыми для образования радиальных карбонатных ооидов, т. е. природные ооиды возникают в результате влияния специфических органо-карбонатных взаимодействий на осаждение карбонатов при почти постоянных физических и

химических условиях. С. Дупраз и П.Т. Висшер (Dupraz, Visscher, 2005), предложившие карбонатную биоминерализацию путем зародышеобразования кристаллов, не рассматривали этот процесс как органоминерализация, хотя другие исследователи (Défarge, Trichet, 1995; Westall et al., 2000) отмечали, что EPS осадков могут также концентрировать ионы.

Согласно исследованиям проб современной морской воды с шельфа Бермудских островов и гавани Галифакс с помощью бактерий (Novitsky, 1981), pH является наиболее важным фактором в стимуляции карбонатонакопления. В большинстве случаев органические изоляты, осаждавшие карбонат кальция, повышали pH выше 9, а при таких значениях pH *in situ* карбонаты не выпадали. По мнению Р. Ридинга (Riding, 2000), EPS является защищающим липким матриксом с внутренними каналами, прикрепляющим микробы к субстрату, а каналы поставляют питательные вещества, кислород и продукты метаболизма. Некоторые метаболические процессы (цианобактериальный фотосинтез, сульфатредукция) другими гетеротрофными бактериями могут повышать щелочность вод и, таким образом, способствовать осаждению карбонатов.

Ряд исследователей, обнаруживая следы микробов в ооидах, отмечали их важное участие в ооидообразовании по присутствию ОБ в слоях корок, биогеохимических следов и функциональных генов, связанных с микробной деятельностью, способствующей кальцификации (Reid et al., 2000; Brehm et al., 2006; Diaz et al., 2014; O'Reilly, 2017), а также по существованию уровней микробного разнообразия, превышающего таковые в строматолито-тромболитовых системах (Dupraz et al., 2009; Diaz et al., 2014). Это позволило им сделать вывод, что происхождение, биология и рост строматолитов и ооидов сходны и сопоставимы.

ТИПЫ ООИДОВ И ОБСТАНОВКИ ИХ ФОРМИРОВАНИЯ

Изученные ооиды представляют собой карбонатные образования сферической, уплощенной, эллипсоидной и несферической форм размером <0.1–0.7 мм, редко до 1.8 мм. Ядра (0.01–0.5 мм) могут быть сложены пелитоморфным карбонатом, пелоидами, литокластами, биокластами, зернами кварца, монацита и ортоклаза. Вокруг ядер наблюдаются карбонатные оболочки (слои/корки) различной толщины, структуры и количества. Многие ооиды имеют хорошо сохранившиеся внешние слои, хотя в слоях и внутреннем слое корок существуют различные уровни микросверлений и микритизации. Оболочки ооидов могут быть сложены микрозернистыми, шестоватыми, радиальными и радиально-волокнистыми кристаллами в один или несколько слоев/оболочек. Исследованные карбонатные ооиды можно объединить в семь групп, отличающихся по составу, размеру, форме и структуре корок и ядра, по цементу/матриксу и по условиям образования. I – ооиды типа кониатоидов отмечены в фенестровых известняках,

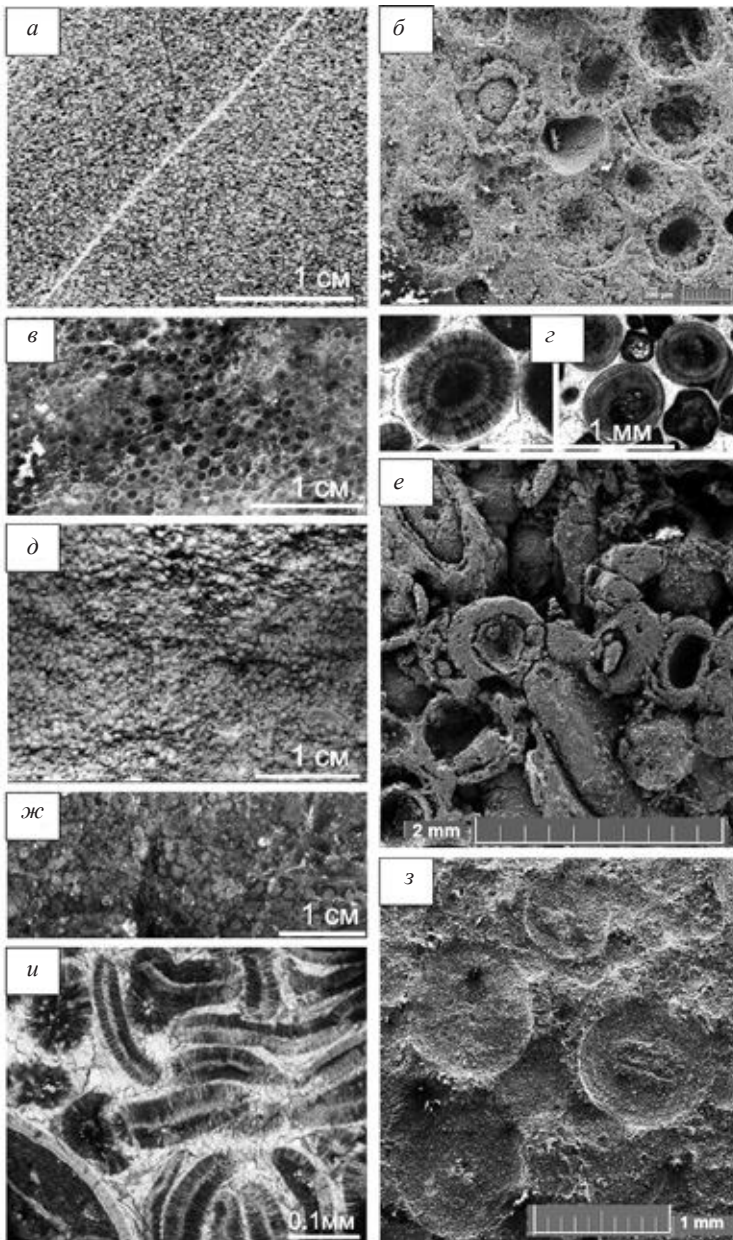


Рис. 1. Типы палеозойских ооидных пород и микрофотографии ооидов: *a* – верхнефранский ооидный известняк, карьер Подгорный, Ю. Тиман, обр. 1/16; *б* – деталь обр. 1/16, СЭМ ооидов III типа во вторичных электронах; *в* – верхнефранский ооидный известняк, г. Олыся, Приполярный Урал, обр. 7/11; *г* – ооиды V типа, шлиф. обр. 7/11; *д* – нижнепермский ооидный доломит, разрез Красный Яр, Ю.Тиман, обр. 74/2; *е* – деталь обр. 74/2, СЭМ ооидов VII типа во вторичных электронах; *ж* – лудловский ооидный известняк, р. Илыч, Северный Урал, обр. 109/1; *з* – деталь обр. 109/1, СЭМ ооидов IV типа во вторичных электронах; *и* – ооиды VI типа, р. Изьяю, гр. Чернышева, шлиф обр. 479/118;

формировались в супралиторальной среде, о чем свидетельствует наличие микротрещин в иловом матриксе, небольших розеток палеомикрокодий (возможных палеолишайников по: Antoshkina, 2014) и вадозного цемента. II – ооиды шестоватокристаллические в виде микрошариков, похожих на «ежиков»; Они формировались в мелководной лагуне с колебанием солености, спокойной гидродинамикой и проявлением аноксии в придонных осадках, часто в ассоциации со строматолитами. III – ооиды радиально-концентрические и радиальные со слабо выраженными концентриями, сферической и эллипсоидной форм, с крупнокристаллическим спаритовым кальцитовым цементом указывают на открыто-морские условия зон мелководья, отличающиеся насыщенностью водной массы кальцием и углекислотой, а также перемешиванием осадка (рис. 1а, б). IV – ооиды радиально-шестоватые отмечены в известняковых песчаниках с микрозернистым или пелитоморфным матриксом и присутствием частично растворенных привнесенных ооидов. Вероятнее всего формировались в полуизолированных лагунах с низкой гидродинамикой, переменной соленостью, с присутствием водорослей и редкой фауны гастропод, пелеципод и остракод, постепенно переходящих в прибрежную зону. Возможно, что скопления ооидов были сосредоточены периодическим волнением в зарифовых лагунах (рис. 1ж, з). V – ооиды с несколькими концентриями (корками) из тонко-радиальных пластинок с кальцитовым спаритовым цементом имеют довольно крупные различной формы ядра. Они присутствуют в известняковых микробных и оолитовых песчаниках и гравелитах, а также в брекчиях с ооидами и небольшим количеством фрагментов фоссилий (рис 1в, г). Формировались такие ооиды в условиях открыто-морского мелководья с неравномерной гидродинамикой или на песчаных отмелях под воздействием приливных течений и, возможно, штормов. VI – ооиды радиально-однослойные с шестоватыми кристаллами кальцита плотно упакованными вокруг скелетных фрагментов и скоплений зерен, удлиненной, эллипсоидной и бисфероидной формы. Структура радиальной оболочки состоит из чередующихся светлых и темных пластин, иногда содержащих пирит, который может почти полностью заменить структуру ооида (рис. 1и). Такой тип ооидов мог образовываться в тиховодном внутриконтинентальном мелководном водоеме с неравномерным поступлением терригенного и биокластового материала. VII – ооиды с несколькими концентриями из разной формы кристаллов доломита размером от 0.2 до 1.7 мм округлой или овальной формы, с ядром, заполненным кристаллами доломита разной размерности или выщелоченным, довольно плотно упакованные в породе (рис. 1д, е). Седиментационно-диагенетическая природа доломитов, отсутствие органических остатков и изотопный состав карбонатов свидетельствуют об их образовании в условиях лагуны с повышенной соленостью.

Следует отметить, что в одной породе можно встретить разные генетические типы ооидов, чаще всего с преобразованием первичной структуры. Это объясняется тем, что ооиды и ооидные отложения в течение своей истории подвергались воздействию абиотических процессов, таких как эрозия и транспортировка. Возможным признаком транспортировки в водной среде может служить отсутствие следов микросверлений на поверхностной корке ооидов, хотя следы сверлений и микритизация, сопутствующие им, имеются на внутренних слоях или ядре. Подобные следы биосверлений установлены в современных ооидах, и среди них хорошо диагностируются их морфотипы (Trower et al., 2018). Наблюдая рост ооидов эти авторы установили, что ооиды растут во время транспортировки на подвижном мелководье, хотя степень колонизации био пленками и обилие сульфатредуцирующих бактерий существенно выше в более спокойноводных обстановках. Изучение современных ооидов на Багамских банках показали, что мелкие ооиды являются в основном спокойноводными автохтонными образованиями, а крупные – подвижноводными аллохтонными. Последнее можно также отнести и к ооидам из глубоководных отложений, которые могли попасть туда с потоками из мелководных областей шельфа.

МИНЕРАЛЬНО-ГЕОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ООИДОВ

Исследования ооидов и матрикса, содержащего ооиды, показали, что они являются распространенными компонентами не только мелководных карбонатов с различной энергией, но образуются в супралиторальной зоне и лагунах с разным химическим составом вод. Выявленная хорошая сохранность внешней и внутренней структур оболочек лагунных ооидов IV и VI типов (рис. 1з, и) говорит о том, что их первоначальный минеральный состав, вероятнее всего, был представлен низко-Mg кальцитом. Подтверждением этого может быть присутствие в основном фоссилий остракод и реже гастропод, которые могли иметь низко-Mg кальцитовый скелет (Flügel, 2013). Исследования (Pacton et al., 2016) органоминерализационных процессов в пресноводных строматолитах показали, что био пленки, содержащие низко-Mg кальцит, могут формировать миллиметровые агрегаты при аноксии в осадке. Условиями для осаждения низко-Mg кальцита являются низкая соленость, слабая гидродинамика и сульфатредуцирующие бактерии. Лагунная обстановка, присутствие фрамбоидальных микропиритов в структуре оболочек и ядер ооидов IV и VI типов служат доказательством их первичного низко-Mg кальцитового состава. Первичный доломитовый генезис ооидов VII установлен рентгеноструктурными исследованиями параметров элементарной ячейки, которые соответствует стандартным данным осадочного доломита: $a=4.810 \text{ \AA}$, $c=16.02 \text{ \AA}$, $\text{cell vol}=321.02 \text{ \AA}^3$.

Облегченный изотопный состав углерода (-5.4...-6.4‰) и кислорода (24.6-22.9‰) указывает на опреснение водоема внутреннего шельфа, в рай-

оне образования ооидов. Ооиды из окраинношельфовых зарифовых лагун имеют приближающийся к нормально-морским изотопный состав углерода ($-3.52 \dots 0.4\%$) и кислорода ($24.3-22.7\%$). Оиды, формировавшиеся в подвижных обстановках отмели, характеризуются уже нормально-морскими значениями $\delta^{13}\text{C}=1.20-1.62\%$ и близкими к ним значениями $\delta^{18}\text{O}=25.52-26.22\%$. Существенно повышенный изотопный состав углерода 6.69% и кислорода 28.37% доломитовых ооидов говорит об условиях соленых лагун (Кулешов, 2001).

В целом, средние значения $\delta^{18}\text{O}$ $22.8-23.5\%$ оказываются аномально низкими и свидетельствуют о сильном влиянии сульфатредукции и образовании бикарбонат-ионов в поровой воде. Согласно Joachimski et al., 2004, одним из факторов, обуславливавших низкие величины $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ в карбонатных породах, может быть поступление изотопно-легких вод с речным стоком и метеорными водами (опресненность), а другим – повышение солености вод морского бассейна. Исходя из полученных углеродно-кислородных изотопных данных в исследуемых ооидах, можно говорить, что во многих случаях первый фактор являлся решающим.

Содержание C_{org} в ооидных известняках достигает 0.18% , что намного превышает кларк органического углерода в карбонатах ($0.014-0.06\%$). Исследование ооидов методом рамановской спектроскопии комбинационного рассеивания света выявило присутствие фаз углеродистого вещества в кальците и доломите. На КР-спектрах отмечены линии кальцита ($155, 286, 713, 1086 \text{ см}^{-1}$), линии доломита ($179, 1098 \text{ см}^{-1}$), полосы слабо упорядоченного УВ ($1351, 1581 \text{ см}^{-1}$) и полосы аморфного углерода (1296 см^{-1} ($\text{FWHM}=300 \text{ см}^{-1}$) и 1492 см^{-1} ($\text{FWHM}=258 \text{ см}^{-1}$) (Феррари, Робертсон, 2004). Кроме того, присутствуют широкие полосы фоновой люминесценция малой интенсивности во всем диапазоне регистрации спектра. В некоторых образцах диагностировать УВ не удалось ввиду интенсивной люминесценции от органической компоненты. Состав углеродистого вещества позволяет говорить, что породы с ооидами не были подвержены значительным вторичным преобразованиям и, соответственно, изотопный состав ооидов отражает фактически первичные изотопные соотношения в водах при формировании осадков.

СЛЕДЫ МИКРОБНОЙ АКТИВНОСТИ В ООИДАХ

Электронно-микроскопическое исследование ооидов выявило остатки фоссилизированных пленок межклеточного полимерного вещества (EPS). Минерализованный гликокаликс в форме «сетчатых» пленок и их фрагментов хорошо виден в структурах оболочки (рис. 2). Наличие микроэлементов Si, Al, K, Mg и Fe в карбонатной матрице минерализованных биопленок свидетельствует об их алюмосиликатном минеральном составе. Распределение минерализованных EPS в ооидах выявило их связь не

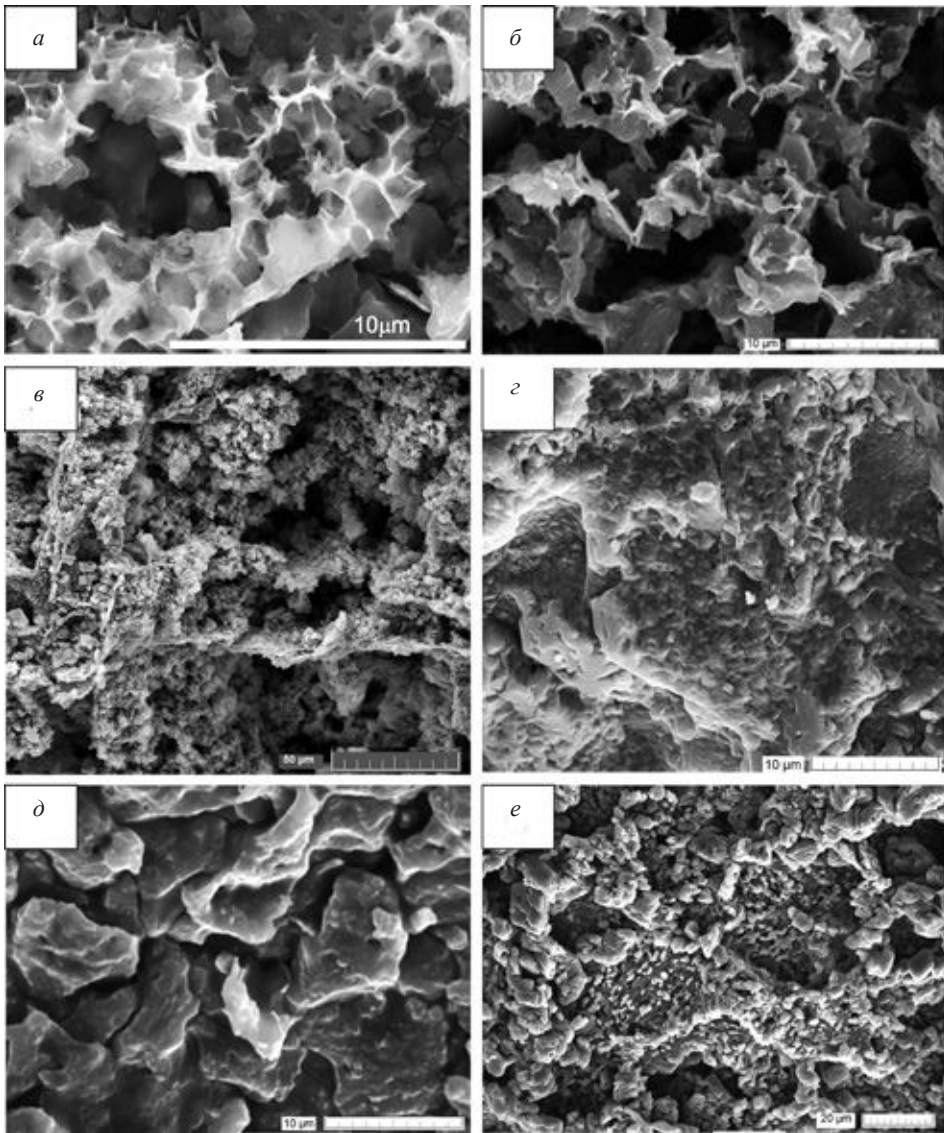


Рис. 2. Типы фрагментов фоссилизированного гликокаликса в палеозойских ооидах: *a* – обр. 479/118, р. Илыч, гр. Чернышева; *б* – обр. 6/88, р. Оловка, Северный Урал; *в-г* – обр. 1/16; *д* – обр. 75/29, р. Мал. Паток, Приполярный Урал; *е* – обр. 74/2, разрез Красный Яр, Ю. Тиман.

только с поверхностями оболочек, но и с их структурой (Antoshkina, 2018). Аутигенные октаэдрический пирит и оксиды железа фрамбоидальной нанопирита обнаруживаются в ядрах и микробных пленках структуры

оболочек ооидов. Согласно (Folk, 2005), поверхность фрамбоидов, идиоморфных кристаллов и метасоматических пиритов от докембрия до современных осадков, обычно покрыта сфероидами размером 30–50 мкм, интерпретируемые как пиритизированные клетки нанобактерий. Это означает, что осаждение сульфида железа выполняли бактерии, часто связанные с разлагающейся органикой и возникающей аноксией придонных вод. Кристаллы кальцита сглаженной формы также широко распространены, они образуются при растворении органическими кислотами инкрустирующих микроорганизмов (Summons et al., 2013).

ПРИЗНАКИ ОРГАНОМИНЕРАЛИЗАЦИИ В ПАЛЕОЗОЙСКИХ КАРБОНАТНЫХ ООИДАХ

Термин «органоминерализация» был введен в 1993 г. O. Trichet и C. Défarge на VII Международном симпозиуме по биоминерализации и обозначает карбонатные тела с биоминеральными матрицами, богатыми аминокислотами. Обоснованием послужили более ранние работы, доказывающие, что растворенные органические соединения могут способствовать осаждению карбоната кальция из воды. Этот термин включает в себя микробно индуцированную, т. е. активное взаимодействие со средой с помощью метаболизма и микробно опосредованную – пассивную минерализацию ОБ (Burne, Moore, 1987; Dupraz et al., 2009). Модель карбонатной биоминерализации путем зародышеобразования кристаллов опосредованно на рекомбинированном EPS при осаждении карбонатов (Dupraz, Visscher, 2005) представляет собой типичную микробно опосредованную модель процесса органоминерализации. Наши электронномикроскопические исследования ооидов показали, что именно такой механизм определяет органоминерализацию в их формировании (рис. 3б, в). В отношении доломитовых образований Vasconcelos и McKenzie (1997) сформулировали модель микробного доломита в бескислородных суперсоленых условиях, чтобы наблюдать за посредничеством сульфатредуцирующих бактерий во время осаждения доломита. Сульфатредуцирующие бактерии необходимы для преодоления кинетических проблем, связанных с образованием минерала с высокоупорядоченной кристаллической структурой. Бактерии изменяют свою микросреду и обеспечивают поверхность, на которой могут образовываться нанокристаллы доломита. Бактерии нуждаются в SO_4^{2-} – для своего метаболизма, в то время как осаждение доломита требует избытка Mg_2+ наряду с повышенной щелочностью, что может быть обеспечено гиперсолеными водами. Как только зародышеобразование доломита произошло в условиях восстановления сульфатов, он подвергается процессу «старения», в результате чего происходит повышенное упорядочение кристаллической структуры. Начальное осаждение и последующий ранний диагенез сопровождались интенсивной микробной активностью.

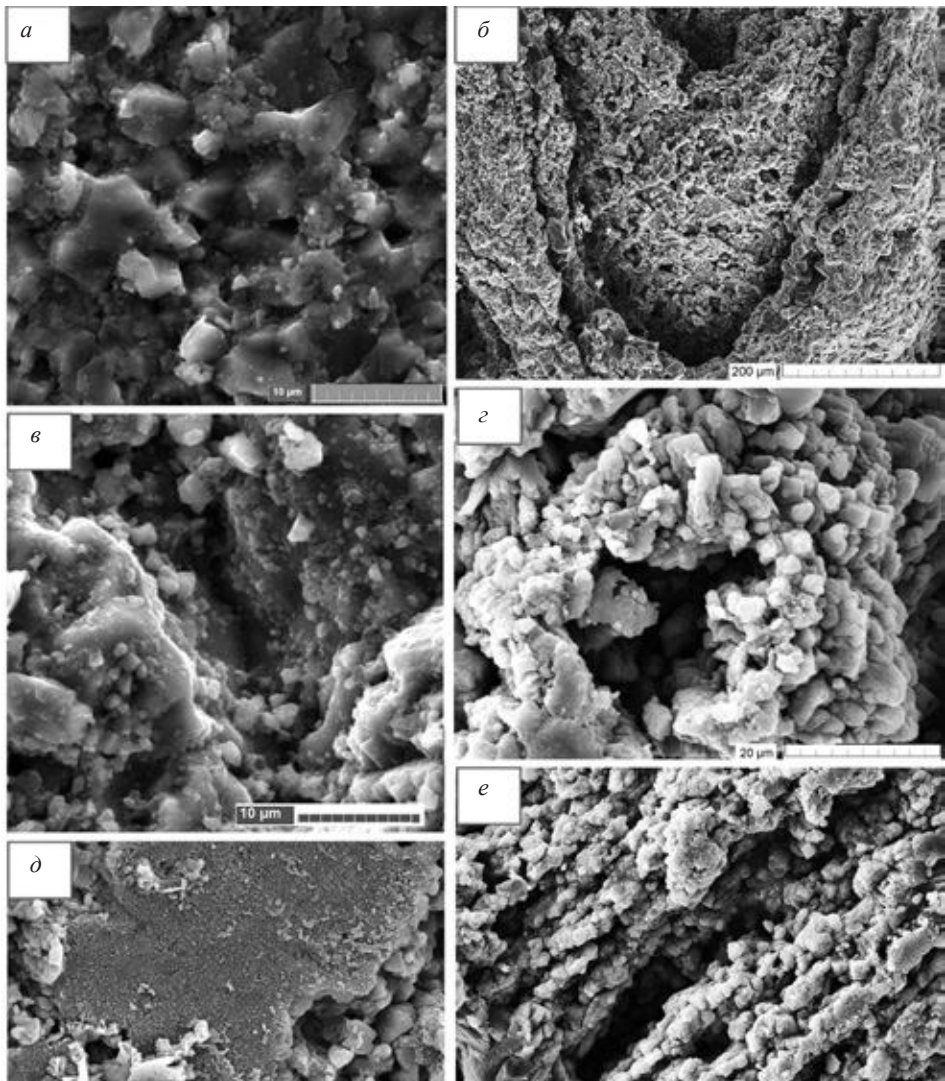


Рис. 3. Предлагаемая стадийность процесса органоминерализации в палеозойских карбонатных ооидах: *a* – начальная стадия фазы зарождения нанозерен аморфного карбоната кальция на минерализованной биопленке, обр. 109/1; *б* – скол доломитового ооида с поверхностями корок с минерализованной биопленкой, обр. 74/2; *в* – разнообразие форм и неравномерность распределения нанозерен аморфного карбоната кальция, обр. 109/1; *г* – участок поверхности с более крупными нанозернами и фрагментом (нижний левый угол) fossilized гликокаликса локально развитой биопленки, т. е. подготавливается стадия кристаллизации, обр. 1/16; *д* – локально развитая минерализованная биопленка, обр. 1/16; *е* – кристаллический слой ооидной корки, где кристаллы интенсивно проработаны органическими кислотами, обр. 1/16.

Diaz et al. (2017), проводившие исследования в пяти участках Багамской банки, предложили модель роста современных карбонатных ооидов, в которой аморфная фаза наночастиц карбоната кальция (АКК) с низкой стабильностью превращается в стабильные полиморфные CaCO_3 . Эта модель включает несколько фаз. 1 – биопленка EPS колонизирует внешние слои корок, способствуя первым стадиям осаждения CaCO_3 через образование АКК. 2 – концентрические пластинки в ооидах образуются на локализованных участках в матрицах EPS биопленки на наружном и внутреннем слоях корки ооида посредством процессов органоминаерализации, которые включают как биологически индуцированные, так и биологически влияющие механизмы. 3 – дальнейшее развитие АКК приводит к образованию тонкого слоя из агрегатов нанозерен во внешней корке, который превращается в кристаллическую фазу, образуя слой арагонита, накапливающегося поверх существующего слоя. 4 – механическое сглаживание при движении и засолении ооида полируют поверхность, что приводит к росту концентрических пластин тангенциально расположенных игл арагонита.

Конечно, в ископаемых ооидах, прошедших длительную геологическую историю, восстановить с такой точностью процесс роста ооидов довольно сложно, но все-таки попытаемся выделить некоторые моменты, свидетельствующие о последовательности процессов органоминаерализации во время роста ооидов. Первую фазу органоминаерализации можно наблюдать в ооидах VII типа на обломанном сколе ооида, где просматриваются несколько поверхностей оболочек, на которых присутствуют сохранившиеся фрагменты пленки минерализованного гликокаликса (рис. 3б). Начало второй фазы органоминаерализации – образование зародышей аморфного карбоната кальция на минерализованной биопленке – представлено на ооиде VI типа, (рис. 3а), дальнейшее их развитие можно видеть на ооиде IV типа. Здесь присутствуют многочисленные и неравномерно распределенные нанозерна аморфного карбоната кальция разного размера (рис. 3в). На рисунках 3г-д присутствуют фрагменты минерализованного гликокаликса, возможно, характеризующие участки поверхности локально формирующихся концентрических оболочек/слоев, которые условно можно принять как проявление следующей фазы органоминаерализации. Фрагменты межслоевых минерализованных биопленок наблюдаются в венлокских лагунных пресноводных ооидах (рис. 4). Дальнейшее развитие АКК ведет к формированию кристаллической фазы карбоната кальция, образуя новый слой оболочки на существующем слое. На рис. 3е можно видеть уже отчетливые кристаллические формы карбоната, хотя и довольно интенсивно проработанные органическими кислотами микробных сообществ внутри и на поверхности оболочки.

Davies et al. (1978) отмечали, что при образовании ооидов действуют чередующиеся циклы возбуждения и временного покоя. Принимая во вни-

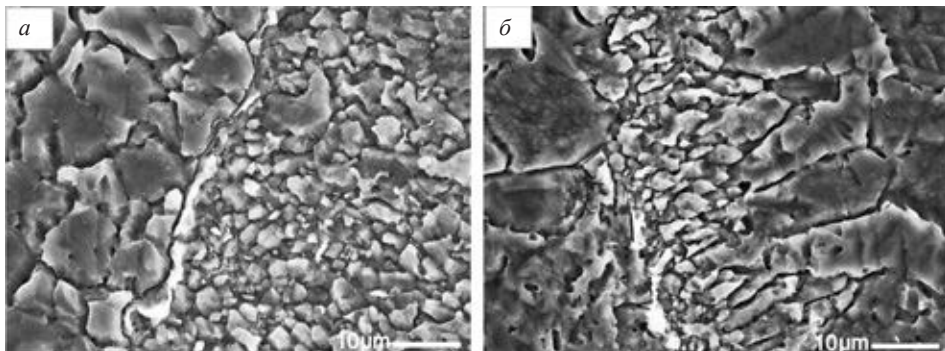


Рис. 4. Фрагменты межслоевых биопленок, сохранившиеся как минерализованный гликокаликс алюмосиликатного состава, в лагунных ооидах венлока, обр. 479/118, гр. Чернышева.

мание, что развитие и превращение аморфного карбоната кальция в арагонит происходит на стадиях покоя активной фазы, колонизация EPS внешних корковых слоев активизируется, когда ооиды покоятся в приповерхностных слоях мелководья или в областях с низкой энергией. Приливы и отливы приводят к полировке поверхностного слоя перед началом нового цикла роста. Рост ооидов прекращается, когда ооиды смываются с активного мелководья, или когда энергии в воде недостаточно, чтобы привести ооид во вращение, или когда осадок с ооидами захороняется под новым слоем осадочного материала. Как только рост прекращается, интенсивная микробная колонизация приводит к образованию аккреционных агрегатов или разрушению ооидов путем микритизации. Наблюдения за палеозойскими карбонатными ооидами показали, что не только ооиды, транспортируемые из своих областей, могут быть микритизированы. Мелкие по размеру автохтонные ооиды II типа могут в результате продолжительной микробной деструкции *in situ* до формирования породы превратиться в темный комок со слабо различимой шестоватокристаллической структурой (Антошкина, 2015, рис. 3а).

ВЫВОДЫ

Проведенные первые исследования палеозойских карбонатных ооидов с целью выявления характера и механизма органоминаерализации позволили сделать следующие предварительные выводы.

1. Разный первичный минеральный состав (арагонит, низко-Mg кальцит, доломит) ооидов не влиял на процесс органоминаерализации.

2. Присутствие зародышей нанозерен аморфного карбоната кальция отмечено не только в биопленках на верхних поверхностях формирующихся ооидных корок, но и в структуре корок.

3. Последовательность процесса органоминерализации и, соответственно, рост ооидов определяется интенсивностью образования зародышей, т. е. продолжительностью фазы покоя – стабильности условий (спокойноводная обстановка, аноксия придонных осадков и отсутствие транспортировки).

Работа проводилась в рамках программы Президиума РАН № 17 «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов», (подпрограмма I «Развитие жизненных и биосферных процессов»), Госпрограммы № АААА-А17-117121270034-3 и при частичной финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований УрО РАН, проект № 18-5-5-31 и поддержана грантом РФФИ № 17-04-00324 и Министерством высшего образования и науки РФ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антошкина А.И.* 2015. Ассоциации ооидов и строматолитов – стресс для бентосных экосистем // Изв. высших учебн. заведений. Геология и разведка. № 3. С. 19–25.
- Антошкина А.И., Шеболкин Д.Н.* 2014. Генетическая интерпретация ооидных образований (на примере венлокских отложений южной части гр. Чернышева) // Геохимия литогенеза: Мат-лы Российск. совещ. с междунар. участием. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН. С. 165–168.
- Кулешов В.Н.* 2001. Эволюция изотопных углекисло-водных систем в литогенезе. Сообщение 1. Седиментогенез и диагенез // Литология и полезн. ископ. № 5. С. 491–508.
- Скиба Н.С., Юшкин Н.П.* 1962. Кальцитовые оолиты рудника Шор-Су // Зап. Кирг. отд. Всесоюз. Минерал. об-ва. Вып. 2. . С. 111–122.
- Шульц С.С.* 1962. Оолитообразование в современных осадках северной части Каспийского моря // Информ. сб. ВСЕГЕИ. № 57. С. 61–75.
- Addadi L., Raz S., Weiner S.* 2003. Taking advantage of disorder: Amorphous calcium carbonate and its role in biomineralization // Advanced materials. V. 15. P. 959–970.
- Aizenberg J., Ilan M., Weiner S., Addadi L.* 1996. Intracrystalline macromolecules are involved in the morphogenesis of calcitic sponge spicules // Connective tissue res. V. 34. P. 255–261.
- Antoshkina A.I.* 2014. Palaeomicrocodium: a new view on its origin // Paleontol. j. V. 48. No. 4. P. 353–368.
- Antoshkina A.I.* 2018. Bacteriomorph Structures in Nodules, a Characteristic of Euxinic Conditions of Nodule Formation // Paleontol. j. V. 52. No. 10. P. 28–39.
- Brehm U., Krumbein W. E., Palinska K.A.* 2006. Biomicrospheres generate ooids in the laboratory // Geomicrobiol. j. V. 23. P. 545–550.

- Burne R.V., Moore L.S.* 1987. Microbialites: organosedimentary deposits of benthic microbial communities // *Palaios*. V. 2. P. 241–254.
- Calner M., Säll E.* 1999. Transgressive oolites onlapping a Silurian rocky shoreline unconformity, Gotland, Sweden. *GFF*. V. 121. P. 91–100.
- Davies P.J., Bubela B., Ferguson J.* 1978 Formation of ooids // *Sedimentology*. V. 25. P. 703–730.
- Défarge C.* 2011. Organomineralization / Eds J. Reitner, V. Thiel. *Encyclopedia of Geobiology*. Springer Verlag. P. 697–701.
- Défarge C. Trichet J.* 1995. From biominerals to ‘organominerals’: The example of the gene diversity of modern lacustrine calcareous stromatolites from Polynesian atolls / Eds D. Allemand, J.P. Cuif. *Proc. 7 intern. symp. Biomineralization // Bul. de l’Institut Océanographique de Monaco*, No. spéc. V. 14. No 2. P. 265–271.
- Diaz M., Swart P.K., Eberli G.P.* et al. 2015. Geochemical evidence of microbial activity within ooids // *Sedimentology*. V. 62. P. 2090–2112.
- Diaz M.R., Eberli G.P., Blackwelder P.* et al. 2017. Microbially mediated organomineralization in the formation of ooids // *Geology*. V. 45. No. 9. P. 771–774.
- Diaz M.R., Van Norstrand J.D., Eberli G.P.* et al. 2014. Functional diversity of oolitic sands from Great Bahama Bank // *Geobiology*. V. 12. P. 231–249.
- Duguid S.M.A., Kyser T.K., James N.P., Rankey E.C.* 2010. Microbes and ooids // *J. sediment. res.* V. 80. P. 236–251.
- Dupraz C., Reid R. P., Braissant O.* et al. 2009. Processes of carbonate precipitation in modern microbial mats // *Earth-science rev.* V. 96. P. 141–162.
- Dupraz C., Visscher P.T.* 2005. Microbial lithification in marine stromatolites and hypersaline mats // *Trend in microbiol.* V. 13 (9). P. 429–438.
- Ferguson J., Bubela B., Davies P.J.* 1978. Synthesis and possible mechanism of formation of radial carbonate ooids // *Chemical geol.* V. 22. P. 285–308.
- Ferrari A.C., Robertson J.* 2004. *Raman spectroscopy of amorphous, nanostructured, diamond-like carbon, and nanodiamond* / *Philosoph. Trans. roy. soc. A // Mathematical, physical and engineering sci.* V. 362 (1824). P. 2477–2512.
- Flügel E.* 2013. *Microfacies of Carbonate Rocks: Analysis, Interpretation and Application*. Berlin, Springer. 976 p.
- Folk R.L.* 2005. Nannobacteria and the formation of framboidal pyrite // *J. earth syst. sci.* V. 114. No. 3. P. 369–374.
- Freeman T.* 1962. Quiet water oolites from Laguna Madre Texas // *J. sediment. petrol.* V. 32. No 3. P. 475–483.
- Joachimski M.M., van Geldern R., Breisig S.* et al. 2004. Oxygen isotope evolution of biogenic calcite and apatite during the Middle and Late Devonian // *J. earth sci. (Geol. rundsch)*. V. 93. P. 542–553.
- Jones B., Peng X.* 2012. Amorphous calcium carbonate associated with biofilms in hot spring deposits // *Sedimentary geol.* V. 269–270. P. 58–68.

- Kump L.R., Hine A.C.* 1986. Ooids as sea-level indicators / Ed. O. Plassche. Sea-level res. P. 175–193.
- Li F., Yan J., Burne R.V.* et al. 2017. Paleo-seawater REE compositions and microbial signatures preserved in laminae of Lower Triassic ooids // *Palaeogeogr., palaeoclimatol., palaeoecol.* V. 486. P. 96–107.
- Monaghan P. H., Lytle M.L.* 1956. The origin of calcareous oolites // *J. sediment. petrol.* V. 26. No. 2. P. 111–118.
- Newell N.D., Purdy E.G., Imbrie J.* 1960. Bahamian oolitic sand // *J. geology.* V. 68. P. 481–497.
- Novitsky J.A.* 1981. Calcium carbonate precipitation by marine bacteria // [Geomicrobiology](#). V. 2. No. 4. P. 375–388.
- O'Reilly S.S., Mariotti G., Winter A.R.* et al. 2017. Molecular biosignatures reveal common benthic microbial sources of organic matter in ooids and grapestones from Pigeon Cay, The Bahamas // *Geobiology*. V. 15. P. 112–130.
- Pacton M., Hunger G., Martinuzzi V.* et al. 2016. Organomineralization processes in freshwater stromatolites: A living example from eastern Patagonia // *Depositional rec.* P. 130–146.
- Reid R.P., Visscher P.T., Decho A.W.* et al. 2000. The role of microbes in accretion, lamination and early lithification of modern marine stromatolites // *Nature*. V. 406. P. 989–992.
- Riding R.* 2000. Microbial carbonates: the geological record of calcified bacterial–algal mats and biofilms // *Sedimentology*. V. 47. P. 179–214.
- Summons R.E., Bird L.R., Gillespie A.I.* et al. 2013. Lipid biomarkers in ooids from different locations and ages: evidence for a common bacterial flora // *Geobiology*. V. 11. Iss 5. P. 420–436.
- Sumner D.Y., Grotzinger J.P.* 1993. Numerical modeling of ooid size and the problem of Neoproterozoic giant ooids // *J. sedimentary petrol.* V. 63. P. 974–982.
- Trower E. J., Cantine M.D., Gomes M.L.* et al. 2018. Active ooid growth driven by sediment transport in a high-energy shoal, Little Ambergis Cay, Turks and Caicos islands // *J. sedimentary res.* V. 88. P. 1132–1151.
- Vasconcelos C., McKenzie J.A.* 1997. Microbial mediation of modern dolomite precipitation and diagenesis under anoxic conditions (Lagoa Vermelha, Rio de Janeiro, Brazil) // *J. sedimentary res.* V. 67. P. 378–390.
- Westall F., Steele A., Toporski J.* et al. 2000. Polymeric substances and biofilms as biomarkers in terrestrial materials: Implications for extraterrestrial samples // *J. geophys. res.* V. 105. P. 24511–24527.

Microbial organomineralization in the carbonate ooids

A.I. Antoshkina, Ye.A. Zhegallo, S.I. Isaenko

The article presents the first results of studies on organomineralization in carbonate ooids from the Paleozoic sections of the Timan-Northern Ural region, which were formed in different environments and have different primary mineral composition. Using a scanning electron microscope, mineralized microbial films preserved in various forms and a change of the primary grains morphology by organic acids were identified. The connection of microbes and organomineralization manifested in the form of preserved embryos of the amorphous phase of carbonate calcium on the surfaces of mineralized biofilms, including the release of extracellular polymeric substances - the product of vital activity of bacteria in ooid crusts. Raman spectroscopy revealed in the structure of ooids the organic matter of varying degree of structurization – from amorphous to weakly ordered carbon, which makes it possible to consider the obtained data of the isotopic composition of the carbonates of ooids corresponding to their primary composition and formation conditions.

Key words: organomineralization, amorphous carbonate calcium, EPS, carbonate ooids, Paleozoic.

УДК 56.01.012:551.71/72+553.31

К ВОПРОСУ О БАКТЕРИАЛЬНОМ ПРЕОБРАЗОВАНИИ СИДЕРИТОВ КУРСКОЙ МАГНИТНОЙ АНОМАЛИИ

М.М. Астафьева, Л.В. Зайцева

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
astafieva@paleo.ru

В результате проведенных исследований были получены новые данные, иллюстрирующие процесс преобразования некоторых первичных минералов железистых кварцитов. Приведены интересные изображения, иллюстрирующие процесс преобразования железоокисляющими бактериями неорганического сидерита в окислы/гидроокислы железа.

ВВЕДЕНИЕ

В нашем распоряжении оказались образцы железистых кварцитов Курской магнитной аномалии. Образцы были изучены на электронном сканирующем микроскопе с рентгеновским микроанализатором. В результате получились изображения, наглядно показывающие процесс разрушения кристаллов сидерита бактериальным фактором и преобразование кристаллов сидерита в окислы/гидроокислы железа. Объяснению полученных данных и посвящена настоящая статья.

Предположение о связи формирования железных и серных месторождений с жизнедеятельностью бактерий было высказано в конце XIX в. (Андрусов, 1897, по: Розанов, 1999). Мысль о возможном биогенном происхождении раннедокембрийских джеспилитов возникла в начале XX в. Пионером был Ч. Лейс, который одним из первых в 1903 г. предположил участие бактерий в образовании джеспилитов с возрастом 1.6–2.8 млрд лет. Эту идею подхватили Л. Кайе, Е. Муром, П. Клауд и др. (Cloud, 1968; Антошкина, 2011). В 60–70-е гг. XX в. гипотезу биогенного происхождения раннедокембрийских полосчатых железистых кварцитов рассматри-

вал G.L. LaBerge (1967, 1973) на основе результатов микропалеонтологических исследований десятков месторождений из различных регионов.

Железистые кварциты достигают наибольшего развития в докембрии и являются составной частью метаморфических комплексов всех древних щитов. В настоящее время большинство исследователей подразделяют все железистые кварциты на две главные группы: месторождения типа Алгома – небольшие месторождения, связанные с вулканитами, и месторождения типа оз. Верхнего (США) – крупных размеров, представленные ассоциацией, образовавшейся чисто осадочным путем в мелководных обстановках седиментационных бассейнов (Холодов, 1993; Posth et al., 2011). Главные месторождения типа Алгома приурочены к архею, но известны и в протерозое. Максимум образования железистых кварцитов типа оз. Верхнее (Superior), к которому относится исследуемое нами Лебединское железорудное месторождение, на всех континентах приходится более или менее на одно и то же время в начале протерозоя (2.0–2.5 млрд лет тому назад).

Лебединское железорудное месторождение находится в Белгородской области, вблизи города Губкин, на территории Старо-Оскольского района Курской магнитной аномалии (КМА) – самого мощного на Земле железорудного бассейна. Месторождения КМА относятся к месторождениям типа оз. Верхнего (Superior). Залежь полосчатых железистых кварцитов Лебединского месторождения расположена на глубине 50–160 м. Полосчатые железистые кварциты представляют собой метаморфизованные осадочные или вулканогенно-осадочные кварцево-железистые горные породы, широко распространенные в докембрийских образованиях. Полосчатость этих пород вызвана чередованием кремнистых/карбонатных (кварц, сланцы, яшма, доломит и анкерит) прослоев и прослоев рудных минералов (магнетита, сидерита и, в меньшей степени, гематита гетита) и является их характерной чертой (Бортников и др., 2017; Posth et al., 2011).

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ И МАТЕРИАЛ

Вопрос образования минералов железистых кварцитов и преобразования их во вторичные чрезвычайно важен и интересен. Для решения этой проблемы были изучены образцы железистых кварцитов Лебединского месторождения КМА с глубины 100 м. Образцы были любезно переданы сотрудниками Института геологии и геохронологии докембрия РАН (ИГГД РАН, СПб) Н.А. Алфимовой и С.Б. Фелицыным, а также сотрудниками Центрального научно-исследовательского геолого-разведочного музея им. академика Ф.Н. Чернышева (СПб). Исследования проводились на сканирующем электронном микроскопе системы Zeiss EVO 50 с рентгеновским микроанализатором Inca Oxford (350). Исследовались свежие сколы образцов, напыленные сплавом Au-Pd.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате проведенных исследований были получены интересные данные, иллюстрирующие процесс преобразования некоторых первичных минералов железистых кварцитов. Ряд фотографий железистых прослоев джеспилитов показывает присутствие своеобразных «кирпичиков» – кри-

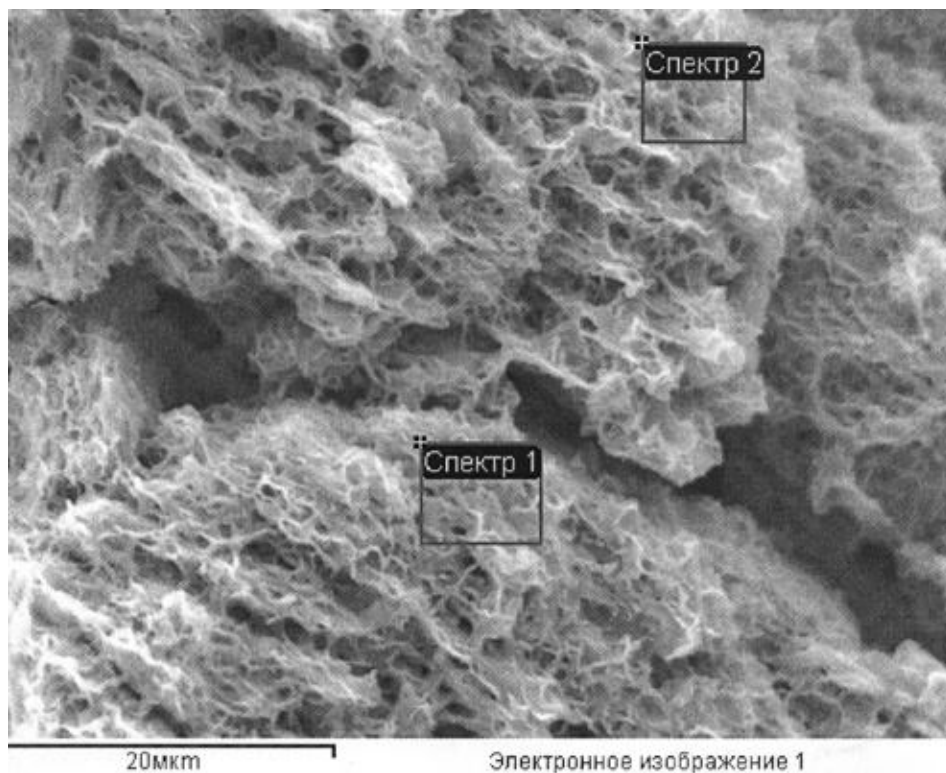


Рис. 1. Гликокаликс, окружающий кристаллы сидерита. Изображение на электронном микроскопе Zeiss № 8779 от 25 июля 2018 г.

Таблица 1. Элементный химический состав (в атомных %) гликокаликса, изображенного на рис. 1.

| Спектр | В стат. | C | Mg | Al | Si | Ca | Fe | O |
|----------|---------|------|-----|-----|-----|-----|------|------|
| Спектр 1 | Да | 20.8 | | 0.8 | 1.2 | | 16.0 | 61.2 |
| Спектр 2 | Да | 21.9 | 0.3 | 0.9 | 1.5 | 0.1 | 13.4 | 61.9 |

Все результаты в атомных %

сталлов, вероятно, сидерита, соприкасающихся с биоморфными округло-овальными образованиями диаметром 20–30 мкм (табл. I, фиг. 1). Округло-овальные образования сложены либо коккоидными (около 5 мкм) (табл. I, фиг. 2), либо дисковидными (2–5 мкм) формами (табл. I, фиг. 3), объединенными минерализованным гликокаликсом, являющимся продуктом жизне-

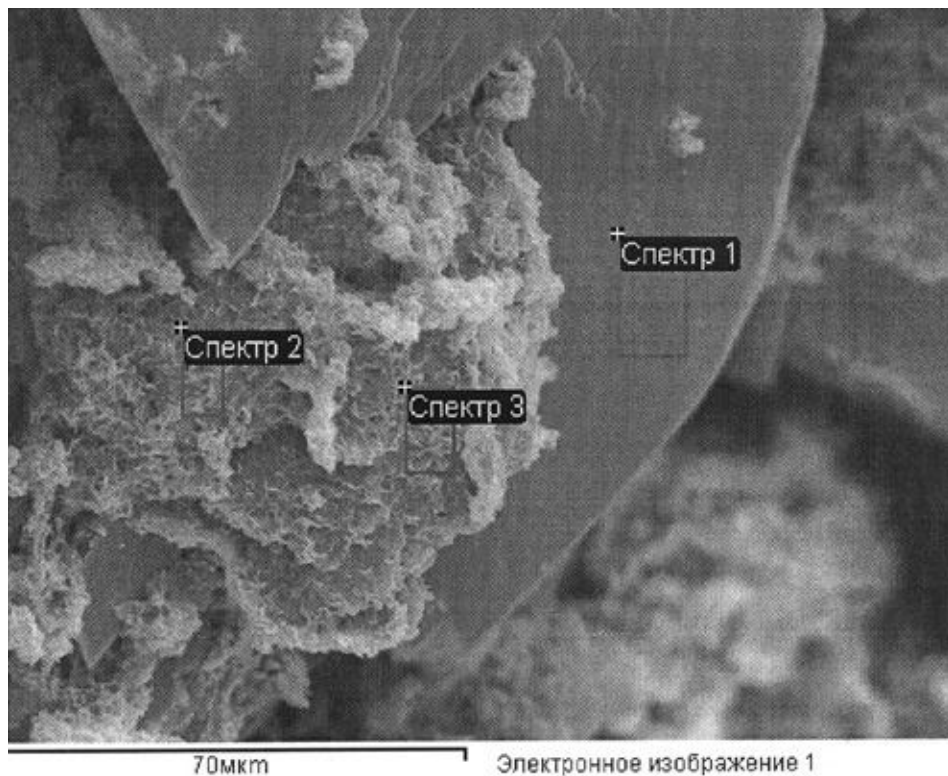


Рис. 2. Кристаллы сидерита и разрушающий их гликокаликс. Изображение на электронном микроскопе Zeiss № 8783 от 25 июля 2018 г.

Таблица 2. Элементный химический состав (в атомных %) фрагмента железистого кварцита, изображенного на рис. 2.

| Спектр | В стат. | C | Mg | Al | Si | Ca | Fe | O |
|----------|---------|------|-----|-----|-----|-----|------|------|
| Спектр 1 | Да | 27.6 | 0.4 | | | 1.1 | 7.1 | 63.8 |
| Спектр 2 | Да | 16.8 | | 1.0 | 1.6 | | 21.3 | 59.4 |
| Спектр 3 | Да | 18.0 | | 0.9 | 1.5 | | 19.7 | 60.0 |

Все результаты в атомных %

деятельности бактерий. Именно гликокаликс, обычно выделяемый клетками бактерий, зачастую накапливают различные металлы, в том числе и железо.

Следует отметить, что соприкосновение кристаллов и округло-овальных форм, часто сливающихся в единую фоссилизированную биомассу, часто сопровождается внедрением этих форм в кристаллы. Создается впечатление, что предположительно биогенные формы внедряются в кристаллы, преобразуя их материал.

Химический анализ показал, что содержание железа в кристаллах намного меньше, чем в окружающих округло-овальных формах и гликокаликсе, а углерода, напротив – несколько больше. Содержание железа в гликокаликсе варьирует от 13 до 16 атомных %, в окружающих кристаллы округло-овальных формах – 19–22 атомных %, а в кристаллах около 7. Разница в количестве углерода не столь существенна: гликокаликс – 20–22 атомных %, окружающие кристаллы округло-овальных формы – 17–18 атомных %, кристаллы сидерита – 27–28 атомных % (рис. 1, табл. 1, рис. 2, табл. 2).

Частичное несоответствие результатов анализов формульным значениям сидерита и окислов/гидроокислов железа связано со специфическими особенностями определения элементов методом рентгеноспектрального анализа на неровной поверхности сколов исследуемых образцов. Это предполагает некоторые неточности в интерпретации полученных результатов (Астафьева, 2018).

ОБСУЖДЕНИЕ

Большинство авторов предполагает, что первичными железо-содержащими минералами джеспилитов могли быть гидроокись железа ($\text{Fe}(\text{OH})_3$), гриналит ($(\text{Fe})_3\text{Si}_2\text{O}_5(\text{OH})_4$), сидерит ($\text{Fe}^{\text{II}}(\text{CO}_3)$) и аморфный кремнезем. Все остальные минералы железистых кварцитов, такие как гематит ($\text{Fe}_2^{\text{III}}\text{O}_3$), магнетит ($\text{Fe}_2^{\text{III}}\text{Fe}^{\text{II}}\text{O}_4$), кремнистые породы не являются первичными, а несут следы как диагенетических, так и метаморфических изменений (Koehler, 2010; Posth et al., 2011).

Потенциально все минералы железистых прослоев могут иметь биогенную природу, поскольку и для окисленных (гематит), и для восстановленных (магнетит и сидерит) форм микробиологами установлен прямой механизм бактериальной продукции. При этом не следует забывать, что участие микроорганизмов в образовании железных руд проявляется в их способности концентрировать элементы из среды и преодолевать кинетические барьеры, являясь, таким образом, катализатором химического процесса.

Высокое содержание углерода в исследуемых образцах свидетельствует о присутствии в породе карбонатов. Судя по химическим анализам, мы имеем дело с карбонатом железа – сидеритом. Это подтверждается и дан-

ными инфракрасной спектроскопии. Сидерит является одним из породообразующих минералов железистых кварцитов. Кристаллы сидерита имеют тригональную (ромбоэдрическую) сингонию, что не противоречит форме кристаллов, изображенных на снимках.

В гликокаликсе, судя по химическим анализам (рис. 2, табл. 2), преобладают окислы железа – гематит и/или магнетит, а также гетит/гидрогетит. Эти минералы могут быть биогенного происхождения (Lowenstam, Weiner, 1989; Tazaki, 1997; Banfield, Nealson, 1997; Rozanov, Astafieva, 2009; Новиков и др., 2016; Бортников и др., 2017). Данные ИК спектроскопии указывают, что преобразованное ископаемое органическое вещество, окружающее кристаллы сидерита (табл. I, фиг. 2, 3), представлено гетитом/гидрогетитом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, мы убедительно наглядно продемонстрировали преобразование карбоната железа (сидерита) в окислы/гидроокислы железа при активном участии биогенного фактора. При этом происходит разрушение кристаллов сидерита бактериями. Доказательством того, что процесс идет именно в этом направлении говорит тот факт, что на снимках изображены практически идеальные кристаллы сидерита, в грани которых внедряются фоссилизированные остатки бактерий. Подтверждена большая роль бактериального фактора не только в образовании, но и в последующем преобразовании минералов железа.

Авторы признательны всем, кто помогал в проведении этой работы за обсуждение результатов и ценные советы, особенно Е.А. Жегалло, Л.М. Мельниковой, А.Ю. Розанову, А.Д. Слукину и Г.Т. Ушатинской; а также Н.А. Алфимовой, С.Б. Фелицыну и сотрудникам ЦНИГР музея им. академика Ф.Н. Чернышева (СПб) за предоставленные материалы.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН № 17 «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов» (подпрограмма I «Развитие жизненных и биосферных процессов»), поддержана грантом РФФИ № 17-04-00324 и Министерством высшего образования и науки РФ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антошкина А.И.* 2011. Бактериальное породообразование – реальность современных методов исследований // Учен. Зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. Т. 153. Кн. 4. С. 114–126.
- Астафьева М.М.* 2018. Древнейшие (AR-PR₁) микрофоссилии: методы исследования // 17 Всерос. микропалеонтологическое совещ. Казань, 24–29 сентября 2018 г. Труды. С. 476–480.

- Бортников Н.С., Новиков В.М., Боева Н.М.* и др. 2017. Биогенный наномагнетит в Лебединском месторождении: свидетельство биохимических процессов в образовании железистых кварцитов Курской магнитной аномалии // Докл. РАН. Т. 477. № 2. С. 1–5.
- Новиков В.М., Бортников Н.С., Боева Н.М.* и др. 2016. Биогенные наноминералы оксидов железа в корях выветривания базальтов континентальных окраин Восточной Азии на примере Дальнего Востока России и Вьетнама. Статья 2. Гематит // Вестн. ВГУ. Сер. Геология. № 4. С. 23–30.
- Розанов А.Ю.* 1999. Ископаемые бактерии и новый взгляд на процессы осадкообразования // Сорос. образ. журн. 10. № 47. С. 63–67.
- Холодов В.Н.* 1993. К проблеме эволюции осадочного процесса в истории Земли // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука. С. 123–167.
- Banfield J. F., Nealson K. H.* (Eds) 1997. Geomicrobiology: Interactions between microbes and minerals // Rev. mineral. V. 35. P. 1–448.
- LaBerge G.L.* 1967. Microfossils and Precambrian iron formations // Geol. soc. Amer. bull. V. 78. № 2. P. 331–142.
- LaBerge G.L.* 1973. Possible Biological Origin of Precambrian Iron-Formations // Econ. geol. V. 68. № 7. P. 1098–1109.
- Cloud P.* 1968. Atmospheric and hydrospheric evolution on the primitive Earth // Science. V. 160. P. 729–736.
- Koehler I., Konhauser K., Kappler A.* 2010. Role of microorganisms in banded iron formations // Geomicrobiology: Molecular and Environmental Perspective. Eds Barton L.L. et al. P. 309–324.
- Lowenstam H.A., Weiner S.* 1989. On Biomineralization. Oxford Univ. press, Oxford. 324 p.
- Posth N.R., Konhauser K.O., Kappler A.* 2011. Banded iron formations // Encyclopedia of geobiology. Eds J. Reitner, V. Yhiel. P. 92–103.
- Rozanov A.Yu., Astafieva M.M.* 2009. The Evolution of the Early Precambrian geobiological systems // Paleontol. j. V. 43. No. 8. P. 911–927.
- Tazaki K.* 1997. Biomineralization of Layer Silicates and Hydrated Fe/Mn Oxides in Microbial Mats: An Electron Microscopical Study // Clays clay miner. V. 45. № 2. P. 203–212.

Объяснения к таблице I

Изображенный экземпляр происходит из нижнепротерозойских железистых кварцитов Лебединского месторождения КМА с глубины 100 м

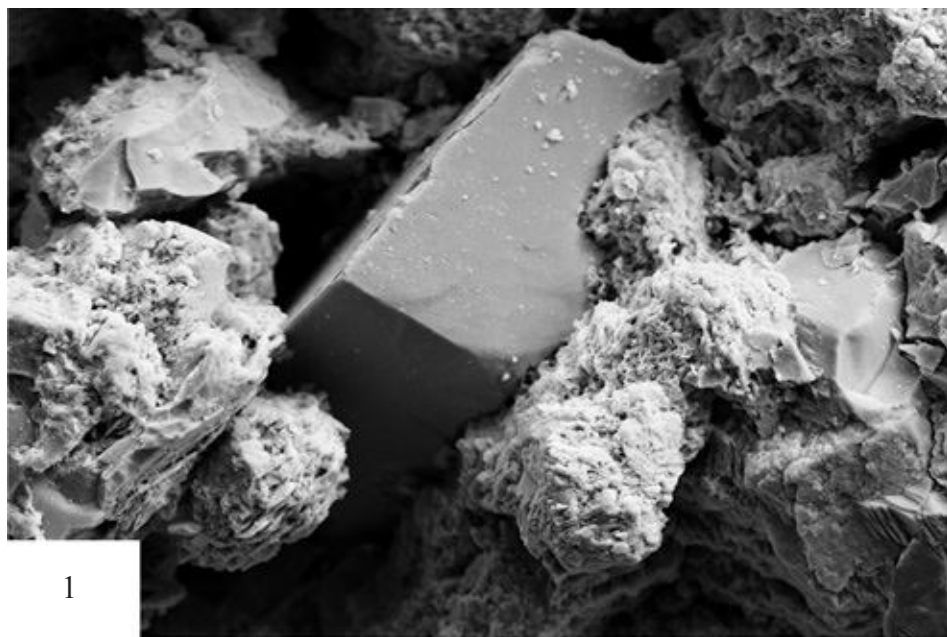
Фиг. 1. Кристалл сидерита в окружении биоморфных округло-овальных образований диаметром 20–30 мкм, вероятно, «внедряющихся» в кристалл сидерита.

Фиг. 2–3. Увеличенные фрагменты фиг. 1: 2 – округло-овальное образование, сложенное коккоидными (2–5 мкм) формами; 3 – кругло-овальное образование, сложенное дисковидными (около 5 мкм) формами. Изображение на электронном микроскопе Zeiss № 5601 от 17 марта 2016 г.

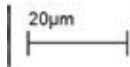
To the question about bacterial transformation of Kursk Magnetic anomaly siderites

M.M. Astafieva, L.V. Zaitseva

New data illustrating the process of transformation of some minerals of BIF of Kursk Magnetic Anomaly were obtained as a result of the research. Interesting pictures illustrating the process of transformation of inorganic siderite into iron oxides / iron hydroxides by iron-oxidizing bacteria are given.



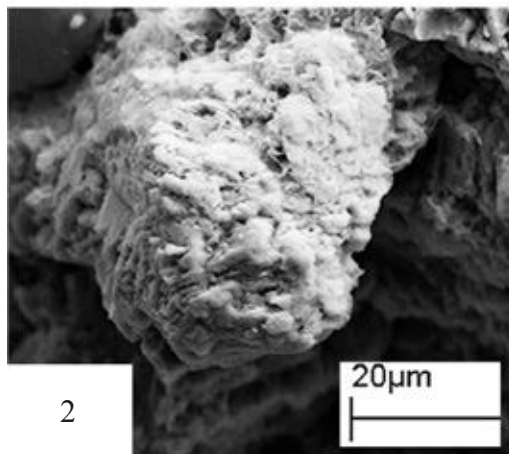
1



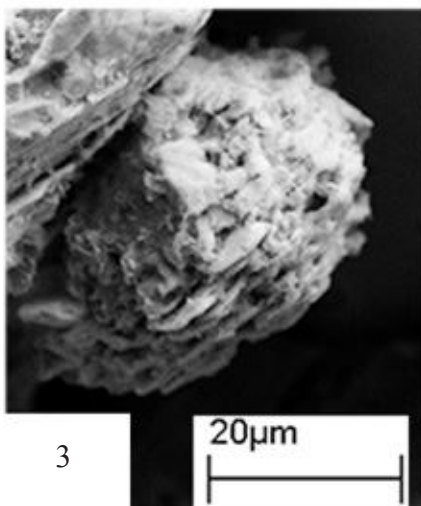
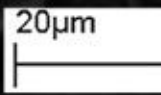
EHT = 20.00 kV
WD = 13.5 mm

Signal A = SE1
Photo No. = 5601

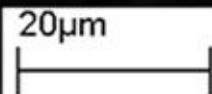
Date : 17 Mar 2016
Time : 18:13:25



2



3



УДК 56.07

БИОГЕННЫЕ КОНТАМИНАЦИИ И МИНЕРАЛЬНЫЕ ПСЕВДОБИОГЕННЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ В ЗЕМНЫХ ГОРНЫХ ПОРОДАХ И АСТРОМАТЕРИАЛАХ

Е.А. Жегалло

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
ezheg@paleo.ru*

Бактериальная палеонтология изучает роль биологического фактора в процессах образования осадочных пород и биорудогенеза. Для решения этого вопроса, необходимо четко знать какие биологические объекты являются инситными, составляющими часть породы, а какие являются более поздними биогенными контаминациями или минеральными образованиями. Это также очень важно и при исследовании метеоритов, когда вопрос о происхождении найденных в них биогенных структурах стоит особенно остро. Благодаря широкому использованию электронного сканирующего микроскопа с микроанализатором и выделенных модельных объектов из уже исследованных горных пород для сравнения можно и необходимо проверять все обнаруженные объекты.

В конце 80-х годов, а точнее 34 года тому назад в Палеонтологическом институте были начаты работы по электронно-микроскопическому изучению горных пород с целью обнаружения микроскопических палеонтологических объектов. Первыми стали фосфориты Хубсугульского фосфоритового месторождения Монголии. Необходимо было уточнить время их образования (ранний кембрий или венд-ранний кембрий), а для этого нужно было найти в них палеонтологические остатки. Результаты изучения превзошли самые большие надежды. Кроме уточнения возраста – томмотский век раннего кембрия, было установлено, что хубсугульские фосфориты, ранее представляемые как эталон хемогенных фосфоритов, на самом деле являются биогенными, и все состоят из фосфатизированных цианобактерий (рис. 1).

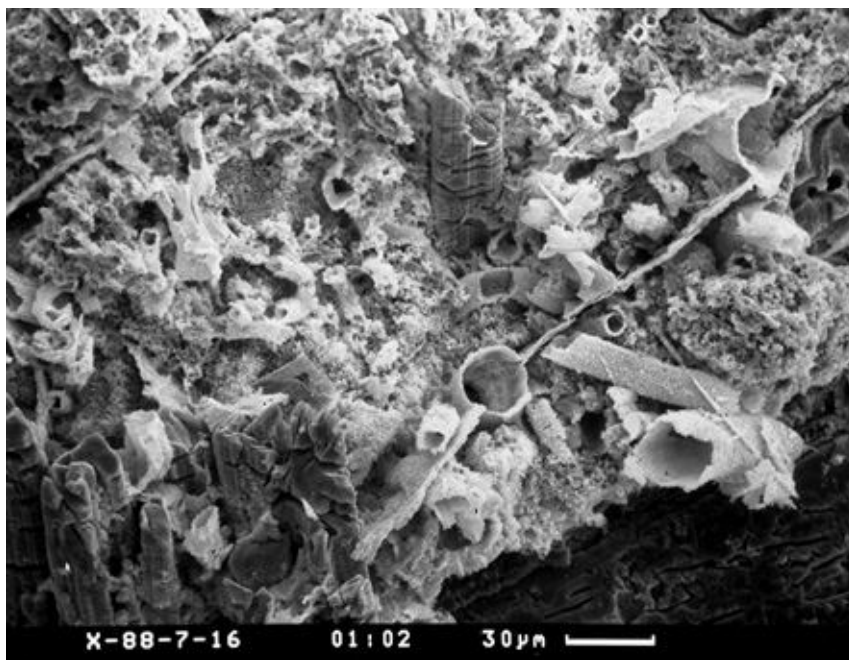


Рис. 1. Фосфатизированные трихомы цианобактерий в фосфорите Хубсугульского месторождения.

Успех этого исследования послужил толчком к продолжению электронно-микроскопического изучения различных горных пород. Одними из первых стали современные гейзериты Камчатки. Их для совместных работ предложили микробиологи, которые во главе с Г.А. Заварзиным уже несколько лет занимались микробиотой гейзерных источников (рис. 2). В результате под руководством академиков А.Ю. Розанова и Г.А. Заварзина было создано новое направление палеонтологии – бактериальная палеонтология. Областью ее интересов стали ископаемые прокариотные и эвкариотные организмы микронной размерности и их взаимоотношения с вмещающими породами. Основной метод исследований – электронная микроскопия (сканирующие электронные микроскопы с микроанализаторами – СКАНЫ).

В процессе изучения земных горных пород и метеоритов на сканирующем электронном микроскопе был получен очень большой и уникальный материал по биоморфным структурам, найденным в них. Основываясь на полученных данных, удалось внести ясность в условия и процессы образования ряда горных пород и руд, а найденные в метеоритах биоморфные структуры позволили подтвердить наличие внеземной жизни.

Но уже с самого начала исследований среди обнаруженных биоморфных структур, кроме собственных, инситуальных, являющихся частью по-

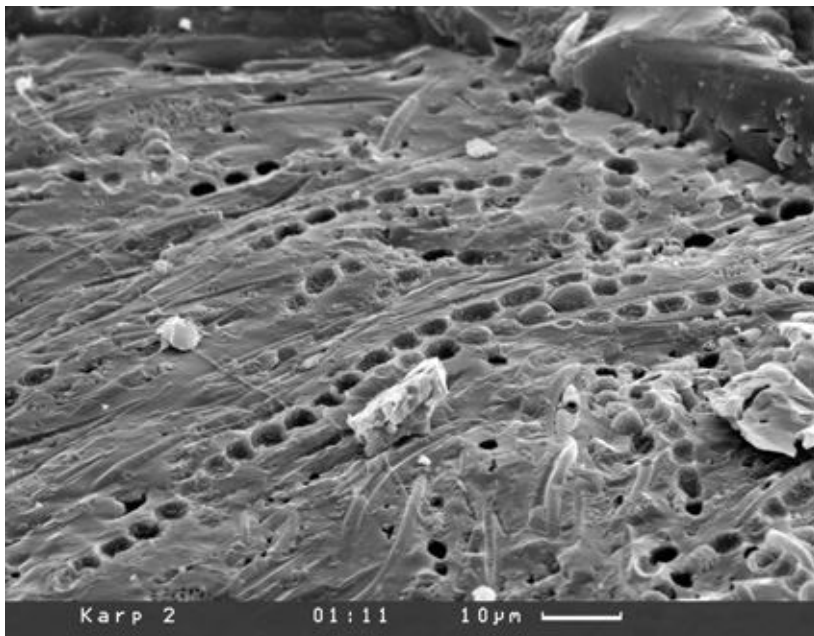


Рис. 2. Гейзерит с запечатанными внутри кремненными трихомами цианобактерий, состоящими из клеток.

роды, были встречены чужеродные, определенные как биологические контаминации или засорения, природа происхождения которых различна. Диапазон исследуемых пород со временем расширился, соответственно увеличилось число биологических контаминаций и их разнообразие. Стало необходимо разработать принципы и методы выявления биологических контаминаций среди биогенных объектов для правильного восстановления условий образования, определения возраста различных осадочных горных пород и руд.

В результате анализа собранных данных по биологическим контаминациям, найденным в горных породах, все контаминации по своему происхождению были разделены на две группы.

Первая группа – контаминации заселения возникают в результате позднейшего поселения разнообразных организмов на/в уже сформировавшиеся породы, причем не только на внешнюю поверхность, но и проникая внутрь породы по напластованиям, трещинкам, пустотам. Это наиболее частое явление, причем заселение этих организмов может происходить как в природных условиях и на протяжении всего времени существования конкретной породы в природе и в зависимости от окружающих условий может быть многократным, так и тогда, когда горные породы становятся образцами в лабораториях, хранилищах, музеях. Наиболее часто эти контамина-

ции вызваны развитием актиномицетов, низших грибов, цианобактерий и ряда других бактерий. Контаминации со временем при наличии благоприятных условий могут быстро фоссилизироваться.

На таблице I приведены фотографии примеры разных контаминаций заселения: фиг. 1 – нитчатые бактерии в мезозойских бокситах, проникли в породу в природных условиях; фиг. 2 – современный гейзерит, на котором актиномицеты поселились еще в природных условиях в гейзерном источнике Камчатки; фиг. 3 – гифы низших грибов с плодовыми телами, современное заселение в образцах девонской коры выветривания джеспилитов КМА, образцы несколько лет хранились в институте; фиг. 4 – нитчатые бактерии, заселившие кристалл кварца по микротрещинам, в последствии ожелезненные; фиг. 5 – плодовые тела низших грибов в метеорите Barratta, грибы выросли в лаборатории, хотя образец хранится в специальном бюксе; фиг. 6 – плодовое тело и гиф низших грибов выросли на образце мезозойского сланца в промежутке между сеансами СКАНа в течение месяца. На таблице II: фиг. 1–2 – гифы низших грибов в карбонатных сланцах синской свиты нижнего кембрия Сибирской платформы, выросшие в природных условиях; образцы отбирались специально для исследования контаминаций: фиг. 1 – живые гифы, а фиг. 2 – уже минерализованные гифы грибов.

Вторая группа – контаминации заноса, которые оказываются в породах путем механического привноса разных организмов или их фрагментов с водами и ветрами. В природных условиях это чаще всего диатомовые водоросли, споры и пыльца растений, кокколиты, раковинные амебы, мелкие насекомые, и другие организмы миллиметрового размера. Даже в лабораторных условиях при промывке образцов проточной водой, без фильтра в весенне-летний период возможно засорение панцирями диатомей и створками остракод, а через открытые окна - пылью растений (очень распространенное засорение). На таблице II, фиг. 3 кокколит на образце джеспилита КМА, скорее всего засорение произошло уже в хранилище или лаборатории, все находки кокколитов были сделаны не только на одном образце из коллекции поступившей для изучения на сканирующем электронном микроскопе. На фотографии (таблица II, фиг. 4) образец натечных отложений из Денисовой пещеры с разрозненными панцирями диатомовых водорослей, которые вместе с бактериями приносятся в пещеру водными потоками. На таблице II, фиг. 5 показан типичный пример современного засорения образца цветочной пылью. На фотографии (таблица II, фиг. 6) видны занесенные на породу раковинные амебы. Определить принадлежность найденных в породе органических остатков к инситу или контаминациям может быть достаточно просто, а в ряде случаев сложно. Часть биологических контаминаций (пыльца, споры, микроскопические водоросли и другие микроорганизмы) достаточно легко можно идентифицировать, а потом уже анализировать соответствие этих организмов и вмещающей горной породы по ряду параме-

тров. Например, являются ли они разновозрастными, соответствуют ли условия образования горных пород и условиям жизни органических остатков.

Значительно труднее, когда дело касается биологических контаминаций заселения. Известно, что часть их в образцах может оставаться органической, не подвергшейся фоссилизации. При исследованиях на СКАНе необходимо очень внимательно проследить взаимоотношения породы и изучаемых биологических объектов. Необходимо помнить, что инситные нитчатые формы не могут пересекать слои, а располагаются только по плоскости напластования слоев, а нитчатые контаминации, располагаются не только по плоскости напластования, но и пересекают слои, проникают в пустоты, т.е. не участвуют в отложении осадка, а селятся уже на/в твердую породу. В тех случаях, когда они распространяются по плоскостям напластования внутри породы, то внешне выглядят более свежими, живыми, чем на выветрелых поверхностях. Поэтому при подготовке образцов, прежде всего, необходимо их тщательно очистить. Варианты: промыть водой со щеткой; промыть спиртом или перекисью водорода в ряде случаев используя ультразвуковую ванночку; подвергнуть образцы нагреву в муфельной или микроволновой печи, чтобы частично избавиться от органики. Все варианты зависят от исследуемого материала и подбираются индивидуально к разным типам пород.

Современные сканирующие электронные микроскопы позволяют изучать образцы при низком вакууме и без напыления. Такой щадящий режим позволяет на поверхности образца различать органические и минерализованные формы. Органические нитчатые формы прозрачные, сквозь них просвечивает порода, видны местами клеточные перегородки, тонкие пленки слизи и очень тонкие нити в отличие от фоссилизированных. При напылении же этого образца золотом и сканировании при высоком вакууме, тонкие структуры пропадают, а нити частично сгорают при напылении, а оставшиеся выглядят более плотными, массивными.

В ряде случаев можно использовать рентгеновский микроанализ фоссилизированных микроорганизмов. Сравнение химического состава остатков фоссилизированных микроорганизмов и вмещающих их пород показало, что вмещающие породы и органические остатки имеют одинаковый химический состав, но в составе фоссилизированных остатков присутствует большее количество углерода.

Кроме биологических контаминаций при исследовании разных пород можно встретить минеральные псевдобιοгенные образования внешне очень похожие на биологические объекты. Наиболее часто это волосовидные и игловидные кристаллы, которые обычно образуются в пустотках, нишах. На рис. 3а – волосовидные кристаллы рутила внутри кристалла кварца (волосы Венеры), а на рис. 3б – кристаллы рутила среди кристаллов кварца. На рис. 3в, г – игловидные кристаллы галлуазита и железобактерии в латеритной коре выветривания.

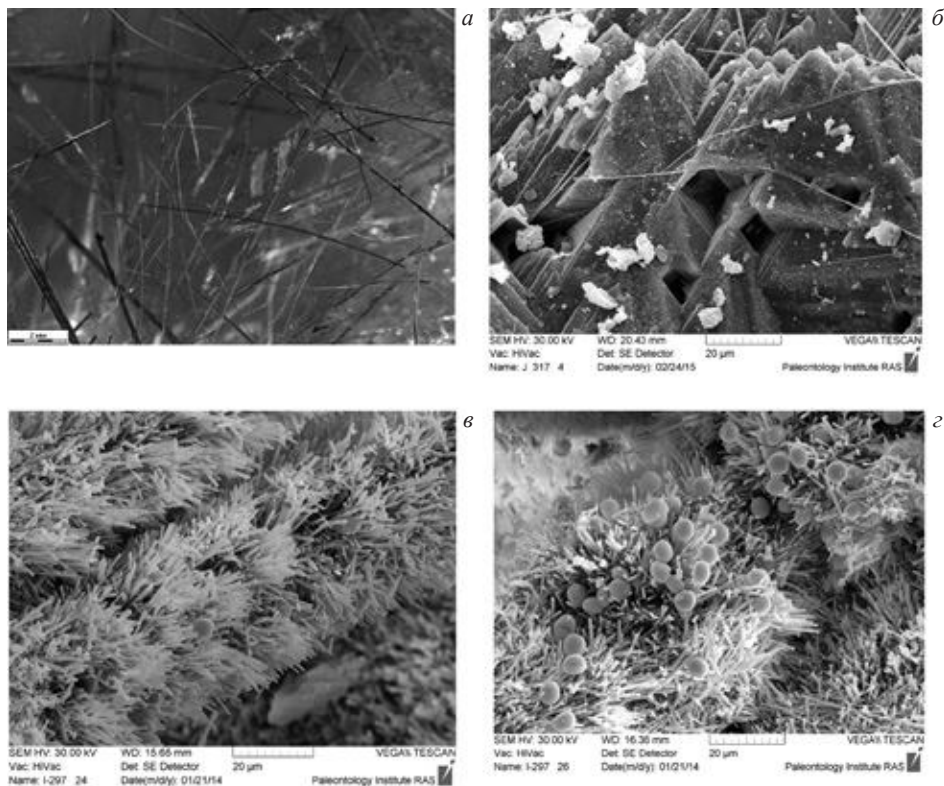


Рис. 3. Минеральные псевдобιοгенные образования: *а* – волосовидные кристаллы рутила внутри кристалла кварца (волосы Венеры); *б* – кристаллы рутила среди кристаллов кварца; *в, г* – игольчатые кристаллы галлуазита и железобактерии в латеритной коре.

Еще один возможный вариант минеральных псевдобιοгенных образований это вторичные натечные формы по трещинкам, по напластованию. Для определения минеральных образований необходима помощь специалистов-минералогов.

Надо помнить что, прежде всего, необходимо соблюдать при работе определенные условия: 1 – хранить образцы и приготовленные препараты в закрытых емкостях; 2 – для просмотров использовать свежие сколы и шлифовки.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН № 17 «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов» (подпрограмма I «Развитие жизненных и биосферных процессов»), поддержана грантом РФФИ, № 17-04-00324, и Министерством высшего образования и науки РФ».

Объяснения к таблице I

Фиг. 1. Нитчатые бактерии в мезозойских бокситах.

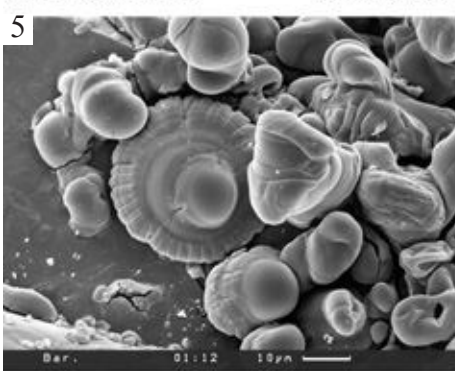
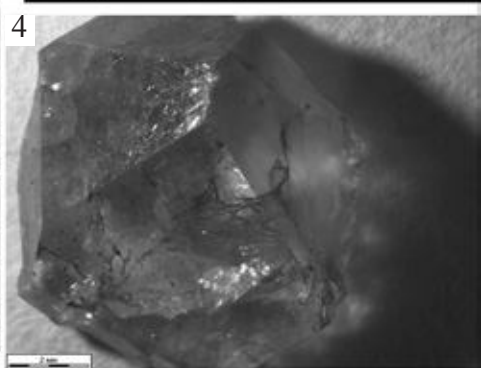
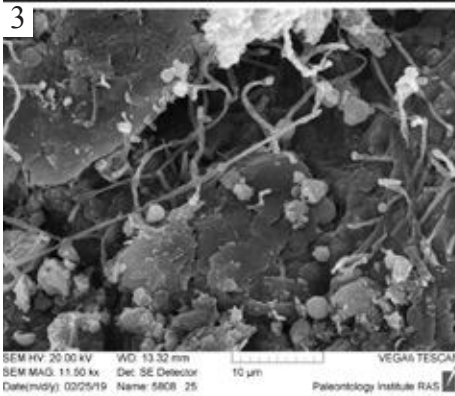
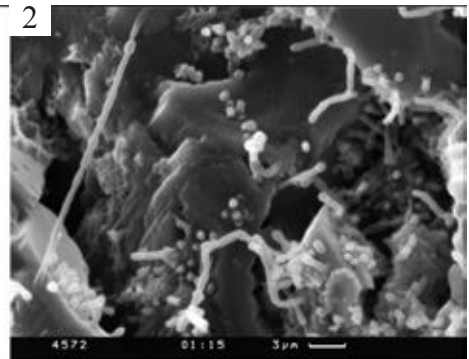
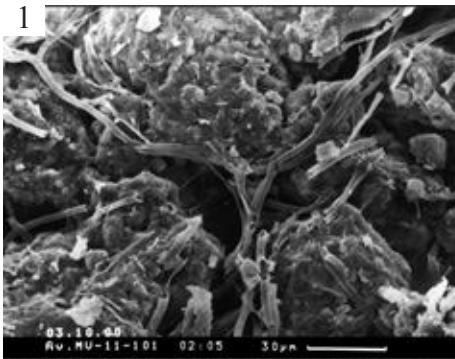
Фиг. 2. Современный камчатский гейзерит с поселившимися на нем актиномицетами.

Фиг. 3. Гифы низших грибов с плодовыми телами, современное заселение в образцах девонской коры выветривания.

Фиг. 4. Нитчатые бактерии, заселившие кристалл кварца по микротрещинам, впоследствии ожелезненные.

Фиг. 5. Плодовые тела низших грибов в метеорите Barratta.

Фиг. 6. Плодовое тело и гиф низших грибов выросли на образце мезозойского сланца.



Объяснения к таблице II

Фиг. 1–2. Гифы низших грибов в карбонатных сланцах синской свиты:
1 – живые гифы, 2 – минерализованные гифы грибов.

Фиг. 3. Кокколит на образце джеспилита КМА.

Фиг. 4. Натечный известняк с разрозненными панцирями диатомовых водорослей.

Фиг. 5. Пыльца современных растений на породе.

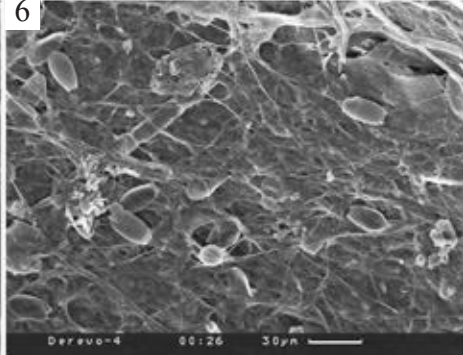
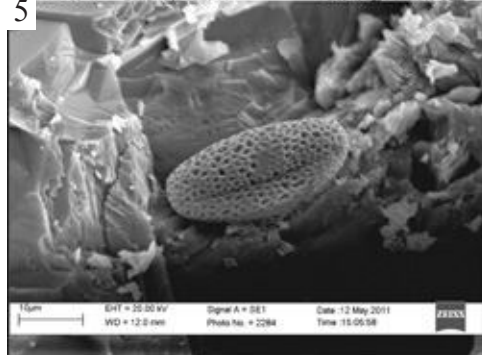
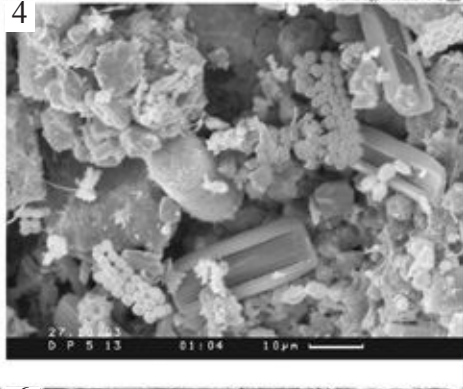
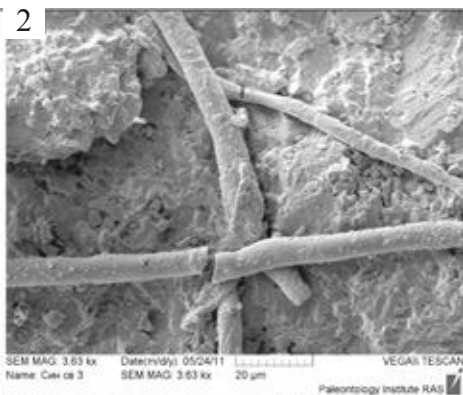
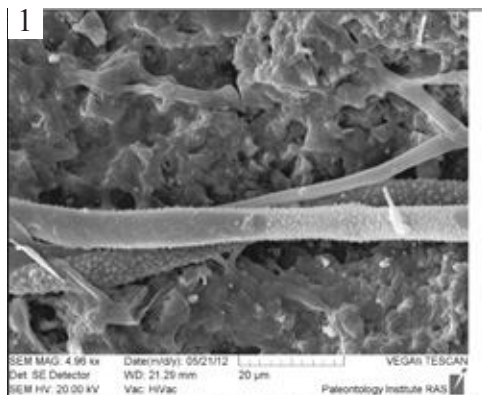
Фиг. 6. Раковины раковинных амёб, занесенные на породу.

Biogenic contaminations and mineral pseudo-biogenic structures in earth rocks and astromaterials

E.A. Zhegallo

The bacterial paleontology studies the roles played by organisms in the genesis of sediments and ores. It is, therefore, important to distinguish the in-situ biological objects present in the rock material from various contaminants of later origin and from mineral structures merely resembling organisms. The same is crucial for a correct interpretation of the alleged biogenic structures found in meteorites. The use of the scanning electron microscope equipped with an EDX microanalysis system and designation of model objects from previously studied rock samples allow to solve the problem. This approach has to be applied to all discovered structures.

Key words: contaminants, bacterial paleontology, pseudo-biogenic structures, scanning electron microscope.



УДК 562/569

СЛЕДЫ КИСЛОРОДНЫХ ПУЗЫРЕЙ В КЕМБРИЙСКОМ ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНОМ МАТЕ СИБИРИ И ИХ СХОДСТВО С ЭДИАКАРСКИМИ *ARKARUA*

С.В. Рожнов¹, Н.Г. Соломонов²

¹*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН*
rozhnov@paleo.ru

²*Северо-восточный федеральный университет имени М.К. Аммосова*

Описаны следы лопнувших кислородных пузырей в цианобактериальном мате среднего кембрия (амгинский ярус, ярус 5 отдела 3 международной шкалы) в среднем течении р. Лены (Якутия). Рассмотрены условия их образования. Показано их сходство с некоторыми вендскими (эдиакарскими) образованиями, обычно принимаемыми за остатки многоклеточных животных.

Ключевые слова: средний кембрий, цианобактериальные маты, кислородные пузыри, Сибирь, седиментология, экстрацеллюлярная полимерная субстанция, минерализация, иглокожие

ВВЕДЕНИЕ

Цианобактериальные маты и пленки являются обычным компонентом донной поверхности литорали и sublиторали эпиконтинентальных морей. Они легко возникают в подходящих условиях при поселении планктонных форм на дне и при штормовом разнесе обрывков матов и пленок. Благодаря способности экстрацеллюлярной полимерной субстанции (ЭПС), связывающей клетки цианобактериальных матов в единое целое, улавливать мелкозернистый осадок и быстро минерализоваться, на морском дне появляются связанные происхождением с биопленками и матами разнообразные седиментологические образования и структуры (Dupraz et al., 2008; Decho, 2010; Flemming, Wingender, 2010; Noffke, 2010). Они хорошо распознаются в ископаемом состоянии и позволяют реконструировать условия образо-

вания вмещающих пород. Например, в тепловодных морях с быстрой карбонатной седиментацией нередко возникали строматолиты (Decho et al., 2005). В морях с преобладающим терригенным осадконакоплением сохраняются особые микробиально индуцированные седиментационные структуры, например, знаки ряби (Noffke, 2010). При особых условиях возникают хардграунды, иногда занимающие огромные площади (Rozhnov, 2017, 2018, 2019). В данной статье рассмотрены особые дисковидные структуры, связанные, видимо, с газовыми пузырями в цианобактериальных матах. Они были найдены и изучены в отложениях среднего кембрия р. Лены (Якутия). Особенности появления и развития пузырей иногда приводят к появлению структур, напоминающих остатки многоклеточных животных. Поэтому в статье приведено сравнение и отмечено сходство кембрийских следов газовых пузырей и эдиакарских пятилучевых форм *Arkarua adami*, относимых ранее к иглокожим.

ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ БЭКГРАУНД

На левом берегу среднего течения р. Лены в окрестностях поселка Еланка обнажаются отложения еланской свиты, в нижней части которой проводилась граница между нижним и средним кембрием. На восточной окраине поселка, над туристической базой обнажаются более высокие слои еланского разреза, характеризующиеся слоистым напластованием разнообразных по составу пород. Они были выделены в самостоятельную свиту под названием кычикская (Егорова и др., 1976). Для ее нижней трети характерна четкая тонкая и тончайшая слоистость пород при почти полном отсутствии органического вещества. По фауне трилобитов эта часть отнесена к средней части амгинского регионального яруса (Егорова и др., 1976), которая соответствует ярусу 5 отдела 3 международной шкалы (Постановления..., 2016). В этой части разреза встречено параллельнослоистое переслаивание тонких, 3–5 мм толщиной, глинистых коричневато-серых доломитов и мергелей, легко разделяющихся по слоистости на плитки с характерной очень тонкой валикообразной текстурой поверхности. На поверхности этих плиток массово встречаются небольшие, до двух сантиметров, дисковидные образования с радиальной структурой, описание которых приводится ниже (рис. 1).

ОПИСАНИЕ ДИСКОВИДНЫХ СТРУКТУР

На тонкой плитке толщиной 4 мм с обеих сторон неравномерно расположены выпуклые и вогнутые круглые или слегка овальные, иногда сильно овальные небольшие образования (диски) с радиальной структурой (рис. 1). Их диаметр колеблется от 8 до 20 мм, обычно около 1.0–1.5 см. Иногда эти образования расположены рядом, вплотную друг к другу, но чаще на расстоянии до 10 см. На плитке размером около 0.1 м² расположено около 30 таких объектов, как на нижней, так и на верхней сторонах.

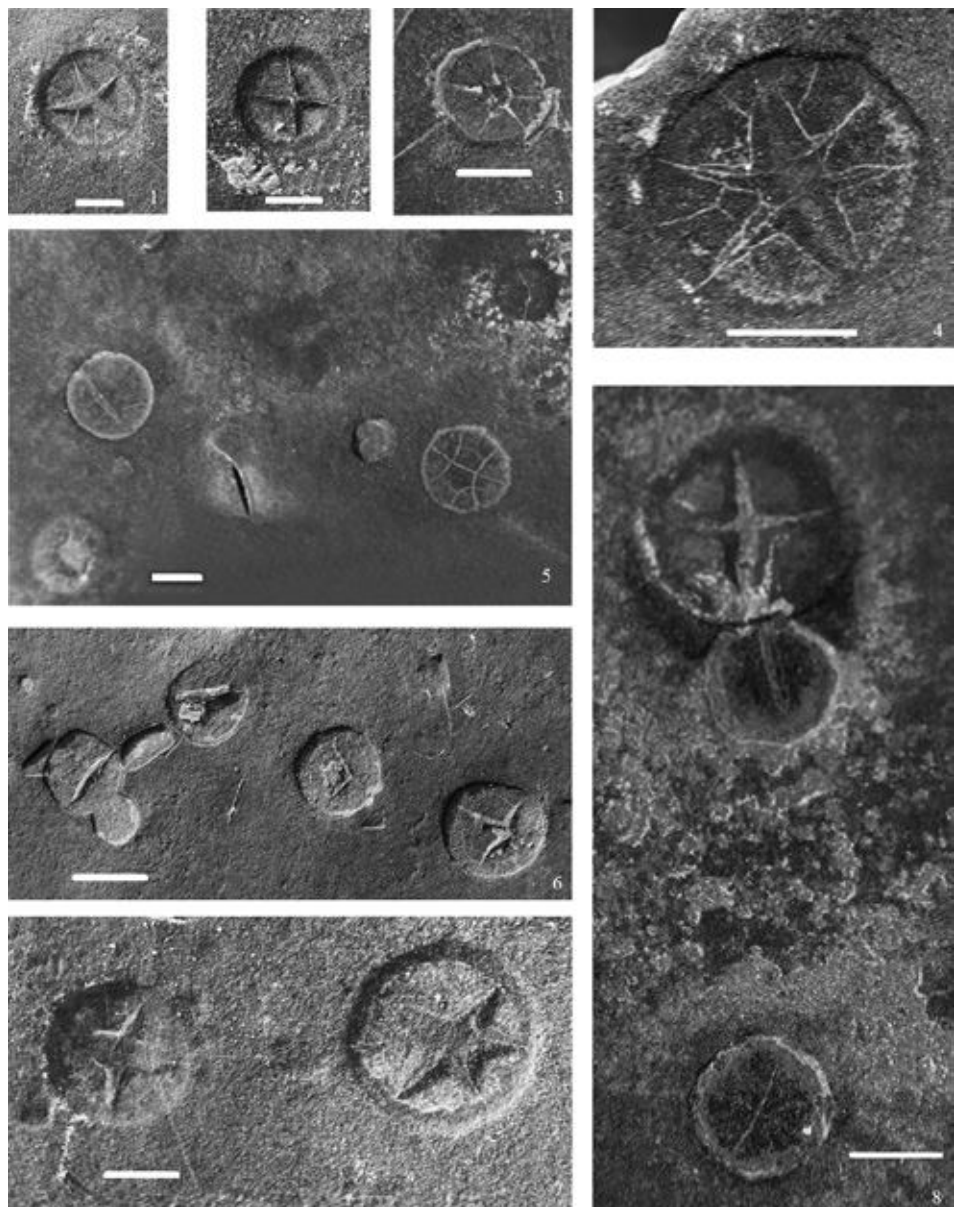


Рис. 1. Фотографии следов кислородных пузырей с различной структурой.

На каждом таком диске имеются радиальные структуры различной ширины и формы. Среди них можно выделить несколько преобладающих форм, различающихся по особенностям радиальных структур на их поверхности: 1) широкая углубленная диаметральная полоска с утончающимися концами, не достоящими до периферии круга; 2) две таких поло-

100

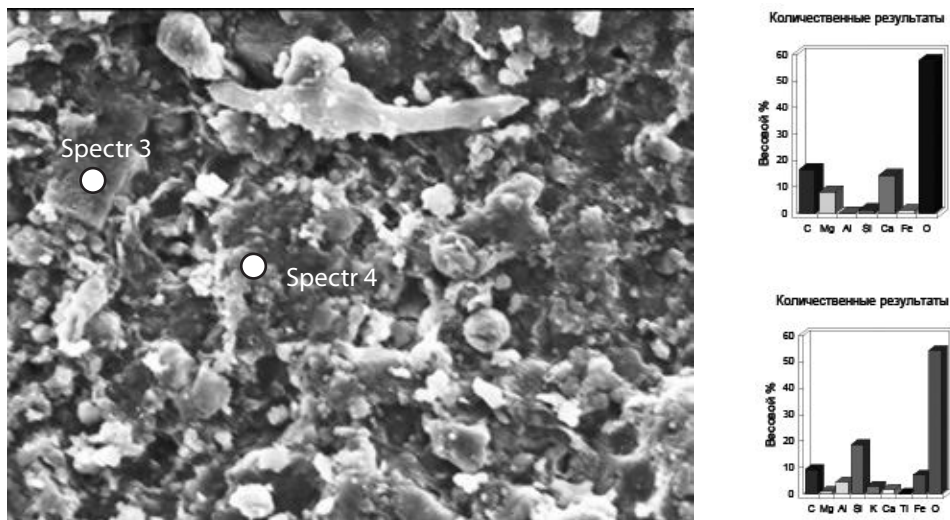


Рис. 2. Поверхность плитки у дисковидной структуры под электронным сканирующим микроскопом и элементный состав зерен.

ски, пересекающихся под прямым углом, образуют в центре круга крест; 3) пять радиально расходящихся от центра широких полосок; 4) шесть углубленных радиальных широких полосок; 5) узкие полоски, пересекающиеся в центре; 6) узкие полоски, не пересекающиеся в центре и образующие сложный рисунок; 7) сочетание широкой углубленной полоски и тонких полосок.

Кроме круглых образований с полосками встречаются полукруглые, скошенные, уходящие внутрь слоя и там резко обрывающиеся образования.

ОБСУЖДЕНИЕ

Происхождение и условия образования дисковидных структур

Тонкая валикообразная текстура поверхности тонких слоев с дисками указывает на возможное покрытие образовывавшего ее осадка на морском дне цианобактериальными пленками или матами небольшой толщины. Это подтверждается изучением поверхности под электронным сканирующим микроскопом и элементным составом формирующего ее осадка (рис. 2). Соответственно, дисковидные структуры на ее поверхности представляют следы газовых пузырей в цианобактериальном мате. Эти пузыри разрывались по верхней поверхности от давления накапливавшегося газа, образуя трещины, отходящие от центра выпуклого диска. Некоторые из них лишь слегка разрывались, газ выходил и цианобактериальный мат потихоньку оседал, образуя плоские диски на поверхности.

Наиболее обычным газом в отложениях на дне морей является метан, который нередко вырабатывается в бескислородной обстановке в осадке. Но в данном случае этот газ не мог быть метаном, так как мы не наблюдаем здесь следов пиритизации. Кроме того, метановые пузыри пронизывали бы весь осадок непосредственно под цианобактериальным матом, а не только верхнюю часть мата. Газ, наполнявший эти пузыри, был, очевидно, кислородом, вырабатываемым цианобактериями. Кислородные пузыри можно наблюдать в современных цианобактериальных матах на дне мелководных хорошо освещенных водоемов. ЭПС плохо пропускает кислород, который активно вырабатывают цианобактерии внутри мата (Flemming, Wingender, 2010). Поэтому на его поверхности образуются пузырьвидные вздутия, которые постепенно сдуваются при прекращении фотосинтеза в ночное время и к утру от пузырей не остается следов. Но при особых условиях осадконакопления на поверхности осадка возникают структуры, отражающие возникновение кислородных пузырей.

Морфология следов пузырей в кембрийских отложениях Якутии предполагает следующие условия для их образования:

1) Широкое и быстрое развитие цианобактериальных матов на небольшой глубине в тиховодных условиях. Небольшая глубина необходима для высокопродуктивного фотосинтеза, что возможно только при сильной освещенности. О тиховодных условиях свидетельствует тонкозернистый осадок, на котором располагался цианобактериальный мат и отсутствие следов волнения воды.

2) Быстрая минерализация ЭПС на поверхности мата. Об этом свидетельствует морфология разрыва пузырей по трещинам, которые могли возникнуть только при сильном давлении газа и при достаточно прочной и жесткой минерализованной поверхности.

3) Минерализация происходила при накоплении мелкозернистого полупрозрачного материала, о чем свидетельствует мелкозернистая структура минерализованного мата. Прозрачность верхнего слоя мата необходима для интенсивного фотосинтеза внутри мата под тонкой прочной и прозрачной поверхностной пленкой.

4) Периодическое существенное поступление мелкозернистого терригенного материала губило цианобактериальный мат, но после осадения мути из воды он снова быстро развивался на этом осадке.

5) Пузыри развивались в течение одного светового дня. Но возможны несколько поколений пузырей, отраженных в их разной морфологии, что было обусловлено разной степенью минерализации ЭПС. Слегка возвышающиеся с крупными широкими трещинами (взрывной характер лопнувших пузырей) отражают этап значительной минерализации, а слегка углубленные с тонкими трещинами плоские структуры образовались еще при слабой минерализации.

Подобные условия могли существовать в ограниченном пространстве на мелководье, хорошо защищенном от ветров, с периодической сменой режима осадконакопления. Такие условия могли быть в мелководном пририфовом заливе, а периодичность могла быть связана с приливами и отливами. Возможно, при сизигийном приливе вода особенно сильно взмучивалась, и осадок во время этого большого прилива засыпал и убивал цианобактериальный мат.

Сравнение кембрийских следов кислородных пузырей с подобными вендскими (эдиакарскими) образованиями

Часть структур, возникших в результате взрывообразного лопания кислородных пузырей, напоминает остатки многоклеточных животных. Нередко возникающие пятилучевые структуры похожи на эдриоастероидей – характерных раннепалеозойских иглокожих, лежащих на морском дне. В кембрии такие остатки пузырей хорошо отличимы от иглокожих отсутствием характерных стереомных кальцитовых табличек, покрывавших все тело эдриоастероидей. Но в вендских отложениях бесскелетные организмы могли быть схожими с такими пузырями. Например, в работах С.В. Рожнова и А.Ю. Иванцова (Rozhnov, Ivantsov, 2006, 2007) из вендских отложений Белого моря были описаны подобные образования и показано, что нет оснований относить их к бесскелетным иглокожим, которых они слегка напоминают своими очертаниями. Теперь можно уверенно предположить, что эти образования, скорее всего, являются лопнувшими газовыми пузырями в цианобактериальных матах.

Такую же природу можно предположить и для *Arkarua adami* из эдиакария (Pound Subgroup) Южной Австралии (рис. 3). Благодаря пятилучевой симметрии в расположении структуры, отходящей от центра диска к периферии, это формирование было отнесено к иглокожим и среди них условно к эдриоастероидеям (Gehling, 1987). Кроме пятилучевой структуры, напоминающей амбулакры иглокожих, у этих ископаемых неизвестны другие важные признаки этого типа, такие как кальцитовый скелет и гидропора. Это заставляло сомневаться в иглокожной природе *Arkarua* и подобных форм из беломорских вендских местонахождений. Отсутствие этих признаков могло быть объяснено сохранностью и/или особенностями строения бесскелетной стадии филогенетического развития типа. Такая неопределенность в трактовке этого гипотетического иглокожего создает и неопределенность в трактовке происхождения всего типа. Находки аркаураподобных образований в низах среднего кембрия, описанные выше, дают возможность предположить, что *Arkarua adami* является результатом взрывообразно лопнувших пузырей, наполненных кислородом, в тонких цианобактериальных матах с частично минерализованной экстрацеллюлярной полимерной субстанцией (Rozhnov, Solomonov, 2019).



Рис. 3. Фотографии эдиакарской *Arkarua adami* и ее реконструкция Д. Гелингом как возможного эдриастероидного иглокожего (по Gehling J.G., 1987).

БЛАГОДАРНОСТИ

Эта работа была выполнена при финансовой поддержке Северо-восточного федерального университета, гранта РФФИ № 18-04-01046 А и программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов». It is a contribution to the International Geoscience Program (IGCP) Project 653. Авторы благодарят Р.П. Наговицина и других руководителей и участников школьной экспедиции по изучению природы Якутии за их помощь в полевых работах по сбору ископаемых остатков

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Егорова Л.И., Шабанов Ю.А., Розанов А.Ю.* и др., 1976. Еланский и куонамский фациостратотипы нижней границы среднего кембрия Сибири. М.: Недра, 228 с. (Тр. СНИИГГИМС, вып. 21).
- Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 44. СПб.: ВСЕГЕИ, 2016. С. 22–29.
- Сухов С.С., Шабанов Ю.Я., Пегель Т.В.* и др. Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири. Кембрий Сибирской платформы. Т. 1: Стратиграфия. Новосибирск: ИНГГ СО РАН, 2016. 485 с.
- Decho A.W.* 2010. Overview of biopolymer-induced mineralization: What goes on in biofilms? // *Ecological Engineering*. N 36. P. 137–144.
- Decho A.W., Visscher P.T., Reid R.P.* 2005. Production and cycling of natural microbial exopolymers (EPS) within a marine stromatolite // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. N 219. Pp. 71–86.
- Dupraz C., Reid R.P., Braissant O.* et al. 2008. Processes of carbonate precipitation in modern microbial mats // *Earth-Science Reviews*. 22 p. DOI:10.1016/j.earscirev.2008.10.005

- Flemming H.-C., Wingender J.* 2010. The biofilm matrix // Nature reviews. Microbiology. V. 8. P. 623–633.
- Gehling J.G.* 1987. Earliest known echinoderm – a new Ediacaran fossil from the Pound Subgroup of South Australia // *Alcheringa*. V. 11. N 4. P. 337–345.
- Noffke N.* 2010. Geobiology: microbial mats in sandy deposits from the Archean Era to today. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 194 p.
- Rozhnov S.V.* 2017. Cyanobacterial origin and morphology of the Volkhov hardgrounds (Dapingian, Middle Ordovician) of the St. Petersburg region (Russia) // *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 56 (2). P. 153–160. doi:10.4435/BSPI.2017.18
- Rozhnov S.* 2019. The onset of the Ordovician evolutionary radiation of benthic animals in the Baltic Region: Explosive diversity of attachment structures of stalked echinoderms, substrate revolution and the role of cyanobacterial communities. *Palaeoworld*. V. 28 (1-2). P. 110–122. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2018.05.001>
- Rozhnov S.V.* 2018. Hardgrounds of the Ordovician Baltic palaeobasin as a distinct type of sedimentation induced by cyanobacterial mats // *Paleontol. J.* V. 52. N. 10. P. 12–27.
- Rozhnov S.V., Ivantsov A.Yu.* 2006. Echinoderm-like Fossils from the White See (Russia): Problems of Identification // 21 Reunion des Sciences de la Terre. Abstracts. Dijon, P. 40–41.
- Rozhnov S.V., Ivantsov A.Yu.* 2007. Problems of Identification of the Vendian Echinoderms // The Rise and Fall of the Vendian (Ediacaran) Biota. Origin of the Modern Biosphere (Transaction of the International Conference on the IGCP Project 493). Geos, Moscow. P. 21–27.
- Rozhnov S.V., Solomonov N.G.* 2019. Ediacaran *Arkarua* is not an echinoderm, but a bursting bubble in a cyanobacterial mat: conclusion from a Cambrian find in Siberia // 10 European conference on echinoderms. Abstracts. Borissiak Paleontological institute RAS, Moscow. September 16–19, 2019. P. 79.

Traces of oxygen bubbles in the Cambrian cyanobacterial mat of Siberia and their similarity with the Ediacaran *Arkarua*

S.V. Rozhnov, N.G. Solomonov

The traces of bursting oxygen bubbles in a cyanobacterial mat on the surface of carbonate layers of the Middle Cambrian (Amgian, stage 5 of the division 3 of the international scale) on the left bank of the Lena river (Yakutia) are described. The conditions of their formation are considered. Their similarity with some Vendian (Ediacaran) remains described as multicellular animals is shown.

УДК 550.7; 56.012; 543.42

ВОЗМОЖНОСТИ ИЗУЧЕНИЯ СТРОМАТОЛИТОВ ПРИ СОВМЕСТНОМ ИСПОЛЬЗОВАНИИ МЕТОДОВ ТОМОГРАФИИ, СКАНИРУЮЩЕЙ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ И РЕНТГЕНОСПЕКТРАЛЬНОГО МИКРОАНАЛИЗА

А.В. Пахневич¹, Л.В. Зайцева¹, О.С. Самылина^{1,2}, С.Е. Кичанов³

¹*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва*

²*Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского, ФИЦ Биотехнологии РАН,
Москва*

³*Объединенный институт ядерных исследований, г. Дубна
alvpb@mail.ru*

Приведены результаты исследования строматолитов из содового озера Петуховского (Алтайский край) с помощью рентгеновской микротомографии, нейтронной томографии, сканирующей электронной микроскопии и рентгеноспектрального микроанализа. Изучена структура строматолитов. Выявлены различные по контрастности участки, их элементный и минеральный состав. Показаны преимущества методов, которые могут быть использованы для изучения строматолитов. Установлено, что наиболее полную информацию дает комплексное использование методов, которые дополняют друг друга.

Ключевые слова: строматолиты, рентгеновская микротомография, нейтронная томография, сканирующая электронная микроскопия, рентгеноспектральный микроанализ

Строматолиты имеют различные структурные элементы, которые могут быть выявлены с помощью неразрушающих томографических методов, таких как рентгеновская микротомография, нейтронная томография (радиография), синхротронная томография.

Рентгеновская микротомография основана на особенностях поглощения рентгеновских лучей различными веществами и позволяет изучать структурные элементы, имеющие разную рентгеновскую контрастность. Поскольку коэффициенты поглощения рентгеновских лучей у химических элементов различаются, контрастность зависит от элементного состава, а также массовой доли химического элемента в соединении, плотности и толщины образца. Чем больше атомный номер у элементов, тем более контрастны друг относительно друга они будут. Этот неразрушающий метод позволяет выявить внутренние структуры объекта, сохранив его целостность.

Важной особенностью строения строматолитов, которая хорошо выявляется визуально, является их слоистость. Она может быть идентифицирована и при изучении томографическими методами, однако здесь есть ряд трудностей. Контрастность слоев и более мелких элементов строения (микрослоев, фоссилизированных остатков прокариот) в строматолитах, как правило, очень низкая. Поэтому при томографическом исследовании, особенно если разрешение невелико, они не выявляются. Трудно их наблюдать и при микротомографических исследованиях (Пахневич, 2013). Так, при изучении строматолитов *Conophyton garganicum* Korolyuk из отложений свиты Дангэмини нижнего протерозоя Австралии с помощью медицинского томографа GE Lightspeed VCT-64 удалось рассмотреть только крупные слои, но не мелкие детали (Storrie-Lombardi et al., 2008). При изучении столбчатых строматолитов из подледного антарктического озера Джойс удалось визуализировать как их слоистую структуру, так и формирование «ветвей» (Mackey, 2012). Слои могут различаться по контрастности за счет разницы в плотности, особенно на границах между слоями (в том числе благодаря щелевидным пустотам). Усилить этот эффект можно используя метод фазового контраста (например, в случае синхротронной томографии), который был опробован К. Medjoubi с соавторами (2012) на ископаемом строматолите (авторами возраст не указан). Естественное контрастирование слоев может происходить за счет их замещения высококонтрастными минералами, содержащими в составе значительное количество элементов с большим атомным номером (Пахневич, 2013). Возможно сочетание минералов различной контрастности, например, карбонатных минералов и кварца, как это отмечалось в случае с австралийскими строматолитами (Storrie-Lombardi et al., 2008).

Другими важными структурными элементами строматолитов являются внутренние поры и пустоты, которые хорошо выявляются с помощью томографических методов. Примерами таких исследований могут служить работы по изучению голоценовых и юрских строматолитов Бразилии (Rezende et al., 2012; Rezende et al., 2013), голоценовых и меловых строматолитов Бразилии (Proctor et al., 2015), современных гейзеритов Камчатки (Pakhnevich, 2008).

Метод нейтронной радиографии заключается в получении нейтронных изображений исследуемых объектов. Информацию о внутреннем строении исследуемых материалов с пространственным разрешением на микронном уровне получают за счет разной степени ослабления интенсивности нейтронного пучка при прохождении через материалы различного химического состава, плотности и толщины компонентов изучаемого образца. Этот метод неразрушающего контроля характеризуется более глубоким проникновением в толщу исследуемого материала по сравнению с комплементарным методом рентгеновской интроскопии и обладает преимуществами при исследовании объектов, одновременно содержащих как легкие элементы (например, водород или литий), так и тяжелые элементы. Функциональным развитием метода нейтронной радиографии является нейтронная томография. В этом методе выполняется объемная реконструкция внутреннего строения исследуемого объекта из набора отдельных радиографических проекций, полученных при различных угловых положениях образца относительно направления нейтронного пучка. При исследовании палеонтологических и геологических объектов нейтронная томография может быть применена с целью выявления локализации водородсодержащего вещества, которое может быть представлено органическим веществом. Идея поиска органического вещества в строматолитах не нова. Ее высказал Д. Самнер (Sumner, 2002). Тем не менее, она не получила развития в этой области палеонтологии.

Сканирующая электронная микроскопия (СЭМ) и рентгеноспектральный микроанализ (РСМА) относятся к одним из наиболее распространенных аналитических методов изучения геологических и палеонтологических образцов (Рид, 2008; Криштал и др., 2009; Лаврентьев и др., 2015). Метод СЭМ предназначен для получения изображений поверхности, а метод РСМА позволяет делать количественный элементный анализ состава участков микронного и меньшего размеров. При исследовании образцов методом СЭМ происходит сканирование поверхности образца электронным пучком, образующим, так называемую зону возбуждения. В результате образуются вторичные продукты (вторичные электроны, обратноотраженные электроны), которые используются для последующего анализа и получения изображения. Трёхмерная визуализация снимаемого сигнала, по сути, и представляет собой изображение поверхности в СЭМ. Для идентификации состава материала часто используют анализ спектра рентгеновского излучения (РСМА), возникающего в результате торможения первичных электронов в сильных электромагнитных полях ядер атомов образца. В процессе взаимодействия электрон теряет часть энергии, которая переходит в энергию излучения рентгеновского фотона. Для регистрации результатов сканирующие электронные микроскопы

обычно оснащаются энерго-дисперсионным спектрометром (ЭДС). СЭМ с РСМА – незаменимый инструмент при изучении строматолитов (Kremer et al., 2012; Last et al., 2012; Spadafora et al., 2010; Wacey et al., 2018).

Целью данной работы является оценка возможностей совместного использования рентгеновской и нейтронной томографии и СЭМ с применением РСМА при изучении современных строматолитов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы образцы строматолитов, отобранные в 2011 и 2013 гг. в содовом озере Петуховском, Алтайский край. Этот объект ранее уже был изучен электронно-микроскопическими методами (Самылина и др., 2016; Samyulina, Zaytseva, 2019), но не изучался методами томографии. Образец 2011 г. представляет собой слоистое образование в виде дырчатой и кавернозной корочки небольшого размера: около 10 см в диаметре и 1 см толщиной. На шлифе вертикального сечения образца видно чередование тонких минерализованных слоев различного цвета и структуры (рис. 1). Образец 2013 г. представляет собой свежую садку карбонатных минералов, которая произошла при сильном распреснении озера, произошедшем в 2013 г. (от 200 до 50 г/л по сравнению с тем же сезоном 2012 г.). На поверхности обоих образцов отмечена зелень, которая обусловлена развитием фототрофных организмов (эукариотических водорослей и цианобактерий).

В данной работе использовали два неразрушающих томографических метода: рентгеновскую микротомографию и нейтронную томографию.

Рентгеновская микротомография образца, отобранного в 2011 г., проводилась на базе Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН с использованием микротомографа Skyscan 1172. **Исследован образец размером 2.2×0.5 см. Параметры рентгеновской микротомографии: I=100 mA, U=103–104 kV. Исследование проводилось с разрешением 4.94 мкм. Использовался фильтр Al (1 мм). Шаг вращения при сканировании – 0.4°. Применялись дополнительные функции для получения хорошего изображения: averaging – 8, random movement – 10. Вращение производилось на 180°. В работе использовались программы: TView, NRecon, Data Viewer.**

Нейтронная томография образца, отобранного в 2013 г. (размер 7×6 см), проводилась в Объединенном институте ядерных исследований (г. Дубна), где на канале № 14 импульсного высокопоточного реактора ИБР-2 была создана экспериментальная установка для исследований с помощью методов нейтронной радиографии и томографии (Kozlenko, 2014). На этой установке система коллиматоров формирует выходной нейтронный пучок с размерами 20x20 см, а поток нейтронов в позиции образца составляет $I \sim 5.5(2) \times 10^6$ н/см²/с. Для регистрации нейтронов используется детектор на основе сцинтиллятора ⁶LiF/ZnS и охлаждаемой CCD матрицы размерностью 2048x4096 пикселей и размером одного пикселя 9 мкм. Итоговое

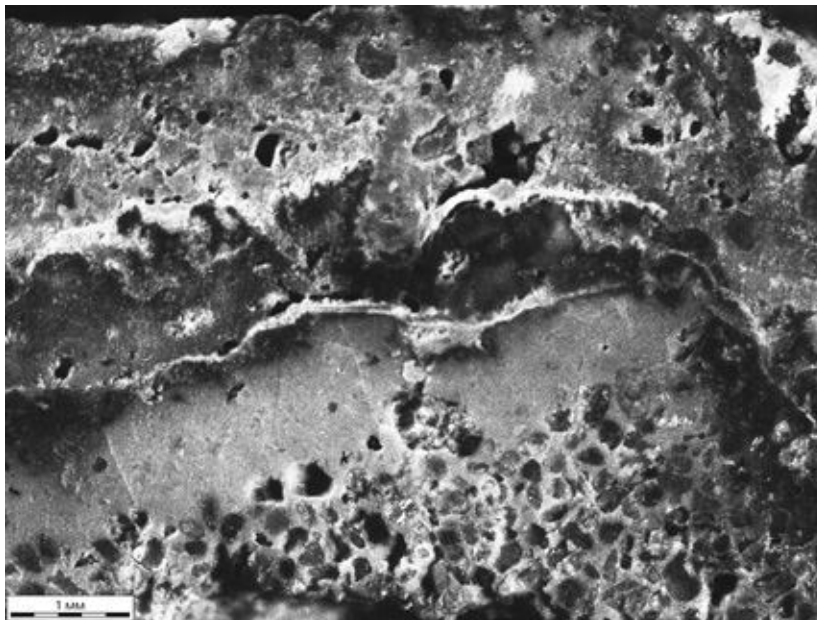


Рис. 1. Вертикальное сечение шлифа строматолита.

пространственное разрешение детекторной системы составляет ~ 300 мкм. Проведение томографических экспериментов обеспечивает система гониометров с минимальным углом поворота до 0.02° . Время экспозиции для получения одной проекции исследуемого объекта – 10 с.

Результаты, полученные с помощью томографических методов, дополняли данными световой и сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) с применением рентгеноспектрального микроанализа (РСМА). Фотографии образцов для визуального описания получены на световом стереомикроскопе Leica M165C (Германия). **Исследование образца методом СЭМ и РСМА проводили на электронном микроскопе EVO-50 Zeiss. Изображения и состав получали с помощью детектора вторичных электронов SE1 и INCA Oxford 350 (Великобритания). Образец в виде шлифа обрабатывали 0.1 М р-ром HCl для растворения поверхностного карбонатного слоя и напыляли золотом.**

ТЕРМИНОЛОГИЯ

Строматолиты описаны в терминологии, используемой в томографических исследованиях.

Рентгеноконтрастность – особенность отображения структур объекта относительно друг друга в зависимости от поглощения ими рентгеновских лучей. Структуры, имеющие сходное поглощение рентгеновских лучей,

будут неконтрастны, то есть визуально неразличимы. Можно также говорить о различиях в рентгеновской плотности.

Плотность – физическая величина, равная отношению массы тела к занимаемому этим телом объему. Здесь не рассматривается рентгеновская плотность.

Зерна – обломочные частицы минералов и пород, возможно, окатанные.

Поперечный срез – виртуальный срез, прошедший в плоскости перпендикулярной к оси вращения образца во время микротомографии.

Коронарный срез – виртуальный срез, произведенный в продольном направлении, в плоскости параллельной оси вращения образца. Срезы производятся со стороны источника излучения. Томографический термин заимствован из гистологии.

Сагиттальный срез – виртуальный срез, произведенный в продольном направлении, в плоскости параллельной оси вращения образца. Срезы производятся с боковой стороны относительно источника излучения. Этот томографический термин заимствован из гистологии.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Далее приведены результаты изучения строматолитов с помощью различных методов. Исследованный строматолит состоит из нескольких минеральных фаз, хорошо отображающихся на виртуальных срезах рентгеновской микротомографии. Он имеет нечеткое слоистое строение, которое выражается в отсутствии четких границ между слоями (рис. 2). Один из слоев – песчанистый. Песчинки, среди которых преобладают кварцевые, образуют рыхлый слой, богатый пустотами и щелями между ними. Некоторые фрагментированы. Внутри отдельных песчинок наблюдаются неоднородные по контрастности включения (рис. 3а).

Ранее нами на основе томографии пар кристаллов 67 минералов и нескольких образцов горных пород была создана шкала контрастности для рентгеновской микротомографии (при параметрах томографии: сила тока – 100 мА, напряжение – 100 кВ). Минералы и породы были распределены по десяти уровням в зависимости от контрастности по сравнению с кальцитом, который является одним из наиболее часто встречаемых в живом мире минералов (Пахневич, 2009, 2011, 2013). Минералы наиболее отдаленных уровней – наиболее контрастны друг с другом (например, минералы уровней 1 и 10). Минералы, попавшие на один уровень неконтрастны друг с другом. На основе этой шкалы и производилась интерпретация минерального состава строматолита.

Все песчинки в исследуемом образце можно разделить на четыре группы по яркости на виртуальных срезах и по контрастности друг относительно друга (рис. 3б). Помимо кварцевых зерен наблюдаются отдельные зерна иной контрастности, соответствующие карбонату кальция. Здесь

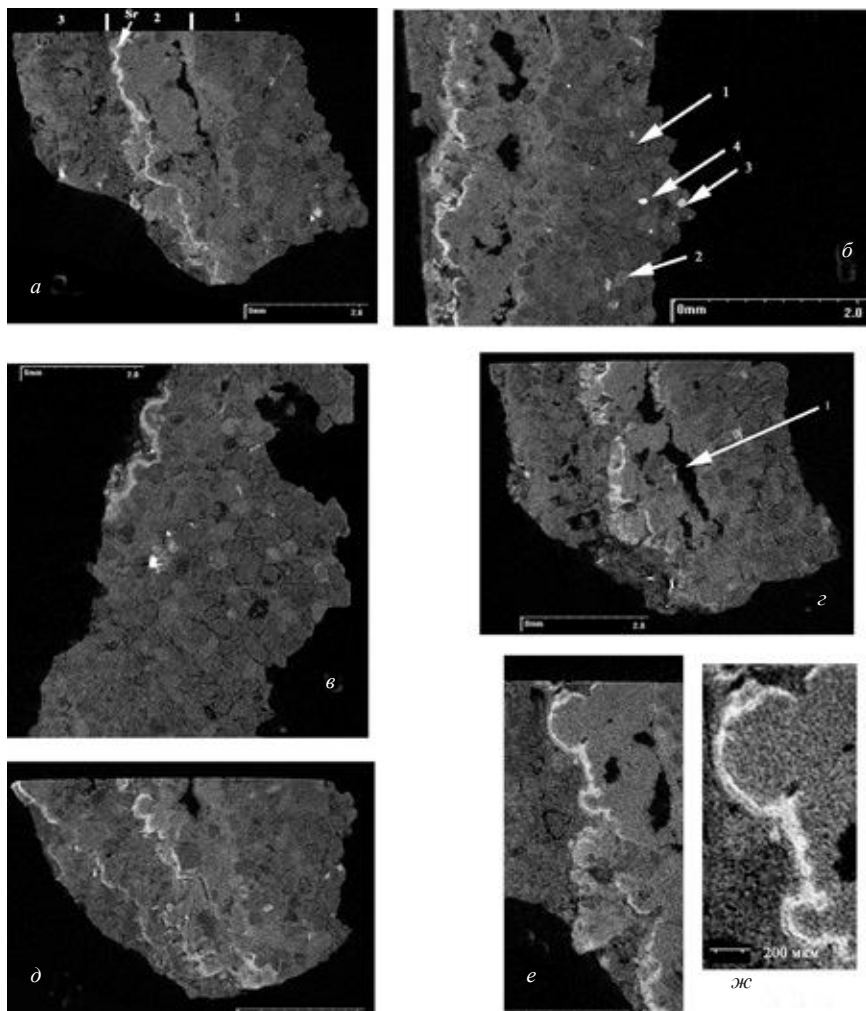


Рис. 2. Виртуальные срезы строматолита из Петуховского содового озера: поперечные (*а, д*) и два продольных, выполненных в перпендикулярных плоскостях: коронарный (*б*) и сагитальные (*в, е, ж*); *а* – цифрами указаны слои, *Sg* – прослой с повышенным содержанием стронция; *б–г* – цифрами отмечены зерна минералов различной контрастности; 1 – зерно кварца, 2 – зерно карбоната кальция, 3 – зерно относительно высококонтрастного минерала, 4 – зерно высококонтрастного тяжелого минерала.

же представлены следующие по контрастности зерна, более яркие в визуальном отображении. Они могут соответствовать таким минералам как биотит, роговая обманка, апатит. Зерна карбоната кальция и других минералов встречаются редко. Еще реже можно наблюдать зерна тяжелых минералов, в которых высоко содержание элементов с атомным номером начиная с *Ti* и выше. Они составляют наиболее яркие включения. Группы

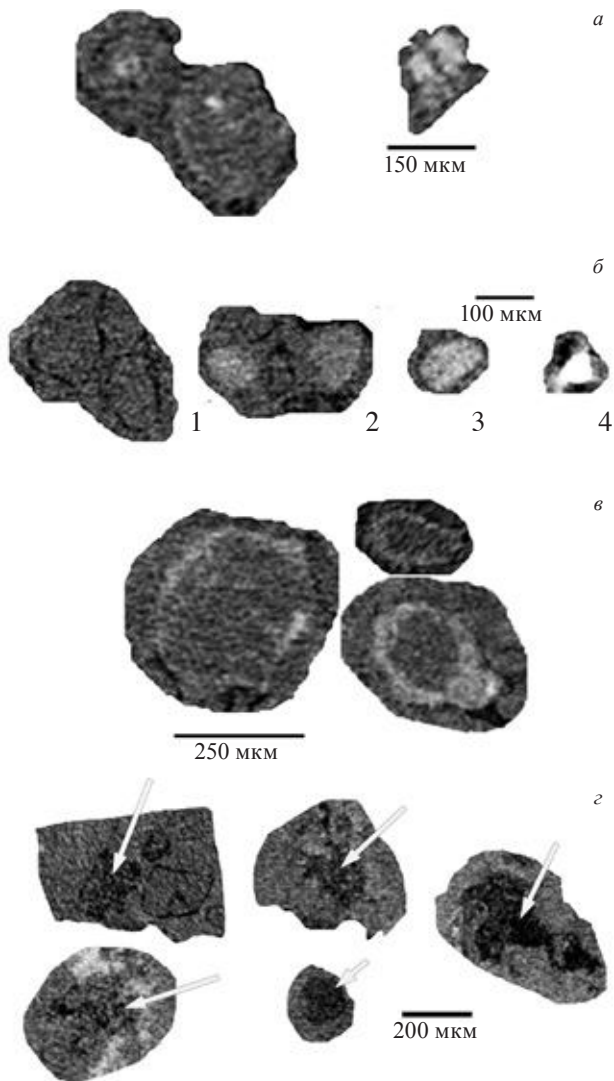


Рис. 3. Специфика зерен минералов, выявленных с помощью рентгеновской микро-томографии: *a* – примеры песчинок с неоднородными по контрастности включениями; *б* – четыре вида зерен минералов в зависимости от их контрастности; 1 – зерна кварца, 2 – зерна карбоната кальция, 3 – зерна повышенной контрастности, 4 – зерно тяжелого минерала; *в* – кварцевые зерна в оболочке минерала иной контрастности; *г* – участки стро-матолита с рыхлыми включениями (указаны стрелками).

па зерен минералов, которые по контрастности с кальцитом отнесены к биотиту, роговой обманке, апатиту, могут быть также зернами тяжелых минералов, но имеющими низкую плотность. Они имеют иную яркость по сравнению с высококонтрастными минералами из-за меньшей плот-

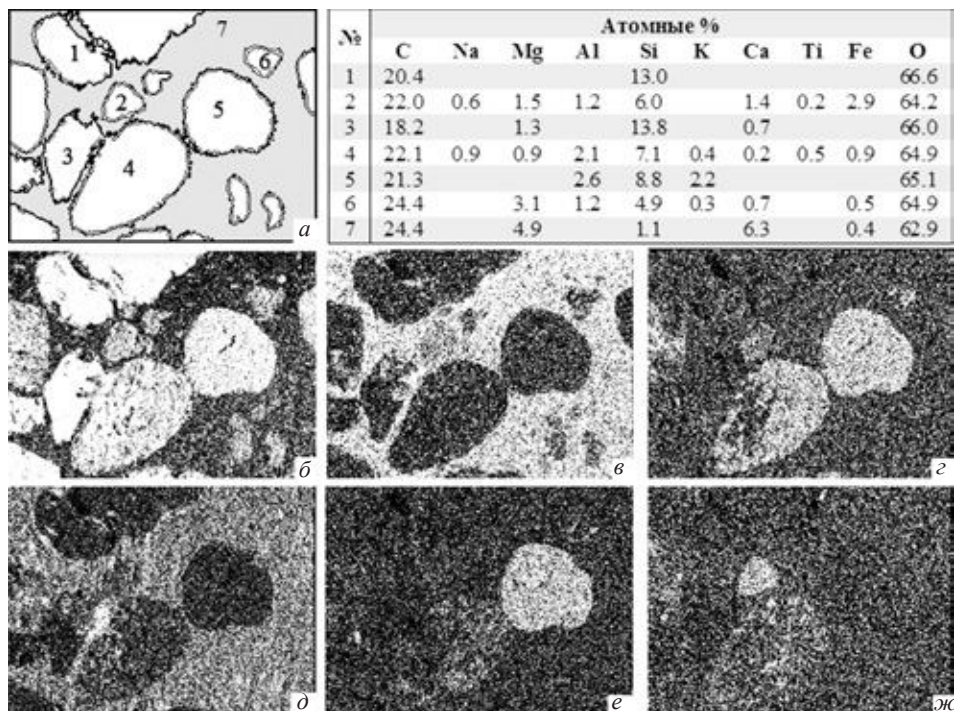


Рис. 4. Карты распределения химических элементов на шлифованном сколе (СЭМ/РСМА): *a* – схема расположения минеральных зерен (цифры 1–7 соответствуют номерам зерен, в которых измерен элементный состав, приведенный в таблице); *б–ж* – карты распределения Si (*б*), Ca (*в*), Al (*г*), Mg (*д*), K (*е*) и Fe (*ж*).

ности. Это может быть связано с их высокой рыхлостью. Таким образом, рентгеновская микротомография позволяет выявить неоднородный состав минеральных зерен в строматолите. Однако, их химический состав с помощью микротомографии установить нельзя и необходимо применение других методов, например, РСМА. Так, карта распределения химических элементов на шлифованном сколе участка, включающего несколько минеральных зерен, выявила песчинки кварцевого (рис. 4, № 1), алюмосиликатного и калиево-алюмосиликатного состава (рис. 4, №№ 5, 6). Кроме того, присутствует Fe и Ti-содержащий алюмосиликат, вероятно роговая обманка или биотит (рис. 4, №№ 2, 4). Песчинки заключены в кальциево-магнезиальный цемент с преобладанием Ca в составе (рис. 4, № 7).

По данным рентгеновской томографии видно, что отдельные зерна кварца покрыты оболочкой иной контрастности (рис. 3в). Чаще всего это высококонтрастная пленка, сходная с тем прослоем, что обнаружен в карбонатной части строматолита. В единичных случаях хорошо контрастное зерно, соответствующее группе минералов относительно высокой

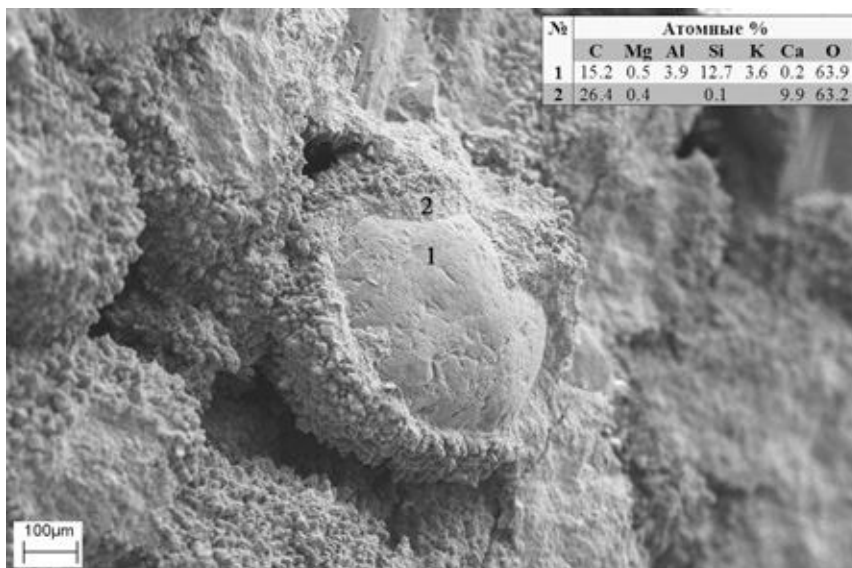


Рис. 5. СЭМ/РСМА изображение песчинки калиевого алюмосиликата (точка № 1), покрытой осадком из карбоната кальция (точка № 2).

контрастности (биотит и др.) покрыто карбонатной пленкой. Методами СЭМ и РСМА удалось подтвердить это явление: в образце 2013 г. выявлен участок, на котором произошло осаждение карбоната кальция (кальцита) вокруг песчинок калиевого алюмосиликата (рис. 5).

За рыхлым песчаным слоем следует плотный слой. Он карбонатный, но в карбонатную основу вклиниваются кварцевые песчинки. Они плотно сцементированы. Здесь не наблюдается щелей и пустот вокруг песчинок. Помимо кварцевых зерен в нем найдены редкие зерна относительно высококонтрастных минералов. Есть включения и высококонтрастных тяжелых минералов. В карбонатном слое присутствуют наиболее крупные полости (рис. 2). В некоторых из них отмечено рыхлое содержимое, локализованное по стенкам полостей. Вероятно, рыхлое вещество состоит из скоплений цианобактерий или нитчатых водорослей (рис. 6). Подобные рыхлые участки обнаружены и на поверхности образца.

В одном из участков образца на границе песчанистого и карбонатного слоев есть небольшой высококонтрастный тонкий прослой (рис. 2). Прослой хорошо идентифицируется на виртуальных срезах. В некоторых участках он утолщается и расслаивается (рис. 2). Прослой состоит из контрастного тяжелого минерала или карбоната с примесью элемента (-ов) с большим атомным номером. Методами СЭМ и РСМА был установлен минеральный состав этих прослоев, соответствующий кальциту с низким

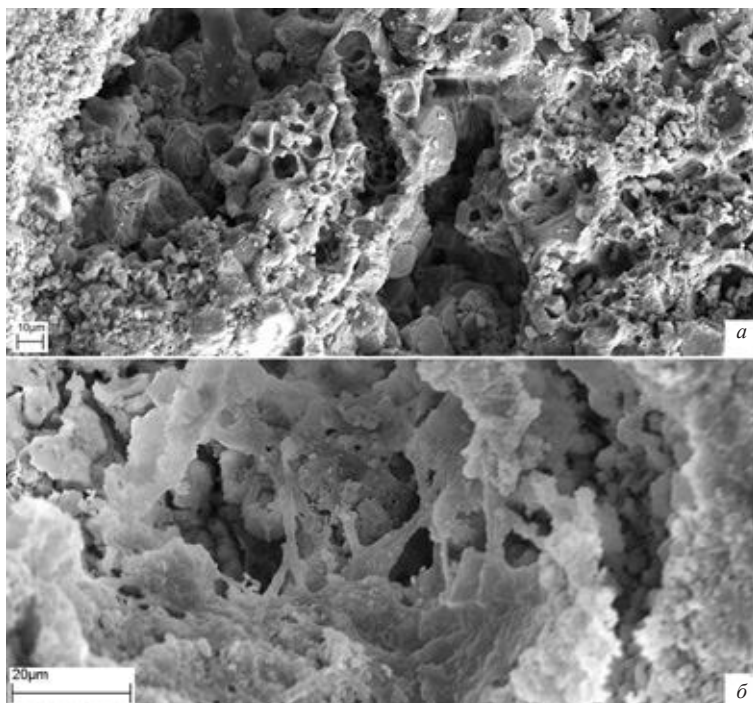


Рис. 6. СЭМ/РСМА изображение рыхлого участка, образованного скоплением минерализованных водорослей (а) и цианобактерий (б).

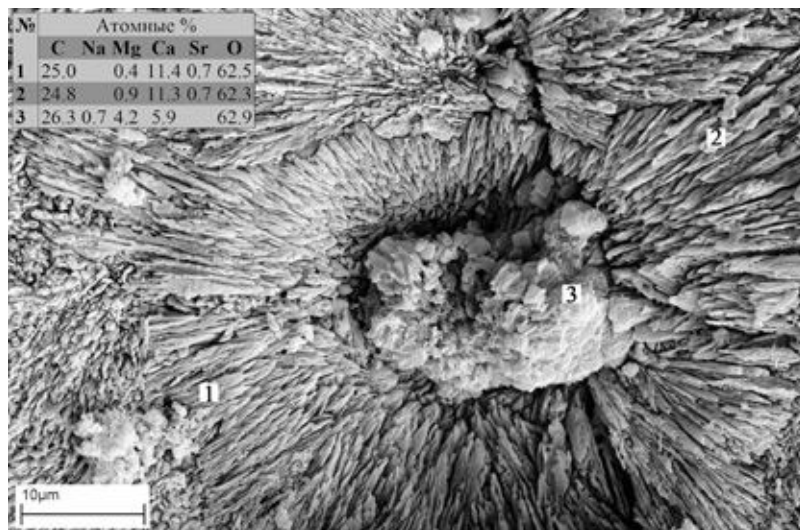


Рис. 7. СЭМ/РСМА изображение участка высококонтрастного прослоя, состоящего из кальцита с низким содержанием Mg и Sr (точки № 1 и 2); в центре – участок с кристаллами высокомагнезимального кальцита (точка № 3).

содержанием Mg и Sr (рис. 7, см. также Самылина и др., 2016). Возможно, контрастность связана и с высокой плотностью вещества прослоя, поскольку он наблюдается в строматолите невооруженным глазом. Подобная структура повторяется в образце еще раз (рис. 2), то есть контрастные прослои неоднократно появляются в строматолите.

За карбонатным слоем следует более рыхлый слой также карбонатного состава, но с большим количеством щелей и пустот вокруг кварцевых песчинок. Некоторые его части характеризуются большим скоплением песчинок и высокой пористостью. В нем есть крупные полости. Встречаются здесь и минералы других групп контрастности.

С помощью нейтронной томографии удалось выявить контрастные участки, которые, вероятнее всего, соответствуют локализации водород-

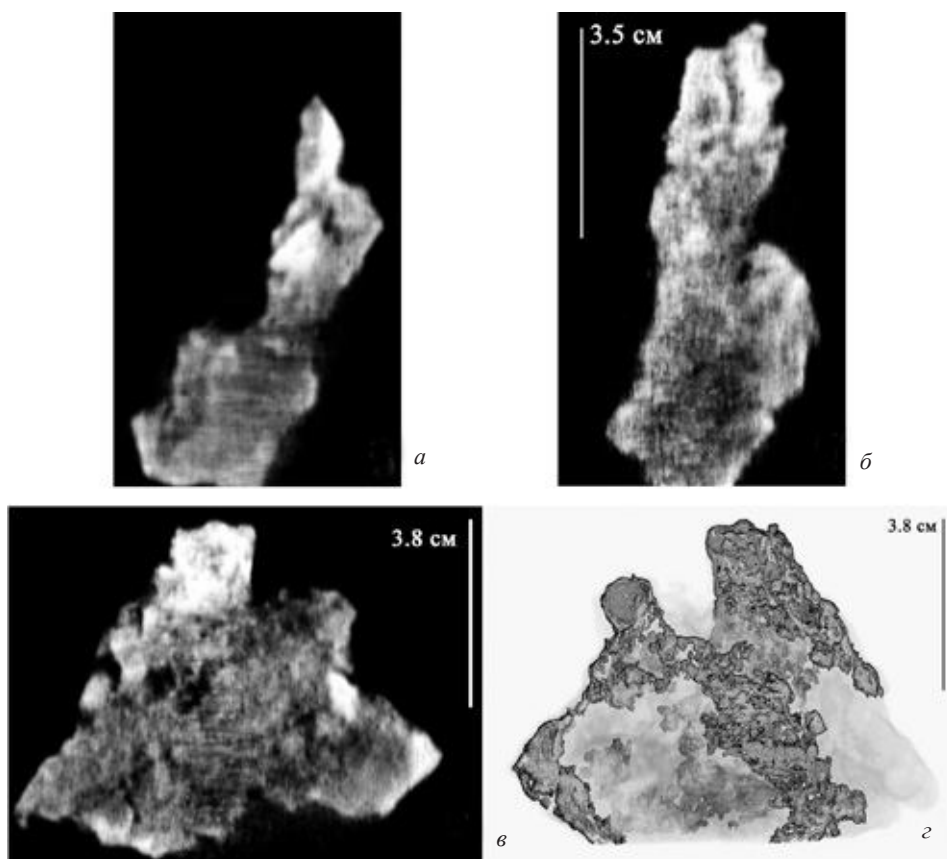


Рис. 8. Продольные виртуальные срезы (*а* и *б* – сагиттальные, *в* – коронарный) и трехмерная модель строматолита (*г*), полученные методом нейтронной томографии; на срезах белым, а на трехмерной модели серым цветом отображается водородсодержащее вещество; на сагиттальном виртуальном срезе (*б*) видно, что вверху оно локализовано рядом с трещиной.

содержащего вещества, которое распространено в образце неравномерно. Есть участки, где происходило его накопление. Их можно разделить на два типа: мелкие скопления и крупные. Первые чаще локализованы внутри образца. Крупные скопления контрастного вещества распространены в отдельных частях строматолита или около поверхности образца (рис. 8). В редких случаях они располагаются около крупных полостей и трещин внутри образца. По происхождению водородсодержащее вещество может быть адсорбированной водой, кристаллической водой, минералами с гидроксогруппой, органическим веществом. Нейтронная томография не является методом определения минерального состава объектов исследования. Для этого необходимо привлечение дополнительных методов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На примере проведенного исследования хорошо видны возможности различных методов изучения строматолитов. Сканирующая электронная микроскопия может изучать строение поверхности объекта. Применяя рентгеноспектральный микроанализ, можно получить информацию об элементном составе поверхностных структур. Рентгеновская микротомография будет полезна для выявления внутренних структур, их локализации по всему образцу, а не только на поверхности. С ее помощью можно найти высококонтрастные участки, отличающиеся по элементному составу, выделить из объекта и изучить отдельно. Но разрешение не будет сравнимо с СЭМ. Томография не является методом определения элементного или минерального состава, она может быть только источником косвенной информации о минеральном составе объекта. Также нельзя определить минеральный состав, используя нейтронную томографию. Но она будет полезна для поиска в ископаемых объектах органического вещества и других водородсодержащих соединений. В отдельности методы дают однобокую картину строения объекта. Только их комплексное использование дает новое видение его структуры и минерального состава. Методы дополняют друг друга, выводя исследования на принципиально другой уровень.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов» (подпрограмма I «Развитие жизненных и биосферных процессов»), гранты РФФИ №№ 17-04-00324, 19-04-00377 и Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Криштал М.М., Ясников И.С., Полунин В.И.* и др. 2009. Сканирующая электронная микроскопия и рентгеноспектральный микроанализ в примерах практического применения / Ред. М.М. Криштал. М.: Техносфера. 208 с.
- Лаврентьев Ю.Г., Карманов Н.С., Усова Л.В.* 2015. Электронно-зондовое определение состава минералов: микроанализатор или сканирующий электронный микроскоп? // Геология и геофизика. Т. 56. № 8. С. 1473–1482.
- Пахневич А.В.* 2009. О результативности микротомографических исследований палеонтологических объектов // Современная палеонтология. Классические и новейшие методы. М.: ПИН РАН. С. 127–141.
- Пахневич А.В.* 2011. Шкала контрастности минералов и горных пород для рентгеновской микротомографии // Минералогические перспективы. Сыктывкар. С. 124–125.
- Пахневич А.В.* 2013. Шкала контрастности для рентгеновской микротомографии // Современная минералогия. Сб. тр. I междунар. интернет-конф. Казань: Казанский ун-т. С. 27–33.
- Рид С.Дж.Б.* 2008. Электронно-зондовый микроанализ и растровая электронная микроскопия в геологии. М.: Техносфера. 232 с.
- Самылина О.С., Зайцева Л.В., Синетова М.А.* 2016. Участие альго-бактериального сообщества в формировании современных строматолитов в Петуховском содовом озере (Алтайский край) // Палеонтол. журн. № 6. С. 92–101.
- Kozlenko D.P., Kichanov S.E., Lukin E.V.* et al. 2016. Neutron radiography and tomography facility at IBR-2 reactor // Phys. Part. Nucl. Lett. V. 13. P. 346–351.
- Kremer B., Kazmierczak J., Lukomska-Kowalczyk M., Kempe S.* 2012. Calcification and silicification: fossilization potential of cyanobacteria from stromatolites of Niuafou'ou's Caldera Lakes (Tonga) and implications for the early fossil record // Astrobiology. V. 12. P. 535–548.
- Last F.M., Last W.M., Halden N.M.* 2012. Modern and late Holocene dolomite formation: Manito Lake, Saskatchewan, Canada // Sedimentary geol. V. 281. P. 222–237.
- Mackey T.J.* 2012. Initiation of branched growth in conoform stromatolites as a response to microbial community and water depth changes in Lake Joyce, Antarctica / Thesis submitted in partial satisfaction of the requirements for the degree of master of science. P. 8–71.
- Medjoubi K., Leclercq N., Langlois F.* et al. 2013. Development of fast, simultaneous and multi-technique scanning hard X-ray microscopy at Synchrotron Soleil // J. synchrotron rad. V. 20. P. 293–299.
- Pakhnevich A.V.* 2008. Micro-CT of Geyserite, Fossil Wood and Structure of Brachiopod Shells / SkyScan user meeting, Antwerp. June 16–17. Pap. I–IV.
- Proctor J., Vieira de Luca P.H., Pimentel G.A.* et al. 2015. Porosity and Permeability upscaling in a Lagoa Salgada Stromatolite and Codó Formation Stromatolite // SBGf. 14 Intern. Congr. of the Brazilian geophys. soc. Brazil, August 3-6. P. 1–5.

- Rezende M.F., Tonietto S.N., Pope M.C.* 2012. Three-Dimensional pore connectivity evaluation in a Holocene microbialite head // AAPG Hedberg conference “Microbial carbonate reservoir characterization” June 4-8, 2012. Houston, Texas. P. 1–4.
- Rezende M.F., Tonietto S.N., Pope M.C.* 2013. Three-dimensional pore connectivity evaluation in a Holocene and Jurassic microbialite buildup // AAPG bull. V. 97. № 11. P. 2085–2101.
- Samylina O.S., Zaytseva L.V.* 2019. Characterization of modern dolomite stromatolites from hypersaline Petukhovskoe Soda lake, Russia // *Lethaia*. V. 52. P. 1–13.
- Spadafora A., Perri E., McKenzie J.A., Vasconcelos C.* 2010. Microbial biomineralization processes forming modern Ca:Mg carbonate stromatolites // *Sedimentology*. V. 57. P. 27–40.
- Storrie-Lombardi M.C., Stanley M., Awramik S.M., John Nesson J.* 2008. 3D Characterization of Stromatolites and the emergence of complexity // *Proc. of SPIE*. V. 7097. P. 709711-1–709711-8.
- Sumner D.Y.* 2002. **Microbial behaviour and calcite precipitation as controls on neoproterozoic microbialite morphology** // 16 Intern. sedimentol. cong. Abstr. Vol. P. XX-XX.
- Wacey D., Urosevic L., Saunders M., George A.D.* 2018. Mineralisation of filamentous cyanobacteria in Lake Thetis stromatolites, Western Australia // *Geobiology*. V. 16. Iss 2. P. 203–215.

The scopes of the study of stromatolites when sharing methods of tomography, scanning electron microscopy and z-ray microanalysis

A.V. Pakhnevich, L.V. Zaytseva, O.S. Samylina, S.E. Kichanov

The results of the study of stromatolites from the Petukhovskoe Soda Lake (Altai Region, Russia) obtained using X-ray microtomography, neutron tomography, scanning electron microscopy and X-ray microanalysis are presented. The structure of stromatolites was studied. Areas of various contrasts, elemental and mineral composition were revealed. The advantages of methods useful for studying stromatolites are shown. It was shown that comprehensive results can be provided by the joint use of methods which complement each other.

УДК 631. 417

БИОМАРКЕРЫ КАК ИНДИКАТОРЫ ПАЛЕОСРЕДЫ

И.В. Ковалев, Н.О. Ковалева

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва
kovalevmsu@mail.ru

Биомаркеры, в силу своего специфического строения и биохимических функций, при определенных условиях среды оказываются устойчивы к деградации и минерализации в почвах и поэтому служат молекулярными следами палеобиоты и наземной растительности, а также интенсивности биохимических процессов, протекающих в биосфере не только в настоящем, но и в прошлом. Групповой состав гумуса, оптические плотности в видимой и ультрафиолетовой частях спектра, хлорофилл, липиды, спектр жирных кислот, лигнинные фенолы в совокупности с изотопным составом и возрастом почв рекомендуются в качестве перспективных методов при палеоэкологических исследованиях.

Ключевые слова: специфические и неспецифические биомаркеры, гумус, липиды, хлорофилл, жирные кислоты, лигнинные фенолы, палеореконструкция.

ВВЕДЕНИЕ

Одним из наиболее информативных методов диагностики погребенных почв и процессов почвообразования, протекавших в эпохи формирования почвенных тел, реконструкции палеоприродной обстановки является изучение органического вещества почв (Добровольский, Ковалева, 2010). Важное значение при этом приобретает установление факта сохранности состава и свойств органических веществ погребенных почв, так как принцип актуальности позволяет подбирать аналоги среди современных

почвенных типов, и на этом основании изучать эволюцию факторов окружающей среды (Орлов, Бирюкова, Суханова, 1996). Органическое вещество хорошо сохраняет в погребенных почвах и отражает в своих свойствах и строении те природные условия, в которых протекало активное формирование гумуса, то есть несет в себе информацию о былых эпохах почвообразования. Несмотря на значительные внутригодичные флуктуации основных показателей гумуса, содержание, распределение, состав гумуса, строение и свойства, а также внутривидовое изменение отдельных его компонентов могут служить вполне надежными диагностическими признаками, т.к. являются характерными для каждого почвенного типа, что отмечал еще И.В. Тюрин (1940). Значительную роль в становлении исследований органического вещества палеопочв сыграли работы Н.И. Глушанковой и Я.М. Аммосовой (1973), которые положили начало всестороннему исследованию гумуса не только на уровне его содержания и состава, но также природы и свойств макромолекул гумусовых веществ в погребенных почвах разного геологического возраста с помощью целого комплекса анализов: определения общего содержания и группового состава гумуса; оптических плотностей в видимой и ультрафиолетовой частях спектра и элементного состава гуминовых кислот; ИК-спектров поглощения почв для выяснения типов связи гумусовых веществ с минеральной частью, а также спектрального состава отраженных излучений с последующим вычислением спектрофотометрических коэффициентов. В отличие от гуминовых кислот, формулы и химическое строение которых до сих пор остаются неизвестными, **биомаркеры, например, отдельные молекулы фенолов, аминокислот, аминокислот, липидов** могут быть достоверно обнаружены в живых организмах, в их останках и опаде, в почве, в сложных ассоциатах структур гуминовых кислот (Завгородняя и др., 2001; Заварзин, 2004; Ковалева, Ковалев, 2009, 2015). Биомаркеры – это органические молекулы известного строения и происхождения. Многие биомаркеры в силу своего специфического строения и биохимических функций при определенных условиях среды оказываются устойчивыми к деградации и минерализации в почвах и поэтому служат молекулярными следами палеобиоты и наземной растительности, а также индикатором интенсивности биохимических процессов, протекающих в биосфере не только в настоящем, но и в прошлом. При этом индивидуальные органические соединения хорошо сохраняются как в профилях постлитогенных почв, так и в продуктах их переотложения, в почвенно-коллоидальных и почвенно-аллювиальных комплексах, в педоседиментах, педолитах, дериватах отдельных горизонтов, в донных отложениях водоемов и т. п. Информационная роль биомаркеров тем более высока, что пул молекулярных продуктов разложения органических веществ в почвах не тождественен сумме индивидуальных компонентов опада вследствие

маскирующего воздействия минеральной матрицы. Органо-минеральные частицы почв или почвенные новообразования способствуют сохранению индивидуальных органических молекул во времени (Ковалев, Ковалева, 2008, 2018), маркируя условия сформировавшей их палеосреды. Информационная роль биомаркеров, экстрагированных из почв, может быть усилена за счет определения в них структурно-специфических изотопов (Schatz, Zech et al., 2011). Диагностика структурных фрагментов индивидуальных соединений неспецифической природы в составе ассоциатов гуминовых веществ, например, методом ЯМР-спектроскопии, в сочетании с радиоуглеродным датированием почвенного гумуса еще больше повышает репрезентативность получаемой информации. В последнее время в зарубежной литературе в качестве подобных биомаркеров широко используются *n*-алканы из воска растений, лево- и правовращательные формы аминокислот (L-, и D-энантиомеры), глицерол-диалкил-глицерол-тетраэфиры (Zech et al., 2009a). Несмотря на то, что современная база данных о содержании в почвах подобных индивидуальных соединений пока крайне скудна, в отечественном почвоведении существует значительный объем информации о содержании в почвах групп неспецифических органических соединений, таких как липиды, хлорофилл, аминокислоты, грибные меланины (Паников, Садовникова, Фридланд, 1984; Орлов, 1990; Заварзин, 2004), лигнин (Ковалева, Ковалев, 2009, 2015), инозитолфосфаты (Ковалев, Ковалева, 2011) и т. д. А уникальной методологической базой для расшифровки почвенных архивов биохимической информации являются исследования органического вещества погребенных почв (Орлов, Бирюкова, 1979a), педогумусовый метод и система индикаторных признаков органического вещества (Дергачева, Зыкина, 1988), установленные закономерности трансформации растительных остатков, анализ спектров ЯМР погребенных гуминовых кислот (Ковалев, Ковалева, 2011, 2016) и другие работы (Kögel, 1986; Amelung, 1997; Zech et al., 2009a; Заварзина, 2010; Schatz et al., 2011). Перспективными биомаркерами, с нашей точки зрения, могут служить лигниновые фенолы растительного происхождения, пропорции которых в почве должны соответствовать господствующим типам палеорастительности (Ковалева, Ковалев, 2009, 2015) и коррелировать с палинологическими спектрами и с данными изотопного состава углерода.

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования послужили полигенетичные серые лесные почвы, образующие типичные геохимические катены в Московской (Коломенское ополье), Брянской (Трубчевское ополье) областях. Изученные ряды почв представлены серыми почвами водораздельных микроповышений, их оподзоленными разностями - в верхних частях

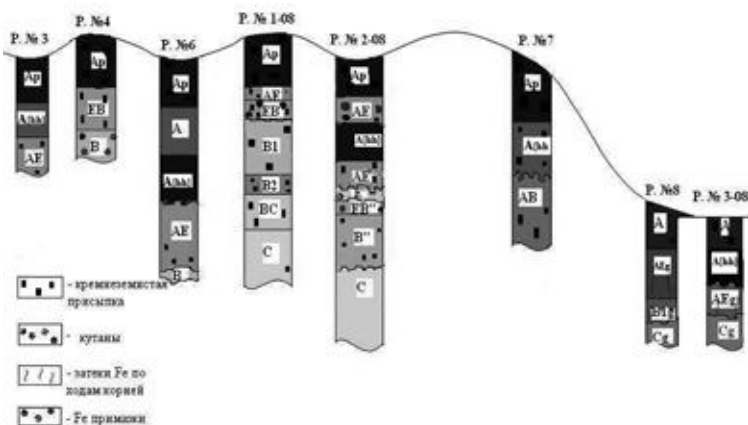


Рис. 1. Геоморфологический профиль Брянского (Трубчевского) ополя; условные обозначения: 1 – кремнеземистая присыпка, 2 – кутаны, 3 – затеки железа по ходам корней, 4 – железистые примазки; номера разрезов: 3, 4, 6, 1-08, 2-08, 7, 8, 3-08.

склонов и в блюдцеобразных понижениях на водоразделах, глееватыми – в средних частях склонов, и глеевыми – у подножия склонов и в выраженных депрессиях. В катену Брянского ополя (52°34'79" с. ш., 33°38'56" в. д.) включены разрезы, сформированные в различных гидрологических условиях (рис. 1): автоморфные серые почвы микроповышений водораздела (разр. 4, 1–08, 7; высота 182 м над уровнем моря); полугидроморфные серые почвы со вторым гумусовым горизонтом микрозападин водораздела (разр. 3, 6, 2–08; высота 175 м над уровнем моря); гидроморфные серые глееватые почвы (по Классификации 1977 г. – темно-серая глеевая почва) ложбин стока (разрезы 8 и 3–08; высота 142 м над уровнем моря). Лессовидные суглинки и лесс являются материнскими породами наиболее типичных почв Трубчевского ополя.

Подольско-Коломенское ополе представлено светло-серыми почвами разной степени гидроморфности, сформированными на тяжелых лессовидных покровных суглинках. Содержание частиц менее 0.01 мм – 50–60%. Непосредственным объектом наблюдений явились: 1) светло-серая глубокооглеенная (Ap-E-EB-B1-B2-B3-BC-BCg) почва; 2) светло-серая глееватая (Argg>>-EBg-B1g-B2g-B3g-BCg) почва (Классификация..., 1977) с большим количеством ортштейнов в Ap и EB горизонтах, сизыми кутанами.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.

Групповой состав гумуса исследовали по методу И.В. Тюрина в модификации В.В. Пономаревой и Т.А. Плотниковой (Орлов, Гришина, 1981). Липиды экстрагировали смесью спирт-бензол в отношении 1:1 в аппарате Сокслета по Е.В. Фридланд. В этом же экстракте определяли хлорофилл при длине волны (оптической плотности раствора) 666 нм (Орлов, Гришина, 1981). Содержание Рg-фракции определяли в бурых гуминовых кислотах (ГК), извлекаемых из почв 0.1 н. NaOH, на спектрофотометре СФ-18 при длине волны 620 нм (Орлов, Гришина, 1981). Определение углерода, азота, серы на элементном CNS-анализаторе (VARIO EL, Elementar GmbH, Напау). Контроль по общему азоту – на приборе «Кьелтек». Определение фракционного состава липидов методом тонкослойной хроматографии (Ковалева, Ковалев, 2017). Апробированная и модифицированная методика мягкого щелочного окисления органического вещества оксидом меди в азотной среде с последующим использованием хроматографии тонкого слоя является наиболее перспективной для анализа содержания и состава лигнина в объектах наземных экосистем: не только в тканях растений, но и в дневных и погребенных почвах, включая минеральные малогумусные горизонты, в конкреционных новообразованиях, препаратах гуминовых кислот, гранулометрических фракциях почв (Ertel, Headges, 1984; Amelung, 1997; Ковалева, Ковалев, 2009, 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика органического вещества

Содержание гумуса по Д.С. Орлову (1990) (табл. 1) в пахотных горизонтах почв микрозападин – среднее (5.8 в разрезе № 6 и 4.7 – в разрезе № 3), низкое в почвах микроповышений 2.8 в разрезе № 4). Содержание гумуса в почвах микроповышений резко убывает с глубиной, характер распределения углерода по профилю – **равномерно-аккумулятивный** (табл. 1). Последний факт согласуется со степным типом накопления и распределения гумуса и соответствует характеру процессов гумусообразования в черноземах, обусловленных разложением корневого опада (Ковалева, Евдокимова, 1995). Почвы микрозападин характеризуются более глубокой гумусированностью профиля – до 100–130 см. Абрис кривой профильного распределения углерода в них: прогрессивно-аккумулятивный в верхней половине профилей (0–60 см), и регрессивно-аккумулятивный – в нижней (60–100 см). При этом вторые гумусовые горизонты (ВГГ), как правило, выделяются максимально высоким содержанием гумуса в профиле (4.79% на глубине 30–61 см в разрезе № 6). Анализ данных группового состава гумуса обнаруживает типичную для серых лесных почв закономерность

Таблица 1. Показатели гумусного состояния почв Брянского ополья.

| Горизонт, глубина, см | Собщ, % | Гумус, % | Сгк, % Собщ, (% Сг по Орлову) | Сфк, % Собщ | N, % | C/N | Сгк : Сфк |
|--|------------|-------------|--|----------------|-------|-------|--------------|
| Серая лесная на водоразделе (Р. № 4) | | | | | | | |
| Ар 0-30 | 2.05 | 2.81 | 36.19 | 36.19 | 0.18 | 11.75 | 0.95 |
| АЕ 30-55 | 0.69 | 1,19 | 15.94 | 15.94 | 0.07 | 9.59 | 0.69 |
| В1 | 0.44 | 0,76 | - | - | 0.05 | - | - |
| Серая лесная со вторым гумусовым горизонтом (Р. № 6) | | | | | | | |
| Ар 0-30 | 3.41 | 5.88 | 10.92 | 11.76 | 0.28 | 12.06 | 1.08 |
| АЕ[hh] 30-61 | 2.78 | 4.79 | 22.61 | 53.85 | 0.20 | 13.95 | 0.93 |
| А[hh] 61-92 | 2.36 | 4.07 | 44.06 | 21.74 | 0.071 | 10.30 | 1.22 |
| АЕ 92-143 | 0.33 | 0.56 | 26.40 | 48.80 | 0.047 | 6.87 | 0.54 |
| В 143-150 | 0.15 | 0.27 | - | - | 0.027 | 5.68 | 0.45 |

(табл. 1). В верхних гумусовых горизонтах и в нижних минеральных характер гумуса гуматно-фульватный (Сгк:Сфк<1), во вторых гумусовых горизонтах – фульватно-гуматный (Сгк:Сфк>1). **Накопление в погребенной части профиля более устойчивых в диагенезе гуминовых кислот закономерно (до 30–40%) и хорошо коррелирует с высокими величинами показателя гумификации в них.** Большая часть гуминовых кислот находится в почвах в виде гуматов Са и Mg, так как извлекаются из почвы щелочью лишь после декальцирования, высокие значения содержания обменного кальция и магния тому подтверждение. Аккумуляция устойчивых высококонденсированных молекул органического вещества во ВГГ, по-видимому, реликт черноземной стадии почвообразования, а не результат современных почвообразовательных процессов. Присутствие в составе гумуса погребенных почв и ископаемых осадков органических веществ индивидуальной природы, таких как хлорофилл и его производные, каротиноиды, Рg-фракция (Бирюкова, Орлов, 1980), липиды, аминоксахара (Amelung, 1997; Kovalev, Kovaleva, 2018) должно указывать на то, что погребенные почвы после захоронения были надежно изолированы от окислительной и биологической активной среды, «законсервированы» и в дальнейшем заметно не подвергались вторичным изменениям.

Во всех случаях гидроморфизм приводит к накоплению липидов и хлорофилла в переувлажненных горизонтах. Обнаружены высокие величины коэффициентов корреляции между содержанием хлорофилла

Таблица 2. Содержание липидов, характеристика оптических свойств гуминовых кислот серых лесных почв Брянского ополья.

| Горизонт, глубина | Липиды (мкг/г) | Хлоро-филл, D666 (мкг/г) | Q= D465 :D650 | Pg-фрак-ция* | E465.1 см | Pg= Cгк*E | a=Ln (D465 :D650):185 |
|--|----------------|--------------------------|---------------|--------------|-----------|-----------|-----------------------|
| Серая лесная со вторым гумусовым горизонтом (микропонижение), (P. № 6) | | | | | | | |
| Ap 0-30 | 3.20 | 2.07 | 1.84 | 5.26 | 0.17 | 1.86 | 3.31 |
| A 30-61 | 3.03 | 2.53 | 2.76 | 1.96 | 0.23 | 5.56 | 5.49 |
| A[hh]61-92 | 3.18 | 0.79 | 2.93 | 4.08 | 0.29 | 10.14 | 5.82 |
| AE 92-143 | 3.61 | 0.13 | 1.71 | 2.33 | 0.21 | 5.54 | 2.91 |
| B 143-150 | 2.09 | 0.50 | 2.88 | 8.29 | 0.09 | - | 5.72 |
| Серая лесная почва (микрповышение), (P. № 4) | | | | | | | |
| Ap 0-30 | 5.83 | 1.07 | 1.82 | 1.89 | 0.02 | 1.13 | 3.18 |
| AE30-55 | 2.29 | 0.10 | 1.80 | 5.26 | 0.40 | 13.74 | 3.23 |

Примечание. Pg=*D:D620*100

и общего азота от 0.83 до 0.99. По-видимому, азот пигмента является существенным источником этого элемента в почвах. Наибольшее количество хлорофилла в ряду почв Коломенского ополья приурочено к гидроморфным условиям (до 5.46 мкг/г). В почвах Брянского ополья с большей биологической активностью такой закономерности не наблюдается (табл. 2).

Используя термин «почвенные липиды», следует принимать во внимание, что кроме таких классических представителей липидов, как высшие углеводороды, спирты, альдегиды, свободные жирные кислоты, их производные, такие, как глицериды, воски, фосфо-, глико-, и сульфоллипиды, в состав этой фракции могут входить в небольших количествах и другие вещества, поступающие в почву из живых организмов. Анализ фракционного состава жирных кислот методом тонкослойной хроматографии обнаружил, что в серых лесных почвах Брянского ополья абсолютно доминируют углеводороды, среди них сквален, и алкоксиглицериды. В незначительных количествах были обнаружены триглицериды, стеринны и их эфиры. В первую очередь из состава липидной фракции в результате биохимического разложения выбывают полярные, более реакционно способные соединения. В исследованных почвах это стеринны, триглицериды и эфиры стериннов. Эти различия в составе почвенных липидов и липидов органических остатков могут служить в качестве метки интенсивности трансформации

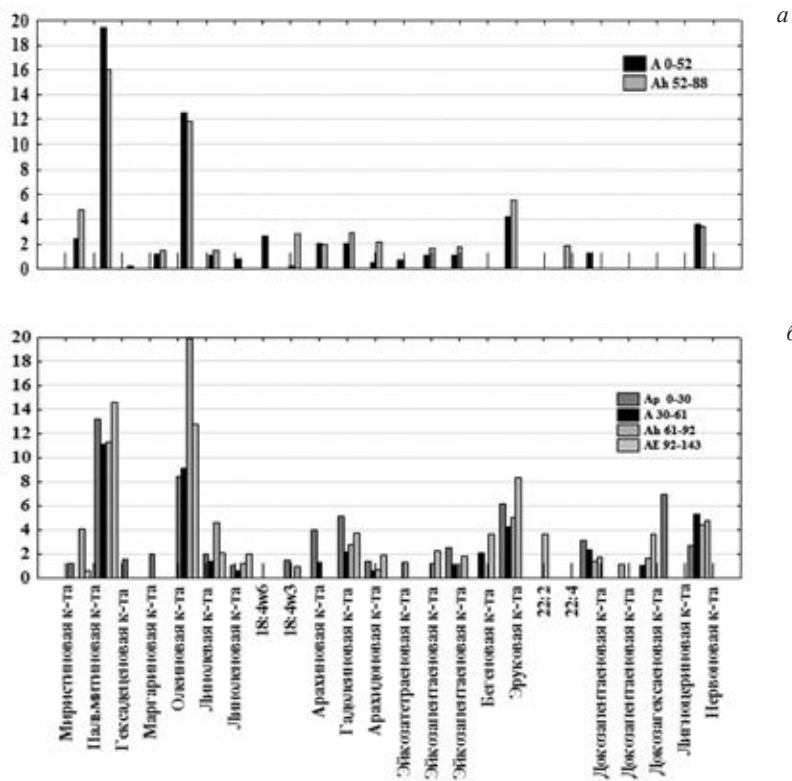


Рис. 2. Фракционный состав липидов (жирных кислот) серых лесных почв Брянского ополья: а – Р. № 3; б – Р. № 6 (Ah – второй гумусовый горизонт)

органического вещества (рис. 2). Среди жирных кислот, по данным газожидкостной хроматографии, преобладают соединения с четным числом атомов углерода в цепи. При этом происходит отбор кислот наиболее термодинамически устойчивых, т. е. с наименьшей длиной цепи – это миристиновая с четырнадцатью и пальмитиновая с шестнадцатью атомами углерода. Площади их пиков от общей площади составляют соответственно до 4.8% миристиновой кислоты и до 19.5% пальмитиновой. Во вторых гумусовых горизонтах почв Брянского ополья также доминируют кислоты с четным числом атомов углерода в цепи: миристиновая 14:0 до 4.7%, олеиновая 18:1 – 19.8% и линолевая 18:2 до 4,6 % (рис. 2).

Характеристика оптических свойств гуминовых кислот и P_g-фракции

Электронные спектры поглощения гуминовых кислот в ультрафиолетовой и видимой частях спектра характеризуются пологими кривыми разной крутизны с небольшим максимумом в области 620 нм (табл. 2). При этом характеристики крутизны (коэффициент Алешина) кривых не выходят за рамки типовых ранжиров. Можно лишь отметить, что наибольший tg угла наклона кривой, который описывается коэффициентом Алешина ($a=L_n(D465:D650):185$), имеют спектры вторых гумусовых горизонтов и гумус горизонта гидроморфной почвы балки. Максимальные величины коэффициента цветности (E₄₆₅:E₆₅₀) максимальны в погребенных гумусовых горизонтах (до 2.93) и минимальны в современных пахотных (до 1.82*10). Содержание P_g-фракции зеленого пигмента, производного 4.9-дигидроксиперилена-3.10-хинона невелико – от 2 до 5 условных единиц, что является типичным для серых лесных почв и лишь на глубине 143–150 см эта величина достигла 8, это соответствует, по-видимому, более гидроморфным условиям почвообразования в нижних горизонтах. Следовательно, P_g-фракция может служить лишь индикатором гидроморфных условий почвообразования (табл. 2).

Величины коэффициента экстинкции, характеризующие оптическую плотность гуминовых кислот – низкие и средние – в верхних гумусовых горизонтах (0.17 – в разрезе № 6; 0.02 – в разрезе № 4) и в минеральных горизонтах профиля (0.09 – в горизонте серой со вторым гумусовым горизонтом почвы (микростападина, разрез № 6) типичны для гуминовых кислот типа серых лесных почв. Вторые гумусовые горизонты отличаются очень высокими величинами коэффициента экстинкции – до 0.29–0.40, не имеющими аналогов среди современных почвенных типов. Подобные высокие значения могут быть обусловлены высокой ароматичностью гумусовых кислот, большой молекулярной массой или высокой степенью окисленности молекул погребенного органического вещества, а по нашим сведениям (Ковалев, Ковалева, 2008) – высокой степенью окисленности лигнинных фенолов вторых гумусовых горизонтов, находящихся как в почве в целом, так и в составе гуминовых кислот (рис. 3). Высокоароматизированные биополимеры гумуса не могут быть продуктом гумификации при современном сочетании факторов почвообразования. По-видимому, это реликт прошлых эпох гумусообразования, протекавшего под влиянием более теплого климата, чем современный. Однако, столь высокие E-величины, связанные с повышенной окисленностью молекул гуминовых кислот, могут быть и реликтами гидроморфных черноземно-луговых стадий развития почвообразования. Эти выводы не противоречат радиоуглеродным датировкам, полученным А.А. Величко

Таблица 3. Биомаркеры в серых лесных почвах ополей

| Почва | Горизонт, глубина, см | VSC, мг г ⁻¹ C _{орг.} | S/V | C/V | C/F | V:S:C | Возраст, ¹⁴ C | δ ¹³ C, ‰ |
|---|-------------------------|---|------|------|------|-----------|--------------------------|----------------------|
| Брянское ополье | | | | | | | | |
| Серая лесная (микроповышение) (Р. № 4) | Ap 0–30 | 5,80 | 2,84 | 1,16 | 0,79 | 1:3:1 | - | -26,11 |
| | EB 30–55 | 1,85 | 3,09 | 5,43 | 2,39 | 1:2:5 | - | -25,39 |
| | B 55-60 | - | - | - | - | - | - | -24,70 |
| Серая лесная со вторым гумусовым горизонтом (микропонижение) (Р. № 6) | Ap 0–33 | 9,09 | 2,80 | 0,85 | 0,95 | 1:3:1 | - | -26,41 |
| | A [hh] 33–63 | 0,72 | 0,91 | 0,00 | 0,00 | 6:5:1 | 2180±60 л.н. (Ki-17415) | -28,41 |
| | AB [hh] 63-93 | - | - | - | - | - | - | -26,80 |
| Темно-серая лесная глеевая (дно балки) (Р. № 8) | A 0–32 | 12,49 | 1,50 | 0,94 | 0,83 | 1:2:1 | - | -32,69 |
| | Ag ^{'''} 32–54 | 4,99 | 2,46 | 1,49 | 1,68 | 1:2:1 | - | -29,49 |
| Коломенское ополье | | | | | | | | |
| Светло-серая лесная (микроповышение), n = 4 | Ap 10-20 | 10,85±0,73 | 0,95 | 0,20 | 0,96 | 2:2:1 | - | -27,11 |
| | E 25-30 | 10,04±0,58 | 1,15 | 0,62 | 0,96 | 2:2:1 | - | -26,45 |
| Светло-серая лесная глееватая (микропонижение), n = 6 | Ap fs,g' 10-20 | 11,97±1,17 | 0,93 | 0,38 | 0,90 | 2:2:1 | - | -27,08 |
| | EB fs,g' 30-35 | 9,84±3,48 | 0,48 | 0,30 | 0,35 | 2:2:1 | - | -26,86 |
| | Ортштейны, 1-2 мм | 1,34 ± 0,50 | 0,93 | 0,62 | 1,66 | 1,6:1,5:1 | 1990±90 л.н. (Ki-17759) | -26,70 |
| | Ортштейны, 2-3 мм | 1,41 ± 0,30 | 1,16 | 0,61 | 1,95 | 1,6:2:1 | 1600±80 л.н. (Ki-17411) | -26,49 |
| | Ортштейны, 3-5 мм | 0,81 ± 0,02 | 1,51 | 0,56 | 3,45 | 1,8:3:1 | 1690±110 л.н. (Ki-17412) | -26,32 |

и Т.Д. Морозовой (1972) для вторых гумусовых горизонтов почв Трубчевского ополья. Минимальное содержание продуктов окисления лигнина во вторых гумусовых горизонтах (VSC – 0.72–0.79 мг/г углерода) и максимальная степень окисленности, а также и степень трансформации боковых цепочек лигнина по отношению к исходной растительной ткани (Т, % – 50.4–53.3) (Ковалев, Ковалева, 2008) вполне согласуется с мнением С.М. Манской, Л.А. Кодиной (1975) о том, что после погребения почв происходит постепенное разрушение гумуса. Следовательно, гуминовые кислоты и их предшественники (продукты окисления лигнина), благодаря

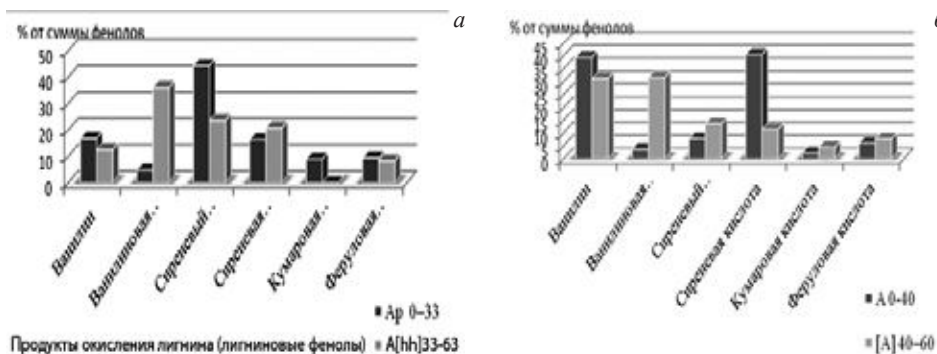


Рис. 3. Продукты окисления лигнина (ванилин, ванилиновая кислота, сиреневый альдегид, сиреневая кислота, кумаровая кислота, феруловая кислота) в % от суммы фенолов: *a* – в дневных (Ap 0–33) и во вторых гумусовых (A[hh] 33–63) горизонтах серых лесных почв Брянского ополья; *б* – в препаратах гуминовых кислот из дневных (A 0–40) и погребенных горизонтах (A[hh] 40–60) серых лесных почв Брянского ополья.

высокомолекулярной структуре, нерегулярному строению и устойчивости к биодegradации, могут стабилизироваться в почве, создавая так называемый пассивный пул углерода.

Между тем, разные типы растений и растительных сообществ продуцируют филогенетически специфический строго индивидуальный набор фенольных кислот и альдегидов, который определяет особенности строения гуминовых кислот и может быть использован в качестве биомаркеров при изучении погребенных почв и в палеоэкологических реконструкциях региональных природных обстановок прошлого. Приведем несколько примеров. Как следует из таблицы 3 и рис. 3, в формировании гумуса серых лесных почв принимают участие ткани покрытосеменных (древесных и травянистых) растений. Их лигнин состоит из примерно равного количества сирингиловых и ванилиновых структур, что типично для тканей древесных лиственных пород и находит отражение в величине параметра S/V – около 0.8. И это отношение хорошо выдерживается в дневных гумусовых горизонтах почвах «Тульских засек» (0.7–0.8) (Ковалева, Ковалев, 2015), а также во вторых гумусовых горизонтах почв Брянского ополья (0.8–1.1). Радиоуглеродный возраст последних составил 2180 ± 60 лет. Соотношения ванилины/сирингилы/кумарилы в них – около 6:5:1 и 5:3:1 (Р. № 2–08) – соответствуют остаткам недревесных тканей таких широколиственных пород, как клен и ольха. Поскольку циннамилловые (коричные и феруловые) фенолы экстрагируются, в основном, из тканей травянистых растений, то их полное исчезновение во втором гумусовом горизонте также указывает на вклад

древесных пород в гумусообразование в позднем голоцене. Травянистый генезис растительных остатков культурных злаков обнаружен в пахотных горизонтах (V:S:C=1:2:1; C/F – 0.79–0.95) почв Брянского ополья (табл. 3) и в нижней части гумусового горизонта почвы на микроповышении. Преобладание разнотравных элементов удалось зафиксировать по величинам отношения C/V=1.5 и C/F=1.7 с доминированием кумариловых единиц в глеевых почвах гидроморфных позиций ландшафта. Пики-идентификаторы злаков присутствуют и на ЯМР-спектрах гуминовых кислот пахотных горизонтов при 53.5 и 113.1 ppm (Ковалева, Ковалев, 2015). Однако второй гумусовый горизонт почвы в микропонижении отличается отсутствием пиков кумариловых структур (113.1 и 166.7 ppm) злаков. Напротив, в препаратах гуминовых кислот хорошо представлены структурные единицы сиригиллов и ванилинов, подтверждая участие мягкого древесного лигнина в формировании их гумуса. Данные изотопной масс-спектрометрии обнаруживают контрастные изотопные профили для серых лесных почв микропонижений и микроповышений (табл. 3). Облегчение изотопного состава гумуса во втором гумусовом горизонте почвы в микропонижении до -28.4% подтверждает вывод об участии тканей лиственных древесных пород в гумусообразовании. Тем более, что по нашим данным, изотопный состав гумуса дневных горизонтов серых лесных почв под лиственным лесом Неруссо-Жеренского заказника (Брянская область) обнаруживает близкие величины – в -27.6% . В то же время циннамиловые фенолы утяжеляют изотопный состав углерода гумуса дневных пахотных горизонтов до -26.1 – -26.3% , а в нижней части гумусового горизонта серой лесной почвы на микроповышении – до -26.41% . Разнотравно-луговой состав растительности обнаруживают величины $\delta^{13}\text{C}$ вторых гумусовых горизонтов в гидроморфных ландшафтах ополья -29.49 – -32.69% (табл. 3).

В светло-серых лесных почвах Коломенского ополья (пашня на месте сведенного леса) величина отношения сиригиллов к ванилинам (S/V) чуть выше – около 1 (табл. 3). Эти цифры соответствуют значениям, типичным для свежих тканей березы, характеризующихся эквивалентным вкладом сиригилловых и ванилиновых единиц (Kögel, 1986). По-видимому, времени освоения этих, в прошлом лесных, почв оказалось недостаточно для полной трансформации устойчивых к разложению соединений лигнина древесных тканей. Более того, характерные березовым экосистемам южной тайги композиционные соотношения лигниновых фенолов остались неизменными не только в почвах, но и в ортштейнах, возраст гумуса которых составил 1600–1990 лет (табл. 3). Механизм стабилизации органического вещества в железисто-марганцевых ортштейнах исследован Г.В. Добровольским и Т.В. Теречиной (1976), которые показали, что микробная природа Fe-Mn конкреций ясно видна только после поселения микробной ассоциации на органическом субстрате. Изотопный состав органического углерода

ортштейнов (-26.7%) соответствует палеоэкологическому сценарию их формирования в условиях переменной влажности 1990±90 л.н. (табл. 3), соответствующих современной экосистеме мелколиственного (березового или осинового) леса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Содержание в обсуждаемых почвах общего количества лигнина (VSC), хлорофилла и грибного пигмента Pg отражает степень гидроморфизма почв, закономерно накапливаясь в глеевой почве и во вторых гумусовых горизонтах. Анализ представленных данных состава лигниновых фенолов в погребенных горизонтах различных полигенетических почв обнаруживает, что композиционные наборы лигниновых фенолов в почвах служат молекулярными следами наземной растительности. Однако, интерпретация сигнала во многом осложняется наложением биохимических процессов, инициируемых сменяющимися растительными ассоциациями. В свою очередь, информационная роль групп неспецифических органических соединений (хлорофилла, грибных меланинов, лигнина в целом) менее информативна по сравнению с индивидуальными биологическими молекулами, микроколичества которых легко определяются современными методами исследования. Качественный состав лигниновых фенолов растительности закономерно находит отражение в значениях $\delta^{13}\text{C}$ гумуса почв. При этом цинамиловые фенолы утяжеляют величины изотопных отношений, которые очень чувствительные к C3–C4 изменениям. В то же время ванилины и сиригилы деревьев и кустарников (C-3 тип фотосинтеза) облегчают их. Полученные результаты и попытка их применения в палеопочвенных исследованиях обнаруживают перспективность использования предложенных биомаркеров и необходимость дальнейшего изучения пула природных органических соединений почв. В любом случае, информационная роль биомаркеров окажется наиболее высокой в комплексных исследованиях свойств палеопочв.

Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ № 17-14-01120 «Почвенные биомаркеры в диагностике глобальных изменений климата и предотвращении региональных экологических кризисов»

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бирюкова О.Н., Орлов Д.С.* 1980. Состав и свойства органического вещества погребенных почв // Почвоведение. № 9. С. 49–66.
- Величко А.А., Морозова Т.Д.* 1972. Брянская ископаемая почва, ее стратиграфическое значение и природные условия формирования // Лессы, погребенные почвы и криогенные явления на Русской равнине. М.: Наука. С. 71–114.

- Добровольский Г.В., Ковалева Н.О.* 2010. Информационная функция почв в биосфере // Роль почв в биосфере. Тр. Ин-та экологического почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова. Вып.10. М.: МАКС Пресс. 236 с.
- Добровольский Г.В., Терешина Т.В.* 1976. О биологическом генезисе марганцовисто-железистых новообразований в почвах южной тайги // Вестн. МГУ. № 3. С. 78–87.
- Глушанкова Н.И., Аммосова Я.М.* 1973. К методике изучения органического вещества погребенных почв // Сб. тр. молодых ученых географ. ф-та МГУ. М.: изд-во МГУ. С. 45.
- Дергачева М.И., Зыкина В.С.* 1988. Органическое вещество ископаемых почв. Новосибирск: Наука. 129 с.
- Заварзин Г.А.* 2004. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука. 348 с.
- Заварзина А.Г.* 2010. Реконструкция возникновения палеопочв на основе современных процессов гумусообразования // Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. Сер. «Гео-биологические процессы в прошлом». М.: ПИН РАН. 170 с.
- Завгородняя Ю.А., Демин В.В., Кураков А.В., Бирюкова О.Н.* 2001. Характеристика физико-химических свойств грибных меланинов // Вест. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. № 3. С. 39–47.
- Классификация и диагностика почв СССР. 1977. М.: Колос. 223 с.
- Ковалев И.В., Ковалева Н.О.* 2008. Биохимия лигнина в почвах периодического переувлажнения (на примере агросерых почв ополей Русской равнины) // Почвоведение. № 10. С. 1205–1216.
- Ковалев И.В., Ковалева Н.О.* 2011. Органофосфаты в почвах периодического переувлажнения (по данным ³¹P ЯМР-спектроскопии) // Почвоведение. № 1. С. 24–30.
- Ковалева Н.О., Евдокимова Т.И.* 1995. Характеристика органического вещества горных почв северного склона Киргизского хребта Тянь-Шаня // Почвоведение. № 10. С. 1239–1247.
- Ковалева Н.О., Ковалев И.В.* 2009. Биотрансформация лигнина в дневных и погребенных почвах разных экосистем // Почвоведение. № 11. С. 84–96.
- Ковалева Н.О., Ковалев И.В.* 2015. Лигниновые фенолы в почвах как биомаркеры палеорастительности // Почвоведение. № 9. С. 1073–1086.
- Ковалева Н.О., Ковалев И.В.* 2017. Органические соединения почв как биомаркеры палеосреды / Генезис, диагностика и предотвращение экологических кризисов. М.: МАКС Пресс. С. 31–54.
- Манская С.М., Кодина Л.А.* 1975. Геохимия лигнина. М.: Наука. 288 с.
- Орлов Д.С., Гришина Л.А.* 1981. Практикум по химии гумуса. М.: Изд-во МГУ. 272 с.
- Орлов Д.С.* 1990. Гумусовые кислоты почв и общая теория гумификации. М.: Изд-во МГУ. 326 с.

- Орлов Д.С., Бирюкова О.Н., Суханова Н.И. 1996. Органическое вещество почв Российской Федерации. М.: Наука. 256 с.
- Паников Н.С., Садовникова Л.К., Фридланд Е.В. 1984. Неспецифические соединения почвенного гумуса. М.: Изд-во МГУ. 140 с.
- Тюрин И.В. 1940. О составе гумуса в ископаемых почвах // Почвоведение. № 2.
- Amelung W. 1997. Zum Klimateinfluß auf die organische Substanz nordamerikanischer Prärieböden. Bayreuth. 131 s.
- Ertel J.R., Headges J.I. 1984. The lignin component of humic substances: Distribution among the soil and sedimentary humic, fulvic and base-insoluble fractions // Geochim. Cosmochim. Acta. V. 48. P. 2065–2074.
- Kögel I. 1986. Estimation and decomposition pattern of the lignin component in forest soil // Soil. biol. biochem. № 18. P. 589–594.
- Kovalev I. V., Kovaleva N. O. 2018. The role of lignin phenols in organic-mineral interactions in soils // 19 Intern. conf. humus substances and their contribution to the climate change mitigation 16-21 September 2018. Albena resort, Bulgaria. P. 119–122.
- Schatz A., Zech M., Buggle B. et al. 2011. The Quaternary loess record of Tokaj, Hungary – reconstructing palaeoenvironment, vegetation and climate using stable C and N isotopes and biomarkers // Quaternary intern. – doi: 10.1016/j.quaint.2010.10.009
- Zech M., Buggle B., Leiber K. et al. 2009a. Reconstructing Quaternary vegetation history in the Carpathian Basin, SE Europe, using n-alkane biomarkers as molecular fossils: problems and possible solutions, potential and limitations. – Eiszeitalter und Gegenwart // Quaternary sci. j. V. 85. № 2. P. 150–157.

Biomarkers as indicators of paleoenvironmental

I.V. Kovalev, N.O. Kovaleva

Biomarkers, due to their specific structure and biochemical functions, under certain environmental conditions are resistant to degradation and mineralization in soils. They serve as molecular traces of paleobiota and terrestrial vegetation, as well as of intensity of biochemical processes occurring in the biosphere not only in the present, but also in the past. The group composition of humus, optical densities in the visible and ultraviolet parts of the spectrum, chlorophyll and lipids content, fatty acid spectrum, lignin phenols in combination with the isotope composition and the age of soils are recommended as promising methods for paleoecological studies.

Key words: specific and nonspecific biomarkers, humus, lipids, chlorophyll, fatty acids, lignin phenols, paleoreconstruction.

УДК 573.5:574.47

УСТОЙЧИВОСТЬ БАКТЕРИЙ ИЗ КРИОАРИДНЫХ ГРУНТОВ К ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКОМУ СТРЕССУ

А.А. Белов¹, В.С. Чепцов^{1,2}, Е.А. Воробьева^{1,2}, Н.А. Манучарова¹

¹*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва
and.ant.be@gmail.com*

²*Институт космических исследований РАН, Москва*

В статье изложены результаты анализа физиологических характеристик метаболической активности штаммов-изолятов из мерзлых осадочных пород, отобранных в Антарктиде и на архипелаге Северная Земля. Выявлены сходные значения численности культивируемых бактерий и разнообразия морфологических типов колоний во всех исследованных образцах. Исследованные сообщества характеризуются мезофильными и нейтрофильными значениями оптимальных температур культивирования и рН среды и широкими диапазонами сохранения метаболической активности. Выявлены умеренные галотолерантные свойства в присутствии хлорида натрия или калия, высокое ингибирующее воздействие гидрокарбоната натрия и низкое ингибирующее воздействие сульфата магния. Сообщества проявляют высокую устойчивость к 5% перхлората магния в среде. Выявлены штаммы, устойчивые к присутствию в составе среды антибиотика, наибольшее число штаммов в сообществах устойчивы к ампициллину, хлорамфениколу и цефалексину.

Ключевые слова: культивируемые бактериальные сообщества, Антарктида, Сухие Долины, Арктика, антибиотикоустойчивость, температура культивирования, рН среды, галотолерантность.

ВВЕДЕНИЕ

Обширные территории нашей планеты характеризуются низкой температурой: около 71% земной поверхности занимает мировой океан, большая часть которого (90%) имеет температуру ниже +5 °С (Hartmann, 2015). Полярные области, включая континент Антарктиду и холодные зоны Ар-

ктики, занимают примерно 20% земной поверхности (Steven et al., 2006; Jansson et al., 2014). Температура окружающей среды является одним из важнейших параметров, регулирующих активность микроорганизмов в естественной среде. Температурный интервал, в котором возможен рост, сильно различается у разных микроорганизмов: из различных природных и искусственных холодных местообитаний выделены бактерии, способные осуществлять процесс метаболизма и роста при температурах около 0 °C и ниже (Rothschild et al., 2001). Нижний температурный предел метаболической активности прокариот, обнаруженный к сегодняшнему дню, составляет –18 °C (Rivkina et al., 2000).

Вероятно, при температурах ниже –20 °C рост клеток прокариот невозможен, т. к. происходит их витрификация (Clarke et al., 2014). В таком состоянии микроорганизмы могут сохраняться в течение длительного времени, при наступлении же благоприятных для метаболизма условий они способны вернуться в активное состояние. В то же время, известны термофильные и гипертермофильные виды прокариот, способные развиваться при температуре +80 °C и более (Stetter et al., 1990).

Важной биосферной функцией вечной мерзлоты является криоконсервирование в ней клеток различных микроорганизмов (бактерий, архей и грибов) в состоянии метаболического покоя (Rivkina et al., 1998). Этому способствует структурно-минералогическая гетерогенность гетерофазных сред, таких как почва и осадочные породы, в горизонтальном и вертикальном направлении, что приводит к формированию на ограниченных площадях чрезвычайно высокого разнообразия микроразнообразия местообитаний (Jansson et al., 2014).

Нуклеотидные последовательности гена 16S рПНК, полученные из арктических и антарктических почвенных образцов, принадлежат бактериям различных филумов и функциональных групп, преимущественно анаэробных, в том числе различных метаногенных, сероокисляющих, железоредуцирующих и денитрифицирующих бактерий. Бактериальное разнообразие в вечномерзлых породах значительно превышает разнообразие архей и грибов: наиболее типичными филумами являются *Proteobacteria*, *Firmicutes*, *Chloroflexi*, *Acidobacteria*. Кроме того, метагеномные данные, полученные из вечномерзлых почв и пород, нередко содержат нуклеотидные последовательности ранее не описанных филумов (Jansson et al., 2014). Анализ тотальной ДНК выявляет, что в микробных сообществах вечномерзлых грунтов широко распространены гены, связанные с различными процессами круговоротов углерода и азота, в том числе кодирующие хитиназы, целлюлазы, β-гликозидазы и β-галактозидазы. Также выявлены гены, связанные с процессами эмиссии, трансформации и микробной деградации парниковых газов, таких как CO₂, CH₄ и N₂O (Taş et al., 2014; Yergeau et al., 2010).

Филогенетический анализ поверхностных и нижележащих слоев мерзлоты Западной Антарктиды выявил во всех исследованных образцах две доминирующие группы, относящиеся к филумам *Proteobacteria* и *Actinobacteria*. По данным анализа клоновых библиотек общей ДНК из образцов ледового щита центральной Антарктиды, во всех образцах доминировали рода *Arthrobacter*, *Nocardioides*, *Bacillus*, *Caulobacter*, *Comamonas*, *Flavobacterium*, *Pseudomonas* и *Sphingobacterium*. Также были выявлены анаэробные денитрифицирующие (2–18 кл/г), метаногенные (2–22 кл/г) и сульфатредцирующие (102–103 кл/г) бактерии (Gilichinsky et al., 2007).

Анализ поверхностного грунта Сухих Долин Антарктиды молекулярно-генетическими методами выявляет присутствие в образцах представителей филумов *Gammaproteobacteria* (25%), *Betaproteobacteria* (9%), *Firmicutes*, *Actinobacteria* и *Bacteroidetes*. Из этих же образцов выделены в чистые культуры представители родов *Rhodococcus*, *Methylobacterium*, *Sphingomonas*, *Bacillus* (Goordial et al., 2016). Молекулярно-генетические исследования таксономического разнообразия бактерий, приуроченных к антарктическим почвам (Yergeau et al., 2007; Zeng, et al., 2013), выявили присутствие представителей родов *Arthrobacter*, *Corynebacterium*, *Micrococcus*, *Brevibacterium*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Achromobacter*, *Nocardia*, *Flavobacterium*, *Streptomyces*, *Alcaligenes*, *Chromobacterium*, *Aeromonas* и *Planococcus* (de los Ríos et al., 2004; Bulat et al., 2016).

В образцах снега, отобранных возле Антарктических станций Дружная и Ленинградская, методом эпифлуоресцентной микроскопии показано присутствие бактерий в количестве 10^3 клеток/мл; 45,8% из них были метаболически активны. Способными к формированию макроколоний на питательных средах при +4 °С оказались *Acinetobacter* sp., *Bacillus* sp., *Ochrobactrum* sp., *Pseudomonas* sp., *Rhodococcus* sp. Причем все изоляты способны к быстрому росту при +37 °С, следовательно, имеют широкий диапазон температур, пригодных для роста (Lopatina et al., 2013).

Среди гетеротрофных аэробных бактерий, выделяемых при низких температурах из почв полярных широт, преобладают представители родов *Arthrobacter*, *Corynebacterium*, *Cellulomonas*, *Microbacterium*, *Brevibacterium*, достигающие порой численности 10^7 колониеобразующих единиц (КОЕ) на грамм почвы (Chattopadhyay, 2006).

В составе аэробных гетеротрофных бактериальных сообществ почв высокой Арктики доминируют представители родов *Acetobacterium*, *Acinetobacter*, *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Cellulomonas*, *Flavobacterium*, *Methanosarcina*, *Methylobacter*, *Micrococcus*, *Nitrobacter*, *Nitrosomonas*, *Pseudomonas*, *Rhodococcus* и *Streptomyces*; общая численность культивируемых бактерий составляет порядка 4×10^7 клеток/г почвы, причем выявлена прямая зависимость между микробным разнообразием и количеством органического вещества в образцах (Wagner et al., 2005).

В пробах почв, отобранных в высокой Канадской Арктике, в доминантных позициях выявлены бактерии филума *Firmicutes*, известные своей способностью формировать высокоустойчивые споры, а также бактерии филумов *Actinobacteria* и *Proteobacteria*, характеризующиеся высокой устойчивостью к высушиванию (в том числе криогенному) и окислительному стрессу (Steven et al., 2008).

Одними из наиболее подверженных частым флуктуациям температуры и доступности воды являются поверхности снега, льда и почвенные или минеральные поверхностные толщи ледников вне полярных широт. В работах разных авторов (Foght et al., 2004; Hallbeck et al., 2009) отмечается численность бактерий в поверхностных слоях льда и снега различных ледников в диапазоне от 0.01 до 2.7×10^6 КОЕ/г (мл). Обнаружена численность репродуктивно способных клеток от $<10^2$ до 10^6 – 10^7 КОЕ/г в поверхностных современных и древних льдах возрастом до 750 000 лет (Christner et al., 2003).

Однако на сегодняшний день все еще мало известно о физиологических особенностях бактерий, приуроченных к криоаридным экосистемам, и их метаболическом потенциале. В данной работе мы изучали культивируемые сообщества аэробных гетеротрофных бактерий, выделенных из Антарктических поверхностных и древних мерзлых осадочных пород и поверхностного ледогрунта архипелага Северная Земля, и их устойчивость к различным физико-химическим и биотическим стрессовым воздействиям. Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-34-00331), Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма 1).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования выступали бактерии, выделенные из древних вечномерзлых осадочных пород Антарктиды и поверхностного ледогрунта архипелага Северная Земля.

Вечномерзлая осадочная порода Антарктической пустыни (образец А-6/99) была отобрана из скважины 6/99, пробуренной в равнинном районе долины Бикона ($77^{\circ}50'S$, $160^{\circ}36'E$ на высоте 1270 м над уровнем моря), с глубины 1.3–1.5 м. Возраст пород составляет не более 70 тыс. лет (неопубликованные данные Геологической службы Канады). Вечномерзлая осадочная порода Сухих Долин Антарктиды (образец Но-3) была отобрана из скважины, расположенной в устье долины Тейлора ($77^{\circ}35'S$, $163^{\circ}24'E$ на высоте 50 м над уровнем моря), с глубины 1.2–1.5 м. Более подробно образец описан в работе Д.А. Гиличинского с соавторами (Gilichinsky et al., 2007). Мерзлый поверхностный ледогрунт острова Комсомолец архипелага Северная Земля (образец Sz) был отобран на западной оконечности острова близ пролива Юный ($80^{\circ}19'N$, $92^{\circ}5'E$).

Вплоть до проведения анализов образцы хранились в замороженном состоянии при температуре $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$. Для выделения аэробных гетеротрофных бактерий была использована глюкозо-пептонно-дрожжевая (ГПД) среда, содержащая разнообразные источники углерода и факторы роста (Belov et al., 2018). Посев выполняли по стандартной технике разведения и посева почвенной суспензии (Wood et al., 1989). Посевы инкубировались в течение 14 суток при температурах $+10$ и $+25\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Определение устойчивости к стресс-факторам производили на жидких питательных средах, на которых были выделены исследованные штаммы. Для определения устойчивости к температуре посеvy чистых культур инкубировали в термостатах при температурах $+2$ и $+4\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение 60 и 30 суток соответственно, и при температурах $+10$, $+25$, $+37$, $+45$ и $+50\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение 10 суток. Для определения устойчивости к pH среды были использованы фосфатная (pH 2–7) и трис-щелочная буферные системы (pH 8–12). Устойчивость к присутствию солей определяли для хлоридов натрия или калия, гидрокарбоната натрия, сульфата магния в концентрациях 2, 5, 10, 15, 20% (вес/объем) и перхлората магния в концентрациях 0.5, 1, 2, 5, 10, 15% (вес/объем). Устойчивость к ампициллину, канамицину, тетрациклину, доксициклину, цефалексину, хлорамфениколу и рифампицину исследовали на средах, содержащих 100 мкг/мл одного из выше озвученных антибиотиков. Все тесты выполняли в трехкратной повторности с контрольными вариантами стерильности. Инкубационный период для всех анализов составлял 10 суток (Belov et al., 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследованные образцы характеризуются высокими значениями численности культивируемых клеток. В образце из Антарктической пустыни (А6/99) выявлены близкие значения численности культивируемых бактерий в мезофильных и психрофильных условиях культивирования, равные $(2.4\pm 1.33)\times 10^5$ и $(2.29\pm 1.25)\times 10^5$ КОЕ/г, соответственно. В образце вечномерзлой осадочной породы из Сухих Долин Антарктиды (Но-3) выявлена численность культивируемых при $+25\text{ }^{\circ}\text{C}$ клеток на уровне $(5.27\pm 4.02)\times 10^5$ КОЕ/г и ее снижение при температуре $+10\text{ }^{\circ}\text{C}$ до $(8.67\pm 1.24)\times 10^2$ КОЕ/г. Поверхностный грунт, отобранный на острове Комсомолец архипелага Северная Земля (Sz), характеризуется численностью культивируемых бактерий при $+25\text{ }^{\circ}\text{C}$ $(1.93\pm 3.95)\times 10^5$ КОЕ/г и при $+10\text{ }^{\circ}\text{C}$ $(4.00\pm 3.53)\times 10^5$ КОЕ/г (рис. 1).

Полученные культивируемые бактериальные сообщества характеризуются умеренными показателями разнообразия колоний бактерий: наиболее разнообразное культивируемое бактериальное сообщество было выделено из образца из Антарктической пустыни (36 морфологических типов колоний); из образца, отобранного в Сухих Долинах, было выделено 28

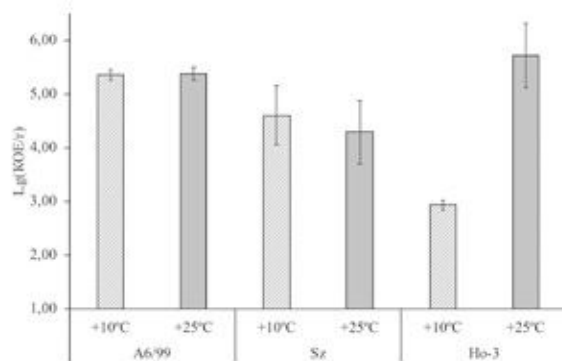


Рис. 1. Показатели численности культивируемых бактериальных клеток в образцах вечномерзлых осадочных пород Антарктической пустыни (A6/99), Сухих Долин Антарктиды (Ho-3) и поверхностного ледогрунта архипелага Северная Земля (Sz). Планки погрешности соответствуют доверительному интервалу с уровнем значимости 95%; условные обозначения: A6/99 – образец вечномерзлой осадочной породы Антарктической пустыни; Ho-3 – образец вечномерзлой осадочной породы, отобранных в Сухих Долинах Антарктиды; Sz – образец поверхностного ледогрунта о. Комсомолец архипелага Северная Земля.

различных морфотипов бактериальных колоний и 26 морфотипов бактериальных колоний было выявлено при анализе культивируемого бактериального сообщества, выделенного из поверхностного ледогрунта острова Комсомолец (рис. 2).

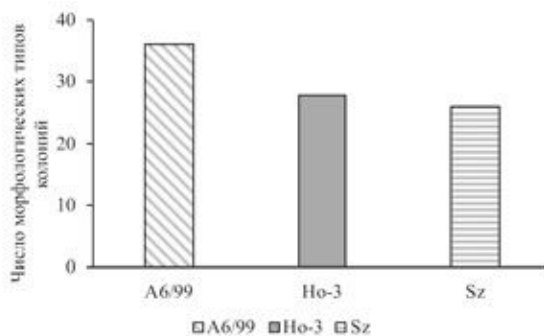


Рис. 2. Показатели разнообразия морфологических типов бактериальных колоний, выделенных из образцов вечномерзлых осадочных пород Антарктической пустыни (A6/99), Сухих Долин Антарктиды (Ho-3) и поверхностного ледогрунта архипелага Северная Земля (Sz); условные обозначения см. рис. 1.

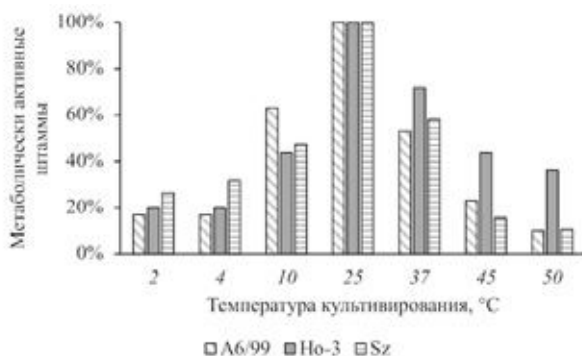


Рис. 3. Диаграмма устойчивости к температуре культивирования штаммов, выделенных из образцов вечномёрзлых осадочных пород Антарктической пустыни (A6/99), Сухих Долин Антарктиды (Ho-3) и поверхностного ледогрунта архипелага Северная Земля (Sz); условные обозначения см. рис. 1.

Исследованные бактериальные сообщества характеризуются мезофильными значениями оптимальной температуры культивирования (+25 °C), в котором способны репродуцировать все выделенные штаммы, и широкими диапазонами сохранения метаболической активности: метаболическая активность изолятов зарегистрирована в диапазоне температур от +2 до +50 °C. Около 20% штаммов, выделенных из Антарктических образцов, способны репродуцировать при температурах +2 и +4 °C, при тех же температурах культивирования репродуцирует 26 и 32% культур, выделенных из ледогрунта архипелага Северная Земля. Наиболее термотолерантные свойства выявлены у культур, выделенных из мерзлых грунтов Сухих Долин Антарктиды – при температуре +50 °C репродуцируют 36% изолятов. Культуры, выделенные из Антарктической пустыни и ледогрунта Северной Земли, менее устойчивы к повышенным температурам – при +50 °C репродуцируют 10 и 11% исследованных культур, соответственно (рис. 3).

Исследованные культуры имеют нейтрофильный оптимум роста и pH-толерантные свойства: рост зарегистрирован в диапазоне pH от 3 до 12 единиц. Примечательно обнаружение высокой доли (37% изолятов) кислототолерантных форм в составе культивируемого бактериального сообщества, выделенного из грунта Антарктической пустыни. При pH 12 сохра-

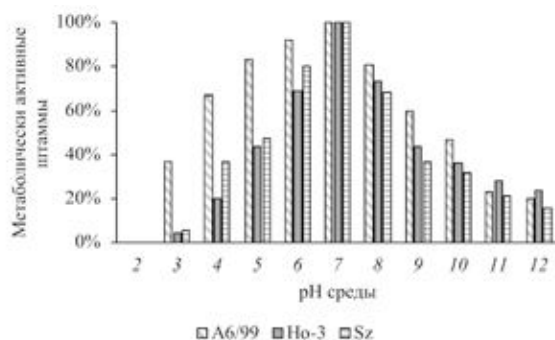


Рис. 4. Диаграмма устойчивости к pH среды штаммов, выделенных из образцов вечномерзлых осадочных пород Антарктической пустыни (А6/99), Сухих Долин Антарктиды (Ho-3) и поверхностного ледогрунта архипелага Северная Земля (Sz); условные обозначения см. рис. 1.

няют метаболическую активность 20% изолятов во всех исследованных сообществах (рис. 4).

На средах с хлоридами натрия или калия выявлены умеренно галотолерантные свойства бактерий, выделенных из исследованных образцов. Наименее устойчивыми к присутствию хлоридов натрия или калия являются штаммы, выделенные из грунта Сухих Долин Антарктиды – в среде, содержащей 2% NaCl, способны репродуцировать 56% штаммов. В присутствии 5% NaCl сохраняют метаболическую активность 60% штаммов в составе сообществ, выделенных из образцов А6/99 и Sz (рис. 5). Хлорид калия оказывает менее ингибирующее воздействие на исследованные штам-

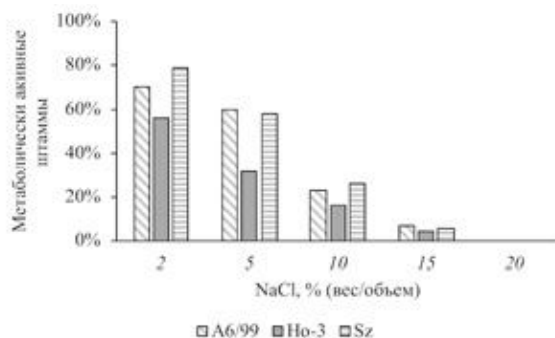


Рис. 5. Диаграмма устойчивости к хлориду натрия штаммов, выделенных из образцов вечномерзлых осадочных пород Антарктической пустыни (А6/99), Сухих Долин Антарктиды (Ho-3) и поверхностного ледогрунта архипелага Северная Земля (Sz); условные обозначения см. рис. 1.

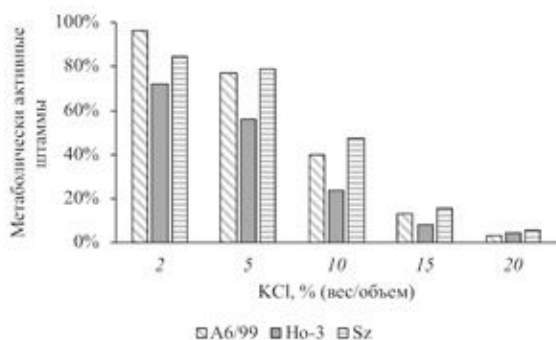


Рис. 6. Диаграмма устойчивости к хлориду калия штаммов, выделенных из образцов вечномерзлых осадочных пород Антарктической пустыни (А6/99), Сухих Долин Антарктиды (Но-3) и поверхностного ледогрунта архипелага Северная Земля (Sz); условные обозначения см. рис. 1.

мы (устойчивость к присутствию данной соли выше в среднем в два раза). Во всех исследованных бактериальных сообществах выявлены штаммы, способные репродуцировать в насыщенном растворе данной соли (рис. 6).

Присутствие в составе среды сульфата магния оказывает слабое угнетающее действие на исследованные сообщества: 60% изолятов из образцов Антарктической пустыни и поверхностного ледогрунта Северной Земли и 45% изолятов из мерзлой осадочной породы Сухих Долин сохраняют метаболическую активность в среде, содержащей 20% сульфата магния (рис. 7). Присутствие даже низких концентраций (2% вес/объем) гидрокарбоната натрия значительно ингибирует все исследованные культуры, при

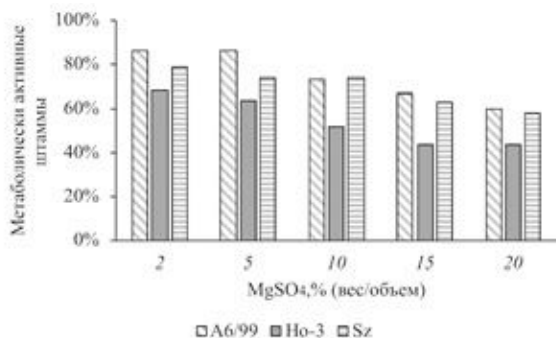


Рис. 7. Диаграмма устойчивости к сульфату магния штаммов, выделенных из образцов вечномерзлых осадочных пород Антарктической пустыни (А6/99), Сухих Долин Антарктиды (Но-3) и поверхностного ледогрунта архипелага Северная Земля (Sz); условные обозначения см. рис. 1.

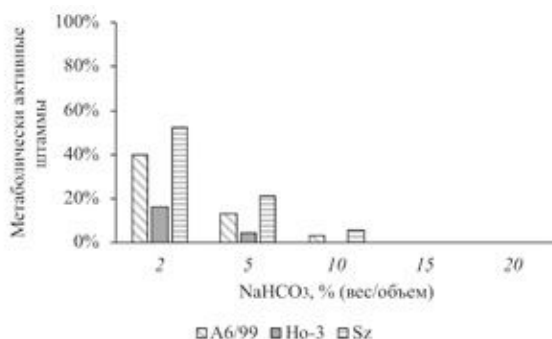


Рис. 8. Диаграмма устойчивости к гидрокарбонату калия штаммов, выделенных из образцов вечномерзлых осадочных пород Антарктической пустыни (А6/99), Сухих Долин Антарктиды (Но-3) и поверхностного ледогрунта архипелага Северная Земля (Sz); условные обозначения см. рис. 1.

этом менее 20% штаммов во всех сообществах способны к репродукции на средах, содержащих 5% гидрокарбоната натрия. Выявлены единичные штаммы в составе культивируемых сообществ, выделенных из мерзлоты Антарктической пустыни и ледогрунта Северной Земли, устойчивые в присутствии 10% гидрокарбоната натрия (рис. 8). Наименьшие показатели резистентности к присутствию в среде перхлората магния проявили бактерии, выделенные из мерзлоты Сухих Долин Антарктиды, в то же время, максимальная устойчивость к этой соли выявлена у изолятов из грунта Антарктической пустыни. Метаболическая активность чистых культур, выделенных из всех исследованных образцов, регистрировалась вплоть до концентрации 5% перхлората магния в среде (рис. 9).

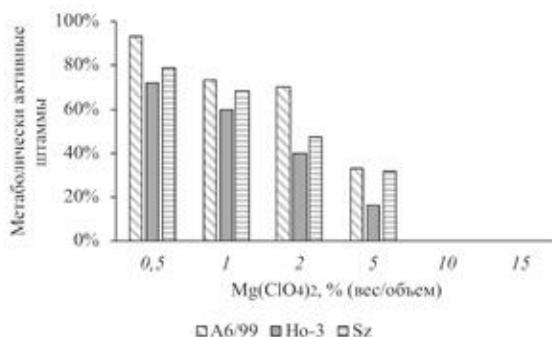


Рис. 9. Диаграмма устойчивости к перхлорату магния штаммов, выделенных из образцов вечномерзлых осадочных пород Антарктической пустыни (А6/99), Сухих Долин Антарктиды (Но-3) и поверхностного ледогрунта архипелага Северная Земля (Sz); условные обозначения см. рис. 1.

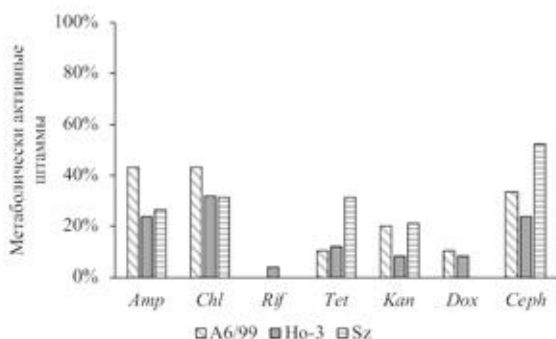


Рис. 10. Диаграмма устойчивости к антибиотикам штаммов, выделенных из образцов вечномерзлых осадочных пород Антарктической пустыни (A6/99), Сухих Долин Антарктиды (Ho-3) и поверхностного ледогрунта архипелага Северная Земля (Sz); условные обозначения см. рис. 1.

Бактерии, способные к репродукции на средах, содержащих антибактериальный антибиотик, выявлены в составе всех выделенных культивируемых бактериальных сообществ. Выявлены высокие доли устойчивых в присутствии ампициллина, хлорамфеникола или цефалексина бактерий в составе исследованных сообществ. Помимо устойчивости к вышеуказанным антибиотикам, во всех сообществах обнаружены штаммы, устойчивые к тетрациклину и канамицину; в сообществах, выделенных из Антарктических мерзлых пород, 10% бактерий устойчивы к доксициклину. Устойчивые к рифампицину штаммы бактерий выявлены только в составе культивируемого сообщества, выделенного из мерзлоты Сухих Долин Антарктиды (рис. 10).

ОБСУЖДЕНИЕ

Выявленные значения численности культивируемых клеток свидетельствуют об обогащенности данных образцов, как находящихся в грунтовой толще, так и на дневной поверхности жизнеспособными культивируемыми бактериальными клетками. Обнаруженные значения численности культивируемых клеток согласуются с проведенными ранее исследованиями (Foght et al., 2004; Hallbeck et al., 2009; Christner et al., 2003).

Близкие значения численности культивируемых при +10 и +25 °C клеток в образцах из Антарктической пустыни и поверхностного ледогрунта острова Комсомолец свидетельствуют о широком распространении в данных бактериальных сообществах физиологических адаптаций к существованию при пониженных температурах. В то же время, обнаружение преимущественно мезофильной стратегии развития сообщества, выделенного из мерзлоты Сухих Долин Антарктиды, можно интерпретировать

как приспособительный механизм к сезонным циклам данного экотопа: доступность воды и, следовательно, возможность для осуществления метаболических процессов в этом регионе Антарктиды возрастает при более значительных повышениях температуры ввиду крайне низкой обеспеченности влагой данного региона. Вероятно, сегмент комплекса, способный к репродукции *in vitro* при +10 °С, является более ксеротолерантным, а потому способен репродуцировать при более низкой доступности влаги, в то время как для метаболической активности основного сегмента культивируемого сообщества необходимы более высокие значения обеспеченности и доступности влаги, достигаемые *in situ* при более высоких значениях температуры окружающей среды.

Полученные показатели разнообразия свидетельствуют о преимущественно экологическом, а не географическом факторе, определяющем состав сообщества: географическое положение места пробоотбора, по видимому, не является фактором, определяющим разнообразие бактериальных сообществ, так как исследованные образцы характеризуются сходными экологическими условиями существования и сходными показателями разнообразия бактериальных сообществ, несмотря на то, что отобраны они были в полярных областях разных полушарий.

Мезофильные и нейтрофильные физиологические профили рассмотренных в данном исследовании сообществ с широкими границами метаболической активности ранее были выявлены у бактериальных сообществ, выделенных из грунтов жарких пустынь Сахара (Египет) и Гибсона (Австралия) (Belov et al., 2018). Следовательно, можно сделать вывод, что адаптивной в условиях высокой внешней стрессовой нагрузки различного происхождения является стратегия толерантности метаболического состояния бактериальных клеток, а не формирования специализированных психрофильных и термофильных или ацидофильных и алкалофильных субпопуляций внутри бактериального комплекса. Обнаружение в образце, отобранном в Сухих Долинах Антарктиды, высокой доли термотолерантных штаммов можно рассматривать как свидетельство консервирующей роли вечной мерзлоты (Kryazhevskikh et al., 2012) и сохранения в ней бактериальных клеток прошлых геологических эпох.

Наиболее интересным аспектом полученных диапазонов устойчивости к присутствию различных водорастворимых солей является сохранение метаболической активности более четверти штаммов в составе всех исследованных сообществ в присутствии 5% $Mg(ClO_4)_2$. Антарктида и микроорганизмы, населяющие различные экосистемы этого материка, рассматриваются в качестве модельных объектов в астробиологических исследованиях (Gilichinsky et al., 2007), а ранее было показано присутствие соединений окислителей в реголитах различных планет, в частности, присутствие перхлоратов в реголите Марса (Clark et al., 1981). Высокая устой-

чивость к присутствию перхлората *in vitro* может интерпретироваться как возможность репродукции бактерий Земного типа в реголите Марса. Однако, ввиду сложного гранулометрического и минералогического состава реголита, требуются дополнительные модельные эксперименты для уточнения влияния присутствия перхлоратов в грунтах на бактериальные сообщества. Обнаружение антибиотикоустойчивых форм бактерий в мерзлоте полярных экосистем, с одной стороны, является дополнительным свидетельством в пользу экологической роли антибиотиков как сигнальных метаболитов прокариот (Romero et al., 2011), а с другой стороны, говорит о том, что бактериальные сообщества вечномерзлых пород являются резервуаром детерминант устойчивости к антибиотикам и, следовательно, требуют дальнейших исследований с позиций изучения механизмов антибиотикоустойчивости и поиска продуцентов новых веществ-антагонистов (Andersson, 2003).

Таким образом, подводя итог данной работе, необходимо отметить, что исследованные бактериальные сообщества крио-аридных грунтов Антарктиды и Арктики *in vitro* характеризуются полиэкстремотолерантными свойствами, обуславливающими их метаболическую активность *in situ* в агрессивных условиях окружающей среды. Обнаруженный адаптивный потенциал чрезвычайно интересен с позиций изучения физиологических механизмов анабиоза, участия данных экосистем в глобальных циклах химических элементов в биосфере, а также разработки новых биотехнологических процессов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Andersson D.I. 2003. Persistence of antibiotic resistant bacteria // Current opinion in microbiology. V. 6. № 5. P. 452–456.
- Belov A.A., Cheptsov V.S., Vorobyova E.A. 2018. Soil bacterial communities of Sahara and Gibson deserts: Physiological and taxonomical characteristics // AIMS Microbiology. V. 4. № 4. P. 685–710.
- Bulat S.A. 2016 Microbiology of the subglacial Lake Vostok: first results of borehole-frozen lake water analysis and prospects for searching for lake inhabitants // Philosoph. trans. roy. soc. A. V. 374. № 2059. P. 20140292.
- Chattopadhyay M.K. 2006. Mechanism of bacterial adaptation to low temperature // J. of biosci. V. 31. № 1. P. 157–165.
- Christner B.C., Kvitko B.H., Reeve J.N. 2003. Molecular identification of bacteria and eukarya inhabiting an Antarctic cryoconite hole // Extremophiles. V. 7. № 3. P. 177–183.
- Clark B.C., Van Hart D.C. 1981. The salts of Mars // Icarus. V. 45. № 2. P. 370–378.
- Clarke A. 2014. The thermal limits to life on Earth // Intern. j. astrobiol. V. 13. № 2. P. 141–154.

- de los Ríos A., Ascaso C., Wierzchos J.* et al. 2004. Microstructural characterization of cyanobacterial mats from the McMurdo Ice Shelf, Antarctica // *Applied and environmental microbiology*. V. 70. № 1. P. 569–580.
- Foght J., Aislabie J., Turne, S.* et al. 2004. Culturable bacteria in subglacial sediments and ice from two southern hemisphere glaciers // *Microbial ecology*. V. 47. № 4. P. 329–340.
- Gilichinsky D.A., Wilson G.S., Friedmann E.I.* et al. 2007. Microbial populations in Antarctic permafrost: biodiversity, state, age, and implication for astrobiology // *Astrobiology*. V. 7. № 2. P. 275–311.
- Goordial J., Davila A., Lacelle D.* et al. 2016. Nearing the cold-arid limits of microbial life in permafrost of an upper dry valley, Antarctica // *The ISME j.* V. 10. № 7. P. 1613.
- Hallbeck L.* 2009. Microbial processes in glaciers and permafrost. A literature study on microbiology affecting groundwater at ice sheet melting. Swedish Nuclear Fuel and Waste Management Co. 40 p.
- Hartmann D.L.* 2015. Global physical climatology. Newnes. V. 103.
- Jansson J.K., Taş N.* 2014. The microbial ecology of permafrost // *Nature rev. microbiology*. V. 12. № 6. P. 414. 498 p.
- Kryazhevskikh N.A., Demkina E.V., Manucharova N.A.* et al. 2012. Reactivation of dormant and nonculturable bacterial forms from paleosoils and subsoil permafrost // *Microbiology*. V. 81. № 4. P. 435–445.
- Lopatina A., Krylenkov V., Severinov K.* 2013. Activity and bacterial diversity of snow around Russian Antarctic stations // *Res. microbiology*. V. 164. № 9. P. 949–958.
- Rivkina E.M., Friedmann E.I., McKay C.P.* et al. 2000. Metabolic activity of permafrost bacteria below the freezing point // *Applied and environmental microbiology*. V. 66. № 8. P. 3230–3233.
- Romero D., Traxler M. F., López D.,* et al. 2011. Antibiotics as signal molecules // *Chemical rev.* V. 111. № 9. P. 5492–5505.
- Rothschild L.J., Mancinelli R.L.* 2001. Life in extreme environments // *Nature*. V. 409. № 6823. P. 1092–1101.
- Stetter K.O., Fiala G., Huber G.* et al. 1990. Hyperthermophilic microorganisms // *FEMS Microbiol. letters*. V. 75. № 2–3. P. 117–124.
- Steven B., Leveille R., Pollard W.H.* et al. 2006. Microbial ecology and biodiversity in permafrost // *Extremophiles*. V. 10. № 4. P. 259–267.
- Steven B., Pollard W.H., Greer C.W.* et al. 2008. Microbial diversity and activity through a permafrost/ground ice core profile from the Canadian high Arctic // *Environmental microbiology*. V. 10. № 12. P. 3388–3403.
- Taş N., Prestat E., McFarland J.W.* et al. 2014. Impact of fire on active layer and permafrost microbial communities and metagenomes in an upland Alaskan boreal forest // *The ISME j.* V. 8. № 9. P. 1904.
- Rivkina E.* et al. 1998. Biogeochemical activity of anaerobic microorganisms from buried permafrost sediments // *Geomicrobiology j.* V. 15. № 3. P. 187–193.

- Wagner D., Lipski A., Embacher A. et al.* 2005. Methane fluxes in permafrost habitats of the Lena Delta: effects of microbial community structure and organic matter quality // *Environmental microbiology*. V. 7. № 10. P. 1582–1592.
- Wood W.A., Krieg N.R.* 1989. *Methods for general and molecular bacteriology* // Amer. soc. microbial. 825 p.
- Yergeau E., Newsham K.K., Pearce D.A. et al.* 2007. Patterns of bacterial diversity across a range of Antarctic terrestrial habitats // *Environmental microbiology*. V. 9. № 11. P. 2670–2682.
- Yergeau E., Hogues H., Whyte L.G. et al.* 2010. The functional potential of high Arctic permafrost revealed by metagenomic sequencing, qPCR and microarray analyses // *The ISME j.* V. 4. P. 1206–1214.
- Zeng Y.H., Koblížek M., Li Y.X. et al.* 2013. Long PCR RFLP of 16S-ITS-23S rRNA genes: a high resolution molecular tool for bacterial genotyping // *J. applied microbiol.* V. 114. № 2. P. 433–447.

Resistance of bacteria isolated from cryo-arid soils to the physico-chemical stress factors

A.A. Belov, V.S. Cheptsov, E.A. Vorobyova, N.A. Manucharova

The results of physiological characteristics analysis of bacteria isolated from Antarctic and Arctic (Severnaya Zemlya archipelago) permafrost samples are presented in this article. Close values of culturable bacteria numbers and morphological diversity indexes were detected. Isolated communities were characterised by mesophilic and neutrophilic optimal growth conditions and by wide temperature and pH diapasons of metabolic activity preservation. Moderate halotolerance to sodium or potassium chlorides were detected, high sensitivity to sodium bicarbonate in the medium and low sensitivity to magnesium sulphate in the medium were observed also. Investigated communities were high resistant to the presence of 5% magnesium perchlorate in the culture media. Antibiotic resistant strains were revealed among the isolated bacteria, majority of the strains were resistant to presence of ampicillin, chloramphenicol or cephalexin.

УДК 56.074.6

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОГРЕБЕННЫХ ПОЧВ ИЗ РАЗРЕЗОВ КОЛЫМСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

Д.А. Лопатина¹, О.Г. Занина²

¹*Геологический институт РАН, Москва*
dalopat@mail.ru

²*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,*
Пушино, Московская обл.
oksanochka_zet@mail.ru

Приводятся результаты изучения профилей третьей и второй погребенных почв разрезов Колымской низменности. Причиной смены синлитогенного почвообразования эпигенным в течение МИС 3 являлись краткие потепления, во время которых происходило протаивание верхних частей повторно-жильных льдов, увлажнение сезонно-талого слоя и формирование болотных комплексов в условиях тундры. Палинологический анализ подтверждает сходство условий формирования данных почв и снижение теплообеспеченности и гидроморфизма в течение МИС 3.

Одним из ведущих диагностических признаков отложений интервала морской изотопной стадии (МИС 3) Колымской низменности является присутствие в толщах криопедолитов профилей хорошо развитых и дифференцированных на генетические горизонты погребенных почв (ПП). В наиболее полных верхнеплейстоценовых разрезах Колымской низменности присутствуют профили четырех ПП, нижняя из которых отнесена к раннекаргинскому педокомплексу (40 и более тыс. лет назад), а три расположенных выше – к позднекаргинскому (I ПП – 37–35 тыс. лет назад, II ПП – 33–31 тыс. лет назад и III ПП около 28 тыс. лет назад). Почвы раннекаргинского педокомплекса в этой работе не рассматриваются. В периоды образования почв позднекаргинского педокомплекса поступление минерального осадка было незначительным. Они формировались в условиях прогрессивного снижения теплообеспеченности и увлажнения, что опре-

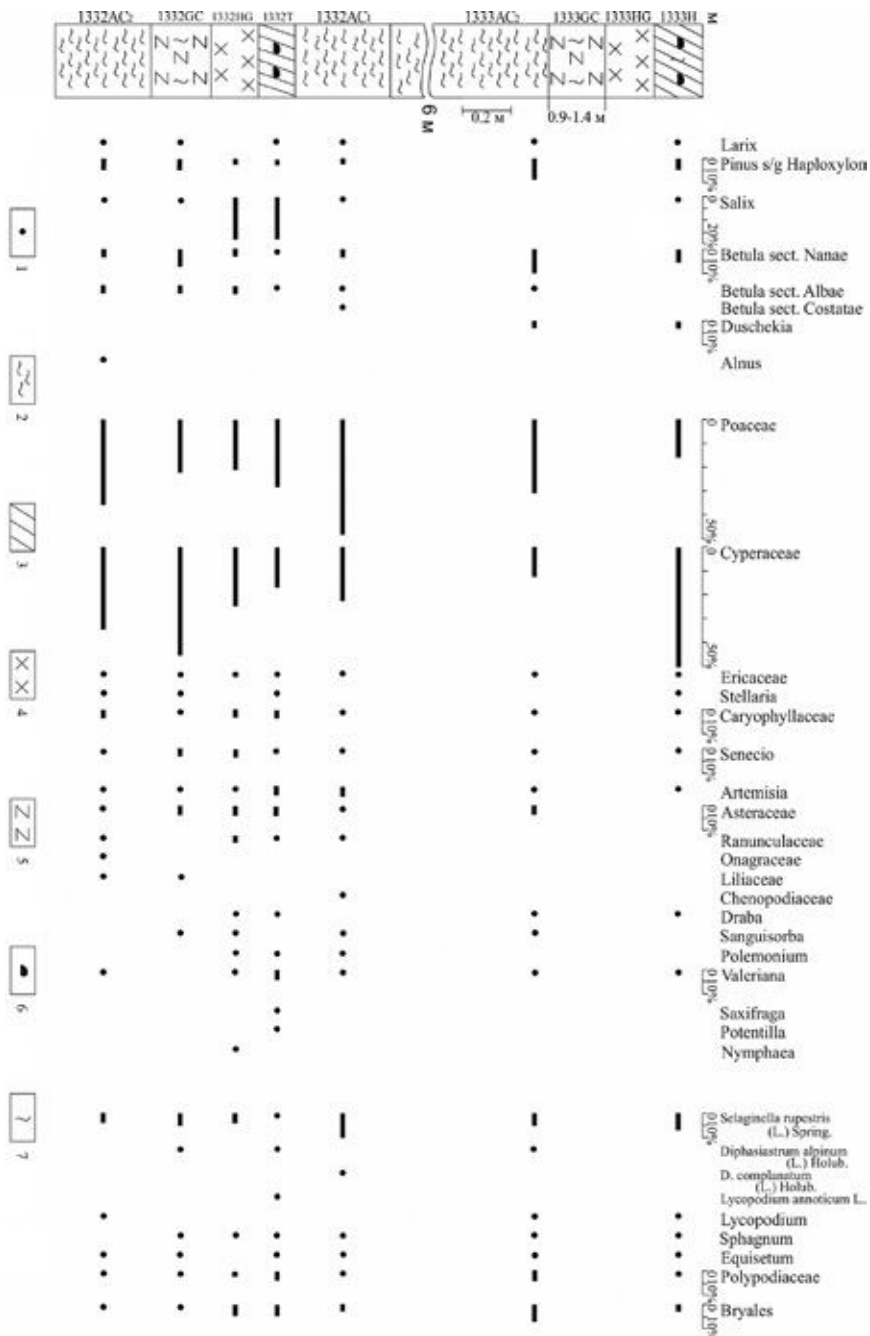


Рис. 1. Содержание спор и пыльцы в профилях погребенных почв P-1332 и P-1333 разреза Дуваный Яр. Обозначения: 1 – единичное содержание таксонов, 2 – криопедолит, 3 – оторфованный суглинок, 4 – слабо оторфованный суглинок, 5 – оглеенный суглинок, 6 – осоковые кочки, 7 – корни трав.

делило их невысокое морфологическое разнообразие, особенно на заключительном этапе МИС 3. ПП рассматриваемого региона – надежные палеогеографические и стратиграфические маркеры, позволяющие использовать их при проведении геологической съемки и реконструкции развития природной среды в плейстоцене (Губин, Занина, 2013).

В настоящей работе приведены результаты изучения спор и пыльцы из I и II ПП позднекаргинского педокомплекса разрезов Дуванный Яр и Станчковский Яр Колымской низменности для выяснения степени их соответствия условиям накопления криопедолитов, являющимися почвообразующей породой, а также особенностей растительного покрова и климата времени их формирования. Разрез Дуванный Яр расположен в нижнем течении р. Колымы, на правом берегу, приблизительно в 40 км вниз по течению от устья р. Омолон (Каплина и др., 1978; Murton et al., 2015), Станчковский Яр – по правому берегу р. Мал. Анной, в двух километрах ниже пос. Анюйск (Каплина и др., 1980).

На VII останце разреза Дуванный Яр в нижней части едомной толщи на высоте 8–15 м от уреза воды в р. Колыма установлена I ПП позднекаргинского педокомплекса P-1332 (35 100±100 (ГИН 3865), 37 900±1000 (ГИН 4015), 38 000±500 (ГИН 3864). В спорово-пыльцевых спектрах из криопедолитов, вмещающих данную ПП, преобладает пыльца трав сем. Poaceae и Сурегасеae. Пыльца второстепенных таксонов трав и кустарничков с различными экологическими требованиями, разнообразна по составу, но представлена единичными зернами. Также единично отмечены споры и пыльца деревьев и кустарников. В спектрах непосредственно из ПП по сравнению с таковыми из криопедолитов увеличивается содержание пыльцы деревьев и кустарников. В горизонтах [Т] и [HG] до 18% определена пыльца ивы. В спектре из горизонта [GC] заметно содержание карликовой березки (7.5%) и определено максимальное количество пыльцы осоковых для данного профиля. В группе трав и кустарничков, в которых, как и в спектрах из криопедолитов, доминируют Poaceae и Сурегасеae, более разнообразны второстепенные таксоны трав (рис. 1).

На VII останце на высоте около 12 м над урезом воды в р. Колыма описан профиль ПП P-1310, сопоставляемой с P-1332 и рассматриваемой как I ПП позднекаргинского педокомплекса. Анализ палиноморф из этого профиля не выявил отличий в материале почв и вмещающих их криопедолитов. Для них характерно преобладание Сурегасеae, субдоминантами являются Poaceae, единично отмечено разнотравье (рис. 2).

Профиль II ПП позднекаргинского педокомплекса P-1333 (31 100±900 лет (ГИН 8016)) установлен выше P-1332, на высоте 18 м над урезом воды в р. Колыма. Образцы на палинологический анализ отобраны из самого верхнего горизонта – оторфованного суглинка [H]. В спектре из криопедолита, подстилающим ПП P-1333,

около половины составляет пыльца трав и кустарничков с доминированием *Roaseae*. Особенностью данного спектра является повышенное содержание пыльцы деревьев и кустарников за счет *Pinus s/g* *Harpoxylon* и *Betula sect. Nanae*. Спектр из горизонта [Н] резко отличается от спектра из горизонта криопедолитов доминированием пыльцы *Syringaceae* (50%) и меньшим содержанием пыльцы деревьев и кустарников (рис. 1).

На палинологический анализ из разреза Станчиковский Яр опробованы два профиля ПП. Нижняя, I ПП позднекаргинского педокомплекса Р-08-03 (37 400±1200 и 35 200±1100 лет (ГИН 12870)) отмечена во всех вскрытых термоэрозией блоках на высоте около 24 м над урезом воды в р. Мал. Анюй.

В спектре из нижнего горизонта криопедолита преобладает пыльца трав и кустарничков с доминированием *Syringaceae* и *Roaseae*, при этом очень скудно представлено разнотравье. В количестве 33% представлена пыльца деревьев и кустарников с доминированием *Pinus s/g* *Harpoxylon* и *Betula sect. Nanae*. Среди споровых, составляющих около четверти от всей суммы палиноморф, заметным содержанием характеризуются *Sphagnum* и *Lycopodium*. В близких по качественному и количественному составу спектрах из горизонтов ПП преобладает пыльца осоковых и злаковых. В отличие от подстилающего профиль криопедолита, в них разнообразно представлено разнотравье. В спектре из перекрывающего ПП криопедолита доминируют *Roaseae* и *Syringaceae*.

Изучение строения ПП в ряде расположенных на небольшом удалении друг от друга блоках данного разреза показало присутствие участков, где органогенные горизонты выполнены торфянистым материалом (Р-08-03) и участков с резким ослаблением признаков оглеения (Р-1304). В спектре из оторфованного горизонта ПП Р-1304 содержится больше пыльцы кустарников и полыни, присутствие последней подтверждает вывод о формировании рассматриваемого блока на менее увлажненном полигоне.

На высоте около 32 м над урезом воды в р. Мал. Анюй расположен профиль II ПП позднекаргинского педокомплекса Р-09-03 (33 900±750 и 36 500±700 лет (ГИН 12873)). В спектрах из этой ПП преобладает пыльца *Roaseae* и *Syringaceae*, максимальное содержание последних отмечено в оторфованном горизонте [Н] (более трети от всех палиноморф), разнообразно представлено разнотравье, заметно содержание спор.

Палинологические из проб криопедолитов, вмещающих ПП, отражают тундровую растительность. Спорово-пыльцевой анализ позволяет реконструировать ландшафты с преобладанием травянистых группировок (злаковых, злаково-осоковых, злаково-разнотравных). Значительное содержание пыльцы осоковых в спектрах свидетельствует о существовании кочкарных тундр на увлажненных участках. Количество пыльцы деревьев

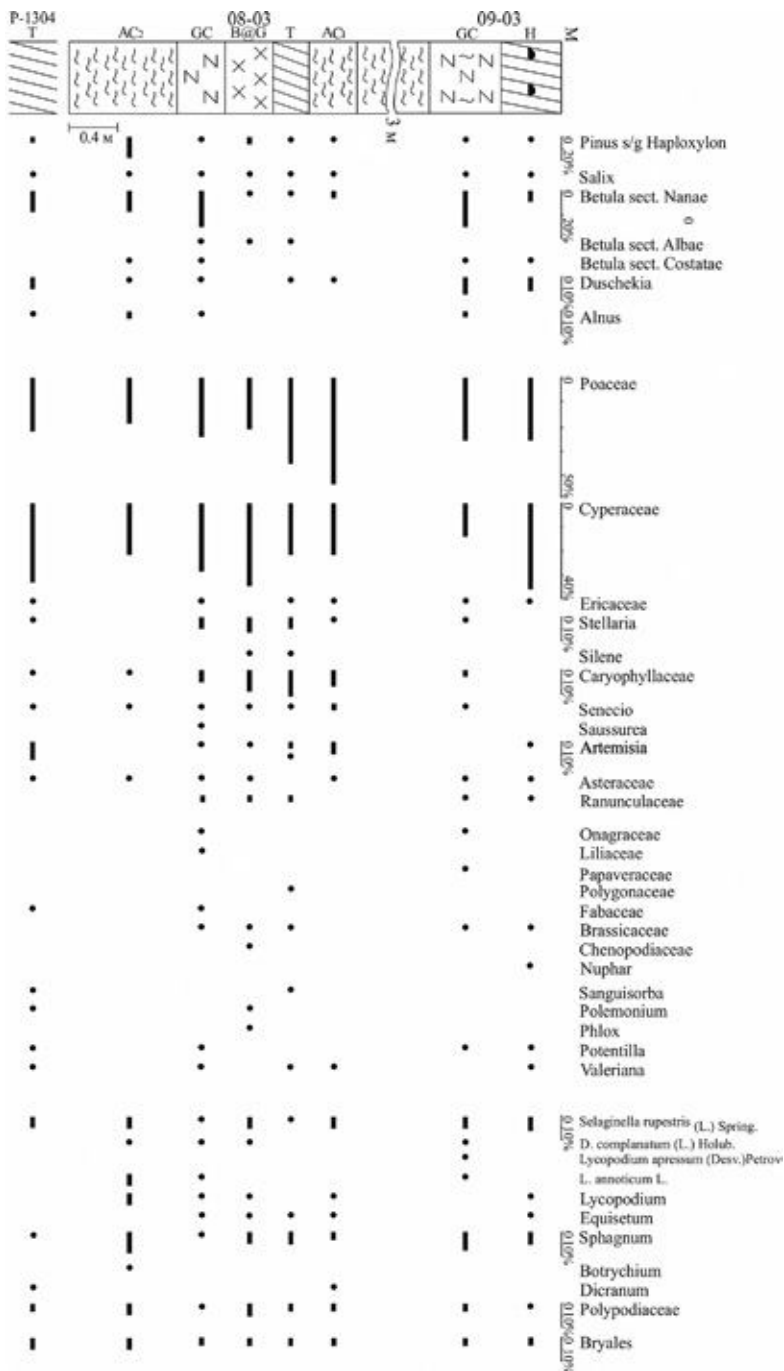


Рис. 3. Содержание спор и пыльцы в профилях погребенных почв P-08-03 и P-09-03 разреза Станчиковский Яр. Условные обозначения см. на рис. 1.

и кустарников редко превышает 10%. Возможно, она является заносной в спектрах, хотя не исключается, что в небольшом количестве карликовая березка, ольховник, кедровый стланик произрастали в долинах рек. Учитывая плохую сохранность пыльцы лиственницы, можно предположить, что даже ее единичное присутствие в спектрах свидетельствует о наличии в составе реконструируемой растительности небольших островков лиственничных лесов.

Палинологический анализ ПП Р-1332 и Р-1333 Дуванного Яра показал их отличие от вмещающих криопедолитов. В профиле Р-1332 в спектрах из ПП зафиксирован более разнообразный состав второстепенных таксонов трав и преобладание пыльцы ивы (18%), что позволяет сделать вывод о доминировании этого кустарника в составе растительности. Спектр из ПП Р-1333 характеризуется пиковым для данного разреза содержанием осоковых, что подтверждается результатами анализа органического материала из рассматриваемого горизонта, в котором преобладают остатки осок. Строение и приуроченность рассматриваемых ПП Дуванного Яра к западным полигонам, результаты палинологического анализа указывают на существование сильно увлажненных и заболоченных участков на данной территории. Вероятно, это было обусловлено небольшим потеплением, вызвавшим протавание верхних частей повторно-жильных льдов и, таким образом, дополнительное увлажнение сезонно-талого слоя, в котором проходил процесс почвообразования. Специфический состав спектров из указанных ПП носит локальный характер и указывает на накопление отложений в условиях заросших осокой болот, а также наличие ивовых зарослей для ПП Р-1332.

В спектрах ПП Станчиковского Яра в отличие от таковых из криопедолитов определена разнообразная по экологическим требованиям пыльца трав и кустарничков и в целом выше содержание осоковых. Палинологический анализ позволяет сделать вывод о распространении на рассматриваемом полигоне как сухих участков с невысокой степенью оглеения, на которых произрастали злаковые ассоциации со значительным участием гвоздичных и сложноцветных, так и обширных увлажненных участков, заросших осокой. Почвенный покров полигонов этого разреза имеет комплексное строение – наряду с блоками с признаками болотного почвообразования присутствуют участки с резким ослаблением признаков оглеения. Вероятно здесь существовали различия в степени увлажненности поверхности, что находит отражение в строении почв и растительного покрова. Над поверхностью голов ледяных жил условия были отличные от условий центральных частей полигонов – более гидроморфные в период пиков потеплений и более ксероморфные во время похолоданий.

Отличия спектров ПП от криопедолитов не установлены для профиля Р-1310 из разреза Дуванный Яр. Рассматриваемая ПП в значительной сте-

пени литогенна, органический материал менее разложен по сравнению с таковым из Р-1332 и органогенный горизонт относится к грубогумусному. Вероятно, на полигоне, где происходило ее формирование, торфообразование шло параллельно с поступлением минерального осадка. Кочки постепенно погребались, полигоны заполнялись торфянистым материалом, обогащенным минеральной компонентой. К этому времени, по-видимому, пик потепления уже прошел и торфонакопление шло за счет дополнительного увлажнения, определяемого западным рельефом. Это подтверждается близким составом спектров из ПП и вмещающих их криопедолитов с равномерным преобладанием осоковых.

Сходство спектров из I и II ПП **позднекаргинского педокомплекса** проявляется прежде всего в преобладании пыльцы злаковых и осоковых. Отличия между ними заключаются в незначительном уменьшении разнотравья и увеличении количества спор в спектрах из II ПП, что подтверждает вывод С.В. Губина и О.Г. Заниной (2013) о том, что образование I ПП проходило в условиях несколько лучшей теплообеспеченности по сравнению со II ПП.

Анализ строения ПП и состав палиноморф из этих отложений позволяет сделать вывод о том, что причиной смены синлитогенного почвообразования эпигенным в течение МИСЗ на территории Колымской низменности являлись краткие потепления, во время которых происходило переувлажнение сезонно-талого слоя в результате протаивания верхних частей повторно-жильных льдов. Повышение температуры и влажности вызывало развитие разнообразной травянистой и кустарничковой растительности, а на увлажненных участках над головами ледяных жил шло формирование болотных комплексов. Палинологический анализ I и II ПП **позднекаргинского педокомплекса** подтверждает определенное сходство природных условий их формирования, тундровый облик ландшафтов в условиях избыточного увлажнения при прогрессивном снижении теплообеспеченности в течение интервала МИСЗ.

Работа выполнена по теме государственного задания № 0135-2019-0057 ГИН РАН, теме государственного задания АААА-А18-118013190181-6 ИФХиБПП РАН и программе Президиума РАН 55 «Арктика» АААА-А18-118013190182-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Губин С.В., Занина О.Г. 2013. Изменение почвенного покрова в ходе формирования отложений ледового комплекса на Колымской низменности (часть 1) // Криосфера Земли. Т. 17. № 4. С. 48–56.
- Каплина Т.Н., Гутерман Р.Е., Лахтина О.В. и др. 1978. Дуванный Яр – опорный разрез позднеплейстоценовых отложений Колымской низменности // Бюл. Комиссии по изучению четвертичного периода. № 48. М.: Наука. С. 49–65.

Каплина Т.Н., Лахтина О.В., Рыбакова Н.О. 1980. История развития ландшафтов и мерзлых толщ Колымской низменности по радиоуглеродным, криолитологическим и палинологическим данным (на примере разреза Станчиковский Яр на р. Мал. Анюй) // *Геохронология четвертичного периода*. М.: Наука. С. 243–258.

Murton J., Goslar T., Edwards M. et al. 2015. Palaeoenvironmental interpretation of edoma silt (ice complex) deposition as cold-climate loess, Duvanny Yar (Northeast Siberia) // *Permafrost and Periglac. proces.* V. 26. P. 208–288.

Palynological analysis of palaeosoils from sections of the Kolyma Lowland

D.A. Lopatina, O.G. Zanina

Palynomorphs from palaeosoils of the ice-complex from the Kolyma lowland has been studied. The climate warming caused change sinlitogenetic by epigenetic pedogenesis. The re-veined ice melted and seasonally thawed layer humidified, so peaty and marshy complexes were formed in tundra. Palynological analysis showed tundra conditions and increasing features of cryoaridic pedogenesis on the background of progressive reduction of heat supply and hydromorphism during marine isotopic stage 3.

Key words: palynomorphs, Kolyma river, palaeosoils

УДК 579.8 + 579.26.

МИКРОБНЫЕ СООБЩЕСТВА СЕЗОННО-ТАЛЫХ ГОРИЗОНТОВ ПОЧВЫ ТУНДРЫ РОССИИ

Ю.Ю. Берестовская, Н.В. Пименов, Л.В. Васильева

*Федеральный исследовательский центр «Фундаментальные основы биотехнологии» РАН Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского
jberestovskaja@mail.ru*

В обзоре обобщены результаты исследования бактериального сообщества сезонно-талых горизонтов почвы заполярной тундры России. Показано, что в почвах этого экстремально холодного места обитания развиваются представители разных физиологических групп микроорганизмов, которые принимают участие в глобальном биологическом цикле углерода. Освещена роль микроорганизмов в образовании летучих органических соединений, в том числе газов (метан, водород), в процессе анаэробного разложения органического вещества почвы и их потребления аэробными бактериями, которые являются своеобразным бактериальным фильтром на пути летучих органических соединений в атмосферу. Показано, что в почве заполярной тундры России при низких температурах развиваются бактерии цикла Зёнгена, которые контролируют потоки метана – одного из парниковых газов, образующегося в метаногенную стадию работы анаэробного микробного сообщества, в атмосферу. В состав сообщества входят также метилотрофные бактерии, использующие окисленные и замещённые производные метана в качестве источников углерода и энергии, которые являются биофильтром на пути летучих C₁- соединений в атмосферу. Описаны чистые культуры психрофильных и психроактивных представителей водородных, метанотрофных, метилотрофных, гетеротрофных бактерий микробного сообщества почвы тундры. Показано, что микробное сообщество характеризуется большим видовым разнообразием. В целом бактерии сезонно - талого горизонта почвы тундры адаптированы к существованию в экстремальных местах обитания - холодных экосистемах тундры.

Ключевые слова: микробное сообщество, окислительный бактериальный фильтр, психрофильные водородные бактерии, заполярные тундры, метанотрофные бактерии, гетеротрофы, метилотрофы, парниковые газы.

ВВЕДЕНИЕ

Интерес к исследованию психрофильных микробных сообществ связан с географическими и климатическими условиями России. Большую часть ее территории занимают холодные места обитания. Территория вечной мерзлоты в России составляет около 11 млн км². Удельный вес зоны вечной мерзлоты, в которую входят в том числе тундры, относительно всей территории страны составляет 60–65%. Равнинные тундры, расположенные вдоль побережья морей Северного Ледовитого океана и на его островах, занимают относительно небольшую площадь – около 4 млн км², однако, более половины этой площади приходится на территорию России (Чернов Ю.И., 1980). Как любая экосистема, тундры оказывают существенное влияние на глобальный цикл углерода и связанные с ним биологические циклы азота и фосфора. Они принадлежат к экстремальным типам природных сред, характеризуются преобладанием низких температур в течение года, замедленной трансформацией и консервацией органического вещества почвы, мерзлотными явлениями, заболоченностью территории и низким содержанием солей почвенных растворов, определяющих слабую буферность среды обитания и ее подкисление за счет экзометаболитов растительного покрова до кислых значений pH. Такие экстремальные условия среды обитания предполагают наличие определенных специфических свойств у представителей микробного сообщества, обитающего в этой природной зоне. Вопросы функционирования микробного сообщества в тундрах представляют интерес не только с общебиологической точки зрения – существование жизни в экстремальных условиях, но и в свете конкретных проблем изменения климата, связанного с поступлением из этих экосистем в атмосферу в том числе одного из парниковых газов метана.

ПСИХРОФИЛЬНЫЕ БАКТЕРИИ ЦИКЛА МЕТАНА

Метан – второй по значимости парниковый газ, концентрация которого оставляет около 0.5% от CO₂. Интерес к изучению этого компонента атмосферы объясняется тем, что метан имеет высокую радиационную активность и темпы увеличения концентрации примерно в 2–4 раза выше, чем у CO₂ (IPCC, 2001; Etheridge, 1998). Увеличение скорости прироста атмосферного метана в высоких широтах Северного полушария зарегистрировано начиная с 2007 г. Возрастание концентрации метана в атмосфере связывается не столько с антропогенными сколько с природными источниками этого парникового газа (Заварзин, Васильева, 1999). Важнейшими природными источниками метана являются амфибиальные ландшафты континентов, которые занимают огромные пространства и особенно развиты в странах холодного и умеренного климата. Существует мнение, что 25% от общей эмиссии метана из природных источников выделяется почвами

тундры (Fung at al., 1991). Биогенный метан является результатом деятельности метанобразующих архей (Заварзин, 1979). Анаэробное метаногенное и аэробное метанотрофное сообщества образуют взаимосвязанную систему биологического круговорота метана, дисбаланс в работе которой и определяет эмиссию биогенного метана в атмосферу (Заварзин, 1995).

Для выяснения состава бактериального сообщества почвы зоны тундр, его связи с растительностью и распределение по почвенному профилю, установления видового разнообразия бактерий в зависимости от температуры и pH, а также определения закономерностей его функционирования было проведено комплексное исследование.

Эмиссию метана определяли прямыми измерениями потоков метана в атмосферу с использованием камерного метода в крупноерничковой подзоне зоны тундр вблизи станции Тальник в 20 км от г. Воркута (Берестовская и др., 2002, 2005). Измерения проводили в характерных для этого типа тундр экотопах (бугорковая тундра, осоково-сфагновое болото, мелкобугристый западинный комплекс) по профилю почвы, а также в разных типах почв (криозем грубогумусный глееватый суглинистый, глеезем торфянистый, криозем торфянистый глееватый среднесуглинистый). Выясняли наличие связи бактериального сообщества с отдельными представителями растительного покрова (*Sphagnum fuscum*, *Sphagnum* sp., *Polytrichum* sp., *Aulacomnium* sp., *Cetraria islandica*, *Cladonia rangiferina*).

Колебания среднесуточных температур за период наблюдений составляли (5–6) – 15 °С. Содержание минеральных солей в почвенных растворах колебалось в пределах 8–10 мг/л при (5–6) °С и 13–15 мг/л при 15 °С, что соответствовало ультрапресным условиям. При среднесуточной температуре 6 °С эмиссия метана из всех исследованных участков была незначительной. На кочках, склонах и в мочажинах при температурах почвы 2.6–6.5 °С и высоком уровне почвенных вод эмиссия составляла 0.05–0.08 мг $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \text{ ч})$. Максимальные значения эмиссии метана – 0.13–1.27 мг $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \text{ ч})$ были зарегистрированы при температуре почвы 8–10 °С на полностью затопленных участках тундры (Берестовская и др., 2005). Уменьшение уровня почвенной влаги приводило к уменьшению величин эмиссии метан в два раза, что было обусловлено активизацией метанооксиляющего аэробного сообщества бактериального фильтра в почвенных горизонтах в условиях хорошей аэрации.

Измерение радиоизотопным методом активностей образования и окисление метана *in situ* при 5 °С и 15 °С по профилю почвы показало, что скорость окисления CH_4 превосходила скорость его образования во всех исследованных горизонтах почвы на участках бугорковой тундры, мелкобугристого западинного комплекса (табл. 1). Доминирование метаногенеза наблюдалось только в осоково-сфагновом болоте при температуре 15 °С. Результаты по скоростям окисления свидетельствовали о том, что в почвенных горизонтах

Таблица 1. Скорости окисления и образования метана в почвенных горизонтах тундры при 15 и при 5 °С.

| Место/почвенный горизонт | Глубина горизонта, см | pH горизонта | T, °С горизонта | Окисление CH ₄ , мкл/(л.сут) | Образование CH ₄ , мкл/(л. сут) | Окисление CH ₄ , мкл/(л. сут) | Образование CH ₄ , мкл/(л.сут) |
|---------------------------------------|-----------------------|--------------|-----------------|---|--|--|---|
| Температура исследования, °С | | | | 15 | | 5 | |
| Бугорковая тундра | | | | | | | |
| Кочка | | | | | | | |
| Мох, лишайник | 0-1 | 3.71 | 12.5 | н/о | н/о | н/о | н/о |
| Оторфованный мохово-лишайниковый очес | 2.5-12.5 | 3.95 | 8.8 | 0.025 | н/о | 0.372 | н/о |
| Торф | 12.5-16 | 4.89 | 2.6 | 0.95 | 0.122(13.8)* | 0.118 | 0.001 |
| Глина и корни | 16-18 | 4.7 | 2.4 | 1.085 | 0.13(3.0)* | 0.116 | 0.001 |
| Мочажина | | | | | | | |
| Мох, лишайник | 0-0.5 | – | – | – | – | н/о | н/о |
| Оторфованный мохово-лишайниковый очес | 0.5-1.5 | – | – | – | – | 0.135 | н/о |
| Торф | 1.5-3 | 5.17 | 6.5 | – | – | 0.075 | 0.001 |
| Торф с глиной | 3-3.5 | – | – | – | – | 0.029 | 0.003 |
| Бурая глина и корни | 3.5-6.0 | 5.16 | 5.5 | – | – | 0.014 | 0.002 |
| Серая глина | Ниже 6.0 | 4.56 | 4.4 | – | – | н/о | н/о |
| Осоково-сфагновое болото | | | | | | | |
| Вода | | 5.0 | 11.0 | 1.360 | н/о | – | – |
| Вода с растениями мха | | 5.2 | 11.5 | – | – | 1.305 | н/о |
| Край болота | | | | | | | |
| Зеленая часть мха | | 4.5 | 11 | 0.139 | н/о | 0.360 | н/о |
| Моховый очес | | 5.1 | 10 | 0.233 | н/о | 0.567 | н/о |
| Оторфованный моховый очес | | 5.1 | 10 | 1.672 | 6.51 (1.3%)* | 1.193 | 0.012 |
| Торф | | – | – | 2.295 | 31.33(7.7%)* | – | – |
| Глина и корни | | 4.7 | | 4.159 | 53.54(0.1%)* | – | – |
| Кочка | | | | | | | |
| Зеленая часть мха | 0-2 | 4.2 | 14.1 | 0.002 | н/о | 0.238 | н/о |
| Моховый очес | 2-5 | 3.85 | 11.1 | 0.006 | н/о | 0.018 | н/о |
| Оторфованный моховый очес | 5-10 | 4.23 | 6.7 | 0.04 | н/о | 0.098 | 0.037 |
| Торф | 10-14 | | | 0.182 | 53.05(5.6)* | – | – |
| Глина и корни | 14-18 | 4.46 | 5.6 | 0.074 | 0.930 (0.1)* | 0.004 | 0.002 |
| Мочажина | | | | | | | |
| Зеленый мох | 0-3 | 4.79 | 10.7 | – | – | 0.006 | н/о |
| Моховый очес | 5-10 | 4.6 | 6.5 | 0.002 | н/о | 0.152 | н/о |
| Оторфованный моховый очес | 10-15 | | | 0.132 | 34.87(1.2%)* | – | – |
| Торф | 15-29 | | | 0.237 | 55.94(6.3%)* | – | – |

Мелкобугристый западинный комплекс

| Кочка | | | | | | | |
|------------------------------|-------|-----|------|---|---|-------|-------|
| Зеленый мох | 0-1 | 3.8 | 15.4 | – | – | 0.003 | н/о |
| Моховый очес | 1-13 | 3.5 | 13.0 | – | – | 0.004 | н/о |
| Оторфованный моховый очес | 13-18 | 3.5 | 10.5 | – | – | 0.1 | 0.002 |
| Торф | 18-20 | 3.9 | 2.2 | – | – | 0.028 | 0.018 |

Примечание. Знак “–” – не определяли; н/о – не обнаружено.

* В скобках указан вклад ацетокластического метаногенеза (%) в общую продукцию метана.

на разных участках тундры в условиях хорошей аэрации активно работал психрофильный метанооксиляющий бактериальный фильтр.

Зафиксирована высокая активность метанотрофных бактерий в болотной воде и объединённой пробе болотной воды и сфагнома – *Sphagnum fuscum*, *Sphagnum* sp., что объяснялось ассоциацией представителей этой физиологической группы с гиалиновыми клетками сфагнома (рис. 1) (Васильева и др., 1999).

Исследование потенциальной способности к окислению метана микробным сообществом почвенных образцов, отобранных из исследованных горизонтов, показало высокую активность метанооксиляющих бактерий в условиях *in vitro*. Потребление метана коррелировало с развитием микроорганизмов круглой, овальной и палочковидной форм с типичной морфологией метанотрофов, содержащих пакеты мембран. За окисление метана при разных температурах и рН отвечали разные представители метанотрофов, часть из которых были выделены в чистые культуры.

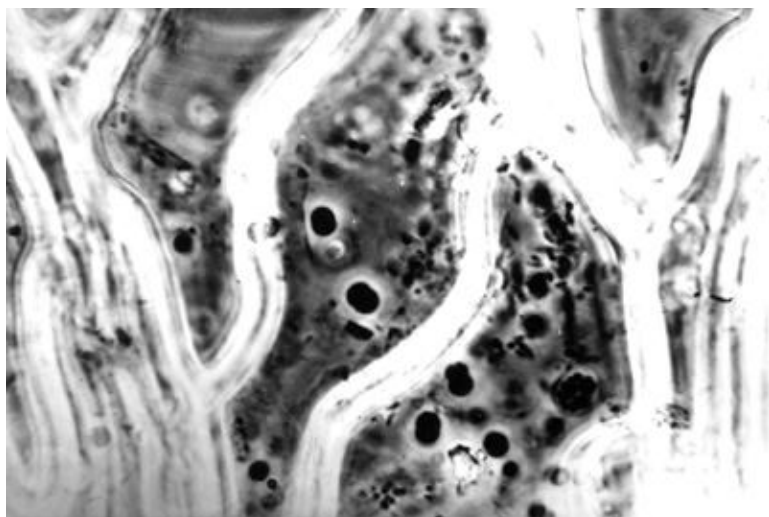


Рис. 1. Метанотрофы в гиалиновых клетках сфагнома; фазовый контраст, x1000.

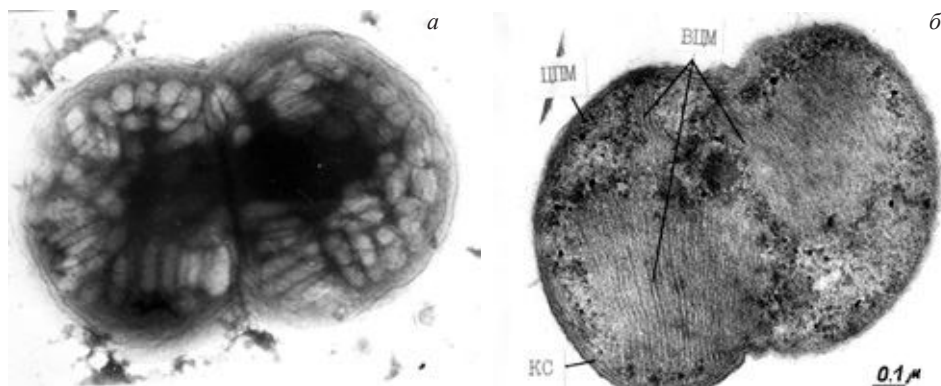


Рис. 2. Морфология клетки *Methylobacter psychrophilus*: *a* – клетка с газовыми везикулами, масштаб 10 мкм; *б* – ультратонкий срез клетки, масштаб 0.2 мкм.

Первым психрофильным представителем метанотрофного сообщества почвы тундры был *Methylobacter psychrophilus* штамм Z-0021 – граммотрицательный кокковидный организм (1–1.7 мкм) с внутриклеточными мембранами I морфотипа (рис. 2*a, б*).

Основным путем ассимиляции у психрофила был рибулозомонофосфатный цикл с ассимиляцией на уровне формальдегида. Штамм Z-0021 хорошо рос в диапазоне температур 3.5–10 °С. Минимальная температура, при которой наблюдался рост организма – 1 °С, максимальная температура роста 20 °С, при 22, 28 и 37 °С рост отсутствовал (Omelchenko et al., 1993). При температуре 6 °С штамм Z-0021 рос в узком диапазоне pH 5.9–7.6 с оптимумом в нейтральной области значений при pH 6.7. Штамм Z-0021 был облигатным метанотрофом и не использовал в качестве субстрата для роста другие органические соединения.

Психротолерантная метанотрофная бактерия *Methylocella tundra* также была выделена из сфагновых болот заполярной тундры Воркуты, Югорского полуострова и Чукотки (Dedysh et al., 2004). Наряду с метаном бактерия использовала метанол в качестве источника углерода и энергии. Морфологически организм представлял собой короткие изогнутые палочки с граммотрицательным строением клеточной стенки. Клетки не имели мембран типичных для метанотрофов I или II типа. Организм был хорошо адаптирован к росту в холодных, кислых условиях с низкой минерализацией среды. Оптимум температурного роста был при 15 °С с пределами 5–30 °С. Пределы pH роста 4.2–7.5 с оптимумом при pH 5.5–6.0. Присутствие NaCl в среде культивирования в количестве 0.8–1.2% на 80% ингибировало рост клеток, свидетельствуя об адаптации *Methylocella tundra* к пресным условиям местообитания.

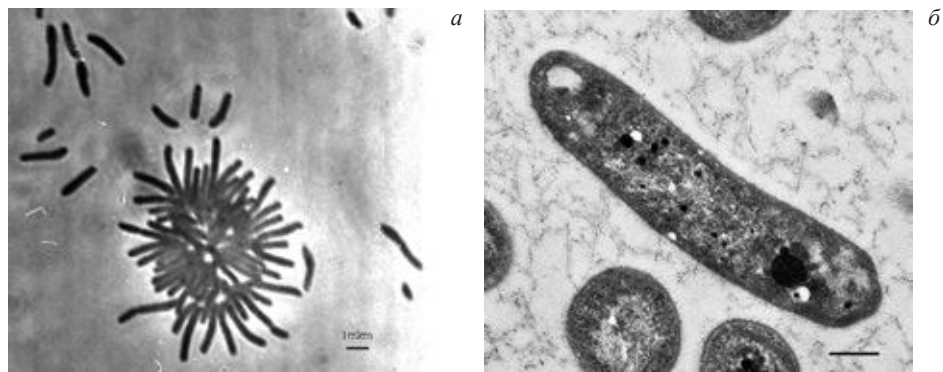


Рис. 3. Морфология клетки *Methylozula polaris*: *a* – розетки, фазовый контраст; *б* – ультратонкий срез клетки, масштаб 1 мкм.

ПСИХРОАКТИВНЫЕ МЕТИЛОТРОФНЫЕ БАКТЕРИИ

Неспецифичность метанмонооксигеназы (ММО) – фермента, окисляющего метан у метанотрофных представителей почвенного сообщества, приводит к образованию недоокисленных продуктов, которые потребляются метилотрофами. Метилотрофным представителем микробного сообщества является психротолерантная и умеренно ацидофильная бактерия *Methylozula polaris* (рис. 3) (Berestovskaya et al., 2012)

Наряду с метанолом в качестве субстрата для роста бактерия использовала широкий спектр органических субстратов, в числе которых моно-, ди-, трисахариды, триметиламины, полисахариды, сахароспирты, спирты, аминокислоты. Организм рос в пределах температур 5–30 °С с оптимумом при 20–25 °С. Интервал pH был в пределах значений 4.0–7.8 с оптимумом в кислой области при pH 5.5–6.0. Бактерия адаптирована к низкоминерализованным условиям местообитания и обладала узким интервалом устойчивости к NaCl. Организм рос при наличии этой соли в среде в концентрации от 0.1 до 0.5%. 1% NaCl полностью подавлял рост клеток *Methylozula polaris*.

ПСИХРОФИЛЬНЫЕ ВОДОРОДНЫЕ БАКТЕРИИ

В составе бактериального сообщества почвы ерниковой тундры у пос. Хальмер-Ю (100 км севернее Воркуты) в горизонте оторфованного мохового оочеса были найдены психрофильные водородные бактерии, которые осуществляют реакцию $2\text{H}_2 + \text{O}_2 = 2\text{H}_2\text{O}$ и формируют фильтр для улавливания газов первой фазы анаэробного разложения органических веществ (Заварзин и др., 1995).

Таблица 2. Средние удельные скорости роста психрофильных водородокисляющих бактерий, выращенных в атмосфере $H_2+CO_2+O_2$ ($\mu \cdot l(\Gamma^3)$).

| Температура, °С | <i>Arthrobacter Z-0036</i> | <i>Acidovorax Z-0064</i> |
|-----------------|----------------------------|--------------------------|
| 6 | 3.54 | 5.125 |
| 10 | 2.75 | 3.54 |
| 15 | 1.92 | 3.25 |

Среди выделенных бактерий был грамположительный организм – штамм Z-0036, отнесённый к роду *Arthrobacter* sp. Бактерия представляла собой короткие толстые неподвижные палочки, не росла при температуре выше 15 °С и была облигатно психрофильной водородной бактерией. Вторая психрофильная бактерия штамм Z-0064 – грамотрицательная подвижная палочка с одним полярным жгутиком, выделенная в чистую культуру, отнесена к роду *Acidovorax*. Она имела более широкий диапазон температурного роста до 20 °С с максимумом скорости роста при 6 °С. Удельные скорости роста выделенных организмов в атмосфере гремучего газа представлены в таблице 2.

По своим питательным потребностям оба организма в качестве субстратов использовали преимущественно летучие жирные кислоты – продукты водородной (кислотогенной) фазы брожения, которая проходит интенсивно в затопленных водой почвах тундры в короткий вегетационный период. Психрофильные водородные бактерии, использующие низкомолекулярные вещества, рассеиваемые из места их образования, в данном случае – из анаэробной зоны, являются типичными диссипотрофами (Васильева, Заварзин, 1995).

ПСИХРОТОЛЕРАНТНЫЕ ГЕТЕРОТРОФНЫЕ БАКТЕРИИ

В составе бактериального сообщества заполярной тундры обнаружены психротолерантные аэробные гетеротрофные представители диссипотрофов. К ним относятся простекобактерии родов *Caulobacter* и *Asticcacaulis* (Берестовская и др., 2006; Vasilyeva et al., 2006) (рис. 4).

Caulobacter sp. имел вибриоидную форму клеток размером 0.5–0.6 мкм на 1.3–1.8 мкм с полярным положением стебелька (рис. 4а). Организм был психротолерантным и рос в пределах температур 5–36 °С с оптимумом при 20 °С. Пределы pH роста были 4.5–7.0 с оптимумом развития клеток при умеренно кислых значениях pH – 6.0. Организм выдерживал высокие концентрации NaCl в среде – до 15 г/л. Использовал широкий спектр органических веществ: сахара, аминокислоты, соли летучих органических кислот, первичные спирты, в том числе метанол.

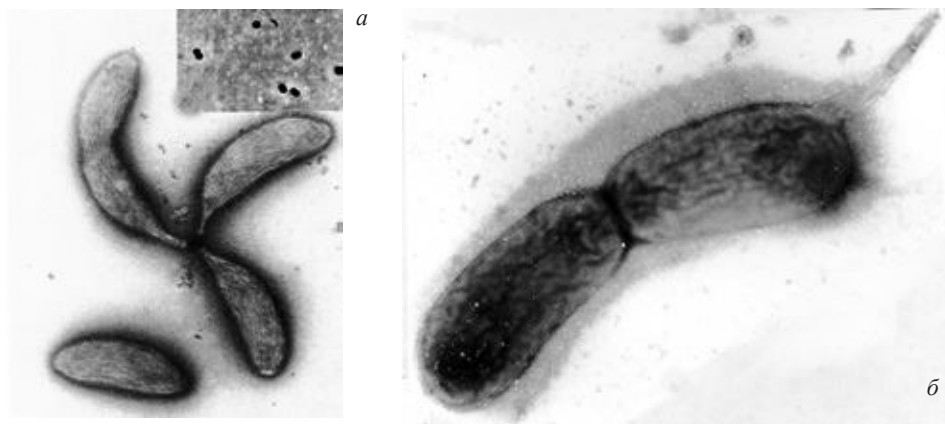


Рис. 4. Электронно-микроскопические фотографии диссипотрофных бактерий: *a* – *Caulobacter* sp., $\times 20000$; *б* – *Asticcacaulis benevestitus* sp.nov., $\times 38000$.

Asticcacaulis benevestitus – психротолерантная умеренно ацидофильная бактерия с ростом в пределах температур 4–28 °С и оптимумом при 15–20 °С (рис. 4б). Бактерия имела пределы pH роста 4.5–8.0 с оптимумом при pH 5.6–6.0. Клетки выдерживали содержание NaCl в среде в количестве 1–1.5%. Концентрация 2% NaCl полностью ингибировала рост микроорганизма. *A. benevestitus* использовал в качестве источников углерода и энергии широкий спектр органических субстратов, являясь типичным гетеротрофом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в сезоннотальных горизонтах почв заполярной тундры России, находящейся в зоне вечной мерзлоты, развивается многокомпонентное бактериальное сообщество, которое состоит из психрофильных и психротолерантных организмов разных физиологических групп. Среди них есть метанотрофные и водородные бактерии, которые контролируют эмиссию газов и летучих органических кислот, образующихся в результате анаэробного разложения органического вещества, в атмосферу. Метанотрофные бактерии получают субстрат в виде потока метана, не нуждаются в органических предшественниках и являются основными компонентами бактериального метанового фильтра. Метилотрофные бактерии и гетеротрофные представители микробного сообщества потребляют продукты, которые образуются в результате неполного окисления метана и разложения органического в почве. Все изученные представители бактериального сообщества почвы заполярной тундры адаптированы к существованию в холодных и кислых условиях заполярной тундры России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берестовская Ю.Ю., Васильева Л.В., Честных О.В., Заварзин Г.А.* 2002. Метанотрофы психрофильного микробного сообщества заполярной тундры России // Микробиология. Т. 71. № 4. С. 538–544.
- Берестовская Ю.Ю., Русанов И.И., Васильева Л.В., Пименов Н.В.* 2005. Процессы образования и окисления метана в почвах заполярной тундры России // Микробиология. Т. 74. № 2. С. 261–270.
- Берестовская Ю.Ю., Лысенко А.М., Турова Т.П., Васильева Л.В.* 2006. Психротолерантный *Caulobacter* из почвы заполярной тундры России // Микробиология. Т. 75. № 3. С. 377–382.
- Васильева Л.В., Заварзин Г.А.* 1995. Диссипотрофы в микробном сообществе // Микробиология. Т. 64. № 2. С. 262–267.
- Васильева Л.В., Берестовская Ю.Ю., Заварзин Г.А.* 1999. Психрофильные ацидофильные метанотрофы из сфагнеты зоны вечной мерзлоты // Докл. РАН. Т. 368. № 1. С. 125–128.
- Заварзин Г.А.* 1995. Психрофильный цикл Зенгена // Экологическая химия. Т. 4. С. 3.
- Заварзин Г.А., Васильева Л.В.* 1999. Цикл метана на территории России // Круговорот углерода на территории России. М.: Министерство науки и технологий Российской Федерации. С. 202–230.
- Заварзин Г.А., Савельева Н.Д., Омельченко М.В., Васильева Л.В.* 1995. Психрофильные водородные бактерии // Докл. РАН. Т. 342. № 2. С. 284–286.
- Микроорганизмы и состав атмосферы. 1979 // Роль микроорганизмов в круговороте газов в природе / Ред. Г.А. Заварзин. М.: Наука. С. 5–352.
- Чернов Ю.И.* 1980. Жизнь тундры. М.: Мысль. 236 с.
- Berestovskaya J.J., Kotsyurbenko O.R., Tourova T.P. et al.* 2012. *Methylorosula polaris* gen. nov., sp. nov., an aerobic, facultatively methylotrophic psychrotolerant bacterium from tundra wetland soil // Int. j. syst. evol. microbiol. V. 62. P. 638–646.
- Dedysh S.N., Berestovskaya J.J., Vasilyeva L.V. et al.* 2004. *Methylocella tundra* sp. nov., a novel methanotrophic bacterium from acidic tundra peatlands // Int. j. syst. evol. microbiol. V. 54. № 1. P. 151–156.
- Etheridge D.M., Steele L.P., Francey R.J., Langenfelds R.L.* 1998. Atmospheric methane between 1000 A.D. and present: evidence of anthropogenic emission and climatic variability // Geophys. res. V. 103. № 13. P. 15979–15993.
- Fung I., John J., Lerner J. et al.* 1991. Three-dimensional model synthesis of the global methane cycle // J. geophys. res. V. 96. P. 13033–13065.
- IPCC, 2001: Climate Change 2001: The Scientific Basis / Contrib. work. group I to the 3 Assessment rep. of the Intergovernmental panel on climate change. Cambridge Univ. press, Cambridge. UK and N-Y., USA. 881 p.
- Omelchenko M.V., Vasilyeva L.V., Zavarzin G.A.* 1993. Psychrophilic methanotroph from tundra soil // Curr. microbiol. V. 27. P. 255–259.

Vasilyeva L.V., Omelchenko M.V., Berestovskaya J.J. et al. 2006. Asticcacaulis benevestitus sp. nov., a psychrotolerant, dimorphic, prosthecate bacterium from tundra wetland soil // Int. j. syst. evol. microbiol. V. 56. № 9. P. 2083–2088.

Bacterial diversity of the soil of the polar tundra of Russia

J.J. Berestovskaya, N.V. Pimenov, L.V. Vasilyeva

The review summarizes the results of a study of the bacterial community of seasonally thawed soil horizons in the polar tundra of Russia. It has been shown that in the soils of this extremely cold habitat, representatives of different physiological groups of microorganisms develop, which take part in the global biological cycle of carbon. The role of microorganisms in the formation of volatile organic compounds, including gases (methane, hydrogen), is highlighted in the process of anaerobic decomposition of soil organic matter and their consumption by aerobic bacteria, which are a kind of bacterial filter along the path of volatile organic compounds into the atmosphere. It has been shown that at low temperatures in the soil of the polar tundra of Russia, the Zyongen cycle bacteria develop, which control the flow of methane, one of the greenhouse gases formed in the methanogenic stage of the anaerobic microbial community, into the atmosphere. The community also includes methylotrophic bacteria using oxidized and substituted methane derivatives as carbon and energy sources, which are a biofilter in the path of volatile C₁ - compounds to the atmosphere. Pure cultures of psychrophilic and psychoactive representatives of hydrogen, methanotrophic, methylotrophic, heterotrophic bacteria of the microbial community of tundra soil are described. It is shown that the microbial community is characterized by a large species diversity. In general, the bacteria of the seasonally thawed horizons of tundra soil are adapted to exist in extreme habitats - cold tundra ecosystems.

Key words: microbial community, oxidative bacterial filter, psychrophilic hydrogen bacteria, polar tundra, methanotrophic bacteria, heterotrophs, methylotrophs, greenhouse gases.

УДК 63.54.

МИКРОБНЫЕ СООБЩЕСТВА В ПОЧВООБРАЗОВАТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССАХ И ЗДОРОВЬЕ ПОЧВЫ

А.М. Семенов^{1,2}, Д.А. Джукич³

¹*Кафедра микробиологии биологического факультета МГУ
имени М.В. Ломоносова, Москва, amsetenov@list.ru*

²*Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии.
Московская обл., Одинцовский р-н, р.п. Большие Вязёмы*

³*Кафедра биологии, микробиологической биотехнологии и защиты
биопродуктов агрономического факультета в Чачку университета Крагуявцу
32000 Чачак, Цара Душана 34, Сербия, lekamg@kg.ac.rs*

Рассматриваются современные (на конец первой четверти XXI века) представления о микробном сообществе (МС), структуре и концепциях, отражающих и обобщающих прогресс в познания МС. Обсуждаются представления с точки зрения современных знаний о роли и функциях микробных сообществ в возникновении и поддержании того продукта, который традиционно называют довольно коротким и емким термином – почва, но который по своей сущности, является продуктом взаимодействий разных биологических сообществ и веществ, продукт, который бесконечно многозначен и разнопонятен и представляет собой экосистему, почвенную экосистему (ПЭ). Обосновывается необходимость развития новой концепции для познания этого продукта – здоровье почвы (ЗП), как интеграции современных знаний о МС и их функциях. Кратко приводятся методы определения параметров здоровья почвы.

Ключевые слова: микробное сообщество, концепции, почва, почвенная экосистема, здоровье почвы

ВВЕДЕНИЕ

В первой четверти XXI века в популяционной микробиологии, микробной экологии и в науках о почве, накопился экспериментальный и теоретический материал, который «призывает» специалистов к дальнейшему его осмыслению с поиском очевидных и скрытых взаимосвязей для синергизма дальнейшего познания природы. Это касается в первую очередь знаний о структуре микробного сообщества (МС). Обобщение прогресса в познании МС, их функционировании с осмыслением разрозненных фактов и отдаленных последствий в способностях МС, стимулировало познание роли МС и способностей в самой сложной наземной экосистеме – в почвенной экосистеме. Возникла новая категория в характеристике почвенной экосистемы (ПЭ) – здоровье почвы. При этом для дальнейшего познания ПЭ, проявляется потребность именно в фундаментальных по содержанию подходах, но простых и доступных при использовании. Все это требует от исследователя и потребителя динамичности, критичности и интегративности во времени.

Цель настоящего сообщения – обобщить накопившиеся успехи в познании структуры микробного сообщества, взаимовлияния достижений на другие области микробной экологии, таких как микробное сообщество почвенной экосистемы, возникновении новой категории в характеристике почвенной экосистемы (почвы) – здоровья.

1. Микробное сообщество; к возникновению представлений о МС

Изучение и познание свойств, способностей и особенностей микроорганизмов происходит только на уровне популяции микроорганизмов, т. е., с множеством одинаковых одноклеточных организмов, не видимых «невооруженным» глазом и только ультраструктура индивидуальной клетки, познается на индивидуальном организме. В природе микроорганизмы обитают в виде множества разных популяций. Вполне логично ожидать воздействий одних популяций на другие и взаимодействий популяций, выражающихся в разнообразных процессах, заметных и не заметных. Уже даны терминологические обозначения таких взаимодействий, как-то конкуренция, антагонизм, нейтрализм, кооперация, синергизм, синтрофия и др. Вполне логично ожидать, что популяции претерпевают изменения в их количествах и/или качестве, во времени и пространстве. Чтобы отразить такое множество существования разных популяций, в каком-то месте и в какой-то временной период, используется термин – сообщество. Сообщество, как термин, отражает в своем содержании и «множественность множества» сообществ. По-видимому, именно это и способствовало закреплению этого термина в биологической науке. И так, какое-то множество разных видов одноклеточных организмов – популяций, не видимых невооруженным глазом уже можно назвать как микробное сообщество.

Представление о микробном сообществе (МС), является ключевым для экологии микроорганизмов. В зависимости от того, что вкладывается в понятие МС и как представляется структура МС, избираются стратегия и тактика соответствующих исследований и конечно применения знаний. Термин микробное сообщество, имеет синонимы, отражающие стремления познания содержательно сути. Среди них ассоциация, консорциум, микробиота и даже микробный комплекс (Звягинцев, 1987; Звягинцев и др., 1999; Добровольская, 2002; Котелевцев, 2019). Есть другие, наверное, исторически ранее предложенные термины, возникшие для обозначения и отражения множественности разных популяций, сосуществующих в мире живых существ. Например, в термине консорции (консорциум), просматривается понятие социума, что отражает социальную сферу именно человеческого общества. Чтобы отделить социальное общество от просто живых сообществ - живой материи, появился термин - ценоз и его дополнения и конкретизации, как фитоценоз, микробоценоз, биоценоз, биогеоценоз и др.

1.1. Определение содержания МС и характеристики МС

В дальнейшем будем использовать термин сообщество, как наиболее однозначное и приятное международным научным сообществом. Развитие представлений о том, что есть микробное сообщество, какова может быть структура сообщества и сообществ – трофическая, функциональная, пространственная, таксономическая и др., продвигалось вместе с достижениями в методах исследований и познания в первую очередь, трофического биоразнообразия микроорганизмов. Для познания МС применяется, по существу, весь арсенал биологических и физико-химических методов. Так как задача настоящего сообщения, ограничивается микробным сообществом, а конкретней – бактериальным и микромицетным, остановится на следующем определении МС. «Микробное сообщество следует представлять как “некую совокупность таксономически разных, но функционально взаимодействующих популяций микроорганизмов, существующих некоторое время в соответствующем месте”. Компоненты МС могут быть как сильно взаимосвязанными между собой, в том числе и физически, а МС может быть высокоспециализированным, так и слабо взаимосвязанными, а МС – низко специализированным» (Семенов, 2005, 2010, 2011; Semenov, 1991). С какой целью нужно иметь представления о структуре МС, тем более для каждого конкретного СМ и в каждом интересующем исследователя или практика экотопе (хотя это конечно, не достижимо)? Потому что, чем более объективна и точнее используемая концепция структуры МС, тем выше ее объяснительные и прогностические свойства (функции!), тем вероятнее принятие правильного решения в экологической и промышленной биотехнологии. Отметим, приведенное определение МС подразумевает, что МС может изменяться во времени и пространстве, т. е., оно динамич-

но. Наряду с динамичностью значимо знание функционального состава, разнообразия компонентов и их количеств в МС. Таксономический состав по значимости – третьестепенен, так как на макроуровне доминантой оказывается процесс. Это подтверждает очень значимый комплекс методов в исследовании экологии микроорганизмов – биогеохимические методы. В этих методах, о микроорганизмах (сообществах!), осуществляющих какие-то процессы, судят по продуктам процесса, определяемым физико-химическими методами, заметными на макроуровне. Пример: осязаемый запах сероводорода указывает, что где-то интенсивно протекает процесс сульфат редукции.

1.2. Эволюция представлений о структуре МС и структура микробного сообщества при трофическом группировании

В самом конце XX и текущей четверти XXI века, в связи, по существу, с абсолютным доминированием молекулярно-биологических методов в идентификации микроорганизмов внимание к познанию ключевой, т. е., трофической структуры микробных сообществ, обитающих в геохимически «умеренных» эконивах снизилось. Сохраняется интерес к исследованию трофических взаимодействий в анаэробных МС, особенно в нишах антропогенного происхождения (Заварзин, Бонч-Осмоловская, 1981; Ножевникова, 1987, 1991; Заварзин, 1990а; Zumstein et al., 2000; Hofman-Bang et al., 2003), а среди природных – к экстремальным (Заварзин и др., 1993, 1999; Заварзин, 2004). При этом в настоящее время вместо физиолого-биохимических аспектов МС исследуют таксономическую сторону МС, его молекулярно-биологический состав компонентов (Kirk et al., 2004; Hug, 2018). Однако для познания МС, для управления ими, необходимы знания о количестве, функциях и активности организмов, а не только об электрофоретических полосах ДНК с дальнейшими богатыми выводами о потенциальных возможностях МС и бедными актуальными результатами. Для успешного и глубокого познания МС, для использования МС, необходимо знать в первую очередь физиологический состав МС, а потом, конечно и таксономический (молекулярно-биологический) (Hug, 2018).

В познании МС формально можно отметить несколько периодов. Среди них период осознания количественной многочисленности микроорганизмов. Период познания многообразия функциональных способностей, эволюционной гибкости, что выразилось во фразе Бейеринка «все есть везде, природа отбирает». Этому способствовал прогресс в физико-химических методах исследований (микроскопия, хроматография, электрохимия, электрофорез и др.). Осознание факта, что микроорганизмы можно обнаружить не только в богатых органическим веществом средах, в первую очередь природных, но и в экотопах и эконивах очень бедных, и даже сугубо неорганических средах.

Понять и раскрыть бесконечную глубину содержания МС помогают «модели» структуры МС. Не погружаясь в хронологию развития представлений о структуре микробных сообществ, приведем лишь наиболее исторически известные примеры представлений структуре микробного сообщества через трофическое группирование (Таблица).

Каждый организм имеет свои границы существования, а свойства и особенности организма отражаются в конкретных физиологических характеристиках и константах. Так как в дальнейшем придется оперировать такими понятиями как олиготрофные (ОБ) и копиотрофные микроорганизмы, бактерии (КБ), то представляется уместным напомнить определения этим группировкам (Semenov, 1991). ОБ – это организмы, которые эволюционно адаптировались к существованию в местообитаниях, характеризующихся низкими концентрациями доступного органического субстрата и низкими потоками энергии. Они обладают высокоэффективными системами поглощения органических и неорганических веществ, ко-

Таблица. Примеры трофических группирований в структуре микробного сообщества (Семенов, 2005).

| Группы | Дифференцирующие признаки | Автор концепции |
|--|---|----------------------------|
| Две группы: автохтонная и зимогенная | Скорость роста и структура субстрата | Виноградский, 1952 |
| 14 групп, включая гидролитиков и микрофлору рассеяния (диссипатрофы) | Скорость роста, способность продуцировать экзогидролазы, тип и концентрация субстрата | Заварзин, 1970; 1976; 1995 |
| Гетеротрофы разделены на копиотрофов и олиготрофов | Концентрация, тип субстрата и кинетика роста | Poindexter, 1981 |
| 4 группы: автохтонная, зимогенная, олиготрофная и литотрофная | Скорость роста, тип и концентрация субстрата | Мишустин, 1982 |
| r-K континуум | Скорость роста и концентрация субстрата | Gerson, Chet, 1981 |
| 3 группы: олиготрофы, стеногетеротрофы и эвригетеротрофы | Концентрация субстрата | Horowitz et al., 1983 |
| 3 группы: копиотрофы, гидролитики и олиготрофы | Тип и концентрация субстрата, способность продуцировать гидролазы | Гузов, Иванов, 1986 |
| «Автохтоны» разделены на 3 группы: гидролитиков, «пациентов» и олиготрофов | Способность продуцировать экзоферменты, структура субстрата и скорость роста | Gordienko, 1990 |

личества которых в таких нишах могут характеризоваться нано- и даже пико-молярными концентрациями. Вместе с тем, олиготрофы, в пределах, характерных для каждого конкретного организма, могут развиваться и в достаточно богатых органическими веществами средах, природных или лабораторных. Однако только крайне бедные, но качественно полноценные среды приемлемы для выделения и характеристики олиготрофов, так как только в таких условиях могут проявиться конкурентные преимущества олиготрофов (Семенов, 2005; Semenov, 1991). Копиотрофные бактерии обладают противоположными характеристиками и для них принимается определение, данное J. Poindexter (1981) (цит. по Semenov, 1991).

Сравнительный анализ некоторых кинетических характеристик роста КБ и ОБ, таких как сродство к субстрату транспортных систем микроорганизмов (K_s – для кинетики роста и K_m – для кинетики транспорта субстратов), величины энергии поддержания – m и выраженное наличие или отсутствие «узких (регулирующих) мест» в метаболизме микроорганизма, позволяет провести трофическое (физиологическое) группирование микроорганизмов. «Узкое место», лимитирующий участок в метаболизме у олиготрофов выполняет, по-видимому, дыхательная цепь (Semenov, 1991).

Использование кинетических характеристик роста для разграничения ОБ и КБ с учетом концентрации и типов потребляемых субстратов, привел к заключению, что все многообразие гетеротрофных микроорганизмов можно представить в виде некоего континуума. В нем на одном «конце» группируются микроорганизмы с экстремально высокими характеристиками, а на другом – с низкими.

Давно известно, что доминирующее большинство микроорганизмов (majority) имеет умеренные и близкие друг другу характеристики (Стейниер и др., 1979, Заварзин, 1990б; Hug, 2018). Подразделение всего многообразия микроорганизмов на копиотрофов и олиготрофов не отражает все естество микробного мира, и даже принятие во внимание представлений о $r - K$ континууме не решает проблему. Решение проблемы жесткой категоричности структурного деления, предлагается схемой МС, основанной на представлениях о «норме реакции». Из общей генетики известно, что «норма реакции» отражает морфофизиологическую изменчивость организма при неизменном генотипе. В предлагаемой схеме микроорганизмы подразделяются на три неравные группы, а МС представляется векторной, симметрично – асимметричной структурой, отражающей континуум форм, популяций и сообществ (рис. 1) (Semenov, 1991). Две крайние группы представлены организмами с «узкой нормой реакции» в отношении концентрации и типа используемых субстратов, с одной стороны, и пределов варьирования физиологических характеристик (K_m , m и $V_{\text{дых}}$), с другой. Эти группировки соответствуют по своим свойствам истинным копиотрофам и истинным олиготрофам. Третья группировка с «широкой нормой

Настоящая динамическая концепция не отвергает предыдущие представления (Таблица), а включает или развивает их. Предлагаемая концепция трофической структуры МС обладает объяснительными и прогностическими свойствами.

Концепция объясняет, например, почему на очень богатых или на очень бедных органических средах, вырастает меньше микроорганизмов, чем на «разбавленных». Потому, что на разбавленных средах растут, как микроорганизмы с «широкой нормой реакции», так и часть микроорганизмов с «узкой нормой». Концепция объясняет, почему нередко бактерии, выделенные как олиготрофные, таксономически оказывается в типично «копиотрофных» таксонах, например *Pseudomonas*, *Spirillum* и даже *Escherichia* и *Bacillus* (Fry, 1990). Именно в этих родах сосредоточены бактерии с «широкой нормой реакции». Из предложенной схемы структуры МС следует, что количество истинных олиготрофов, так и копиотрофов не велико (minogity), а основная масса микроорганизмов представлена организмами с умеренными характеристиками. Промышленно важные микроорганизмы следует искать, в первую очередь, среди микроорганизмов с «широкой нормой реакции», а микроорганизмы с «узкой нормой реакции» будут превалировать в эконишах с экстремальными характеристиками.

Предложенная модель МС была «разработана» на свойствах и характеристиках гетеротрофных организмов (хемо-органогетеротрофов). Возникает вопрос о месте в этой модели МС автотрофных микроорганизмов, существование, которых индифферентно к концентрации органического углерода, а концентрация того источника углерода (CO_2), который их нужен, ими не контролируема. Однако в предложенной симметрично-асимметричной структуре достаточно реалистично можно определить «место» для существования такого компонента МС или даже в целом автотрофного (хемо-лито-автотрофного) сообщества. Для этого нужно вспомнить, что автотрофные местообитания по содержанию $C_{орг.}$ – это олиготрофные местообитания или даже экстремально олиготрофные, часть автотрофов способны к миксотрофии, а конкуренция и отбор среди автотрофов также реалистичны, как и среди гетеротрофов.

1.3. Обобщающие положения в познании МС; законы и концепции в МС

К настоящему времени накопились такие обобщающие положения в познании функций и свойств МС, которые по их значимости следует назвать законами, но в текущий временной период для большинства используют термин «концепции». Концепции в биологии, в микробиологии, микробной экологии выполняют такую же роль и значимость, как в социальном обществе юридические законы. Чем точнее, конкретнее законы (концепции) и чем потребитель аккуратнее им следует, тем потребитель более «застрахован» от неудач биотехнологической экологии. Чем точнее предлагаемая структура МС, тем глубже ее предсказательные свойства (функции),

что и есть фундаментальная цель познания сообществ.

Рассмотрим уже известные и признанные законы и концепции безотносительно времени их появления, соподчиненности и только те, которые относятся к МС, так как, например, концепция вида принадлежит не только микробной экологии. Отметим, что конечно, первой концепцией является основной объект настоящего сообщения – концепция микробного сообщества (Заварзин, 1970; Semenov, 1991).

Наиболее известными и значимыми биологическими законами и концепциями являются следующие: (1) способность к экспоненциальному росту всяких популяций (и сообществ); (2) самоограничения (лимитирование или ингибирование) их роста; (3) волнообразность динамики существования популяций (как последствия лимитирования или ингибирования). Эти три закона объективны для всех живых организмов и конечно для микроорганизмов. Турчин (2002) реалистично сравнил их значимость с первыми тремя законами динамики из общей физики. Повидимому, эти три закона следовало бы усилить «наблюдением» об ограниченности адаптационной способности организма пределами «нормы реакции» этого организма к условиям окружающей среды.

Входит в признание концепция о том, что МС является не только основной функциональной, но и эволюционирующей единицей экосистем (Заварзин, 1990а), а эволюция развития микроорганизмов происходит в сообществе и через сообщество. Концепция эволюционирования микроорганизмов в сообществе и через сообщество вместе с «концепцией симбиоза» и сукцессии ориентирует теоретика и практика на системный подход в достижении результата. Использование устойчивых микробных сообществ – путь к управлению природными микробиологическими процессами.

Концепция зависимости и значимости процесса в экосистеме от численности и активности микроорганизмов, его осуществляющих (только тот процесс значим и заметен, если организмов, его осуществляющих, много и они активны (Заварзин, 1989)), обладает глубочайшим смыслом. Эта концепция перекликается с философским законом перехода количественных изменений в качественные. Обнаружение нескольких клеток какого-то сапротрофного микроорганизма в каком-то местообитании не означает важности процесса, потенциально значимого при осуществлении его множеством таких микроорганизмов. Активно эксплуатируемый в литературе феномен, называемый “quorum sensing”, всего лишь проявление выше сформулированной концепцией.

Всеобщая концепция – концепция пищевой цепи и «пищевая пирамида». Как дополнение этой концепции – концепция «взаимоотношений» крупных и мелких организмов. Суть ее в том, что более крупные организмы эксплуатируют и даже прямо поедают более мелких, а совсем мелкие часто паразитируют на крупных. Эта концепция верна, по-видимому,

не только в микробной экологии, но и в общей экологии, для биологии в целом. Расширением этой концепции, наверное, является концепция «симбиоза» – все организмы сосуществуют друг с другом.

Следующий, конечно, закон, который тесно связан с предыдущими и продолжает их – закон сукцессии. Согласно ему, если нарушения или изменения среде столь велики, то сосуществование нарушается (разрушается) и происходит замещение (смена) одних организмов (видов) другими, что называется сукцессией. В практике это нередко проявляется в очистных сооружениях или других технологических процессах, основанных на использовании природных, а тем более искусственно созданных МС.

Помимо таких общеэкологических концепций, известен ряд более специфических концепций, можно сказать, почвенно-микробиологических. Часть из них, по-видимому, впервые была обсуждена Д.Г. Звягинцевым (Звягинцев, 1987; Звягинцев и др., 1999). Концепция микробного пула и избыточности этого пула в почве по сравнению с доступностью питательного ресурса. Суть ее – жизнеспособная часть микробной биоты «превосходит» массу доступных питательных веществ и, следовательно, большая часть микроорганизмов в почве не обеспечена питанием и находится в состоянии голодания, и, следовательно, физиологического переживания (*dormant state, anabiotic state and even viable – noncultivable*). Значимость этой концепции особенно нужно учитывать при интродукции микроорганизмов в природную экосистему с какими-либо прагматическими целями.

Концепция функциональной взаимозаменяемости, функционального параллелизма среди микроорганизмов или функционального дублирования. Известно, что одну и ту же функцию, например, разложение целлюлозы, могут выполнять бактерии, актиномицеты и грибы, т. е., прокариоты и эукариоты. Параллелизм функций и дублирование функций многообразен и имеет место не только в таких глобальных процессах, как целлюлололиз, брожение или окисление веществ, но и локальных. Подавление, а тем более полное удаление какой-то одной функциональной группы, вызывает увеличение численности и активности функционального дублера, нередко совсем нежелательного.

Концепция микроразнообразия почвы как среды обитания микроорганизмов наряду с концепцией избыточности микробного пула в почве напоминает о том, что, например, интродуцент будет жизнеспособен, если будет находиться, с одной стороны в микроразнообразии, а с другой, субстрат должен быть доставлен также в микроразнообразии.

Концепция г – К – континуума в микробной экологии - это отражение непрерывности и дискретности свойств и разнообразия организмов. Концепция олиготрофии, объясняет важность и смысл возникновения и существования олиготрофных экосистем, как механизма создания и поддержания здоровых экосистем (конечно и почв).

Концепция регуляции активности природного МС констатирует, что изменение активности МС в природе происходит не столько за счет изменения активности доминирующих компонентов МС, сколько за счет смены состава сообщества – через сукцессию (Семенов, 2005).

Концепция «нарушающих воздействий и волнообразного развития микробных популяций (МП) и МС» является продолжением и развитием закона (третьего!) общей экологии о волнообразной динамике популяций. Однако если в общей экологии причиной волнообразной динамики традиционно называют взаимоотношения хищника и жертвы, то в экологии микроорганизмов – это взаимодействие субстрата и потребителя, следствием чего является чередование фаз роста и отмирания МП и МС. Роль хищничества (выедания) в волнообразном развитии МП и МС – третичная. Движущими силами волнообразной динамики МП и МС, является постоянно возникающие в природе нарушающие воздействия, внутренние и внешние. Волнообразная динамика МП и МС протекает и во времени и в пространстве. Концепция нарушающего воздействия и волнообразной динамики МС явилась основой для разработки способа определения параметра здоровья почвы, компостов и других твердых субстратов (Семенов, 2005; Van Bruggen, Semenov et al., 2006; Семенов, Ван Бругген и др., 2009, 2011б).

С концепцией нарушающего воздействия и волнообразного развития МП и МС связана концепция круговорота микроорганизмов или микробного цикла (Семенов, 2005, Semenov et al., 2010). Круговорот микроорганизмов или микробный цикл представляет собой процесс постоянных перемещений (переходов) отдельных клеток, МП и МС через основные природные среды, такие как почва или вода, растения, животные, экскременты и/или экскреты животных и растений и снова почва или вода. Концепция микробного цикла дополняет представления о структуре МС, отражая гибкость МС, сукцессию, способность к адаптации, отбор наиболее приспособленных, связывает нарушающие воздействия и волнообразное развитие МП и МС. Микробный цикл, как перемещения МП и МС вдоль пищевой цепи с образованием цикла и «сети», является одним из природных источников и перманентно действующих механизмов нарушающих воздействий на МС. Практический аспект концепции микробного цикла – это обоснование необходимости пересмотра традиционных эпидемиологических представлений о резервуарах, источниках, средах обитания и переносчиках возбудителей инфекций.

Таким образом, динамичная, векторная, симметрично-асимметричная структура МС с трофической основой, отражающая континуум форм, популяций, сообществ с комплексом законов и концепций, создает объективный базис для понимания и использования механизмов функционирования МС, как в природных, так и антропогенных эконивах. Такие

знания о МС, позволяют осмысленно ожидать результатов не только от планируемых процессов, но и прогнозировать риски от непредсказуемых явлений.

2. Почвенная экосистема

Почву исследуют разные науки, с разных сторон, часто одними и теми же или сходными методами, при этом для достижения разных целей и задач. Поэтому возникли различные определения объекта, традиционно именуемого почвой. При определении термина почва все еще превалирует эволюционно-филогенезисный подход, оперирующий преимущественно физико-химическими понятиями и глобальными масштабами. Современные знания обязывают рассматривать то, что именуется почвой, как многофазную экосистему с ее биоразнообразием, глобально значимыми и уже ощущаемыми антропогенными воздействиями (Semenov, Semenova, 2018). Отметим, что до сих пор нет четкого, безупречного определения, что есть почва.

2.1. К проблеме почвообразования и почвообразования

При научном обсуждении почвообразовательного процесса ссылаются на описания, разработанные В.В. Докучаевым, П.А. Костычевым, В.И. Вернадским, Т.В. Аристовской, В.А. Ковдой, Г.В. Добровольским и другими. При этом констатируют значимость процессов выветривания материнских пород планеты, упоминается процесс заселения поверхностей кристаллических пород планеты хемолитоавтотрофными (анаэробными?) бактериями. «Говорят о микроорганизмах, которые воздействовали на скальные породы, разрушая их химически и физически, преобразовывая их в органоминеральный субстрат пригодный для поселения высшей растительности и сопутствующей фауны, что приводило к образованию первоначальных примитивных почв» (Добровольский и др., 2011, с. 7–15). В таких реконструкциях, конечно, не может быть существенных деталей процессов, тех деталей, на которые еще нет ответов. Из-за этого такие реконструкции остаются довольно фантастическими. Например, жизнь на планете Земля, как предполагается, зародилась около 3.8 млрд лет назад. Жизнь – это саморазвивающаяся циклическая система («вечный двигатель»), но в которой обязательно присутствует и смерть. Следовательно, можно говорить и о накоплении мертвого органического вещества. По крайней мере, часть такого вещества за относительно короткий временной период силу самогидролиза и внешних воздействий должна превратиться в то вещество, которое составляет, по крайней мере, часть такого же органического вещества в современных почвах. Однако отметим, что четкого и однозначного определения, что есть почва, еще не дается.

В официальном издании «ГОСТ 27593-88 Почвы. Термины и определения» (2008) (URL <http://docs.cntd.ru/document/1200007341>), дано такое определение почвы: почва – «самостоятельное естественноисторическое

органоминеральное природное тело, возникшее на поверхности земли в результате длительного воздействия биотических, абиотических и антропогенных факторов, состоящее из твердых минеральных и органических частиц, воды и воздуха и имеющее специфические генетико-морфологические признаки, свойства, создающие для роста и развития растений соответствующие условия». Даже поверхностный анализ этого определения выявляет наличие значительных противоречий в определении. Конечно, почва как система – экосистема, возникла на миллиарды лет раньше, чем появились антропогенные факторы, т. е., человеческие факторы (возникновение человека (*Homo sapiens*?) – максимум 2 млн лет). В определении употребляется термин «тело», создающее для роста и развития растений условия... Получается, что сначала появилось «тело», которое создало для роста и развития растений условия. Кто создал органическую часть этого «тела»? Конечно, реконструкция событий о возникновении почвы с миллиардами лет давности должна порождать много вопросов.

В предыдущей главе было рассмотрено микробное сообщество с проведением основной, интегрирующей характеристики в структуры МС – трофики. Трофика – это питание, потребление. Бактерии (прокариоты) и грибы (эвкариоты), микромицеты, они осмотрофы. Только начиная с некоторых простейших, одноклеточных, появляется голозойное питание. Для осмотрофного питания полимерное вещество твердое или жидкое должно быть претерпеть гидролиз (деструкцию). Микроорганизмы, обладающие гидролитическими способностями (гидролитическими ферментами, экзоферментами) стали называть гидролитами. Не все микроорганизмы, особенно среди бактерий обладают гидролитическими способностями, даже наоборот, меньшинство. Среди грибов обладает гидролитическими способностями, по-видимому, большинство.

При массовом и, за короткий промежуток времени, отмирании бактериальной массы в соответствующих условиях будет оставаться не гидролизуемое, неисчезающее бесследно органическое вещество. Современные знания обосновывают мнение, что на планете Земля нет веществ, не подверженных воздействию гидролизно-синтетической активности микроорганизмов, но глубина и скорость проявления этого воздействия очень различаются. Однако, даже с возникновением у микроорганизмов способности к гидролизу органических полимеров среди мертвой органики (а потом и живой, а процесс назвали патогенезом) все равно процессы синтеза (созидания) остаются преобладающими и некоторые, особенно гетерополимеры (лигнин, кератин, хитин, воска, а особенно керогены) до сих пор остаются трудно разлагаемыми. Как следствие, происходит накопление органического вещества и образованием того вещества, которое называется гумусом (Семенов, Когут, 2015). В науке связанной с исследованием почвы в мире ежегодно публикуются много тысяч статей, издается мно-

го книг, однако цель настоящего обзора не обозреть все это множество, а кратко, отразить с точки зрения современных знаний в первую очередь микробиологических, представления о почвенной экосистеме (почве).

2.2. Современное определение почвы

Современное понимание и, следовательно, определение почвы должно акцентироваться на ее биологическом происхождении и биодинамической сути понятия почва. Только при таком понимании почвы будет понятна и правомерна такая характеристика, как здоровье почвы. Предлагается рассматривать почву с «холистической позиции», как продукт длительной взаимной ассимиляционно-диссимиляционной жизнедеятельности микроорганизмов и растений в доминирующем минерально-органическом веществе. Современная ПЭ (почва) – это органоминеральный природный продукт, созданный и поддерживаемый в соответствии с локальным климатическим режимом непрерывными микробно-растительными взаимодействиями в изначально количественно доминирующем неорганическом веществе. Продукт включает биоту, ее остатки и метаболиты, биофильные элементы. В этом продукте происходят биологические и физико-химические процессы – биогеохимические циклы элементов и циклы микроорганизмов. Продукт обладает значительными буферными свойствами в отношении разнообразных стрессоров, обеспечивает питательными веществами растения и различную почвенную биоту, является источником и стоком биоразнообразия. Именно биологическая составляющая ПЭ выполняет функции образования и поддержания среды – продукционные, сохранения и поддержания в активном состоянии разнообразие биоты. Именно поэтому к нормально, т. е. устойчиво и автономно функционирующей ПЭ, правомерны и применимы такие биолого-экологические характеристики как здоровье почвы и, может быть и патология почвы. Среди множества характеристик способностей биологического компонента почвы следует особенно подчеркнуть его самовоспроизводимость, само обеспечение и динамичность (Семенов, Семенова, 2018).

Выше было отмечено, что микробное сообщество как активная составляющая часть почвы, с одной стороны, способно гидролизовать до самых простых ингредиентов часть органических полимеров, с другой – подвергать их трансформациям, тем самым переводя их в более труднодоступную для ассимиляции или в более инертную форму, что ведет к образованию и накоплению органического компонента ПЭ. Вполне очевидно, что высшие организмы без микроорганизмов смогут просуществовать на планете лишь эволюционно короткий временной период, в то время как микроорганизмы, в особенности прокариоты, способны неопределенно долго обходиться без высших организмов. Таким образом, почво-возникновение, почвообразование, -накопления и –поддержания – это непрерывный, динамический, но не равномерный, разнонаправленный биологический (жиз-

не-сопровождаемый) процесс, в отсутствие которого возникновение того продукта, которым является почва не возможно. Подтверждением этого является наличие грунта, а не почва на соседних планетах, на которых нет жизни (O'Neill et al., 1986; Barrios, 2007; Semenov, Semenova, 2018).

3. Здоровье почвенной экосистемы (почвы) – новая характеристика почвенной

Появление новой категории и характеристики почвенной экосистемы – здоровья почвы – это реакция научного и социального сообщества на изменение состояние экосферы и качества, в первую очередь, растительной продукции, опосредованно и качества животноводческой продукции. Научное сообщество не удовлетворяли традиционные почвенные характеристики, такие как качество почвы, плодородие и т. д. Ситуация особенно обострилась при переходе землепользователей к органическому земледелию, где биологические характеристики и параметры оценки ПЭ заняли определяющее место по отношению к традиционным физико-химическим категориям. Возникла необходимость ведения новой категории – здоровье почвы (Doran et al., 1996; Van Bruggen, Semenov, 2000). В относительно короткий исторический период сформировались цели и задачи, необходимые для решения этой научно-прикладной проблемы, были предложены методы для первичной характеристики состояния ЗП виде параметров (Семенов и др., 2011а, 2011б). Так как первые определения ЗП не отличались от определений качества почвы, нами было предложено всеобъемлющее определение здоровья почвы (Семенов и др., 2011б; Семенов, Соколов, 2016; Semenov, Semenova, 2018).

Итак, «здоровье почвы – это биологическая категория, отражающая состояние динамики активности биотического компонента в органоминеральном комплексе почвы; эта биологическая категория характеризуется адекватной, соответствующей природно-климатической зоне активностью биотических процессов (синтеза и гидролиза), их устойчивостью к нарушающим воздействиям (биотическим и абиотическим стрессорам), «замкнутостью (самообеспечение)» циклов биофильных элементов и циклов микроорганизмов. Здоровая почва агроценозов характеризуется еще и соответствием своего качества нормативным показателям и адекватным (для природно-климатической зоны) плодородием» (Семенов и др., 2011б; Semenov, Semenova, 2018). Такое определение здоровья почвы, применимое к любой почве (исключая аномальную), не противоречит содержательной сути традиционных характеристик, интегрируя их содержание, поскольку показатели динамики активности биотического компонента взаимосвязаны и с физико-химическими показателями почвы, и с актуальным почвенным плодородием.

3.1. Здоровье почвенной экосистемы и методы определения параметров

Преодолеть затруднения в проблеме разработки методов определения здоровья почвы, помогла ранее сформулированная нами концепция «о нарушающих воздействиях (НВ) и волнообразной динамики развития МП и МС» (Семенов и др., 2011а, б). После получения волнообразной динамики МС, можно рассчитать количественный параметр. Для этого, сравнивают значения ширины пиков (периоды) на их полувысоте (амплитуды) у самых высоких пиков в контрольной (здоровой) и следуемой почвах, появляющихся после НВ (глюкозы) (Семенов и др., 2011а,б; Semenov, Semenova, 2018; URL: <http://bankpatentov.ru/node/62779>). Исключительно важными положениями в этом методе и последующих, является обязательность выполнения 4-х принципов: (1) сравнение исследуемой почвы с избранной «здоровой» (условно эталонной или конвенционно-здоровой) почвой одного и того же генезиса и ландшафта; (2) нативность использованных почвенных образцов, т. е., нужны только свежесобранные образцы; (3) стрессор должен быть один и тот же для сравниваемых образцов; (4) проведение динамических наблюдений и определений.

Так как в качестве «стрессора» продолжено использование растворов глюкозы, метод назван гетеротрофный параметр здоровья почвы (Семенов и др., 2011; Семенов, Соколов, 2016). Ежедневно в течение до 5 сут. измеряют динамики скорости (V) выделения CO₂ почвами и рассчитывают параметры (Семенов и др., 2011б).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Трофическое группирование микроорганизмов может быть объективно осуществлено на основе таких физиологических показателей как: а) величины субстратных констант – Ks и/или Km; б) величин затрат энергии на нужды поддержания – m; в) наличие и местоположение «узких мест» в метаболизме микроорганизма. Трофическую структуру микробного сообщества интегрирует непрерывно – дискретная характеристика – «норма реакции» компонентов сообщества, выражающаяся в концентрации субстратов и их химической сложности с одной стороны, с другой – в пределах варьирования перечисленных выше физиолого-биохимических констант. Именно поэтому микробиологи полагают, что современную почву следует рассматривать как биологическую систему. Именно биологическая составляющая формирует и обеспечивает функционирование этой сложной системы и поэтому правомерны и применимы такие биологические характеристики, как здоровье почвы и «патология» почвы, почвенный иммунитет и терапия почвы. Новая характеристика ПЭ – здоровье, включает такие, несомненно, нужные, содержательные, но до сих пор системно не интегрированные, характеристики, как качество почвы и почвенное плодот-

родие. Здоровая почвенная экосистема, несомненно, качественная и плодородная. Теоретическая разработка и практическое воплощение концепции здоровья почвы для сегодняшнего периода является существенным научным прогрессом в экологии почвы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

ГОСТ 27593-88. Почвы. Термины и определения. 2008.

Добровольская Т.Г. 2002. Структура бактериальных сообществ почв. М.: ИКЦ Академкнига. 282 с.

Добровольский Г.В. и др. 2011. Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия. Колл. авторов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 273 с.

Заварзин Г.А. 1970. К понятию микрофлоры рассеяния в круговороте углерода // Журн. общ. биол. 31(4):386–393.

Заварзин Г.А., Бонч-Осмоловская Е.А. 1981. Синтрофные взаимодействия в сообществах микроорганизмов // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 2. С. 165–173.

Заварзин Г.А. 1989. Микробные сообщества в прошлом и настоящем // Микробиол. журнал. 51(6):3–14.

Заварзин Г.А. 1990а. Заповедники для микробов // Природа. № 2. С. 39–45.

Заварзин Г.А. 1990б. Корреляция филогенетической и экологической классификации прокариот // Журн. общ. биол. 51(5):590–599.

Заварзин Г.А., Герасименко Л.М., Жилина Т.Н. 1993. Цианобактериальные сообщества гиперсоленых лагун Сиваша // Микробиол. 62. С. 113–126.

Заварзин Г.А., Жилина Т.Н., Кевбрин В.В. 1999. Алкалифильное микробное сообщество и его функциональное разнообразие // Микробиол. 68(5):579–599.

Заварзин Г.А. 2004. Развитие микробных сообществ в истории Земли / Сб. к 70-ти летию института микробиологии им. С.Н. Виноградского. М.: Наука. С. 149–159.

Звягинцев Д.Г. 1987. Почва и микроорганизмы. М.: изд-во Моск. ун-та. 256 с

Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Бабьева И.П., Чернов И.М. 1999. Развитие представлений о структуре микробных сообществ почв // Почвоведение. № 1. С. 134–144.

Котелевцев С.В. 2019. Развитие идей В.И. Вернадского о роли живых организмов в биосфере // Экологическая химия. 28(1):57–58.

Ножевникова А.Н. 1987. Биотопливо и микроорганизмы / Сб. Биоценоз в природных и промышленных условиях. Пущино. С. 93–109.

Ножевникова А.Н. 1991. Рост и взаимодействие анаэробных бактерий в метаногенных ассоциациях и смешанных культурах / Сб. Итоги науки и техн. Микробиология. М.: ВИНТИ. Т. 24. С. 123–148.

- Семенов А.М.* 2005. Трофическое группирование и динамика развития микробных сообществ в почве и ризосфере // Дисс. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. М.: МГУ. МАКС Пресс. 68 с.
- Семенов А.М.* 2010. Законы развития микробных популяций и их практическое использование / Мат-лы 7 Междунар. научн. конф. «Современное состояние и перспективы развития микробиологии и биотехнологии». 31 мая –4 июня 2010 г. Минск. Беларусь. С. 71–74.
- Семёнов А.М.* 2011. Фундаментальные законы экологии в разработке способов определения здоровья почвы / Мат-лы Всерос. научн. конф. «Биосфера – почвы – человечество: устойчивость и развитие». М., 14–16 марта 2011 г. С. 371–381.
- Семенов В.М., Козут Б.М.* 2015. Почвенное органическое вещество. М.: ГЕОС. 233 с.
- Семенов А.М., Соколов М.С.* 2016. Концепция здоровья почвы: фундаментально-прикладные аспекты обоснования критериев оценки // *Агрохимия*. № 1. С. 146–161.
- Семенов А.М., Семенова Е.В.* 2018. Почва как биологическая система и ее новая категория – здоровье // *Успехи современной биологии*. Т. 138. № 2. С. 115–125.
- Семенов А.М., Ван Бругген А.Х.К., Бубнов И.А., Семенова Е.В.* Система для количественного определения эмиссии газов из образцов почвы, компостов и других твердых субстратов. Патент на полезную модель. № 90212. РФ 27.12.2009.
- Семенов А.М., Ван Бругген А.Х.К., Бубнов И.А., Семенова Е.В.* Способ определения параметра здоровья у образцов почвы, компостов и других твердых субстратов. Патент № 2408885 РФ 10.01.2011а.
- Семенов А.М., Семенов В.М., Ван Бругген А.Х.К.* 2011б. Диагностика здоровья и качества почвы // *Агрохимия*. № 12. С. 4–20.
- Стейниер Р., Эдельберг Э., Ингрэм Дж.* 1979. Мир микробов. В трех томах. М.: Мир.
- Турчин П.В.* 2002. Есть ли общие законы в популяционной экологии // *Журн. общ. биол.* 63(1):3–14.
- Barríos E.* 2007. Soil biota, ecosystem services and land productivity // *Ecol. econom.* V. 64. P. 269–285.
- Doran J.W., Sarrantonio M., Liebig M.A.* 1996. Soil health and sustainability // *Advanc. agron.* V. 56. P. 1–54.
- Fry J.C.* 1990. Oligotrophs. Microbiology of extreme conditions / Ed. C. Edwards. Open Univ. press. Stony Stratford, UK. P. 93–116.
- Hofman-Bang J., Zhrng D., Westermann P. et al.* 2003. Molecular ecology of anaerobic reactor system / Biomethanation I, *Advances in biochemical engineering. Biotechnology*. Ed. B.K. Ahring. Germ.: Springer-Verlag. 81:151–203.
- Hug L.* 2018. Sizing up the uncultured microbial majority // *mSystems*. V. 3. № 5. e00185–18.
- Kirk J.L., Beaudette L.A., Hart M. et al.* 2004. Methods of studying soil microbial diversity // *J. microb. methods*. 58:169–188.

- O'Neill R.V., De Angeles D.L., Waide J.B., Allen T.F.H.* 1986. A hierarchical concept of ecosystems / Princeton. NJ: Princeton Univ. press. 263 p.
- Poindexter J.S.* 1981. Oligotrophy. Feast and famine existence // *Adv. microbiol. Ecol.* V. 5. P. 63–89.
- Semenov A.M.* 1991. Physiological bases of oligotrophy of microorganisms and concept of microbial community // *Microb. ecol.* 22:239–247.
- Semenov A.M., Kuprianov A.A., Van Bruggen A.H.C.* 2010. **Transfer of enteric pathogens to successive habitats as part of microbial cycles** // *Microb. ecol.* V. 60. Iss 1. P. 239–249.
- Semenov A.M., Semenova E.V.* 2018. Soil as a Biological System and Its New Category – Health // *Biol. bull. rev.* V. 8. No. 6. P. 463–471.
- Van Bruggen A.H.C., Semenov A.M.* et al. 2006. Relation between soil health, wave-like fluctuations in microbial populations, and soil-borne plant disease management // *Europ. j. plant path.* V. 115. P. 105–122.
- Van Bruggen A.H.C., Semenov A.M.* 2000. In search of biological indicators for soil health and disease suppressions // *Appl. soil ecol.* 15(1):13–24.
- Zumstein E., Moletta R., Godon J.J.* 2000. Examination of two years of community dynamics in an anaerobic bioreactor using fluorescence polymerase chain reaction (PCR) single-strand conformation polymorphism analysis // *Environm. microbiol.* 2:69–78.

Microbial communities in processes of formation of the soil and in health of soil

A.M. Semenov, D.A. Đjukić

The current (at the end of the first quarter of the 21 century) ideas about the microbial community (MC), structure and concepts reflecting and summarizing progress in the knowledge of MC are considered. The ideas about the microbial community are discussed from the point of view of modern knowledge of the role and functions of microbial communities in the emergence and maintenance of a product that is traditionally called a rather short and succinct term – soil, but which in essence is a product of interactions of various biological communities and substances which is infinitely multi-valued and differently conceptual, and is an ecosystem, a soil ecosystem (SE). It justifies the need to develop a new concept for the knowledge of this product - soil health (SH), as an integration of modern knowledge of MC and their functions. Methods for determining the parameters of soil health are briefly described.

Keywords: microbial community, concepts, soil, soil ecosystem, soil health

УДК 631.48:930.26

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ПОЧВ СТЕПНОЙ ЗОНЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ В СВЯЗИ С ДИНАМИКОЙ КЛИМАТА В ГОЛОЦЕНЕ

**А.В. Борисов, А.О. Алексеев, Т.С. Демкина, М.В. Ельцов,
П.И. Калинин, Т.В. Алексеева, Т.Э. Хомутова**

*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пушкино
a.v.borisovv@gmail.com*

В статье приводятся новые данные по палеопочвенным исследованиям археологических памятников в степной зоне юго-востока Русской равнины. Результаты исследования разновозрастных палеопочв, погребенных под курганными насыпями, позволили раскрыть особенности эволюции почв и реконструировать динамику климата степной зоны Восточной Европы за последние 6000 лет. Установлено, что гумидные условия атлантического периода голоцена существовали до конца IV тыс. до н.э., после чего начался тренд на постепенное усиление засоленности почв на фоне прогрессирующей аридизации, пик которой пришелся на рубеж III-II тыс. до н.э. Далее последовало несколько периодов гумидизации и рассоления почв в XVIII-XV и V-IV вв. до н.э., которые прерывались волнами аридизации, эрозии, окарбоначивания и засоления. Общим для всего периода наблюдения является тренд на увеличение гумусонакопления, снижения засоленности и увеличение доли солонцов в структуре почвенного покрова степей.

Ключевые слова: почвы, степь, курганы, погребенные почвы, климат, антропогенная деятельность.

ВВЕДЕНИЕ

Вопросы развития почв и природной среды различных регионов нашей страны всегда привлекали внимание исследователей. Принципиальные положения об эволюции и возрасте почв связаны, прежде всего, с рабо-

190

тами В.В. Докучаева, Н.М. Сибирцева, К.Д. Глинки, П.С. Коссовича, К.К. Гедройца, В.Р. Вильямса и др. Широкие сравнительно-географические исследования с привлечением химико-аналитических методов анализа почв привели к созданию первых эволюционных концепций и основополагающих методов изучения эволюционных процессов (С.С. Неуструев, С.А. Захаров, Р.С. Ильин, Б.Б. Полюнов, В.А. Ковда, А.А. Роде, В. Кубиена, Г. Иенни и др.). В итоге, во второй половине XX века были сделаны первые глубокие теоретические обобщения и созданы конкретные модели развития почв ряда регионов (Герасимов, 1976; Глазовская, 1964; Маданов и др., 1967; Гаель, Трушковский, 1962; Ковда, Самойлова, 1966; Ковда, 1973; Золотун, 1974; Erhart, 1956; Ruhe, 1969; Stewens, Walker, 1970 и др.). Впервые было установлено, что в палеопочвах, погребенных под курганными насыпями, до настоящего времени сохраняются многие признаки и свойства, характеризующие условия почвообразования, существовавшие в прошлые эпохи, и что погребенные почвы курганов можно рассматривать в качестве носителей информации о климатических условиях прошлых эпох и особенностях антропогенной деятельности.

В целом, тема изучения погребенных почв оказалась чрезвычайно перспективной благодаря уникальности объектов исследования, оригинальности методического подхода к их изучению и важности получаемых результатов. В рамках данной темы разновозрастные погребенные палеопочвы археологических памятников рассматриваются как уникальный архив информации об основных закономерностях почвообразования в голоцене, позволяющие решать вопросы направленности и скорости изменчивости почвенных свойств и процессов в связи с вековой динамикой климата и хозяйственной деятельностью человека.

После выхода в свет первых эволюционных обобщений начался лавинообразный рост публикаций, посвященных развитию почв в условиях меняющегося климата. Предложены концептуальные модели педогенеза и реконструированы условия природной среды различных этапов голоцена, территориально охватывающие огромный регион степного пояса Евразии, в том числе Северное Причерноморье (Lisetskii et al., 2013, 2017), Центрально-черноземные области (Чендев и др., 2010, 2017; Сычева, Герасимова, 2010; Lisetskii et al., 2013), Северный Кавказ (Александровский, Александровская, 2005), Поволжье (Демкин и др., 2004, 2010), Южный Урал (Иванов, 1992; Плеханова и др., 2007; Хохлова и др., 2008; Приходько и др., 2013) и ряд других регионов нашей страны, и нашло свое отражение в обобщающей коллективной монографии (Эволюция почв..., 2015). Столь пристальный интерес к вопросам эволюционных изменений в прошлом объясняется чрезвычайной важностью разновозрастных палеопочв как ретроспективной основы для построения долгосрочных прогнозов развития почв в условиях меняющегося климата.

На современном этапе развития науки встает вопрос о необходимости выявления во всем объеме палеопочвенной информации некоторых общих и значимых трендов развития почв, характерных для отдельных регионов и установления их места в глобальной динамике эволюционных преобразований почв. Это особенно важно для регионов со сложной и динамичной системой климат-образующих факторов, когда изменения климатических условий вызывают эволюционные преобразования на уровне подтипа, а в ряде случаев и на типовом уровне. К таким регионам относится степная зона в пределах юго-востока Русской равнин.

Уникальность этого региона заключается в том, что здесь имеет место не широтная, а меридиональная почвенно-географическая зональность, где западную часть занимает сухая степь с темно-каштановыми и каштановыми почвами, а восточную – полупустыня со светло-каштановыми почвами. Такого рода ситуация объясняется приуроченностью региона к пограничной зоне между двумя крупными климат-образующими агентами – азиатским антициклоном, с одной стороны, и атлантическими и средиземноморскими циклонами – с другой. В результате создается очень динамичная ситуация, при которой даже незначительные изменения активности этих двух климатических факторов вызывают масштабные трансформации почв. Подобная природно-климатическая специфика должна была находить отражение в исторических особенностях почвообразования в регионе, обуславливая весьма динамичное состояние почв, цикличность их развития, неоднократную миграцию ландшафтных рубежей за историческое время. Решению перечисленных вопросов посвящена эта работа.

РАЙОН И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Район исследований (рис. 1) расположен на территории Волго-Донского междуречья и в пустынно-степном Заволжье. В качестве объектов исследования послужили погребенные почвы курганных могильников «Маляевка», «Эльтон», «Белокаменка», «Линево», «Авиловский», «Аксай», «Перегрузное», «Кевюды», «Манджикины», «Перекопка», «Песчаный», «Темрта». В пределах каждого курганного могильника исследовано несколько курганов разного возраста, что позволило составить полное представление о динамике почвенных свойств во второй половине голоцена.

Основная масса исследованных курганов расположена в пределах южной части Волго-Донского междуречья, где Приволжская возвышенность постепенно переходит в Ергенинскую, восточная часть которой расположена в пустынно-степной почвенно-географической зоне, а западная часть, представленная Сальско-Маньчской грядой – в сухостепной. Климат района умеренно континентальный. Среднегодовое количество осадков составляет 250–350 мм и отличается крайней неустойчивостью в зависимости от расчетного хроноинтервала. Характерны значительные колебания и

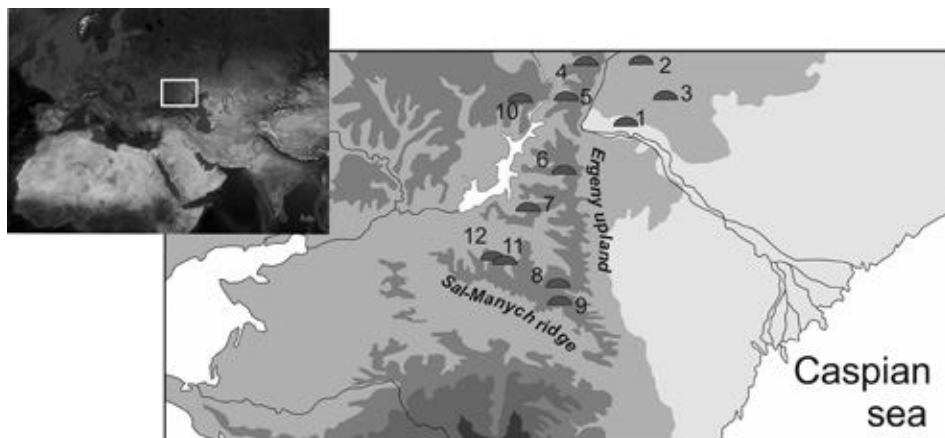


Рис. 1. Район исследований и местоположение курганных могильников: 1 – «Маляевка», 2 – «Эльтон», 3 – «Белокаменка», 4 – «Линево», 5 – «Авиловский», 6 – «Акса́й», 7 – «Перегрузное», 8 – «Кевюды», 9 – «Манджикины», 10 – «Перекопка», 11 – «Песчаный», 12 – «Темрта».

для отдельных лет: 176 мм в 1986 г. и 294 мм в 1985 г. Гидротермический коэффициент равен 0.5. Среднегодовая температура +8 °С, среднеянварская температура – 10 °С, средне июньская +24 °С. Мощность снежного покрова в среднем составляет 10 см. Глубина промерзания почвы достигает 70–100 см. Преобладают западные и юго-западные ветры. Часты суховеи (до 40 дней в году) (Доскач, 1979; Борисов, 1967.) Продолжительность снежного периода составляет 78–98 дней. Высота снежного покрова к моменту снеготаяния 6–12 см (Сажин, Губина, 1992). Почвообразующие породы в пределах Ергенинской возвышенности и Сальско-Манычской грады представлены, преимущественно, лессовидными суглинками и более легкими отложениями Ергенинской свиты.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В изучении погребенных почв археологических памятников задействован широкий спектр методов почвоведения и смежных дисциплин. В основе методического подхода лежит сравнительный анализ морфологических, химических, магнитных, микробиологических свойств разновозрастных подкурганых палеопочв и их современных аналогов, находящихся в однотипных литолого-геоморфологических условиях (Демкин, 1997). К числу диагностических признаков, учитываемых при палеопочвенных реконструкциях, относятся: глубина залегания аккумуляции карбонатов, гипса и легкорастворимых солей, их запасы в различных слоях; формы новообразований карбонатов; степень выраженности признаков солонцеватости,

цвет и структура солонцового горизонта и наличие или отсутствие в нем новообразований оксидов марганца; окраска и мощность гумусового слоя; содержание и состав гумуса (Демкин, 1997; Алексеева и др., 2010); величина магнитной восприимчивости (Алексеев и др., 2003; Алексеев, Алексеева, 2012) и состояние почвенных микробных сообществ (Демкина и др., 2000).

Все эти почвенные характеристики имеют разную степень сенсорности по отношению к изменяющимся условиям природной среды, и, следовательно, способны отражать разномасштабные изменения внешних условий. Наиболее сенсорными к изменению условий почвообразования являются микробиологические параметры, такие как активная биомасса микроорганизмов, метаболическая структура, эколого-трофическая структура микробного сообщества. Следующая по интенсивности отклика на внешние воздействия группа показателей отражает изменения солевого профиля (степень и характер засоления, морфологические признаки солевого горизонта, карбонатный и гипсовый профили и т. д.). Изучение соотношения содержания минералогических фаз, как следствие изменение химического состава и поверхностных свойств, погребенных почв свидетельствует о первостепенности влияния климатических факторов на интенсивность минералогических преобразований по сравнению с общей длительностью процесса выветривания или экспозиции почвы до погребения, т. е. возрастом почв. В результате исследования палеопочв разновозрастных археологических памятников с использованием полученных магнитных, минералогических и геохимических параметров обнаружено циклическое изменение минеральных твердофазных компонентов палеопочв, обусловленных вековой динамикой климата (Алексеев и др., 2003; Алексеев, Алексеева, 2012; Татьянченко и др, 2013; Алексеев и др., 2019). Наименее сенсорными почвенными характеристиками, отражающими крупные и однонаправленные тренды почвообразования, являются морфологические параметры почвенного профиля в целом, набор и мощность генетических горизонтов, степень выраженности солонцового процесса и эрозивно-аккумулятивных явлений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

К настоящему времени периодизация археологических культур на территории юго-востока Русской равнины представляется следующим образом (таблица 1). Практически по всем культурам степной зоны Волго-Донского междуречья и Заволжья накоплен обширный фактический палеопочвенный материал, позволяющий для каждой культуры и каждого хроноинтервала реконструировать состояние почв и почвенного покрова и предложить периодизацию климатических условий.

1. 6700-5000 лет назад. Время появления первых курганов в степной зоне. Количество исследованных почв этого времени в пределах исследуе-

Таблица 1. Археологические культуры восточноевропейских степей (по: Трифионов, 1996. Шишлина, 2007, Мимоход, 2013).

| Эпоха | Культура | Время, лет назад |
|--------------------------------------|-------------------------------|------------------|
| Бронза | Энеолит и майкопская культура | 6700-5000 |
| | Ямная культура | 5000-4400 |
| | Блок катакомбных культур | 4600-4200 |
| | Блок посткатакомбных культур | 4200-3800 |
| | Срубная культура | 3800-3200 |
| 3200-2600 лет назад –памятников нет | | |
| Раннее железо | Савроматская культура | 2600-2400 |
| | Раннесарматская культура | 2400-2000 |
| | Среднесарматская культура | 2000-1900 |
| | Позднесарматская культура | 1900-1600 |
| 1600-1100 лет назад – памятников нет | | |
| Средневековье | Раннее | 1100-800 |
| | Развитое | 800-600 |

мого региона незначительно (Демкин и др., 2001 2002; Демкина и др., 2003). В профиле почв этого времени признаки солонцеватости отсутствовали; текстурной дифференциации не было. Отношение содержания упомянутых фракций в гор.В1/гор.А1 равно единице. Средняя мощность гумусового горизонта невелика и не превышала 25–30 см. Для него было характерно высокое содержание гумуса до 1.7% в настоящее время. Исходно этот показатель составлял не менее 5%. Карбонатная аккумуляция мощностью 50 см приурочена к гор.В2са и ВСса, где содержание СаСО₃ равно 11–13% (средневзвешенное в слое 0–200 см 7.2%, 0–50 см –5.7%). Линия вскипания совпадает с ее верхней границей (с 28 см). Новообразования карбонатов представлены пропиткой крупной обильной белоглазкой. Легкорастворимые соли встречаются со 110 см. где величина плотного остатка водной вытяжки около 1%. Новообразования гипса встречаются со 120 см. Его содержание в зоне аккумуляции, верхняя граница которой ровная и резкая, превышает 2.5%. Таким образом, в эпоху энеолита на данной месте современных каштановых почв были развиты темно-каштановую маломощные несолонцеватые глубоко солончаковатые почвы. Отметим, что в настоящее время ареалы таких почв смещены примерно на 100 км к северо-западу

2. 5000-4400 лет назад. Период начала аридизации климата (Демкин и др., 2002; Демкина и др., 2003; Борисов и др., 2003). Согласно имеющимся данным, в этот период в регионе были развиты каштановые с укороченным гумусовым профилем, но с высоким содержанием органического углерода, высокими значениями магнитной восприимчивости, хорошо оформленными сегрегационными формами карбонатных новообразований. Для профиля палеопочв была характерна слабая текстурная дифференциация или ее отсутствие. Солонцовый процесс был слабо выражен. Отношение содержания илистых и глинистых частиц в гор.В1/гор.А1 2.18 и 1.43 соответственно. Мощность гумусового горизонта А1+В1 в среднем 30 см. Фиксируемое содержание гумуса в гор.А1 0.5–0.6%. Сумма обменных катионов в гумусовом слое 16–20 мг-экв/100 г, величина рН 7.4–7.6. Почвы вскипали отмечается с 30 см. Морфологические выделения карбонатов появляются с 30–40 см. Средняя мощность карбонатного горизонта составляет 50 см. В его верхней части преобладает пропитка, в нижней – редкая белоглазка (3 штуки/кв.дм) со средним размером 5.0 мм. Содержание CaCO_3 в зоне аккумуляции 13–14%, среднепрофильное – 8.6%. При этом количество легкорастворимых солей и гипса невысокое (не более 0.6%), по профилю они распределены равномерно без выраженной аккумуляции. Гипс представлен прожилочными новообразованиями, которые встречаются с 80 см. Прожилки легкорастворимых солей отмечаются с 60 см. Весь комплекс почвенных свойств указывает на сравнительно мягкие природные условия благоприятные для накопления гумуса, но судя по высокому залеганию аккумуляций солей можно предполагать слабое промачивание почв в условиях малого количества осадков в зимний период, при относительно высоких нормах осадков в теплое время года.

3. 4600-4200 лет назад. Период стабильно аридных условий. (Борисов и др., 200, 2006).

В почвах этого времени появились первые хорошо выраженные признаки солонцового процесса, возникла текстурная дифференциация верхней части профиля на генетические горизонты по цвету и гранулометрическому составу. Средняя мощность гумусового горизонта изменилась незначительно, но фиксируемое содержание гумуса снизилось до 0.3–0.4%. Линия вскипания располагается несколько приблизилась к поверхности почвы, аккумуляция карбонатов – с 35 см. Содержание CaCO_3 около 13%. Новообразования представлены, преимущественно, пропиткой, а также редкой и мелкой белоглазкой. Прожилки легкорастворимых солей с 60 см. Их основные запасы сосредоточены глубже 80 см, где величина плотного остатка водной вытяжки почти 2%. Аккумуляция гипса совпадает с солевой (с 80 см содержание CaSO_4 свыше 4%). В целом палеопочвы этого времени еще сохранили прежние подтиповую таксономическую принадлежность и морфолого-стратиграфическую организацию профиля. Вместе

с тем, некоторые свойства и признаки заметно изменились, что указывает на возросшую аридность климата: уменьшилась средняя мощность гумусового горизонта, резко возросли запасы легкорастворимых солей и гипса, и в нижней половине профиля появились их мощные аккумуляции, вдвое уменьшился размер белоглазки. Но основное отличие этих почв от рассмотренных выше заключалось в резкой активизации солонцового процесса. Можно предполагать, что климатические условия этого времени отличались низкими нормами зимних осадков, не обеспечивающих предпосылки для выщелачивания солей из профиля почв.

4. 4200–3800 лет назад. Пик аридизации климата (Alekseeva et al., 2007; Демкин и др., 2010; Borisov, Shishlina, 2017; Борисов, Мимоход, 2017). В отличие от ранее рассмотренных почв профиль почв этого времени характеризовался отсутствием признаков солонцеватости, монотонностью окраски, расплывчатыми границами между горизонтами. Эти почвы было предложено называть «каштановидными» (Демкин и др., 2010). Отношение содержания ила и глины в верхних горизонтах на уровне единицы. Гумусовый горизонт маломощный (A1+B1 около 20 см), содержание гумуса 0.3–0.6%. Весь профиль характеризовался повышенной щелочностью, величина pH доходила до 8.5–8.9. Палеопочва этого времени характеризовались близким к поверхности залеганием карбонатного горизонта или поверхностной карбонатностью, при этом содержание CaCO_3 в гор. A1 превышало 5%. Среди новообразований доминировала пропитка, сегрегационные формы отсутствовали. Палеопочвы этого времени были сильно засолены, прожилки легкорастворимых солей встречаются уже с глубины 25 см, при этом соли формировали две зоны их аккумуляции, приуроченные к гор. B2ca,s,g и верхней половине гор. Cs,g, где величина плотного остатка водной вытяжки достигает 1.5–1.7%. Профильное распределение гипса было аналогично солевому. Новообразования гипса, представленные прожилками, пятнами и налетом, были подтянуты к поверхности до глубины 25 см. Все эти признаки свидетельствуют о том, что палеопочва посткатакомбного времени (рубеж III–II тыс. до н.э.) коренным образом отличается от более древних. Столь существенная трансформация ее свойств могла произойти лишь в случае резкого изменения условий почвообразования, прежде всего климата, в сторону аридизации.

4. 3800–3200 лет назад. Климатический оптимум срубного времени (Демкина и др., 2010, 2010a, 2017). Во второй четверти II тыс до н.э. наметилась тенденция роста увлажненности климата, что, в частности, подтверждается увеличением в 1.5–2 раза содержания гумуса в гор. A1 срубных палеопочв по сравнению с предшествующим временем, снижением в них запасов карбонатов в верхней метровой толще в результате нисходящей миграции CaCO_3 в почвообразующую породу. На значительной территории Приволжской возвышенности, Северных Ергеней и Средне-Русской воз-

вышенности в этот период выявлена эволюция почв на уровне подтипа со смещением природных границ в южном направлении. В первой половине II тыс до н.э. на севере Ергеней наступила очередная смена условий почвообразования, обусловленная постепенным ростом степени атмосферной увлажненности. Ориентировочно в VII–XVI вв. до н.э. в регионе произошло вторичное формирование ареалов каштановых и светло-каштановых солонцеватых засоленных почв на месте каштановидных. Отмеченные эволюционные преобразования почв сопровождались увеличением содержания гумуса и возрастанием мощности гумусового горизонта, интенсификацией нисходящей миграции легкорастворимых солей и гипса, существенной перестройкой карбонатного профиля с образованием резко выраженной зоны аккумуляции CaCO_3 с обильной и крупной белоглазкой. В структуре микробных сообществ палеопочв ведущее место заняли микроорганизмы, потребляющие элементы питания из легкодоступного органического вещества. Вновь появилась текстурная дифференциация почвенного профиля. Пик увлажненности климата в нижневолжских степях во II тыс до н.э. приходился на XVI–XIII вв. до н.э. (Демкин и др., 2001, 2001a).

5. 3200-2600 лет назад. Практически неисследованный в палеопочвенном плане период. Археологических памятников этого времени крайне мало, а те, что известны, представлены впускными погребениями в ранее существовавшие насыпи. Отсутствие памятников можно объяснить, как социальными, так и экологическими факторами. При этом, и социально-политические, и экологические причины обезлюдивания степи до конца не исследованы. Есть версия, что в конце II – начале I тыс до н.э. наступил очередной засушливый период (Демкин и др., 2001a, б), однако это предположение на не основано палеопочвенных данных, поэтому до настоящего остается дискуссионным. Предполагается, что именно аридизация конца II – начала I тыс до н.э. способствовала выработке основ номадизма, уникальной формы выживания обществ в условиях аридных степей и полупустынь (Хазанов, 2002). Так или иначе, следующее массовое заселение степей началось уже в раннем железном веке.

6. 2600-2000 лет назад. Савроматско-раннесарматское время. Сведений о палеоэкологической ситуации середины I тыс. до н.э. в исследуемом регионе недостаточно. Имеющиеся литературные данные по соседним регионам свидетельствуют об увеличении гумидности климата, емкости биокруговорота и зоопедотурбацией для черноземов бассейна среднего Дона (Александровский, 1984, 1998), Северного Причерноморья (Золотун, 1974), Донбасса (Герасименко, 1997). Полученные нами данные позволяют распространить этот вывод и на Волго-Донские степи. Так, для савроматской почвы (около 2500 лет назад) могильника Ольховка в Волгоградской области характерен гумусовый горизонт A1 малой мощности (9 см), остаточные признаки солонцеватости (Ельцов и др., 2004). Мощность гори-

зонта аккумуляции карбонатов составляет около 40 см, новообразования карбонатов представлены пропиточными формами и белоглазкой. Характерной чертой этой палеопочвы являются гумусовые затеки в горизонте В1 на фоне признаков остаточной солонцеватости (непрочная комковато-призматическая структура, слабо выраженная текстурная дифференциация). Можно предположить, что незадолго до погребения почвы имели место значительное увеличение нормы осадков.

7. 2000-1600 лет назад. Чередование микроаридов и микроплювиалов (Демкин, 2010а). Благодаря значительному количеству курганов средне- и позднесарматского времени это период изучен максимально детально. Работы по реконструкции динамики природно-климатических условий на основе данных археологического почвоведения проводятся более сорока лет. Для эпохи раннего железного века степей Юго-Восточной Европы накоплен огромный объем материала, преимущественно на сарматских памятниках Нижнего Поволжья, Нижнего Подонья, Южного Приуралья (Демкин и др., 2004, 2009, 2010). В свете полученных данных вековая динамика степени увлажненности климата, основанная на палеопочвенных данных, представляется в следующем виде (Демкин и др., 2010, с. 52):

- период со второй половины II в. до н.э. по I в. н.э. характеризовался повышенными нормами осадков и может рассматриваться как микроплювиальный период;

- конец I в. н.э. – первая половина II в. н.э. отмечены постепенным усилением аридизации климата и снижением нормы зимних осадков;

- II в. н.э. – первая половина III в. н.э. – аридный период с резким снижением нормы зимних осадков;

- вторая половина III в. н.э. – начало гумидизации и увеличение количества зимних осадков;

- конец III в. н.э. – IV в. н.э. – плювиальный период с максимально высокими нормами осадков.

К сожалению, климатические условия второй половины IV в. н.э. практически не исследованы по палеопочвенным данным в силу чрезвычайно малого количества памятников этого времени (Засецкая, 1994). Мы можем уверенно говорить лишь о том, что на позднесарматское время пришелся переломный момент, связанный с изменением увлажненности – это вторая половина – конец III в. н.э. Именно в это время начинается период гумидизации – устойчивого роста количества осадков – после предшествовавшего аридного эпизода, имевшего место во II в. н.э. – первой половине III в. н.э. Так или иначе, к концу III – началу IV в. н.э. по всему исследованному региону отмечается установление более гумидных условий почвообразования. В целом период с конца III в. н.э., включая весь IV в. н.э., предложено рассматривать как «позднесарматский микроплювиал» (Демкин и др., 2010, с. 49–52).

1600-1100 лет назад. Практически неисследованный в палеопочвенном плане период. Памятников этого времени нет. Традиционным объяснением этого феномена считается общая геополитическая нестабильность в период Великого переселения народов в раннем Средневековье. Но, учитывая факты, изложенные выше, можно предполагать, что климатические условия также сыграли свою роль: увеличение нормы осадков, а именно – увеличение влагообеспеченности зимнего периода могло сделать невозможным выпас скота – основу экономики кочевых народов. В этой ситуации обезлюдивание степи вполне объяснимо.

1100-800 лет назад. Раннее средневековье также слабо изученный с палеопочвенных позиций период. Памятники этого времени довольно редки для данной территории. Поэтому особый интерес представляет палеопочва кургана № 9 могильника Ольховка, датируемая VIII–IX веком новой эры (хазарское время). Литературных сведений о климатической ситуации этого времени в сухо- и пустынно-степной зоне довольно мало. Эпоха средневековья в евразийских степях по имеющимся естественнонаучным и историческим данным подразделяется на аридный (V–XI вв. н.э.) и гумидный (XII–XIV вв. н.э.) периоды. Аналогичное подразделение было предложено и для более северных областей Среднерусской возвышенности, для которых развитие климатической ситуации реконструировано более полно (Сычева, Чичагова, 1999; Климанов и др., 1995; Попова, 1999). Рассматривая морфолого-генетические свойства палеопочвы хазарского времени нельзя не отметить признаки солонцеватости, отсутствие гумусовых затеков, хорошо оформленную белоглазку в карбонатном горизонте, прожилки солей в средней части профиля. Комплекс такого рода признаков указывает на умеренно аридные условия конца первого тысячелетия новой эры. В пользу этого вывода свидетельствуют и низкие значения магнитной восприимчивости в верхней части профиля.

800-600 лет назад. Время средневекового климатического оптимума. В эпоху развитого средневековья в XIII–XIV вв. н.э. почвы отличались большей гумусированностью, остаточной (реликтовой) солонцеватостью, меньшей засоленностью, иным профильным распределением карбонатов и морфометрическими формами их сегрегации, более высокими величинами удельной магнитной восприимчивости, несколько иным составом изотопов углерода и кислорода педогенных карбонатов и гумуса, заметными отличиями в содержании фракций гуминовых кислот. В целом указанный период характеризуется как средневековый климатический оптимум (Климанов, 1996) с годовой нормой осадков выше современной на 50 мм. В это время происходит смещение природных зон к югу и экспансия сухих степей в пределы пустынно-степной зоны (Демкин и др., 2001). Характерной особенностью средневековых палеопочв XIII–XIV вв. н.э. Нижнего Поволжья является существенное отличие их свойств, как от предшествующе-

го времени, так и от современных фоновых почв. Как правило, они более гумусированы, менее засолены, карбонатный горизонт залегает глубже, новообразования углекислого кальция представлены крупной и обильной белоглазкой, признаки солонцеватости отсутствуют, либо носят остаточный характер, величина магнитной восприимчивости заметно выше, в иллювиальной части профиля присутствуют многочисленные железисто-марганцевые примазки и дробины.

Начиная с развитого этапа средневековья и принятия населением Золотой орды ислама, количество курганов в степной зоне резко сокращается. С этого периода палеопочвенная летопись природных событий прекращается. Безусловно, отдельные факты погребения почв природными и антропогенными наносами продолжают встречаться (оборонительные валы, отвалы гидротехнических сооружений, рудников и др.) продолжают встречаться, но масштабы и распространение их значительно меньше, чем подкурганых погребенных почв.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Палеопочвенные данные дают основание считать, что за последние 6000 лет на территории Волго-Донского междуречья происходили неоднократные изменения климатической ситуации, вызывавшие миграции границ почвенно-географических зон. Усиление засушливости климата в конце IV – III тыс до н.э. вызвало смещение природных рубежей к северу, развитие пустынно-степных ландшафтов на месте сухостепных. Максимум аридизации приходился на рубеж III–II тыс до н.э. В начале II тыс до н.э. произошло некоторое смягчение климатических условий, которое вызвало очередную миграцию природных рубежей к югу. Раннежелезный век (I тыс до н.э. – IV в. н.э.) характеризовался чередованием сравнительно аридных и гумидных климатических условий. Резкое увеличение атмосферной увлажненности имело место в XIII–XIV вв. н.э., что вызвало экспансию сухостепных ландшафтов в ареалы пустынно-степных. Этот период можно считать «средневековым климатическим оптимумом». Выявленная ландшафтно-климатическая динамика наиболее ярко проявлялась в пограничных областях почвенно-географических зон (подзон).

Работа выполнена по темам Государственного задания № 0191-2019-0046 и № 0191-2019-0048, а также при частичной поддержке РФФИ (грант №18-04-00800).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александровский А.Л. 1998. Природная среда верхнего Подонья во второй половине голоцена // Археологические памятники Верхнего Подонья первой половины I тысячелетия н.э. Археология Восточноевропейской лесостепи. Вып. 12. Воронеж. С. 194–199.

- Александровский А.Л.* 1984. Эволюция черноземов в регионе среднего течения Дона в голоцене // Почвоведение. № 11. С. 5–13.
- Александровский А.Л., Александровская Е.И.* 2005. Эволюция почв и географическая среда. М.: Наука. 223 с.
- Алексеев А.О., Алексеева Т.В., Махер Б.А.* 2003. Магнитные свойства и минералогия соединений железа степных почв // Почвоведение. № 1. С. 62–74.
- Алексеев А.О., Алексеева Т.В.* 2012. Оксидогенез железа в почвах степной зоны. М.: ГЕОС. 204 с.
- Алексеев А. О., Калинин П.И., Алексеева Т.В.* 2019. Почвенные индикаторы параметров палеоэкологических условий на юге восточно-европейской равнины в четвертичное время // Почвоведение. № 4. С. 389–399.
- Алексеева Т. В., Алексеев А. О., Демкин В.А.* и др. 2010. Физико-химические и минералогические признаки солонцового процесса в почвах нижнего Поволжья в позднем голоцене // Почвоведение. № 10. С. 1171–1189.
- Борисов А.А.* 1967. Климаты СССР. М.: Просвещение. 296 с.
- Борисов А.В., Демкина Т.С., Демкин В.А.* 2006. Палеопочвы и климат Ергеней в эпоху бронзы (IV-II тыс. до н.э.). М.: Наука. 210 с.
- Борисов А.В., Ельцов М.В., Шишлина Н.И.* и др. 2005. Палеопочвенные исследования курганов катакомбной культуры (вторая половина III тыс до н.э.) в Калмыкии // Почвоведение. № 2. С. 140–148.
- Борисов А.В., Мимоход Р.А.* 2017. Аридизация: формы проявления и влияние на население степной зоны в бронзовом веке // Российская археология. № 2. С. 48–60.
- Гаель А.Г., Трушковский А.А.* 1962. Возраст и классификация почв на эоловых песках степной зоны // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 4. С. 28–42.
- Герасименко Н.П.* 1997. Природная среда обитания человека на юго-востоке Украины в позднеледниковье и голоцене (по материалам палеогеографического изучения археологических памятников) // Археологический альманах. Донецк. № 6. С. 3–64.
- Герасимов И.П.* 1976. Генетические, географические и исторические проблемы современного почвоведения. М.: Наука. 299 с.
- Герасимова О.А., Сычева С.А.* 2010. Ландшафты и почвы центральной лесостепи восточно-европейской равнины в IV-V вв. н.э. // Изв. РАН. Сер. геогр. № 3. С. 69–81.
- Глазовская М.А.* 1964. Геохимические основы типологии и методики исследования природных ландшафтов. М.: изд-во МГУ. 230 с.
- Демкин В.А., Ельцов М.В., Алексеев А.О.* и др. 2004. Развитие почв Нижнего Поволжья за историческое время // Почвоведение. № 12. С. 1486–1497.
- Демкин В.А., Демкина Т.С., Алексеев А.О.* и др. 2009. Палеопочвы и климат степей Нижнего Поволжья в I-IV вв. н.э. Пушино: ОНТИ ПНЦ РАН. 96 с.
- Демкин В.А., Алексеева Т.В., Демкина Т.С., Алексеев А.О.* 2001. Палеопочвенные исследования загадочного памятника древней истории в излучине Дона // Почвоведение. № 5. С. 533–543.

- Демкин В.А., Борисов А.В., Удальцов С.Н.* 2010. Палеопочвы и климат юго-востока Среднерусской возвышенности в эпохи средней и поздней бронзы (XXV–XV вв. до н.э.) // Почвоведение. № 1. С. 7–17.
- Демкин В.А., Борисов А.В., Демкина Т.С.* и др. 2010. Волго-Донские степи в древности и средневековье (по материалам почвенно-археологических исследований). Пушино: SYNCHROBOOK. 120 с.
- Демкин В.А., Демкина Т.С., Алексеев А.О.* и др. 2001. Природная периодизация бронзового века Нижнего Поволжья // Мат-лы конф. «К столетию периодизации В.А. Городцова бронзового века южной половины Восточной Европы». Самара. С. 368–371.
- Демкин В.А., Демкина Т.С., Борисова М.А., Шишлина Н.И.* 2002. Палеопочвы и природная среда Южных Ергеней в конце IV—III тыс. до н.э. // Почвоведение. № 6. С. 645–653.
- Демкин В.А., Сергацков И.В., Демкина Т.С., Борисов А.В.* 2004. Динамика природных условий и древнее население восточноевропейских степей с эпохи бронзы до средневековья // Изв. РАН. Сер. географ. № 3. С. 41–47.
- Демкина Т.С., Борисов А.В., Демкин В.А.* 2003. Палеопочвы и природная среда Северных Ергеней в эпохи энеолита и бронзы (IV–II тыс. до н.э.) // Почвоведение. № 6. С. 655–669.
- Демкина Т.С., Борисов А.В., Демкин В.А.* и др. 2017. Палеоэкологический кризис в степях нижнего Поволжья в эпоху средней бронзы (рубеж III–II тыс. до н. э.) // Почвоведение. № 7. С. 799–813.
- Доскач А.Г.* 1979. Природное районирование Прикаспийской полупустыни. М.: Наука. 144 с.
- Ельцов М.В., Борисов А.В., Якимов А.С.* и др. 2004. Палеоэкологические условия в низовьях Иловли (Приволжская возвышенность) в древности и средневековье // Мат-лы по археологии Волго-Донских степей. Вып. 2. Волгоград: ВолГУ. С. 60–86.
- Засецкая И.П.* 1994. Культура кочевников южнорусских степей в гуннскую эпоху (конец IV–V вв.). СПб.: Эллипс Лтд. 224 с.
- Золотун В.П.* 1974. Развитие почв юга Украины за последние 50–45 веков. Автореф. дисс. ... д-ра с/х наук. Киев. 74 с.
- Иванов И.В.* 1992. Эволюция почв степной зоны в голоцене. М.: Наука. 140 с.
- Климанов В.А., Хотинский В.А., Благовещенская Н.Б.* 1995. Колебания климата за исторический период в центре Русской равнины // Изв. РАН. Сер. геогр. № 1. С. 89–96.
- Ковда В.А.* 1973. Основы учения о почвах. М.: Наука. Кн. I и II. 448 и 468 с.
- Ковда В.А., Самойлова Е.М.* 1966. О возможности нового понимания истории почв Русской равнины // Почвоведение. № 9. С. 2–12.
- Маданов П.В., Войкин Л.М., Тюрменко А.Н.* 1967. Вопросы палеопочвоведения и эволюции почв Русской равнины в голоцене. Казань: изд-во Казан. ун-та. 124 с.

- Мимоход Р.А.* 2013. Лолинская культура. Северо-западный Прикаспий на рубеже среднего и позднего периодов бронзового века // Мат-лы охранных археологических исследований. М.: ИА РАН. Т. 16. 568 с.
- Плеханова Л.Н., Демкин В.А., Зданович Г.Б.* 2007. Эволюция почв речных долин степного Зауралья во второй половине голоцена. М.: Наука. 234 с.
- Попова В.В.* 1999. Структура многолетних колебаний атмосферных процессов на Русской равнине // Изв. РАН. Сер. геогр. № 3. С. 42–52.
- Приходько В.Е., Иванов И.В., Манахов Д.В.* и др. 2013. Почвы, растительность и климат Южного Зауралья в эпоху средней бронзы // Почвоведение. № 9. С. 1027.
- Сажин А.И., Губина О.Н.* 1992. Агроклиматические ресурсы и их изменчивость во времени // Почвенно-экологические проблемы в степном земледелии. Пушино: ОНТИ ПНЦ РАН. С. 47–62.
- Сычева С.А., Чичагова О.А.* 1999. Ритмичность почвообразования на среднерусской возвышенности в голоцене // Почвоведение. № 8. С. 970–979.
- Татьянченко Т.В., Алексеева Т.В., Калинин П.И.* 2013. Минералогический и химический составы разновозрастных подкурганых палеопочв южных Ергеней и их палеоклиматическая интерпретация // Почвоведение. № 4. С. 379–392.
- Хазанов А.М.* 2002. Кочевники и внешний мир. Изд. 3-е, доп. Алматы: Дайк-Пресс. 604 с.
- Хохлова О.С., Кузнецова А.М., Хохлов А.А.* и др. 2008. Палеопочвы курганов ямной культуры степной зоны Приуралья // Почвоведение. № 5. С. 545–555.
- Чендев Ю.Г., Александровский А.Л., Хохлова О.С.* и др. 2017. Эволюция лесного почвообразования на юге лесостепи среднерусской возвышенности в позднем голоцене // Почвоведение. № 1. С. 3–16.
- Чендев Ю.Г., Иванов И.В., Песочина Л.С.* 2010. Тренды естественной эволюции почв черноземов Восточно-европейской равнины // Почвоведение. № 7. С. 779–787.
- Шишлина Н.И.* 2007. Северо-Западный Прикаспий в эпоху бронзы (V–III тысячелетия до н.э.). ТрГИМ. Вып. 165. М.: ГИМ. 400 с.
- Иванов И.В., Александровский А.Л., Макеев А.О.* и др. 2015. Эволюция почв и почвенного покрова. М. 925 с.
- Эволюция почв и почвенного покрова: теория, разнообразие природной эволюции и антропогенных трансформаций почв. 2015 / Отв. ред. В.Н. Кудеяров, И.В. Иванов. М.: ГЕОС. 924 с.
- Alekseeva T., Alekseev A., Maher B.A., Demkin V.* 2007. Late Holocene climate reconstructions for the Russian steppe, based on mineralogical and magnetic properties of buried palaeosols. // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 249. P. 103–127.
- Borisov A., Shishlina N.* 2017. Climate changes and soil evolution in desert steppe zone of Russian Plain during the Bronze Age // Intern. multidiscipl. sci. GeoConference surv. geol. and mining ecol. managem. SGEM. Conf. proc. 29 June – 5 July. V. 17. Iss 32. P. 77–84.

- Erhart H.* 1956. La Genese des Sols. Esquisse d'une Théorie Géologique: Biostasie et Rhexistasie. Paris: Masson. P. 1–90.
- Lisetskii F.N., Goleusov P.V., Chepelev O.A.* 2013. The development of Chernozems in the Dniester-Prut interfluvium in the Holocene // *Eurasian soil sci.* T. 46. № 5. C. 491–504.
- Lisetskii F.N., Stolba V.F., Pichura V.I.* 2017. Late-Holocene paleoenvironments of southern Crimea: soil, Soil-climate relationship and human impact. *The Holocene.* T. 27. № 12. C. 1859–1875.
- Ruhe R.V.* 1969. Principles of dating pedogenic events in the Quaternary // *Soil sci.* 107:398–401.
- Stewens P.R., Walker T.W.* 1970. The chronosequence concept and soil formation // *Quart. rev. geol.* V. 45. № 4. P. 333–350.

Main stages of the evolution of soils in the Eastern Europe steppe zone in connection with Holocene climate changes

**A.V. Borisov, A.O. Alekseev, T.S. Demkina, M.V. El'tsov,
P.I. Kalinin, T.V. Alekseeva, T.V. Khomutova**

The article summarizes the available data and presents the results of recent investigation in the field of soil development in the steppe zone of the south-east of the Russian Plain. The results of the study of paleosols buried under kurgan mounds at different historical periods allowed revealing the peculiarities of soil evolution and reconstructing the climate dynamics in the steppe zone of Eastern Europe over the past 6000 years. It was established that the humid conditions of the Atlantic periods of Holocene existed until the end of the 4th millennium BC, after that the trend towards a gradual increase in soil salinity began due to the progressive aridization. Peak of aridity was at the turn of the 3rd -2nd millennium BC. This was followed by several periods of increasing humidity and desalinization of soil at the 18-15 and 5-4 centuries BC, which were interrupted by waves of aridization, erosion, decarbonation and salinization. A common trend for the entire last 6000 years is the trend towards an increase in organic carbon accumulation, a decrease in salinity and an increase in the proportion of Solonetz in the steppe soil cover.

Key words: soil, steppe, kurgans, buried soils, climate, human activity

УДК 541.11

ВОЗРАСТ И ЭВОЛЮЦИЯ ГОРНЫХ ПОЧВ ЕВРАЗИИ

Н.О. Ковалева

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
natalia_kovaleva@mail.ru*

Эволюция горных почв подчинена направлению развития ландшафтов, которое, в свою очередь, определяется ритмами движения ледников. Следствием динамичных условий почвообразования является полихронный и полигенетичный облик почвенного покрова. Современная природная зональность в горах холодного и умеренного поясов сформировалась в течение голоцена. Плейстоценовые структуры вертикальной поясности (гиперзональности) сохранились на склонах горных хребтов в аридном климате (Тянь-Шань, Крымская гряда). Начало черноземообразования в горах Евразии соответствует началу голоцена. К атлантическому периоду голоцена черноземы распространились до границ современного альпийского пояса. Время начала формирования буроземов – поздний голоцен, а почвообразующим субстратом для горно-луговых альпийских и субальпийских почв стали морены малого ледникового периода, начало которого было особенно контрастным в горах гумидного типа поясности. Установленные на основе исследования почвенных архивов палеоэкологической информации палеоклиматические тренды для различных горных регионов Евразии носят глобальный характер, хотя короткопериодные климатические циклы не отличаются синхронностью.

Ключевые слова: горные почвы, эволюция, плейстоцен, голоцен.

ВВЕДЕНИЕ

Горные регионы занимают около четверти поверхности Земли, распространены повсеместно – от экватора до полюсов, и до сегодняшнего дня являются центрами современных оледенений. Ледниковые ландшафты горных долин, представленные моренами различных стадий ледниковых осцилляций, хранят память о циклах потеплений-похолоданий и, значит, служат уникальным хранилищем континентальных архивов палеокли-

матической информации. Более того, известно (Владыченский, 1998), что «поле жизни» Земли может быть расширено за счет горных территорий, так как по величинам гидротермических характеристик горные ландшафты часто выходят «за рамки» равнинных. Почти все исследователи горных почв упоминают необычные сочетания факторов почвообразования в горах, но лишь немногие обращаются к изучению фактора времени среди них (Александровский, 1987; Геннадиев, 1990; Соломина, 1999; Zech et al., 2000; Быковская, Ковалева, 2010 и др.).

Однако возможность использования горных почв в качестве архива палеоэкологической информации осложняется тем, что в совокупности с труднодоступностью горных территорий минорные взгляды на эволюцию горных почв часто во многом и определяют последующие поспешные выводы о всеобщей молодости горного почвообразования. В результате почвенный покров горных стран до настоящего времени остается крайне малоизученным. Работы, посвященные генезису почв горных систем и эволюции ландшафтов, немногочисленны (Зонн, 1962; Степанов, Абдуназаров, 1977; Геннадиев, 1990; Baumler et al., 1991; Евдокимова, Ковалева, 1995; Khokhlova, 2016 и др.), радиоуглеродные датировки почв некоторых горных регионов отсутствуют вовсе. Начиная с начала XX в. многие исследователи горных ландшафтов отмечают полигенетичность горных почв и наличие реликтовых (несоответствующих современному набору факторов почвообразования) признаков в их профилях: темноцветность почв еловых и орехово-плодовых лесов Тянь-Шаня (Герасимов, 1947; Глазовская, 1953; Зонн, 1962), черноземовидность горно-луговых и горно-степных почв Алтая (Ковалев, Хмелев, 1968). О возможных сдвигах высотных поясов во времени упоминают Зонн (1962), Александровский (2004), Ломов (1984) и другие.

Структурированию сведений о разновозрастном мозаичном покрове горных долин во многом способствует палеогляциологический или «моренный» подход, который может быть успешно использован для выделения разновозрастных почвенных контуров (Heuberger et al., 1998; Геннадиев, 1990; Соломина, 1999; Savoscul, 1997; Kovaleva, Zech et al., 1999; Zech et al., 2000). Действительно, на общем фоне деградации плейстоценового оледенения наблюдаются временные наступания и стационарирования концов горных ледников в зависимости от изменений климата. Эпохи стабильного положения ледников сопровождаются отложениями конечных морен. Последующее отступление ледников от своих конечно-моренных образований приводит к формированию заболоченных ландшафтов или озер в трогах. На их месте со временем формируются выровненные участки (моренные равнины), заполненные флювиогляциальными, лессовыми или озерно-ледниковыми отложениями – трог, луговины и т. д. Именно на таких выровненных участках наблюдается лучшая сохранность многослойных разновозрастных почвенных профилей (рис. 1).

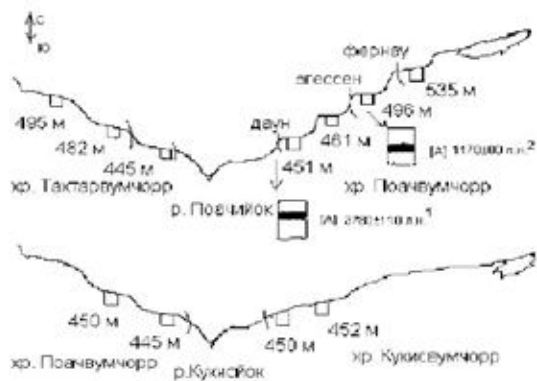


Рис. 1. Троговые долины рек Поачйок (между хребтами Тахтарвумчорр и Поачвумчорр) и Кукисьйок (между хребтами Поачвумчорр и Кукисвумчорр) в Хибинском горном массиве.

3780±110 л.н. – радиоуглеродные датировки почв: ¹– ИГАН-3184, ²– ИГАН-3186.

При этом используется международная система обозначений моренных стадий: LGM – максимальная стадия горного оледенения, LG – последний ледниковый максимум (морская изотопная стадия 2 около 29 тыс лет назад), EG – раннеголоценовые ледниковые осцилляции (Молодой Дриас, морская изотопная стадия 1 около 14 тыс лет назад), NG – неогляциальные (позднеголоценовые) наступания ледников, LIA – малый ледниковый период XVII–XIX вв.). Таким образом, поиск фронтальных конечно-моренных образований и диагностика латеральных троговых плечей и уступов позволяет определить точные границы разновозрастных ландшафтов и контуров почв.

Действительно, нетронутые дневные палеопочвы – коричневые, красноземы (вплоть до третичного возраста) в рефугиумах реликтовой флоры и фауны в горах сохранились на высоких сыртах и водораздельных гребнях, не подвергавшихся оледенению даже в самые суровые эпохи плейстоцена. В верхних частях склонов высоких террас на дневную поверхность экспонируются эродированные «обезглавленные» варианты палеопочв или буроземы. Нижние части склонов и горных долин отличает развитие наложенной эволюции почв с иконоподобной записью в почвенных профилях черноземов, черноземовидных, чернокоричневых почв. Ритмично-слоистые толщи подбуров, луговых, аллювиальных, дерновых почв со вторыми гумусовыми горизонтами почв приурочены к аккумулятивным частям котловин и предморенных понижений. На моренах раннего субатлантического возраста во всех горных системах формируются суб-

альпийские и альпийские луговые почвы. А самые молодые почвенные разности обнаружены на выходах скальных пород – дерново-гольцовые, примитивно-щебнистые и альпийские почвы-ранкеры.

ЭВОЛЮЦИЯ ГОРНЫХ ПОЧВ ТЯНЬ-ШАНЯ

Современный рельеф горных долин Тянь-Шаня и Памиро-Алая сформировался уже в среднем плейстоцене (Abramowski et al., 2006; Stubner et al., 2017). В Тянь-Шане морены последнего ледникового максимума достоверно датированы в районах наших исследований около 43 тыс лет назад на Киргизском хребте (Abramowski et al., 2006) и около 48 тыс лет назад на хребте Ат-Баши) (Zech, 2012).

Облик почвенного покрова в изученных долинах Северного Тянь-Шаня представлен полигенетичными дневными, погребенными и ископаемыми почвами плейстоценового и голоценового возраста и отражает динамику распада четвертичных оледенений. В нижних частях долин ниже морен максимальной стадии плейстоценового оледенения (предположительно, изотопная стадия 3–4 (Zech, 2012)), которое не опустилось до предгорий и зафиксировано на высотах 1400–1700 м, на ритмично-слоистых лессово-почвенных толщах плейстоцена развиты дневные светло- и темнокаштановые почвы под сухой степью. А на моренах последнего ледникового максимума в интервале высот 1700–2000 м сформировались мощные хорошо развитые профили горных черноземов под типчаково-ковыльными степями. Лессово-почвенные серии нижних частей вскрытых профилей представлены слоями бесструктурных лессовидных суглинков розоватого, сероватого или желто-палевого цвета со структурными, окрашенными в бурые тона, содержащими палеокротовины и корневые ходы ископаемыми почвами.

Отложения последнего плейстоценового оледенения заполняют межгорные котловины и впервые для данного региона по величинам $\delta^{13}\text{C}$ (табл. 1) диагностирована криоаридная эпоха последней волны оледенения. Вся поверхность северного склона Тянь-Шаня до высоты 1500 м представляла собой перигляциальную пустыню, аналог которой сегодня можно наблюдать в высокогорных ландшафтах Памира. На равнине аналогов этим ландшафтам нет, так как невозможно подобное сочетание низких температур и интенсивной солнечной радиации.

Утяжеление значений $\delta^{13}\text{C}$ в лессах и погребенных почвах интерстадиалов обусловлено его утяжелением в гляциальной атмосфере, которое, в свою очередь, должно было сопровождаться резким понижением его концентрации. Отсутствие процессов биологической активности диагностируется по отсутствию разницы между значениями $\delta^{13}\text{C}$ гумуса и карбонатов и по минимальным значениям $\delta^{15}\text{N}$. Изотопный состав атмосферы был тяжелее сегодняшней (–8‰) на 4‰ по углероду и на 2–3‰ – по изотопу азота.

Таблица 1. Изотопный состав углерода и азота гумуса почв Тянь-Шаня.

| Горизонт, глубина | Возраст, лет назад (Максимов, 1980; Zech, 2012; Kovaleva, 2004) | $\delta^{13}\text{C}$ гумуса | $\delta^{13}\text{C}$ карбонатов | $\delta^{15}\text{N}$ | доля С4 растений, % | Доля педогенных карбонатов, % |
|---|---|------------------------------|----------------------------------|-----------------------|---------------------|-------------------------------|
| Горный чернозем, 1950 м | | | | | | |
| Ad 0-18 | | -25,50 | | 7,20 | 10,79 | |
| A 18-32 | | -25,50 | | 7,10 | 12,81 | |
| A 32-44 | | -25,22 | | 6,90 | 14,17 | |
| AB 44-55 | | -25,20 | | 6,37 | 86,98 | |
| BC1 55-73 | | -25,03 | | 6,38 | 100 | |
| [AB] 73-83 | | -9,50 | | 6,35 | 100 | |
| B 83-101 | 16500 \pm 700 | -12,30 | -10,07 | 5,35 | 100 | 81,87 |
| BC2 101-114 | 18600 \pm 400 | -9,00 | -7,67 | 5,19 | 100 | 79,98 |
| C2 114-126 | 25000 \pm 2600 | -9,59 | -8,53 | 5,19 | 100 | 88,95 |
| [B] 126-157 | | -9,41 | -8,01 | 4,70 | 100 | 85,12 |
| C3 157-187 | 43000 | - 5,09 | -4,36 | 2,20 | 0 | 85,66 |
| [B] 187-200 | | -5,59 | -4,65 | 3,46 | 0 | 83,18 |
| Горная луговостепная черноземовидная почва, 2100 м | | | | | | |
| Ad 0-12 | | -25,34 | | 8,21 | 11,94 | |
| A 12-37 | 3805 \pm 145 | -25,35 | | 8,20 | 11,90 | |
| [A] 37-50 | 5225 \pm 80 | -25,39 | | 7,23 | 11,58 | |
| [AB]50-80 | | -25,03 | | 7,21 | 11,57 | |
| B 80-95 | | -19,37 | | 6,26 | 54,89 | |
| Bt 95-100 | 10100 \pm 564 | -19,00 | | 4,49 | 100 | 94,23 |
| C1 100-110 | | -8,30 | -7,84 | 4,50 | 100 | 94,20 |
| [A] 110-125 | 14030 \pm 880 | -24,41 | -19,55 | 4,66 | 18,63 | 80,09 |
| BC2125-135 | | -8,53 | -7,80 | 5,37 | 100 | 91,44 |
| C2 135-165 | 19200 \pm 2000 | -8,62 | -7,54 | 1,47 | 100 | 87,47 |
| [B] 165-200 | | -9,11 | -8,04 | 5,17 | 100 | 88,26 |
| Горно-луговая субальпийская черноземовидная, 2300 м | | | | | | |
| A 7-35 | 3010 \pm 90 | -24,91 | | 7,78 | 15,00 | |
| [A] 35-50 | 5560 \pm 120 | -25,25 | | 5,12 | 12,59 | |
| [AB]50-68 | | -24,11 | | 4,73 | 14,50 | |
| B 68-87 | 7130 \pm 610 | -28,80 | -12,30 | 3,14 | 8,63 | 45,00 |
| Bt 87-97 | | -28,80 | -11,94 | 3,89 | 8,63 | 46,28 |
| C1 97-110 | 14500 \pm 1500 | -10,58 | -8,00 | 1,89 | 100 | 75,61 |
| [A] 110-146 | | -10,36 | -9,30 | 3,95 | 100 | 89,77 |
| Горная коричневая почва, 2700 м | | | | | | |
| A 0-40 | 2030 \pm 60 | -26,00 | | 7,0 | 12,00 | |
| AB 40-60 | 4470 \pm 180 | -25,26 | | 6,52 | 12,52 | |
| B 60-90 | | -25,20 | | 6,00 | 15,00 | |
| [A] 90-120 | 7290 \pm 80 | -24,59 | -14,64 | -1,69 | 17,34 | 59,54 |
| [B] 120-150 | | -8,09 | -7,73 | 4,21 | 100 | 95,56 |
| Горно-луговая альпийская почва, 2900 м | | | | | | |
| A 3-20 | 109 \pm 47 | -24,18 | - | 3,89 | 20,28 | 0 |
| AC 20-35 | | -24,21 | - | 3,09 | 20,07 | 0 |
| C 35-50 | | -23,89 | - | 1,26 | 22,37 | 0 |

Так как самые древние из обнаруженных почв последнего межледниковья имеют позднеплейстоценовый возраст (24000–26000 лет назад), то эпоха последнего оледенения (изотопная стадия 2) имела место в Средней Азии раньше 26000 лет назад, ледники в самой северной части гор Средней Азии по долинам не опустились ниже среднегорий. Судя по величинам $\delta^{13}\text{C}$, в климате низкогорий сочетались арктические условия перигляциальной зоны и резкая континентальность высокогорной пустыни. Почвы интерстадиалов, сохраняющиеся на склонах – бурые полупустынные.

Почвы длительного межледниковья, наступившего около 25000 лет назад и продлившегося до 1900 лет назад (Zech, 2012), представляли собой хорошо развитые (мощность до 20 см) бурые криоаридные разности под полупустынной и сухостепной растительностью С4 типа. Почвообразование протекало в экстраконтинентальных условиях, о чем свидетельствует «липидный» характер их гумуса, установленный по накоплению липидов в групповом составе гумуса и фосфолипидов – в препаратах гуминовых кислот (по данным ЯМР-спектроскопии) (Ковалева, Ковалев, 2009), а также по аккумуляции серы в почвах. Подтверждением вывода о сухости климата служат и повышенные величины содержания валового оксида кальция и магния, скопления кристаллов гипса, характерные минимумы значений $\text{C}_{\text{гк}}/\text{C}_{\text{фк}}$ (0.6–0.7) и среднего диаметра песчаных компонент.

Интенсивность последней волны оледенения около 19 тысяч лет назад (Zech, 2012) оказалась, исходя из данных изотопного состава карбонатов и гумуса, значительно меньше предыдущей, лесс откладывался, по видимому, при более высоких температурах, растительность сохранилась, но интенсивность континентальных ветров, а, значит, и сухость климата значительно усилились. В соответствующих данной эпохе лессах зафиксированы минимумы величин среднего диаметра песчаных компонент, накопление липидов – индикатора низкой микробиологической активности, увеличение отношений $\text{C}:\text{N}:\text{S}$, снижение величин $\text{C}_{\text{гк}}/\text{C}_{\text{фк}}$ до 0.

Катастрофическое изменение климата, растительности и химического состава атмосферы прослеживается с 15–14000 лет назад (табл. 1), причем, прежде всего, по резкой смене типа фотосинтеза, последовавшей за резким увеличением концентрации углекислоты в атмосфере планеты. Судя по значениям изотопного состава почвенного гумуса и карбонатов (–19%), это была эпоха более высокой влажности почв. Увеличение величин диаметра песчаных компонент, доминирование пролювиального генезиса лесов (исходя из значений содержания кварца в 71–72%), увеличение значений $\text{C}_{\text{гк}}/\text{C}_{\text{фк}}$ до 0.9–1 подтверждают данный вывод.

В самом начале голоцена (около 11–13 тыс лет назад) по минимальным величинам среднего диаметра песчаных компонент, изотопному составу гумуса, уменьшению содержания кварца до 50% и установленному его золотому генезису, обнаруживается сухой аридный интервал, соответ-

ствующий молодому дриасу. Однако, видимо, температуры не понижались ниже 0 °С, так как доминирующие позиции снова заняла растительность С4 типа. Соотношение лигниновых фенолов в криаридных почвах обнаруживает сходство с составом лигнина в современных коричневых почвах можжевельного леса (Ковалев, Ковалева, 2015).

С начала голоцена (9–8 тыс лет назад) тренд потепления становится необратимым. Ледники во всех изученных ледниковых долинах интенсивно отступают, о чем свидетельствует характер почвенного покрова, их таяние приводит к формированию запрудных озер в трогах и развитию заболоченных гидроморфных ландшафтов. Некоторое увеличение содержания хлорофилла и грибных меланинов в средних частях профилей – возможный реликт их позиций ландшафта среднегорий. Развитие умеренно теплых и сухих условий способствовало обсыханию приледниковых водоемов и распространению черноземно-луговых почв и черноземов в долинах.

Возраст горизонта В в почвах на высотах 2350 и 2450 м в изучаемых долинах – 7130±610 и 6440±180 лет соответственно (Максимов, 1980). Ледник интенсивно отступает, в почвах предморенных понижений (луговинах) ледниковых долин господствуют гидроморфные процессы почвообразования. Значения $d^{13}C$ около –24 – –25‰ отчетливо диагностируют этап резкого потепления климата в начале голоцена и смену типов растительности. С3 растения развивают в отличие от своих предшественников мощные корневые системы во влагонасыщенных рыхлых грунтах. Травянистые растения вытеснили своих криостепных сородичей в высокогорья и на склоны высоких хребтов. Поэтому на склонах в условиях лучшего дренажа сохраняются коричневые почвы под можжевельными лесами. Интересно отметить, что возраст и изотопный состав В горизонта коричневых почв Главной гряды Крымских гор оказался схожим – 7060±260 (RGI-1240) и –22 – –24‰ соответственно.

Голоценовый климатический оптимум с теплым и сухим климатом с температурами выше современных, с С-3 типом растительности, развивавшейся на черноземных почвах в изучаемых долинах, может быть реконструирован около 6–4 тыс лет назад. Возраст погребенного гумусового горизонта – 5560±90 лет на Киргизском хребте (Ковалева, Евдокимова, 1995), 4200 – на Алайском (Zech et al., 2000). Они отличаются зернистой структурой, типичным для черноземов или черноземно-луговых почв черным цветом. Этот горизонт сформировался в период, когда среднеголоценовые ландшафты были представлены луговыми степями.

К среднему голоцену новые высокогумусные типы почв распространяются до самых вершин хребтов, вплоть до границы современного оледенения мы обнаруживаем вторые гумусовые горизонты, ледник, по-видимому, полностью деградировал. Структуры почвенного покрова очень просты: от подножия (1000 м) до 1600 м – каштановые почвы, 1600–3600 – чернозе-

мы, 3600–4000 горно-луговые почвы. На склонах – сохранившиеся с конца плейстоцена коричневые почвы под арчевниками.

Черные мощные гумусовые горизонты реликтовых почв, имеющие обширное площадное распространение, свидетельствуют о мягком умеренном климате, распространении покрытосеменных растений С3 типа ($\delta^{13}\text{C} = -25\%$) растительности на Тянь-Шане и на Памире. По сравнению с современными климатические условия среднего голоцена должны были быть суше и теплее на Северном Тянь-Шане. Очень высокие величины показателей гумификации и коэффициентов экстинкции, фульватно-гуматный и гуматный тип гумуса во вторых гумусовых горизонтах, высокая степень ароматичности гумусовых кислот (Ковалева, Евдокимова, 1995) диагностируют автоморфные условия почвообразования.

Впоследствии черноземные почвы, просуществовавшие около 2000–3000 лет, были перекрыты новым наносом эпохи позднеголоценового похолодания, в котором и формируется современная почва. Переход от среднего голоцена к позднему, исходя из величин $\delta^{13}\text{C}$ (-28%), характеризовался изменением климата в сторону увлажнения, которое без сильного понижения температур привело к росту оледенения. Увеличение уровня осадков привело к элювиальной дифференциации профилей по илу, железу. Микроморфологические исследования этих почв обнаружили сильно ожелезненные анизотропные глины различного возраста, с 5–10 слоями в них, иногда перемежающиеся со слоями кальцита – результат понижения зоны иллювиирования и последующего окаربоначивания.

Природные зоны спустились вниз по долинам, вакантную нишу в высокогорьях занимает новый субальпийский горно-луговой тип почвообразования и растительности, накладываясь на профиль горного чернозема. Таким образом, современная субальпийская и альпийская растительность и черноземовидные почвы на высотах ниже 3000 и субальпийские луговые почвы выше 3000 м начали формироваться около 3 тыс лет назад. Возраст современных гумусовых горизонтов черноземовидных почв 3010 ± 90 лет на Киргизском хребте (Ковалева, Евдокимова, 1995), 2850 ± 110 лет – на Пскемском хребте (Соломина, 1999).

В низкогорье сохраняется чернозем, но меняется его подтип – с типичного на выщелоченный. К средневековому климатическому оптимуму он вновь восстановил оставленные позиции. Профили черноземов низкогорий могут быть только подразделены на верхнюю и нижнюю части, которые соответствуют среднему и позднему голоцену по характеристикам органического вещества.

Таким образом, именно во второй половине голоцена начинает формироваться вертикальная природная зональность в Высокой Азии с верхним луговым поясом и горно-луговыми почвами в зоне действия надмерзлотной верховодки, средним – лесным на склонах и черноземовидном в доли-

нах, в низкогорье – каштановые почвы. Более гидроморфный тип лугового почвообразования накладывается на черноземный или коричневоземный профиль – формируются текстурно-дифференцированные черноземовидные, чернокоричневые или темноцветно-лесные почвы.

На Тянь-Шане переход к средневековому климатическому оптимуму не был особенно контрастным, хотя, судя по свойствам органического вещества горизонтов 1000-летнего возраста, вновь сопровождался аридизацией климата на севере горной страны и увлажнением – на юге и отступанием нижней границы луга вверх, а леса – на склоны. Господствующий тип почвообразования – снова черноземный.

На моренах малого ледникового возраста, появившихся около 300 (по кольцам арчи) или 100 лет назад, сформировались горно-луговые альпийские почвы, наследовавшие изотопный состав холодной климатической эпохи. Ледники опустились вниз до высоты 3000 м. В Высокой Азии малый ледниковый период сопровождается усилением гумидности климата и усилением явлений текстурной дифференциации профилей. Современную эпоху почвообразования, наступившую после малого ледникового периода, отличает отчетливая тенденция увеличения температур воздуха, отступления горных ледников и деградация многолетней мерзлоты повсеместно во всех исследованных долинах и нарастания гумидности климата. Им отвечают высокое содержание гумуса – до 30% в почвах высокогорий, низкие оптические плотности и грубый характер гумуса, но значения ^{13}C еще не достигли позднеголоценовых минимумов (сейчас – -25% , а в позднем голоцене – -28%). Возраст современного гумусового горизонта, по нашим данным – 109 ± 47 лет.

ЭВОЛЮЦИЯ ПОЧВ КАВКАЗА

Почвообразование на Северо-Западном Кавказе укладывается во временные рамки голоцена, судя по радиоуглеродным датам погребенного горизонта чернозема, обладающего гуматным характером гумуса и высокой степенью гумификации. Начавшееся в раннем голоцене (радиоуглеродный возраст 10620 ± 210 лет (ИГАН-2475)) черноземообразование в Кисловодской впадине на высотах около 900–1100 м на отложениях последнего плейстоценового оледенения продолжается до сих пор. Ранний голоцен на Кавказе был временем теплого и влажного климата, когда горнолуговые и лугово-болотные почвы были распространены под влажными лугами. Действительно, характеристики органического вещества переотложенного гумусового горизонта, найденного в толще флювиогляциальных отложений, обнаруживают гуматный гумус, 70% степень гумификации. Но повышение величины коэффициента цветности по сравнению с черноземами говорит о невысокой ароматичности молекул, сближающий данный гори-

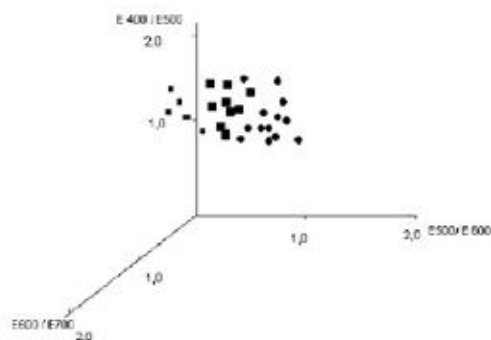


Рис. 2. Оценка крутизны спектральных кривых методов Салфелда (по величинам оптических плотностей гуминовых кислот из гумусово-аккумулятивных горизонтов почв Кавказа).

- – горно-луговые субальпийские почвы
- – горные черноземовидные почвы
- – погребенный чернозем

зонт с горно-луговыми почвами (рис. 2). Вероятно, на высоте 1200–1300 м в начале голоцена располагались заболоченные горные луга.

В то же время на высоте 2900 м на Восточном Кавказе уже около 8000 лет назад (8060 ± 240 лет (RGI-57)) сформировались гумусированные хорошо развитые полугидромофрные почвы за счет увеличения увлажненности под лугами или лесом, но в более холодных условиях, чем сегодня. Эта луговая почва была перекрыта мореной Шахюрдской стадии Шахнабадского оледенения, ледники которого спускались до высот 3000–3200 м. В атлантическом периоде голоцена вектор эволюции почв резко меняет свое направление с гумидного на аридно-степной, происходит формирование лугово-степных почв. Погребенные черноземовидные горизонты горно-степных почв Дагестана, возраст которых на высоте 2900 м составил 6430 ± 270 лет (RGI-56) гуматным гумусом, пологим характером спектров отражения гуминовых кислот, низкими величинами коэффициента отражения (26%).

Переход от степного этапа к лесному, очевидно, относится к началу субатлантического периода (2500 лет назад) (Александровский, Бирина, 1987). В полосе, занятой лесом, черноземы эволюционировали в серые лесные почвы. Подтверждением тому, что серые лесные почвы в прошлом здесь были черноземами, служат хорошо сохранившиеся в их профиле мощные вторые гумусовые горизонты.

В середине первого тысячелетия нашей эры (возраст иллювиального горизонта бурозема составляет 1480 ± 140 лет (RGI-55)) на высотах около 1700 м формируются буроземы, эволюция которых под лесом на фандах

не прерывалась в течение последних 1500 лет ни средневековым климатическим оптимумом, ни похолоданием малого ледникового периода.

Горно-луговые черноземовидные почвы с погребенными гумусовыми горизонтами черноземов распространены и под луговой растительностью на террасах рек Кяфар и Кривая (высота 1100–1300 м над уровнем моря), и под стенами городища Кяфар. Время погребения ископаемых толщ (по археологическим артефактам аланского городища Кяфар) – 1000–1300 лет назад. Эпоха стабильного почвообразования на занятых аланами лавинных конусах и отсутствия значительных ледниковых подвижек продолжалась, по разным оценкам, с III–VIII столетия нашей эры вплоть до XIII в.

Почвообразование преобладало над разрушительными экзогенными процессами. Гуматный гумус и богатое бензойными структурами строение (по данным инфракрасной спектроскопии и ядерного магнитного резонанса) гуминовых кислот в почвах террас аланского поселения является индикатором черноземообразования в условиях теплого и сухого климата «архызского» перерыва в оледенении горных вершин. Следовательно, и верхняя граница леса должна была быть выше на 200–300 м, чем сегодняшняя.

Малый ледниковый период в изучаемом регионе начался 300–500 лет назад, судя по возрасту дневных гумусовых горизонтов (350 ± 50 и 450 ± 70 лет (ИГАН-2474)) и проявился в нарастании ледников. В результате черноземы среднегорий эволюционировали в горно-луговые черноземовидные почвы на речных террасах с более близким уровнем грунтовых вод. Карбонатные черноземы предгорий эволюционировали под влиянием усилившейся увлажненности климата в остаточнокарбонатные и выщелоченные.

По-видимому, именно во второй половине голоцена начинает формироваться сегодняшнего вида вертикальная природная зональность на Кавказе с верхним луговым поясом и горно-луговыми почвами, средним-лесным на склонах и черноземовидным в долинах. Среднегорья заняты лесом на бурых лесных почвах на склонах или горно-луговых черноземовидных почвах в долинах. В зоне предгорий сохраняется чернозем, но интенсивность черноземообразовательного процесса меньше былого.

Современный гумусовый горизонт горно-луговой субальпийской почвы Восточного Кавказа не разрушен талыми водами малого ледникового периода, то есть современные лугово-степные почвы Дагестана активно развивались в средневековый климатический оптимум – около 1251–1449 гг. (610 ± 150 лет (RGI-54)), а интенсивность оледенения в малый ледниковый период в горном Дагестане была менее значительна, нежели на Северо-Западном Кавказе.

ЭВОЛЮЦИЯ ПОЧВ ХИБИНСКОГО ГОРНОГО МАССИВА

Освобождение Кольского полуострова и Хибинского горного массива от покровного валдайского ледника, судя по данным радиоуглеродного датирования почв, затянулось до 7500–7000 лет назад и закончилось лишь к началу среднего голоцена, когда стало возможным формирование почвенного покрова. Голоценовые почвы, захороненные естественным путем вследствие подавления почвообразования осадконакоплением, широко развиты в аккумулятивных и транзитно-аккумулятивных ландшафтах. Уже сам факт естественного погребения почв свидетельствует о катастрофических изменениях факторов почвообразования.

Почвенный покров хорошо отражает динамику распада последнего оледенения. В районе исследований реконструированы 3 стадии развития долинного горного оледенения, сопровождавшиеся повышением лавинной активности на склонах, и на основе радиоуглеродного анализа датированы три эпохи почвообразования в периоды «межледниковий». Во-первых, 4500–3500 лет назад – эпоха суббореального потепления. Радиоуглеродная датировка погребенной почвы 3780±110 лет (ИГАН-3184). Лавинная деятельность сокращалась. На морене ледниковой эпохи даун и ее флювиогляциальных отложениях в высотном интервале 440–450 м над уровнем моря протекало активное почвообразование лугового типа. Моренные отложения этой эпохи характеризуются самыми низкими значениями индексов выветривания, то есть рассматриваемая морена – самая древняя в ряду изучаемых морен (рис. 3).

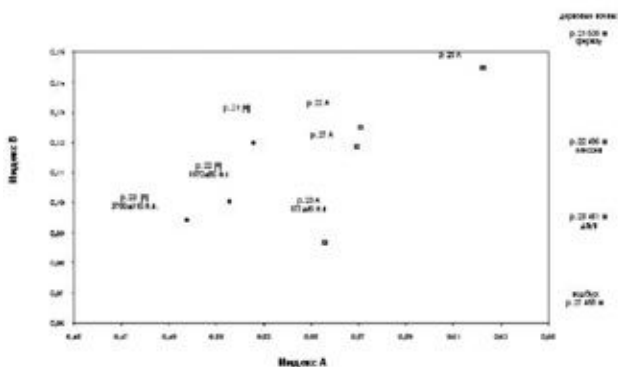


Рис.3. Оценка интенсивности выветривания почв разных моренных стадий Хибинского горного массива (по результатам анализа валового химического состава); индекс $A = (CaO + Na_2O + K_2O) / (Fe_2O_3 + CaO + Na_2O + K_2O)$; индекс $B = (SiO_2 + CaO + Na_2O + K_2O) / (Al_2O_3 + SiO_2 + CaO + Na_2O + K_2O)$.

Свойства органического вещества погребенных почв свидетельствуют о том, что гумусообразование в них шло по тому же типу, что и в современных почвах, когда доминирующим является луговой тип почвообразования. Однако более теплая и влажная стадия с усилением лугово-болотного процесса, которую проходили почвы троговых долин по мере их формирования на месте бывших приледниковых озер, нашла свое отражение в свойствах гуминовых кислот. Молекулярная масса гуминовых кислот погребенных горизонтов меньше, а степень окисленности и оторфованности молекул, так же как и содержание P_g -фракции, выше, чем в дневных горизонтах.

Вторая волна неогляциального похолодания, оледенение стадии эггесен приурочено к периоду 3500–1500 лет назад. Это время активизации склоновых процессов и прерывания педогенеза. Молодость данных отложений по сравнению с предыдущей стадией обнаруживается увеличением индексов выветривания, тенденцией к увеличению содержания стронция, циркония и титана в валовом составе.

По нашим данным, эпоха малого климатического оптимума с активным развитием дернового типа почвообразованием в долинах и формированием подбуров на склонах началась около 1200–1000 лет назад. Радиоуглеродная датировка погребенной почвы – 1170 ± 80 лет (ИГАН-3186). Максимально сокращалась лавинная активность, и на морене гляциальной стадии эггесен на высоте 470–490 м шло активное формирование дерново-подбуров. Почвы, развитые на моренах рассматриваемой стадии, отличаются неоднородностью гранулометрического состава, отсутствием корреляции между средним диаметром песчаных компонент и степенью их отсортированности. Следовательно, условия увлажнения не были благоприятны для сортировки материала, а это возможно лишь в сухих условиях среды. Характер преобразования первичных минералов в профилях практически не отличается от современного, свойства органического вещества, на первый взгляд, идентичны. Однако элементный состав гуминовых кислот и их инфракрасные спектры свидетельствуют о большей обогащенности гуминовых кислот погребенных субатлантических почв азотом, и, следовательно, об их большей биологической активности и о сдвиге вертикальных растительных поясов вверх. Верхняя граница леса должна была быть выше на 150–200 м. Этот климатический этап в Хибинах сопоставляется исследователями со временем архызского перерыва на Кавказе.

Малый ледниковый период, или гляциальная стадия фернау, имел две фазы похолоданий: в XII и XIX вв. Почвообразование протекало на морене и ее флювиогляциальных отложениях на высоте 540–550 м над уровнем моря, обнаруженных нами, по-видимому, впервые, и относящихся к первой ледниковой фазе.

Активизация склоновых процессов и лавинной активности привела к погребению субатлантических почв, развитие мерзлотных явлений при-

вело к формированию многообразных форм мерзлотного рельефа, которые сегодня являются реликтовыми. Граница леса опустилась до субатлантических границ.

Вторая фаза малого ледникового периода и следующая за ней эпоха современного лугового почвообразования по мере обсыхания запрудных озерных ландшафтов в предморенных трогах наступила в XIX–XX вв. Радиоуглеродные датировки современной почвы – 177 ± 49 лет (ИГАН-3187) и 261 ± 55 лет (ИГАН-3185). «Грубый» характер гумуса, его гуматно-фульватный состав, низкие коэффициенты экстинкции, значительное содержание Рg-фракции, низкая обогащенность гумуса азотом, развитая периферическая часть молекул при малом участии связей бензоидных структур в современных гумусовых горизонтах соответствуют условиям гумусообразования горной тундры с непродолжительным периодом биологической активности и повышенным увлажнением.

ЭВОЛЮЦИЯ ПОЧВ СРЕДНЕГО УРАЛА

Определение возраста погребенных почвенных горизонтов обнаружило, что интенсивное почвообразование на Среднем Урале началось в конце голоцена, придя на смену последней волне неогляциального похолодания 2500 лет назад, что подтверждает гипотезу о холодном климатическом эпизоде позднего голоцена (3500–1500 лет назад), когда ледники Урала, по мнению Соломиной (1999), вернулись к своим позднеплейстоценовым границам.

Возраст иллювиального горизонта бурозема – 1440 ± 70 лет (Ki-18779). Более тяжелый по сравнению с вышележащими горизонтами изотопный состав углерода в нем свидетельствует о некоторой аридизации и потеплении климата «средневекового климатического оптимума» и, видимо, распространению в составе лесов широколиственных пород, граница леса поднималась до вершин хребта. При этом буроземы на склонах старше (1440 ± 70 , Ki-18778), так как вершины хребтов быстрее обсыхали, а оледенение носило долинный характер, а темногумусовая почва в луговине межгорной седловины немного моложе (1300 ± 90 , Ki-18779). В дальнейшем датированные горизонты были перекрыты более молодыми отложениями ледниковой стадии фернау, граница леса опустилась на 200 м вниз.

Облегчение изотопного состава углерода говорит о последующем за оптимумом прохладном и влажном «малом ледниковом периоде». Пик содержания щебня в мелкоземке маркирует усилившуюся деятельность экзогенных факторов. Максимальная подвижность соединений железа в этом же горизонте подтверждает увеличение увлажнения. В горизонтах дневных почв наблюдается активное луговое почвообразование.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эволюция горных почв подчинена направлению развития ландшафтов, которое, в свою очередь, определяется ритмами движения ледников, геоморфологическими и климатогенными процессами. Следствием динамичных условий почвообразования является полихронный и полигенетичный облик почвенного покрова горных стран. Современные типы почвообразования, а также типы структур вертикальной зональности почв разновозрастны.

Так, коричневые и бурые криоаридные почвы формировались в условиях перигляциальных зон плейстоцена и сохранились в экстрааридных условиях, например, высокогорий Тянь-Шаня, Главной гряды Крымских гор, Памира. Это отличный от большинства современных голоценовых типов, более древний тип вертикальной зональности почв (гиперзональности).

Начало процесса черноземообразования совпадает с началом голоцена и глобальным распространением растений с С3 типом фотосинтеза. К атлантическому периоду голоцена черноземы распространились на Кавказе и в Тянь-Шане вплоть до границы современного альпийского пояса.

Появление буроземов под лесом на горных склонах во всех горных системах диагностирует начало неогляциального похолодания в начале исторического времени. А средневековый оптимум во всех исследованных регионах отличается восстановлением среднеголоценовых структур почвенного покрова и деградацией оледенения. В то же время, как показывают палеопочвенные данные, наступание ледников малого ледникового возраста (особенно активное в горах гумидного климата) привело к формированию субальпийских и альпийских горно-луговых почв.

Установленные на основе исследования почвенных архивов палеоэкологической информации палеоклиматические тренды для различных горных регионов Евразии носят глобальный характер, хотя короткопериодные климатические циклы не отличаются синхронностью.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке РФФ (грант № 17-14-01120).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александровский А.Л., Бирина А.Г.* 1987. Эволюция серых лесных почв предгорий Северного Кавказа // Почвоведение. № 8. С. 28–39.
- Быковская Т.К., Ковалева Н.О.* 2010. Горные почвы Карачаево-Черкесии. М.: МГИУ. 164 с.

- Владыченский А.С.* 1998. Особенности горного почвообразования. М.: Наука. 191 с.
- Геннадиев А.Н.* 1990. Почвы и время: Модели развития. М.: изд-во МГУ. 230 с.
- Герасимов И.П., Ливеровский Ю.А.* 1947. Чернобурые почвы ореховых лесов Средней Азии и их палеогеографическое значение // Почвоведение. № 9. С. 521–532.
- Глазовская М.А.* 1953. К истории развития современных природных ландшафтов Внутреннего Тянь-Шаня. Географические исследования в Центральном Тянь-Шане // Изв. АН ССР. С. 27–68.
- Зонн С.В.* 1962. О некоторых вопросах генезиса почв еловых лесов Тянь-Шаня // Почвоведение. № 5. С. 24–39.
- Евдокимова Т.И., Ковалева Н.О.* 1995. К вопросу о генезисе горно-луговых и горнолуговостепных черноземовидных почв Тянь-Шаня // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. № 3. С. 15–23.
- Ковалев Р.В., Хмелев В.А.* 1968. Темноцветные почвы парковых лиственных травянистых лесов Центрального Алтая // Лес и почва. Красноярское книжное изд-во. 611 с.
- Ковалева Н.О., Ковалев И.В.* 2009. Биотрансформация лигнина в дневных и погребенных почвах разных экосистем // Почвоведение. № 11. С. 84–96.
- Ковалева Н.О., Ковалев И.В.* 2015. Лигниновые фенолы в почвах как биомаркеры палеорастительности // Почвоведение. № 9. С. 1073–1086.
- Ломов С.П.* 1984. Развитие почвенного покрова Таджикистана в голоцене // История развития почв в голоцене. Пушино. С. 171–172.
- Максимов Е.В.* 1980. Ледниковое прошлое хребта Киргизский Алатау. Л.: изд-во Ленингр. ун-та. 160 с.
- Соломина О.Н.* 1999. Горное оледенение Северной Евразии в голоцене. М.: Научный мир. 272 с.
- Степанов И.Н., Абдуназаров У.К.* 1977. Погребенные почвы в лессах Средней Азии и их палеогеографическое значение. М.: Недра. 120 с.
- Abramowski U., Bergau A., Seebach D. et al.* 2006. Pleistocene glaciations of Central Asia: results from ¹⁰Be surface exposure ages of erratic boulders from the Pamir (Tajikistan), and the Aly-Turkestan range (Kyrgyzstan) // Quaternary sci. rev. № 25. P. 1080–1096.
- Baumler R., Zech W., Heuberger H., Weber-Diefenbach K.* 1991. Investigations on the intensity of weathering of soils developed from glacial and fluvioglacial deposits and their relationship with the history of the landscape in the Mt. Everest region // Geoderma. 48. 223–243.
- Heuberger By.H., Sgibnev V.V.* 1998. Paleoglaciological studies in the Ala-Archa national Park, Kyrgyzstan, Northwestern Tian-Shan mountains, and using multitextural analysis as a sedimentological tool for solving stratigraphical problems // Zeitschrift für Gletscherkunde und Glazialgeologie. Bd 34. S. 95–123.
- Khokhlova O.S., Khokhlov A.A., Kuznetsova A.M.* 2016. Carbonate features in the uppermost layers of Quaternary deposits, Northern Armenia, their significance for paleoenvironmental reconstruction // Quaternary International. № 418. С. 94–104.

- Kovaleva N.O., Zech W., Haumaier L.* 2000, Soils as indicator of the paleoclimatic changes in the Northern Tian-Shan // International workshop “Soils of Tian-Shan and Pamir”, Germany, Universität Bayreuth. P. 126.
- Kovaleva N.* 2004. Northern Tian-Shan paleosoil Sedimentary sequences as a record of major climatic events in the last 30, 000 years // *Rev. Mexicana Ciencias*. V. 21. № 1. P. 71–78.
- Savoskul O.S.* 1997. Lichenometric and ^{14}C evidence for the late Holocene glacier variations in the oigaing river basin, Western Tian Shan, central Asia // *Zeitschrift fuer Gletscherkunde und Glazialgeologie*. Bd 33. S. 1–14.
- Stübner K., Grin E., Hidy A.* et al. 2017. Middle and Late Pleistocene glaciations in the southwestern Pamir and their effects on topography // *Earth and science letter*. V. 466. P. 181–194.
- Zech R.* 2012. A late Pleistocene glacial chronology from the Kitschi-Kurumdu Valley, Tien Shan (Kyrgyzstan), based on ^{10}Be surface exposure dating // *Quaternary res*. № 77. P. 281–288.
- Zech W., Glaser B., Ni A.* et al. 2000. Soils as indicators of the Pleistocene and Holocene landscape evolution in the Alay Range (Kyrgyzstan) // *Quaternary intern*. № 9. P. 147–160.

Age and evolution of Eurasia mountain soils

N.O. Kovaleva

The evolution of mountain soils is subject to the direction of the development of landscapes, which is determined by the rhythms of the glaciers movement. The result of dynamic soil forming conditions is the polychronic and polygenetic soil cover. The modern natural zonality in the mountains of the cold and temperate zones were formed during the Holocene. The Pleistocene structures of vertical zonality (hypersonality) are preserved on the slopes of mountain ranges in the arid climate (Tien Shan, the Crimean ridge). The beginning of Chernozem formation in the mountains of Eurasia corresponds to the beginning of the Holocene. Chernozems spread to the borders of the modern alpine belt to the Atlantic period. The beginning of the Burozems formation is the Late Holocene, and the soil-forming substrate for mountain-meadow Alpine and subalpine soils are the moraines of the Little Ice Age, the beginning of which was more contrasting in the mountains of the humidity zona. The paleo-climatic trends were established by the soil archives study. Paleoecological information for various mountain regions of Eurasia are global, although short-period climatic cycles were not synchronic.

Keywords: mountain soils, evolution, Pleistocene, Holocene.

УДК 631.459:631.61

ГЕОИНФОРМАЦИОННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ СКОРОСТЕЙ ПОЧВООБРАЗОВАНИЯ ЗОНАЛЬНЫХ ПОЧВ КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА

Р.В. Горбунов¹, Е.И. Ергина²

¹*Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН*

²*Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского,*

Таврическая академия

gorbunov@imbr-ras.ru; ergina65@mail.ru

Представлены результаты геоинформационного моделирования допустимых норм эрозии (скорости почвообразования), предельной мощности гумусового горизонта и затрат радиационной энергии на почвообразование для зональных почв Крымского полуострова. Описаны географические особенности изменения указанных параметров. Обоснована актуальность учета допустимых норм эрозии при планировании почвенно-мелиоративных мероприятий.

Ключевые слова: энергетические затраты на почвообразование, предельная мощность гумусового горизонта, допустимые нормы эрозии, зональные почвы, Крымский полуостров.

В настоящее время в связи с интенсивным использованием почвенных ресурсов, изменением климата, процессы трансформации агроландшафтов достигают катастрофических масштабов. Изменение структуры ландшафтов при антропогенном освоении приводит к нарушению биохимических и физических процессов восстановления плодородия почв и резкого обострения процессов деградации почв. Для разработки мероприятий стабилизации эрозионной ситуации на конкретной территории при разработке комплексной системы рационального природопользования необходимо количественно оценить соотношение темпов эрозии и ее допустимой нормы.

В настоящее время существуют различные методологические подходы, позволяющие оценить темпы потерь почвы в результате эрозии [4–11];

16; 20–22; 24–31], однако количественная оценка величины ее допустимой нормы в должной степени не разработана. Поэтому рассмотрение проблемы противозерозионного обустройства агроландшафтов на основе рекомендаций, основанных на конкретных аналитических исследованиях и математических моделях соотношения процессов эрозионного разрушения почв и их способности к самовосстановлению чрезвычайно актуально. Наиболее эффективно оценить допустимые нормы эрозии (ДНЭ) возможно только посредством моделирования формирования почвы во времени и определения скоростей почвообразования.

В Крыму сильной эрозии подвержено 60.3% распаханых земель. Проявлению ускоренной эрозии на полуострове в последнее время способствует не только интенсивное сельскохозяйственное освоение территории, но и факторы, обусловленные современными изменениями климата, проявляющиеся в усилении таких процессов, как пыльные бури, ливневые осадки, метелевые переносы, скорость ветра. Современные тенденции климата в разных условиях рельефа, почвообразующих пород, растительности и деятельности человека приводят к смене характера водного и теплового режима функционирования почв, часто вызывая деградацию почв. По сути, в современных условиях происходит новый процесс эволюции и формирования почв в новых условиях среды.

В связи с указанными особенностями, актуальным является создание пространственных моделей, позволяющих количественно оценить энергетику процесса и скорости почвообразования на территории Крымского полуострова, что и стало целью данной работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В основу исследований легли работы Е.И. Ергиной с соавторами [4–10; 15; 28], в которых на основе почвенно-хронологических и аналитических исследований разработаны региональные модели расчета допустимых норм эрозии зональных почв Крыма. В работах показано, что в современных условиях, реальное определение скорости почвообразования на склоновых землях возможно только на основании расчетов темпов природного почвообразования.

Различия в скоростях почвообразования, с некоторой долей условности, объясняются составом почвообразующих пород, а также различными энергетическими затратами на почвообразование. В работах [4–10; 15; 28] получена математическая зависимость скорости почвообразования для почв, сформированных в результате природного почвообразовательного процесса на плакорах и на склонах различной экспозиции и крутизны:

$$G = r \cdot e^{\ln(1 - \frac{H}{H_{np}})} \quad (1)$$

где G – скорость почвообразования (мм/год); r – коэффициент; H – мощность гумусового горизонта, мм; $H(np)$ – предельная мощность гумусового горизонта, мм.

Ранее авторами [4–7] была изложена методика расчета предельной мощности гумусового горизонта зональных почв Крыма. Итоговые математические модели, которые были получены путем графического анализа данных имеют вид:

$$H_{Г(ПП)} = g \cdot (422.1 \cdot \ln Q - 2232.4) \quad (2)$$

$$H_{Г(ПП)} = g \cdot (393,4 \cdot \ln Q - 1905.1) \quad (3)$$

где $H_{Г(ПП)}$ – предельная мощность гумусового горизонта, мм; Q – годовая величина затрат радиационной энергии на почвообразование; g – поправка на гранулометрический состав почвы.

Формула (2) дает возможность рассчитывать максимальные мощности гумусового горизонта для почв на рыхлых почвообразующих породах, а (3) – для почв, которые образовались на элювии и делювии разнообразных горных пород.

Расчет энергетических затрат на почвообразование производился на основе биоэнергетического подхода В.Р. Волобуева [2]. Им разработан способ оценки эффективности почвообразовательного процесса с помощью функции Q – годовой величины затрат радиационной энергии на почвообразование. После модернизации авторской записи, дополненной множителем перевода в систему СИ, формула вычисления величин Q в МДж/м²·год имеет такой вид:

$$Q = 41.868 \left[R \cdot e^{-\frac{18.8 R^{0.73}}{P}} \right] \quad (4)$$

где R – радиационный баланс, ккал/(см²/год), P – годовая сумма осадков, мм.

Расчет радиационного баланса выполнен на основе данных реанализа, по материалам Европейской организации спутниковой метеорологии [29] (European Organisation for the Exploitation of Meteorological Satellites – EUMETSAT) и данных, представленных в работе [13]. С использованием данных реанализа была рассчитана карта количества суммарной солнечной радиации в Крыму. На основе данных о годовых значениях суммарной солнечной радиации и радиационного баланса по метеостанциям Крыма, представленных в работе [13], была получена зависимость между значениями суммарной солнечной радиации и радиационного баланса в Крыму, которая легла в основу расчета радиационного баланса территории Крымского полуострова.

Годовые суммы осадков получены путем географической интерполяции значений сумм осадков по метеостанциям Крыма.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Используя полученные слои радиационного баланса и годовых сумм атмосферных осадков получена уточненная по сравнению с предыдущими публикациями [4, 15, 28] карта энергетических затрат на почвообразование (рис. 1).

На карте четко выделяется субширотный градиент изменения потенциала энергетических затрат на почвообразование: от 1000 до 1200 МДж/м² год в равнинном Крыму. Наибольший энергетический потенциал в равнинном Крыму для формирования почв имеет Центрально-Крымский регион, наименьший – Тарханкутский полуостров, Керченский полуостров и Присивашье. Данная величина подтверждает природную обусловленность зонального почвообразования климатическими факторами. В Предгорье значения энергетических затрат возрастают до 1350 МДж/м²·год.

Карта энергетических затрат на почвообразование в Горном Крыму хорошо отражает зонально-провинциальные особенности Главной гряды Крымских гор. Для северных склонов Главной гряды значения энергетических затрат на почвообразования равны 1450 до 1600 МДж/м²·год. Максимальные затраты на почвообразование характерны для поверхностей яйл: более 2000 МДж/м²·год. При этом в восточном секторе значения энергетических затрат меньше, чем в западном.

Автоматизированный подсчет площадей между сопредельными изолиниями в пределах установленных градаций позволил рассчитать средне-взвешенное значение величины энергетических затрат на почвообразование для Крымского полуострова, которое равно 1196.709 МДж/м²·год, при размахе величин от 1000 до 2100 МДж/м²·год. Распределение доли энергетических затрат на почвообразование по градациям на территории пред-

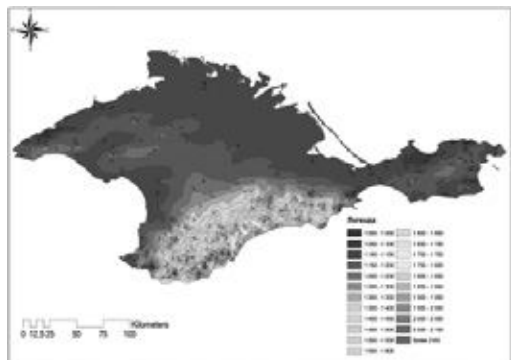


Рис. 1. Энергетические затраты на почвообразование (МДж/м²·год)

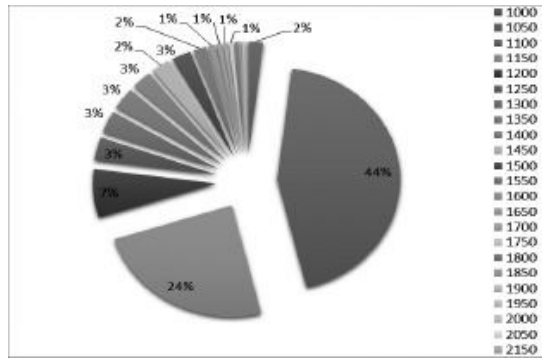


Рис. 2. Распределение энергетических затрат на почвообразование по территории Крымского полуострова в МДж/м²·год

ставлено на рис. 2. Максимальные площади характеризуются значениями Q 1100 МДж/м²·год – 41 % и 1150 МДж/м²·год – 24 % территории.

Следует иметь в виду, что фоновые характеристики условий тепло- и влагообеспечения и, следовательно, рассчитанные по ним энергетические затраты на почвообразование, строго говоря, отражают специфику и внутривековую ритмичность гидротермических условий инструментального периода. Однако, внутренняя целостность заключительной части голоцена – субатлантического периода, позволяет распространить усредненные климатические данные инструментального периода, на последние 2,5 тысячи лет.

На сегодняшний день нет четких представлений об особенностях пространственно-временных и генетико-эволюционных процессах в почвах Крыма, в особенности это относится к почвам горного и предгорного Крыма. Многие почвоведы считают не типичность таких почв, как остепенные бурые лесные, темно-бурые лесные, другие темноцветные почвы, дерново-карбонатные, предгорные черноземные и другие, проявлением антропогенного воздействия на эти почвы в течение длительного периода их эксплуатации.

Не типичность этих почв проявляется в несоответствии их формирования в пределах тех типов зональной растительности, которая господствовала на описываемой территории до активного ее освоения. При этом не учитывается, что полноголоценовые почвы, формировались на определенной территории в течение всего голоцена. А современные типы растительности являются фактором почвообразования, только в последний палеобоклиматический период голоцена. Согласно работ П.Д. Подгородецкого [18; 19], в Крыму в течение голоцена преобладал период благоприятный для формирования почв коричневого и черноземного типов. Поскольку колебания климата Крыма в голоцене, как и на других территориях, приводили к из-

менению соотношения площадей ландшафтов со степной и лесостепной растительностью, в таких переходных полосах как лесостепное предгорье и низкогорье, вследствие инверсионной зональности Крыма, формировались выше перечисленные нетипичные типы почв. То, что некоторые свойства крымских почв, являются реликтовыми, подтверждается энергетическими затратами на почвообразование (Q). Этим объясняется изменение некоторых свойств почв (имеющих большие характерные времена их формирования) при их сельскохозяйственном использовании, даже с учетом стимуляции процессов почвообразования: внесении дополнительных доз удобрений, орошения и т. д.

Также энергетические затраты на почвообразование подтверждают реликтовость коричневых почв западного ареала своего распространения, так как по всей вероятности, сформировались они в эпоху с иными климатическими характеристиками и сохранили свойства, соответствующие прежним факторам среды.

В Крыму преобладающим фактором зональности служит фактор увлажнения. Это подтверждается распределением на территории расчетных величин (Q). На севере Крымского полуострова значения энергетических затрат на почвообразование соответствуют значениям энергетических затрат на почвообразование, рассчитанных для сухостепной зоны темно-каштановых и каштановых почв южной степи ЕТР [15]. К югу значения показателя (Q) увеличиваются, несмотря, на что в зоне распространения дерново-карбонатных почв в комплексе с черноземами на элювии карбонатных пород, предельная мощность гумусового горизонта почв значительно ниже, чем в зональных аналогах степной зоны Европейской территории России (ЕТР). Это объясняется тем, что большая часть энергии направленной на формирование гумусового профиля расходуется на процессы внутрипочвенного выветривания и трансформацию минеральной части почвенного профиля, вследствие чего время формирования климаксовой почвы увеличивается. Поэтому иногда при моделировании процесса почвообразования для решения некоторых прикладных задач рекомендуется вводить поправочный коэффициент – лаг запаздывания [8].

На территории Крымского полуострова можно выделить четыре группы почв с различными энергетическими затратами на почвообразование (Q), характеризующими климатические условия почвообразовательного процесса:

а) почвы Равнинного Крыма: черноземы южные, каштановые почвы, солонцы, солончаки, с значениями Q 1000–1150 МДж/м²·год;

б) почвы Предгорного и Горного Крыма с господствующими черноземами южными мицеллярно-карбонатными; черноземами карбонатными и дерново-карбонатными, с значениями Q 1200–1350 МДж/м²·год;

в) коричневые почвы, которые образуют 2 сектора:

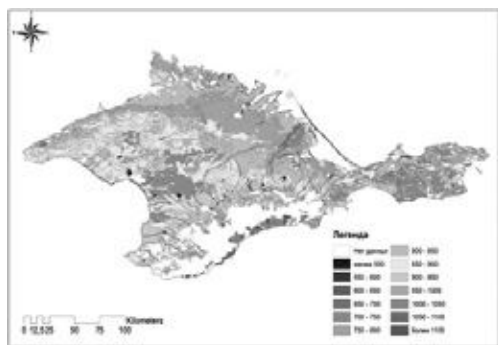


Рис. 3. Предельная мощность гумусового горизонта почв, мм

1) почвы, формирующиеся в более засушливой восточной части Южного берега Крыма, а также в западном и юго-западном секторах побережья с значениями Q 1150–1200 МДж/м²·год (Чернореченский и Западный районы Горного Крыма) и от 1350 до 1450 МДж/м²·год в восточном районе Крымского южнобережного субсредиземноморья;

2) почвы коричневые, но сформированные в условиях, наиболее характерных для формирования коричневых почв субсредиземноморья – коричневые почвы ксерофитных лесов и кустарников (территория Большой Ялты, Никитского ботанического сада, мыса Мартьян и территории западного сектора Южного берега Крыма) с значениями Q 1500–1700 МДж/м²·год;

г) почвы яйл: горно-луговые, горно-луговые черноземовидные различной мощности, бурые горно-лесные формирующиеся в условиях наиболее высоких значений энергетических затрат на почвообразование – 1700–2100 МДж/м²·год и более.

Используя полученную карту энергетических затрат на почвообразование и карту почв Крымского полуострова [12] по моделям (2) и (3), была построена карта предельной мощности гумусового горизонта почв (рис. 3).

В изменении мощности гумусового горизонта почв Крымского полуострова с северо-востока на юго-запад прослеживается определенная зональность. Так, значения, приближенные к минимальным (600–700 мм), соответствуют части речной долины р. Салгир, расположенной в Присивашье, центральной части Арабатской стрелки и некоторых узких прибрежных полосах (Казантипский залив и др.). На территории Альминской впадины и юго-западной части Керченского полуострова предельная мощность гумусового горизонта почв повышается до 700–750 мм. В районе

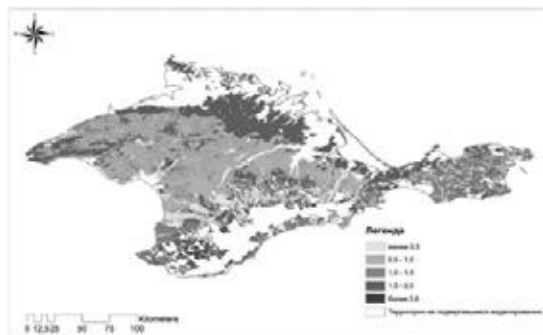


Рис. 4. Скорости формирования гумусового горизонта (ДНЭ) зональных почв Крымского полуострова (т/га в год)

Северного Причерноморья вплоть до Индоло-Кубанского краевого прогиба включительно, а также в пределах северной части Тарханкутского полуострова мощность гумусового горизонта увеличивается до 850 мм, причем в прибрежной и граничащей с предгорной частью он выше, чем в центральной. В районе Тарханкутского полуострова, Новоселовского и Симферопольского поднятия предельная мощность гумусового горизонта почв достигает 850–900 мм, а в районе Внешней гряды – 900–950 мм. В пределах этой территории локально распределены участки со значениями менее 550 мм. Максимальные значения изучаемого показателя зафиксированы в районе Южного берега Крыма и составляют 1000–1100 мм и более. Там же локальное распространение получили территории с предельной мощностью гумусового горизонта почв 550–600 мм. В районе Керченского полуострова мощность гумусового слоя характеризуется высокой мозаичностью, что связано с высокой контрастностью геолого-геоморфологических условий.

С использованием данных, полученных в работах [1; 3; 4; 14; 17; 23] с использованием модели (1) построена карта природных скоростей почвообразования с учетом функции рельефа (рис. 4).

На карте видно, что скорость почвообразования максимальна на севере полуострова, в зоне распространения темно-каштановых и каштановых почв и снижается к югу, достигая в предгорье минимальных значений – менее 0.5 т/га. Максимальные скорости характерны также для черноземов, сформированных на рыхлых глинистых или суглинистых отложениях. В Горном Крыму скорости почвообразования зависят в большей степени от сочетания почвообразующих пород и микроклиматических особенностей склонов гор и достигают скоростей от 1 до 2 т/га.

ВЫВОДЫ

Современные методы математического и картографического моделирования позволяют на новом количественном и качественном уровне оценить специфику процессов почвообразования полуострова. Использование энергетического подхода позволяет на совершенно новом уровне характеризовать условия гидро-термообеспеченности территории, учитывать изменчивость окружающей среды и прогнозировать состояние почвенного покрова при изменениях климатической системы полуострова. Примечательно, что на карте четко выделяется субширотный градиент изменения энергетических затрат на почвообразование, которые изменяются в довольно широких пределах от 1000 до 1200 МДж/м² год в Равнинном Крыму до более 2000 МДж/м²-год в Горном Крыму. В результате картографического анализа выделены четыре группы почв с различными энергетическими затратами на почвообразование (Q), характеризующими климатические условия почвообразовательного процесса и основные черты их генезиса.

В изменении предельной мощности гумусового горизонта почв Крымского полуострова прослеживается определенная зональность с северо-востока на юго-запад от 600 мм в Присивашье до 1100 мм и более в районе Южного берега Крыма, что обусловлено сочетанием факторов почвообразования. Но при характеристике этого показателя необходимо учитывать специфичность почвообразующих пород, обусловленных разнообразием геолого-геоморфологических условий.

На основании полученной впервые карты скоростей почвообразования рекомендуется разрабатывать комплекс мероприятий по противоэрозионному обустройству территории, или корректировать уже существующие почвозащитные системы земледелия с учетом пространственной изменчивости этого показателя от 0.5 до 2 т/га.

Комплексное использование методов математического моделирования процессов формирования гумусового горизонта почв и ГИС-картографирования позволит составлять прогнозы состояния почвенного покрова и разрабатывать адаптационные мероприятия воспроизводства почвенных ресурсов при изменяющихся условиях.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (проекты государственного задания ФГБУН ИМБИ 0556-2019-0006, ФГАОУ ВО «КФУ им. В.И. Вернадского» АААА-А16-116051910054-3)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алексаишин И.В., Хижняк Ю.С., Горбунов Р.В.* 2007. Факторы и общие закономерности поведения тяжелых металлов в почве // Зап. об-ва геоэкологов. № 9. С. 17–24.
2. *Волобуев В.Р.* 1974. Введение в энергетику почвообразования. М.: Наука. 128 с.
3. *Драган Н.А.* 2004. Почвенные ресурсы Крыма. Симферополь: ДОЛЯ. 208 с.
4. *Ергина Е.И., Горбунов Р.В., Тронза Г.Е.* и др. 2017. Изучение и идентификация почвенных эталонов и редких почв с целью мониторинга и охраны почвенных ресурсов в Равнинном Крыму. Симферополь: ИТ «АРИАЛ». 140 с.
5. *Ергина Е.И., Горбунов Р.В., Щербина А.Д.* 2018. Географический анализ допустимых норм эрозии почв в агроландшафтах Крымского полуострова. Симферополь: ИТ «АРИАЛ». 180 с.
6. *Ергина Е.И., Горбунов Р.В., Щербина А.Д.* 2018. Почвенные эталоны и редкие почвы Равнинного Крыма. Симферополь: ИТ «АРИАЛ». 168 с.
7. *Ергина Е.И.* 2017. Моделирование процесса формирования гумусового горизонта почв во времени в Крыму // Почвоведение. № 1. С. 17–23.
8. *Ергина Е.И.* 2001. Модель развития почв во времени // Культура народов Причерноморья. № 17. С. 18–20.
9. *Ергина Е.И.* 2017. Пространственно-временные закономерности процессов современного почвообразования на Крымском полуострове. Симферополь: ИТ «АРИАЛ». 224 с.
10. *Ергина Е.И., Черный С.Г.* 2010. К вопросу о классификации эродированных почв Крыма // Геополитика и экогеодинамика регионов. № 1. С. 45–53.
11. *Заславский М.Н.* 1983. Допустимые нормы эрозии или обязательные нормы наращивания плодородия // Почвоведение. № 11. С. 91–99.
12. Карта почв Украинской ССР Масштаб 1:200000 / Ред. М.К. Крупская. Мин-во сельского хоз. УССР. Укрземпроект. 1967.
13. Климат и опасные гидрометеорологические явления Крыма. 1982. Л.: Гидрометеоиздат. 317 с.
14. *Костенко И.В.* 2014. Атлас почв Горного Крыма. К.: Аграр. Наука. 184 с.
15. *Лисецкий Ф.Н., Ергина Е.И.* 2010. Развитие почв Крымского полуострова в позднем голоцене // Почвоведение. № 6. С. 643–657.
16. *Лисецкий Ф.Н.* 2000. Пространственно-временная организация агроландшафтов. Белгород: Белгородский гос. ун-т. 301 с.
17. *Опанасенко Н.Е.* 2014. Скелетные почвы Крыма и плодовые культуры. Херсон: ФОП Савченко А.В. 336 с.
18. *Подгородецкий П.Д.* 2015. Историческая физическая география. Сб. научн. статей. Симферополь. 214 с.
19. *Подгородецкий П.Д.* 1988. Крым. Природа. Симферополь: Таврия. 192 с.

20. *Светличный А.А., Черный С.Г., Швец Г.И.* 2004. Эрозиоведение: теоретические и прикладные аспекты. Сумы: Ун-тская книга. 410 с.
21. *Черный С.Г.* 1994. К вопросу оценки допустимых эрозионных потерь почвы на склонах Степи Украины // *Агрохімія і ґрунтознавство*. Вип. 57. С. 89–91.
22. *Черный С.Г.* 1995. Конструирование эрозионно-безопасных агроландшафтов // *Земледелие*. № 6. С. 4–6.
23. *Чиждова Н.П., Хитров Н.Б., Тронза Г.Е.* и др. 2017. Минералогический состав гранулометрических фракций солонцов Северо-Крымской низменности // *Почвоведение*. № 12. С. 1499–1513.
24. *Швец Г.И., Ковеза Г.И.* 1985. Ландшафтное обоснование выбора эталона не смытых почв / Эродированные почвы и повышение их плодородия. Новосибирск: Наука. С. 15–19.
25. *Швец Г.И.* 1985. Контурное земледелие. Одесса: Маяк. 55 с.
26. *Швец Г.И., Лисецкий Ф.Н.* 1985. Эродированные почвы и повышение их плодородия / Эродированные почвы и повышение их плодородия. Новосибирск: Наука. С. 160–164.
27. *Швец Г.И.* 1981. Теоретические основы эрозиоведения. К.: Вища школа. 224 с.
28. *Lisetskii F.N., Ergina E.I.* 2010. Soil development on the Crimean Peninsula in the Late Holocene // *Eurasian soil sci.* V. 43. № 6. P. 601–613.
29. EUMETSAT's Satellite Application Facility on Climate Monitoring (CM SAF) [электронный ресурс] – режим доступа: https://wui.cmsaf.eu/safira/action/viewHome?menuName=HOME_CMSAF_WUI
30. *McCormack D.E., Vound K.K.* 1981. Technical and societal implications of soil loss tolerance // *Soil conserv. probl. and prosp. roc. int. conf.* P. 365–376.
31. *Schwertmann U.* 1981. Bodenerosion durch Wasser – Ursachen, Ausmab. Vorkersage // *Landwirt. Forsch.* V. 37. P. 117–121.

Geoinformation modeling of soil formation rates of zonal soils of Crimean peninsula

R.V. Gorbunov, E.I. Ergina

The results of GIS-modeling of permissible erosion rates (soil formation rates), maximum humus horizon thickness and radiation energy costs for soil formation for zonal soils of the Crimean peninsula are presented. The geographical features of the change of these parameters are described. The relevance of taking into account the permissible norms of erosion in the planning of soil-reclamation measures is substantiated.

Keywords: energy costs for soil formation, maximum humus horizon thickness, permissible erosion rates, zonal soils, Crimean peninsula.

УДК 574.587:551.3.051:546.221.1 (262.5)

НЕИЗВЕСТНЫЕ МОРФОТИПЫ В ДОННЫХ ОСАДКАХ СЕРОВОДОРОДНОЙ ЗОНЫ ЧЕРНОГО МОРЯ: РАЗНООБРАЗИЕ, ГИПОТЕЗЫ ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Н.Г. Сергеева¹, Л.Л. Смирнова²

¹*Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН
Севастополь, nserg05@mail.ru*

²*Институт природно-технических систем, Севастополь, inik48@inbox.ru*

На поверхности дна и в толще грунтов анаэробной зоны Черного моря (250–2250 м) регистрируются морфотипы неизвестных организмов. Своеобразная структура позволяет различать их как “Form 3”, “Form 5”, “Form 6” и “Form 11”. Размеры форм 160–1300 мкм. Большая численность морфотипов свидетельствует о приуроченности их обитания к перманентной сероводородной зоне водоема. Рассмотрены две гипотезы их происхождения: 1 – это реликтовые жизненные формы; 2 – поступление морфотипов на поверхность моря с дождевой водой или морскими аэрозолями и последующей миграцией на глубины.

Черное море является самым крупным в мире сероводородным бассейном. С момента открытия сероводородной зоны в Черном море (1880 г.) и до настоящего времени многими учеными безжизненность глубоководной сероводородной зоны Черного моря принимается как аксиома. Подобный взгляд прослеживается в работах, посвященных изучению различных аспектов Черного моря: в сероводородной области, отделенной от кислородной зоны субоксидным слоем, другая форма жизни, кроме микробной, отсутствует (Зайцев и др., 2008; Поликарпов, 2012).

Специальные исследования состава, так называемого, «дождя трупов» на различных горизонтах пелагиали и в поверхностных слоях илов центральной котловины Черного моря (Крисс, 1959) позволили зарегистрировать только остатки планктонных организмов восьми групп.

В связи с тем, что «безжизненность донных осадков и водных масс, насыщенных сероводородом» не подвергалась сомнению и не оспаривалась, донные осадки анаэробной зоны Черного моря, как среда обитания бентосной фауны, и километровая водная толща – для планктонов оставались за пределами внимания гидробиологов. Такое представление о вертикальном распределении жизни в Черном море явилось определяющим в планировании гидробиологических исследований только до тех глубин, где вода еще содержит растворенный кислород в минимальных концентрациях («зона сосуществования» или «субоксидная» зона).

Наши результаты многолетних исследований мейобентоса (глубины 250–2250 м) свидетельствуют о наличии разнообразных морфотипов неизвестной систематической принадлежности и живых специфических бентосных Protozoa и Metazoa на поверхности и толще грунтов анаэробной зоны, ассоциированной с сероводородом, вдоль континентального склона и в котловине моря (Sergeeva, 2004; Korovchinsky, Sergeeva, 2008; Sergeeva et al., 2014)

Материалом для изучения послужили пробы глубоководных донных осадков, полученных дночерпателем «Океан», геологическими трубками, мультикорерами и пушкорерами. Для изучения вертикальной стратификации и численности фауны в толще донных осадков мы вырезали колонки грунта (высотой 7 и 12 см) мульти- и пушкорерами, делили их на слои толщиной 1 см, каждый из которых фиксировали отдельно 75° спиртом и изучали.

Использование современных приборов для получения донных осадков позволило получать колонки грунта с больших глубин, сохраняя их стратификацию *in situ*. Чтобы исключить случайное попадание посторонних организмов в анализируемые образцы в процессе их обработки, каждую пробу (1 см слои) осторожно промывали фильтрованной или дистиллированной водой через сита (Ø ячеи 1 мм и 63 мкм). Фракции, сконцентрированные на ситах, окрашивали раствором Rose Bengal. При их микроскопическом изучении при увеличении 100–1000 раз применяли временные (глицерин) и постоянные (глицерин-желатин) препараты.

Во всех глубоководных образцах грунта мы регистрировали разнообразные морфотипы неизвестного систематического положения. Морфологические характеристики этих объектов позволяют четко различать их между собой как отдельные формы. Тем не менее, к настоящему времени мы не можем с уверенностью отнести их к известным типам и классам организмов (даже до царства), поэтому идентифицируем их только как морфотипы: “Form 3”, “Form 5”, “Form 6” или “Form11” и пр. Выявлена их колоссальная численность не только на поверхности дна, но и в толще осадков. Регистрация большой численности рассматриваемых форм в широком диапазоне исследованных глубин в различных регионах

моря приводит к заключению о их естественном местообитании в перманентной анаэробной зоне водоема *in situ*. В наших сборах имеются и другие неопределенные формы глубоководных представителей *incertae sedis*.

Такой подход к анализу донных осадков, наряду с упомянутыми формами, позволил впервые обнаружить разнообразную донную фауну (Protozoa и Metazoa) в сероводородной зоне Черного моря (Сергеева, 2001; Сергеева, Заика, 2008; Sergeeva, 2003). Изучение нефиксированных образцов грунта позволило наблюдать за живыми многоклеточными и одноклеточными и описать их как новые виды для науки (Korovchinsky, Sergeeva, 2008; Sergeeva et al., 2014; Sergeeva, Dovgal, 2016). Это убеждает нас в неправомерности термина «безжизненность» относительно глубоководной сероводородной зоны Черного моря.

В данном сообщении наши цели: дать краткую морфологическую характеристику ряда бентосных морфотипов; обратить внимание ученых смежных областей морских наук, изучающих экстремальную сероводородную среду водоема, на присутствие в ней “Form 3”, “Form 5”, “Form 6” и “Form 11”; высказать наши гипотезы о происхождении и путях их проникновения на большие глубины.

Следует отметить, что такие морфотипы нами не наблюдаются в кислородной зоне шельфа даже на участках с временной гипоксией. В глубоководном детрите и в толще грунтов они широко распространены, наряду с пылью наземных растений, конидиями микромицетов, фрагментами, подобными цианобактериям, и другими компонентами, которые, с определенной осторожностью, можно рассматривать как водные палиноморфы.

“Form 3” представлена тремя морфотипами, отличающимися по форме и размеру. Образцы этой формы округлые (180x180, 200x200 мкм), бобовидные (220x70 мкм) и сигарообразные (650x150 мкм, 625x225 мкм). Однако, независимо от формы и размера тела, они имеют общие особенности: они компактны, часто с мелкодисперсными донными частицами внутри, а тело полностью покрыто определенно направленными волосками (или щетинками?) неизвестной природы и функции (рис. 1). Данный морфотип отмечен на глубинах 375–2250 м. В толще осадка “Form 3” зарегистрирована до глубины 4.5 см.

“Form 5” – небольшие организмы, форма тела нематодовидная. Тело тонкое, нежное, его передний край закруглен, а задний конический. Размеры варьируют: 160–1240 мкм. Оболочка тела гладкая, прозрачная, внутри тела просматривается четко выраженная стержневая структура, которая заполнена оливково-бурыми или интенсивно-коричневыми включениями, создавая однородность или неоднородность ее внутреннего содержимого (рис. 2, в, з, е). Данный морфотип отмечен на глубинах 375–2150 м. В колонке грунта этот организм наблюдали до горизонта 8 см.

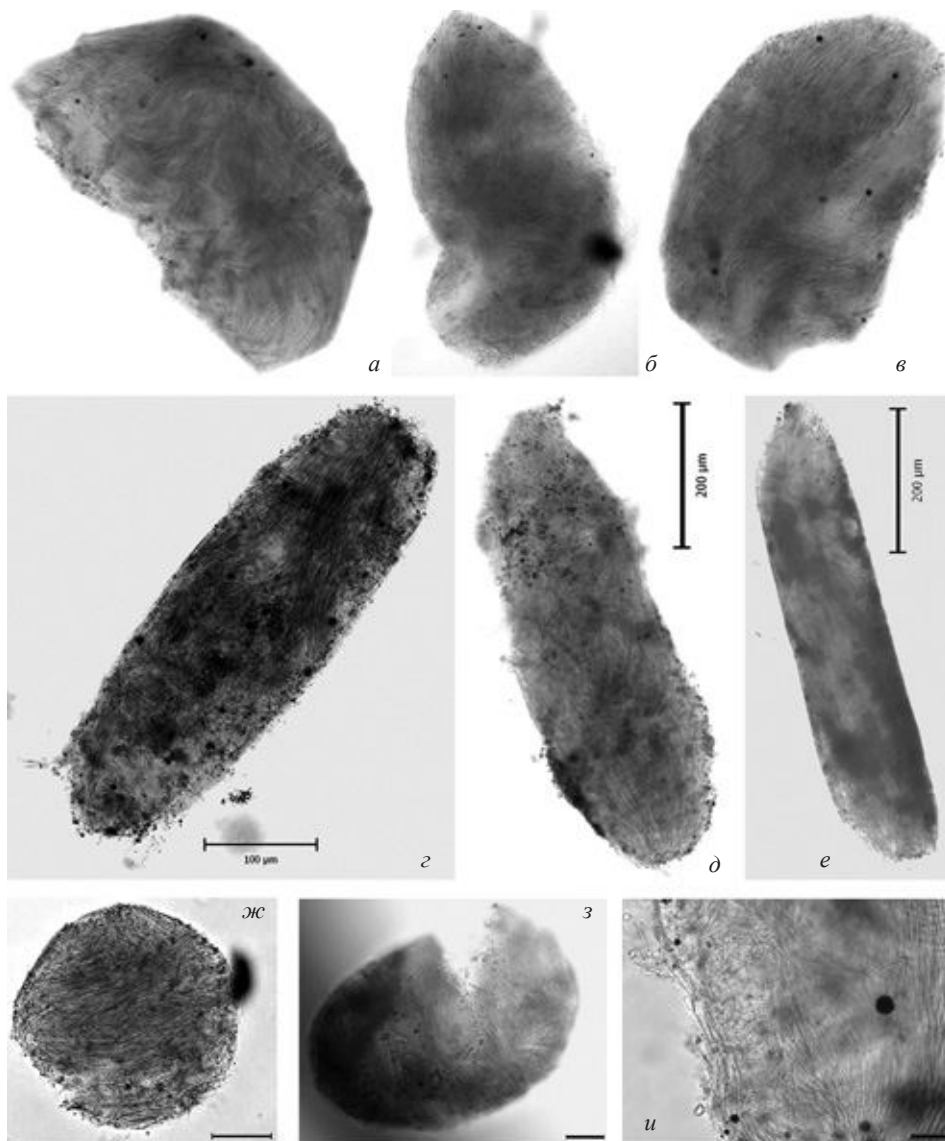


Рис. 1. Варибельность “Form 3”: *a, б, з* – северо-западная часть Черного моря; *в, д-з* – северо-восточная часть Черного моря; *и* – внутреннее содержимое “Form 3”. Увеличение $\times 1000$ (*a-в*); *з* – штрих=100 мкм; *д, е* – штрих=200 мкм; *ж, з* – штрих=50 мкм; *и* – штрих=20 мкм.

“Form 6” весьма многочисленная и широко распространенная в море (375–2250 м), тело змеевидное плотное (длина 600–1110 мкм), одинакового диаметра по всей длине, слегка сужено только на концах, полностью заполнено однородным оливково-коричневым, чаще интенсивно коричневым,

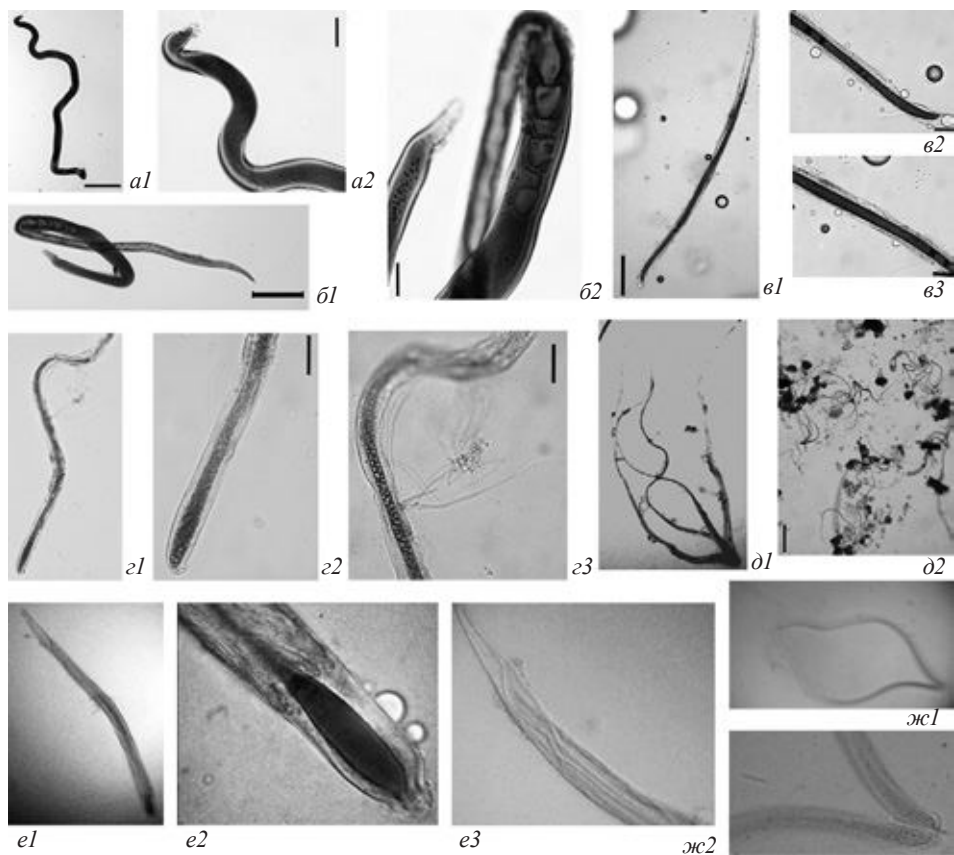


Рис. 2. Морфотипы “Form 5”, “Form 6” и “Form 11” из глубоководных сероводородных донных осадков Черного моря. “Form 6”: *a1* – общий вид особи 1, *a2* – передняя часть тела, *b1* – общий вид особи 2, *b2* – средняя часть и передний конец тела; “Form 5”: *e1* – общий вид особи 1; *e2* и *e3* – передняя и средняя части тела особи 1, *z1* – общий вид особи 2 с эпибионтами, *z2* – передняя часть тела особи 2, *z3* – часть тела особи 2 с внутренним содержимым и эпибионтами; “Form 11”: *d1* – общий вид 4-лучевой особи, *d2* – скопление 4-лучевых и 2-лучевых особей; “Form 5”: *e1* – общий вид особи 3, *e2* – передний конец особи 3, *e3* – задняя часть особи 3; “Form 11”: *ж1* – общий вид 2-лучевой особи, *ж2* – структура включений в передней части 2-лучевой особи. Увеличение $\times 400$ (*z1*, *d1*, *e1*, *ж1*), $\times 1000$ (*e2*, *e3*, *ж2*); *a1*, *b1*, *e1* – штрих=100 мкм; *a2*, *b2*, *e2*, *e3*, *z2*, *z3* – штрих=20 мкм; *d2* – штрих=200 мкм.

содержимым; передний край тела закруглен, задняя часть коническая. Покрытие гладкое, прозрачное (рис. 2, а, б). В колонке грунта этот организм наблюдали до 6 см слоя.

“Form 11” – самая многочисленная и широко распространенная в донных отложениях сероводородной зоны. Нередко наблюдается в колоссальном числе, не поддающаяся учету. В колонке грунта этот организм наблюдали до горизонта 12 см, при этом, чем ниже горизонт, тем численность формы может быть больше. Форма представлена двумя

морфотипами (двухлучевыми и четырехлучевыми), нитевидные лучи сочленены у переднего края (рис. 2,д, жс). Размеры 500–1110 мкм и более. Оболочка гладкая, прозрачная. Оливково-коричневые и ярко коричневые включения плотно упакованы в головной части и в разных ветвях особи могут быть однородными и гетерогенными.

Весьма интересно наблюдение прикрепленных к покровам этих форм неизвестных организмов (грибов?). Это длинные бесцветные трубчатые образования, которые могут быть одиночными или образовывать пучки на поверхности тела хозяина, проникая вглубь него. При этом оболочка форм-хозяев, имеющая таких эпибионтов (эктопаразитов?), локально теряет свою прозрачность, но при этом сохраняется структура внутреннего содержимого морфотипа (рис. 2,в2, в3, г1, г3). Это явление характерно в большей мере для “Form 5” и “Form 11”.

О происхождении обсуждаемых морфотипов на данном этапе знаний об этих специфических организмах, можно сделать некоторые предположения. Во-первых, очевидно, их можно рассматривать как реликтовые жизненные формы. Структура их тел имеет характерную для каждого из морфотипов морфологию на всем пространстве моря, что не создает впечатления каких-либо фрагментов отмерших организмов в верхних горизонтах. Отсутствие этих форм в кислородной зоне также может быть аргументом в пользу данной гипотезы, а наличие эпибионтов дает основание считать «хозяев» живыми.

Во-вторых, возможно поступление на поверхность моря микроскопических компонентов в составе атмосферных выпадений и дальнейшее их проникновение на глубины. Аэрозоли, частицы микронного размера, являются постоянным компонентом приподнятых и приземных слоев атмосферы. Они различаются по составу и мигрируют в воздушных потоках в результате атмосферной циркуляции. Морские и терригенные аэрозоли оседают в процессе седиментации или вымываются из атмосферы с дождевыми выпадениями на морском побережье (Smirnova, Riabinin, 2013). Нами проведено изучение биотической составляющей атмосферных выпадений, отобранных на южном и юго-западном побережье Крыма.

На южном побережье Крыма (район Артека) и побережье севастопольских бухт пробы дождевых выпадений и аэрозолей собирали по стандартным методикам (Smirnova, Riabinin, 2013). С фильтров Петрянова–Соколова АФА-РМП-3 получали суспензии осевшего аэрозоля в дистиллированной воде. Инкубацию по 3–5 мл дождевой воды и суспензий аэрозолей проводили в стерильных пробирках в течение 2–4 месяцев при естественном освещении. Микроскопические исследования проб после инкубации выполнены методом «раздавленной капли» под увеличением 200–400 раз, при необходимости готовили постоянные (глицерин-желатин) препараты.

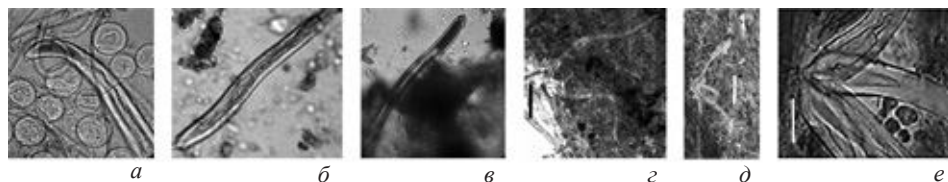


Рис. 3. Морфотипы из аэрозолей после инкубации: *a–в* – “Form 5a”, $\times 400$; *z–e* – “Form 11a”: *z* – двухлучевая, штрих=200 мкм, *д, e* – четырехлучевая: *д* – штрих=100 мкм, *e* – штрих=20 мкм.

В аэрозолях сразу после отбора обнаруживали проростки и фрагменты макрофитов, единичные створки живых диатомей, гифы и конидии микромицетов. После инкубации в некоторых из них найдены, кроме популяций и ассоциаций зеленых микроводорослей, цианобактерий, микромицетов (Smirnova, Riabinin, 2013; Katunina, Smyrnova, 2015), морфотипы неизвестного систематического положения, которые мы называем по аналогии с глубоководными объектами (“Form”). Эти морфотипы имеют характерную и своеобразную структуру, свойственную некоторым рассмотренным выше глубоководным формам. К примеру, в атмосферных осадках, выпадающих на южном и юго-западном побережьях Крыма в весенний, летний и осенний сезоны, выявлены два морфотипа.

“Form 5a” представлена одиночными особями, которые имеют некоторое сходство с донными “Form 5”. Отличие их от глубоководных особей состоит в слабой окраске внутреннего содержимого (до бесцветности) и небольших размерах. Тело у особей равномерно сужается к концам (рис. 3, *a–в*). “Form 11a” представлена, так же как и бентосная, морфотипами, имеющими два или четыре луча, длиной 340–424 мкм (рис. 3, *г–e*). Оболочка у особей гладкая, непрозрачная, белая. В передней части (головной конец) локализуется ярко-коричневое зернистое содержимое, которое может быть гомогенным или гетерогенным.

При исследовании влияния дождевых выпадений на химический и биотический состав скин-слоя в прибрежных акваториях бухт Севастополя проводили отбор проб поверхностного микрослоя (ПМС) сетью Гаррета (глубина до 400 мкм) и скин-слоя (глубина до 1 см) (Smyrnova et al., 2017). После инкубации этих проб в стерильных условиях отмечены единичные случаи развития исследуемых “Form 5a” только в пробах ПМС, отобранных в период сильных дождей (март – апрель). Данные морфотипы из аэрозолей способны развиваться в дождевой воде при солености 0.1–0.7‰ и широком диапазоне pH от 6.0 до 8.0 (Katunina, Smyrnova, 2015), а также в ПМС, на границе раздела скин-слой – атмосфера, при pH 8.0–8.1 и солености 18.1–18.9‰ (Smyrnova et al., 2017).

Если принять данную гипотезу, то возникают другие вопросы:

1. Способны ли “Form5a” и “Form11a” парить в морских водных массах неизмеримо долгое время и достигать глубин в том же морфологическом состоянии?

2. Как объяснить их отсутствие в грунтах на малых глубинах?

3. Что способствует их адаптации к жизни в сероводородных и аноксичных осадках, является ли батияль моря постоянным их местом обитания?

4. Если эти морфотипы попадают с аэрозолями в морскую среду, то, возможно, существует их миграция в системе атмосфера – гидросфера – литосфера?

Как следует из данного сообщения, глубоководная экосистема Черного моря изучена неполно; необходимы междисциплинарные исследования с использованием новейших методов в области гидробиологии, молекулярной биологии, физиологии, биохимии, палеонтологии. Будущие исследования этих морфотипов позволят определить время их возникновения, пути проникновения в глубоководную зону моря, их систематический статус и адаптации к экстремальной среде обитания.

Работа подготовлена по темам государственного задания ФГБУН ИМБИ РАН № регистрации АААА–А18–118020890074–2 и ФГБУН ИМБИ РАН № регистрации АААА–А17–117021310101–2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Заика В.Е., Сергеева Н.Г.* 2009. Вертикальное распределение глубоководных инфузорий в Черном море // МЭЖ. Т. 8. № 12. С. 32–36.
- Зайцев Ю.П., Поликарпов Г.Г., Егоров В.Н.* и др. 2008. Биологическое разнообразие оксибионтов (в виде жизнеспособных спор) и анаэробов в донных осадках сероводородной батииали Черного моря // Докл. НАНУ. № 5. С. 168–173.
- Крисс А.Е.* 1959. Морская микробиология (глубоководная). М.: АН СССР. 452 с.
- Поликарпов Г.Г.* 2012. Экстремальная жизнь и создаваемая ею самой себе область жизни в батииали Черного моря // Морск. экол. журн. <https://elibrary.ru/contents.asp?id=34064966> Т. 11. № 3. С. 5–16.
- Сергеева Н.Г.* 2001. Мейобентос глубинной сероводородной зоны Черного моря // Гидробиол. журн. Т. 37. № 3. С. 3–9.
- Сергеева Н.Г., Заика В.Е.* 2008. Ciliophora в сероводородной зоне Черного моря // Морск. экол. журн. Т. 7. № 1. С. 80–85.
- Katunina E.V., Smyrnova L.L.* 2015. Atmospheric precipitation (rain-water) as a source of contamination of the Sevastopol coastal waters by detergents and microalgae in Geographic information technologies and prediction of extreme events // Collect. of articles of the 3 Intern. conf. Rostov-on-Don: Publ. house SSC RAS. P. 70–79.

- Korovchinsky N.M., Sergeeva N.G.* 2008. A new family of the order Ctenopoda (Crustacea: Cladocera) from the depths of the Black Sea // *Zootaxa*. V. 1795. P. 57–66.
- Sergeeva N.G.* 2003. Meiobenthos of deep-water anoxic hydrogen sulfide Zone of the Black Sea / Ed. Aysen Yilmaz. Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea. Similarities and Differences of Two Interconnected Basins, Tübitak Publ. Ankara, Turkey. P. 880–887.
- Sergeeva N.G., Dovgal I.V.* 2016. *Loricophrya bosporica* n. sp. (Ciliophora, Suctorea) epibiont of *Desmoscolex minutus* (Nematoda, Desmoscolecida) from oxic/anoxic boundary of the Black Sea Istanbul Strait's outlet area // *Zootaxa*. V. 4061. № 5. P. 596–600.
- Sergeeva N.G., Mazlumyan S.A., Lichtschlag A., Holtappels M.* 2014. Benthic Protozoa and Metazoa Living under Anoxic and Sulfide Conditions in the Black Sea: Direct Observations of Actively Moving Ciliophora and Nematoda. Intern. // *J. mar. sci.* V. 4. № 42. P. 1–11.
- Smirnova L.L., Riabinin A.I.* 2013. Microbiological and Elemental Composition of Aerosols Falling on the Crimean Coast of the Black Sea // *Paleontol. j.* V. 47. № 10. P. 1198–1204.
- Smyrnova L.L., Katunina E.V. Rjabinin A.I. Anninskaja I.N.* 2017. The impact of atmospheric precipitation (rainfalls) on the Sea-Surface microlayer in the Sevastopol coastal waters (Crimea, The Black Sea) // *Ecol. monteneg.* № 14. P. 30–38.

Unknown morphotypes in the hydrogen sulfide bottom sediments zone of the Black Sea: diversity, hypotheses of origin

N.G. Sergeeva, and L.L. Smyrnova

The results of many-year studies of the meiobenthos (250–2250 m depths) testify about the presence of different morphotypes of unknown organisms (Forms) on the bottom sediments surface and inside the ground's thickness in permanent anaerobic and hydrogen-sulfide zone of the Black Sea. They have peculiar structure permitting to differ them from each other, but now we can't attribute them to known types and classes of organisms. The size of these forms are vary from 160 till 1300 mkm. Registration of morphologically similar forms in great abundance in widely studied depths at different sea regions allows us to make a conclusion about their availability in situ in the permanent anaerobic zone. There are two hypotheses of their origin: 1. Obviously, they can be regarded as relict life forms. Each of them has a characteristic morphology that allows to identify them throughout the sea; 2. The arrival of these forms to deep-sea bottom sediments with rainwater and marine aerosols is considered. To understand this phenomenon, it is necessary to conduct additional interdisciplinary research using the latest methods in the field of hydrobiology, molecular biology, physiology, biochemistry and geology.

Key words: morphotypes, anoxic and hydrogen sulfide, Black Sea.

УДК 593.3

БУДУЩЕЕ МЕЛКОВОДНЫХ КОРАЛЛОВЫХ ЭКОСИСТЕМ

А.Н. Островский

*Санкт-Петербургский государственный университет
a.ostrovsky@spbu.ru*

Мелководные коралловые рифы – вторая по видовому богатству и таксономическому разнообразию экосистема нашей планеты, обеспечивающая благосостояние сотен миллионов людей в тропической зоне. В настоящее время она стремительно деградирует под влиянием многочисленных антропогенных воздействий. Изменение климата и растущая антропогенная нагрузка в ближайшие десятилетия в значительной степени трансформируют коралловые рифы. Возвращение к исходному состоянию уже невозможно. Задача человечества – коренным образом пересмотреть подходы к исследованиям, охране и эксплуатации коралловой экосистемы, чтобы сохранить ее биологические функции.

Современный антропогенный пресс на экосистемы Земли является беспрецедентным. В условиях сильного загрязнения океана и перелова рыбы большинство прибрежных коралловых рифов нашей планеты уже давно деградировало, а идущее потепление опустошает даже удаленные от материков рифовые провинции. Изменения, произошедшие с коралловой экосистемой за последние 20 лет, являются катастрофическими, и единственным способом повлиять на эту ситуацию является коренной пересмотр всей системы взглядов на исследование, охрану и менеджмент коралловых рифов, в основе которого лежит глубокое понимание функционирования экосистем в стрессовых условиях.

Приблизительно 75% всех коралловых рифов мирового океана находится в условиях комбинированного воздействия глобальных и локальных стрессовых факторов, причем только за последнее десятилетие эта цифра увеличилась на 30%. В первую очередь, кораллы находятся под влиянием высокой температуры и кислотности воды, значения которых превышают

известные показатели за последние 400 000 лет. Рост этих характеристик идет стремительными темпами, и несмотря на критический взгляд ряда исследователей на антропогенное происхождение данного феномена, причины изменения климата и сопровождающих его явлений с высокой долей вероятности кроются в стремительном развитии нашего социума. Если ситуация не изменится, к 2050 году существование 95% коралловых рифов мирового океана будет поставлено под угрозу ввиду их существования в условиях термического стресса с высокой потенциальной угрозой обесцвечивания. В настоящее время, рифы двадцати семи стран и территорий, 19 из которых – маленькие островные государства находятся в списке крайне уязвимых. Перелов рыбы, а также использование деструктивных рыболовецких техник, является самым значительным, после климатического, стрессовым фактором, затрагивающим 55% всех рифов мирового океана.

В самой тяжелой ситуации находятся коралловые рифы Юго-Восточной Азии, 95% которых находятся в условиях умеренного или сильного антропогенного пресса, читай – угнетения (замечу, что в последнем случае живыми на рифе остаются лишь отдельные колонии, поэтому говорить о существовании рифа уже не приходится). В Атлантике эта цифра достигает 75%, в Тихом океане – почти 50%. В Австралии данный показатель до недавнего времени составлял 14%. Прокатившееся по коралловым рифам планеты три года назад обесцвечивание (**Global Bleaching Event**) в значительной мере ухудшило ситуацию. За последние 20 лет это уже третье глобальное пантропическое событие такого характера, приведшее к массовому отмиранию колоний на глубинах до 15 метров.

Список стрессорных факторов – глобальных и локальных, непосредственно или опосредованно влияющих на состояние мелководных коралловых экосистем, очень велик. Понятно, что в данном случае негативное влияние отдельных факторов усиливается за счет кумулятивного эффекта. Растущее потребление ископаемого топлива и продолжающаяся массовая дефорестация усиливают парниковый эффект, ведущий к интенсивному нагреванию поверхности океана. Хотя роль сведения лесов – одного из основных потребителей CO₂, в климатических изменениях сейчас активно пересматривается, факт повышения температуры на планете неоспорим. Выполнение Парижского соглашения по климату на настоящий момент признается нереалистичным. Стремление поддерживать рост температуры не выше 1.5 °C по сравнению с доиндустриальной эпохой наталкивается на политические препятствия и нежелание крупнейших стран жертвовать экономическими дивидендами. Превышение среднего летнего максимума температуры поверхностного слоя воды в океане на 1–2 °C ведет к обесцвечиванию колоний кораллов за счет гибели симбионтов-зооксантелл. Понижение температуры воды может приводить к восстановлению симбиотической системы. Однако длительный

(4–8 недель) термический стресс приводит к отмиранию колоний, сопровождаемому коренным изменением структуры кораллового сообщества. Повышение температуры воды также сопровождается повышением числа больных колоний в популяциях.

По расчетам экспертов количество двуокси углерода, которое будет выброшено в атмосферу в ближайшие 3–4 года, соответствует повышению температуры на планете на 2 °С. Уже сейчас частота и интенсивность крупных и локальных обесцвечиваний становятся все выше. Предполагается, что к 2050 году они будут происходить ежегодно. Это, в свою очередь, приведет к общей деградации рифовых систем, поставив под угрозу существование всей биоты рифов, а также экосистем мангров и «черепашьей травы» (мелководных высших растений), которые кораллы защищают от волновой эрозии. В целом же, тенденции, наблюдаемые в изменении климата, указывают на то, что на протяжении нескольких столетий коралловые рифы будут обречены на существование в крайне неблагоприятных условиях, а ведь три пантропических эпизода интенсивного обесцвечивания и отмирания колоний (1997–1998, 2010 и 2014–2017) случились при среднем повышении температуры на планете всего около 1 °С.

Чтобы представить себе масштабы этих бедствий, следует указать, что в 1997–1998 гг. погибло до 95–99% (!!!) всех мелководных кораллов Бахрейна, Мальдивских и Галапагосских островов, Шри Ланки, Сингапура и многих прибрежных акваторий Танзании. 50–70% коралловых колоний погибло в Кении, на Сейшелах, южной Японии, Таиланде, Вьетнаме и Белизе. 20–50% кораллов вымерло в Омане, на Мадагаскаре, в Панаме, в некоторых районах Австралии, Индонезии и Филиппинах, Полинезии, Флориде, Багамах и Бразилии.

Не стоит забывать, что одно из первых задокументированных крупных обесцвечиваний было зарегистрировано еще в 1982–1983 гг., а перечисленные выше пантропические обесцвечивания перемежались менее масштабными, но также крайне деструктивными событиями в 2001–2003 и 2005–2006 гг. Во многих из этих случаев длительное и сильное повышение температуры поверхностного слоя воды связывают с периодическими нарушениями циркуляции океанических вод в Пацифике (феномен Эль-Ниньо и его антагонист Ла-Нинья), хотя строгая зависимость отсутствует. Последнее глобальное обесцвечивание, продолжавшееся три года (2014–2017 гг.) является результатом комбинированного эффекта Эль-Ниньо и глобального потепления. Это самое долгое и самое разрушительное событие, затронувшее 70% коралловых рифов нашей планеты. В частности, за этот период обесцвечиванию подверглось 93% всей площади Большого барьерного рифа Австралии. 22% мелководных кораллов погибло. До 60% всех мелководных кораллов было обесцвечено на Мальдивах, большая часть из них погибла. На Сейшелах погибло до 50% кораллов.

Необходимо отметить, что уже сейчас можно наблюдать адаптацию кораллов к быстро меняющимся температурным условиям. Кроме перемещения некоторых видов в «северные» и «южные» субтропические районы, показано заселение обесцвеченных кораллов симбионтами, более устойчивыми к тепловому стрессу. В полевых экспериментах по перемещению колоний одного из видов рода *Acropora* на участки с разными температурными режимами было отмечено, повышение термической устойчивости колоний, сопровождавшихся изменением экспрессии генов, составом и плотностью симбионтов в тканях кораллов, а также изменением формы роста колоний. Колонии становились более устойчивыми к жизни в теплой воде менее чем за два года. С одной стороны, данные наблюдения внушают оптимизм: многие виды кораллов существуют в самых различных местообитаниях и биогеографических районах и, таким образом, способны выдерживать широкий спектр температурных воздействий, как на физиологическом, так и на популяционном уровне. Кроме того, популяции кораллов, освоившие разные местообитания, заселены разными симбионтами. В то же время, многие кораллы характеризуются ограниченной устойчивостью к температурным изменениям и не в состоянии быстро приспосабливаться к ним. Заселение подвергшихся термическим стрессам мелководных акваторий личинками кораллов, выживших на несколько больших глубинах, под вопросом, поскольку, как выясняется, более глубоководные субпопуляции адаптированы к другим температурным режимам.

В качестве еще одного фактора, традиционно рассматривающегося в качестве негативного, является вызванное увеличением углекислого газа в атмосфере повышение кислотности океанической воды. Считается, что формирование и поддержание скелета у морских беспозвоночных в этих условиях затруднено, а это негативно отражается на физиологическом состоянии организма в целом. Также предполагается, что данный фактор может оказаться важным в условиях вызванного потеплением повышения уровня океана: снижение темпов роста и обызвествления коралловых колоний может негативно отразиться на развитии и существовании рифовых экосистем в целом. Тем не менее, доказательств такого влияния, кроме экспериментальных работ, использующих искусственно завышенные показатели кислотности, на настоящее время не существует. Здесь же следует отметить, что вся современная система экспериментальных исследований влияния температуры и кислотности воды на кораллы основана на использовании экстремальных значений этих параметров, и не может отражать природные реалии. Можно, например, указать на известный случай значительного ускорения темпов обызвествления колоний кораллов из рода *Porites* с 1900 по 2010 гг. в юго-западной Австралии при росте температуры воды на 0.1 °C за десятилетие. Хотя деструктивное влияние сильного закисления воды не отрицается, температурные аномалии, а также вызван-

ное изменением климата повышение количества и силы штормовых явлений, в совокупности с многими видами локальных антропогенных воздействий, оказывают на рифы значительно более сильный негативный эффект. Из климатических явлений здесь следует также отметить сопровождающие тропические ураганы сильные ливни. Так, в 2008–2009 и 2010–2011 гг. обесцвечивание кораллов северной части Большого барьерного рифа сопровождалось не только высокими температурами, но и сильным опреснением поверхностного слоя воды в океане, вызванным мощными дождями.

Неконтролируемый вылов, и в результате, перелов рыбы на рифах, деструктивные методы лова, включая использование токсичных и взрывчатых веществ, локальное разрушение кораллов благодаря якорным стоянкам и туризму, в том числе водному, различные формы загрязнения океана – как за счет источников, находящихся на суше, так в самом океане (например, добыча полезных ископаемых), быстрое развитие прибрежных территорий, в первую очередь – сельскохозяйственное и туристическое, является следующими по значимости факторами, негативно влияющими на состояние коралловых экосистем. Огромное количество механического осадка, попадающего в реки в результате вырубki леса, с плантациями и горных разработок, и откладывающегося на дне в непосредственной близости от береговой черты, уничтожает или уже уничтожило так называемые окаймляющие рифы во многих местах нашей планеты. Смыв с полей удобрений и многочисленных химикатов имеет, прежде всего, токсический – кратковременный и долговременный, эффект. Кроме того, оправданным является предположение, что многократное повышение в воде уровня азота является причиной активного роста водорослей, вытесняющих кораллы из многих биотопов после отмирания последних. Изъятие многоклеточными бентосными водорослями кислорода из придонного слоя воды в ночное время не дает возможности развиваться молодым коралловым колониям. С другой стороны, увеличение числа планктонных одноклеточных водорослей в толще воды может обеспечивать повышенную выживаемость личинок морской звезды *Acanthaster planci*, являющейся самым серьезным хищником, питающимся кораллами. Знаменитые вспышки численности этой звезды, зарегистрированные трижды за последние 40 лет, являются апофеозом этого феномена, начавшегося со времени широкого сельскохозяйственного освоения прибрежных территорий Австралии. В дополнение к *Acanthaster* многочисленные повреждения коралловым колониям наносят брюхоногие моллюски из рода *Drupella*, чья численность также значительно выросла.

В дополнение к перечисленным выше негативным факторам следует добавить болезни, вызываемые бактериями, вирусами и некоторыми грибами, а также инвазивные организмы – от рыб до водорослей, влияющие как непосредственно на кораллы, так и на коралловые экосистемы. И тот,

и другой факторы являются непосредственным или опосредованным результатами хозяйственной деятельности нашего социума.

Быстрое и крайне агрессивное воздействие человека практически на все экосистемы планеты неоспоримо. Это происходит несмотря на нашу полную зависимость от ее ресурсов. Задача сохранения функционирующих экосистем – одна из сложнейших. Она требует пересмотра, в некоторых случаях коренного, существующих подходов к исследованиям, охране и менеджменту биоразнообразия и экосистем, и является одной из труднейших в тропиках, где сосредоточены миллиарды людей и основные центры разнообразия животных и растений. Настоятельной необходимостью является выявление социо-экономических причин, влияющих на разрушение экосистем, в частности, потребностей рынков, которые определяются численностью, социально-экономическим статусом и культурными нормами населения. Другими словами, функционирование рифов в настоящее время зависит, в первую очередь, не от изменения взаимодействий между их членами, а от комплекса глобальных и локальных социо-экологических проблем. Именно социально-экономический подход должен лежать в основе планов устойчивого поддержания экосистем, включая коралловые рифы. Кроме того, современная оценка текущего состояния экосистем базируется на выводах о совокупном влиянии негативных факторов, их силы и продолжительности. На самом деле такой подход слишком прямолинеен. Ситуация сложнее, и создаваемые модели поведения экосистем должны включать в себя не только факторы, главным образом, антропогенные, непосредственно воздействующие на систему, но и общий фон – то есть всю совокупность условий, характеризующих состояние системы и его окружения, включая компенсаторные механизмы, зачастую частично нивелирующие негативный эффект. Например, штормы не только разрушают коралловые рифы, но и очищают их от водорослей, таким образом, освобождая свободные участки для оседания личинок и роста молодых колоний. Разрабатывая такие модели для коралловых рифов, существующих в условиях одновременного воздействия нескольких основных стрессорных факторов (потепления, перелова рыбы и загрязнения), необходимо определять «безопасное пространство», зная которое можно определить пороговое значение совокупного действия стрессорных факторов. В эти модели также необходимо включать и социально-экономические составляющие.

Еще одним важным моментом является понимание того факта, что несмотря на чрезвычайно высокое биоразнообразие, коралловые рифы являются крайне уязвимыми, поскольку их устойчивость базируется на немногих функционально важных видах. Эту устойчивость легко подорвать, уничтожив, например, ветвящиеся кораллы, образующие трехмерный убежищный комплекс для остальных его обитателей, равно как рыб и беспозвоночных, контролирующего сообщество водорослей-образователей.

Таким образом, важным является не биоразнообразие рифа как таковое, а его функциональный состав. В этой связи, вычленение важнейших составляющих, определяющих функционирование экосистем, является основным условием для их успешного поддержания и восстановления. Кроме того, для предотвращения необратимой деградации экосистем необходимо определение пороговых значений негативных факторов, включая социально-экономические, влияющих на эти экосистемы.

Современный менеджмент рифов фокусируется на охране биоразнообразия, исчезающих видов и биомассы, тогда как необходимостью стал прямое «вторжение» в коралловые экосистемы, в том числе, удаление из них видов, питающихся кораллами, размножение кораллов за счет фрагментации, переселение фрагментов и личинок кораллов, создание искусственных каркасов для их оседания и роста и другие. Эта область работы имеет огромное значение, однако до сих пор не получила должного развития.

Что касается к социо-экономической сферы, то в дополнение к прямым запретам, чрезвычайно важным аспектом является внедрение технологических инноваций в рыболовство, а также изменение культурных норм местного населения по отношению к деструктивным методам рыбной ловли, а также влияние на локальные и глобальные рынки, определяющие спрос, начиная с акульих плавников и заканчивая аквариумными животными, в том числе кораллами. Чрезвычайно важным является образование, позволяющее местному населению осознать свою зависимость от коралловых рифов и направить усилия на их сохранение, превращение в морские парки и охраняемые зоны, переход от рыболовства к экологическому туризму. Естественно, что деятельность по перепрофилированию активности населения должна сопровождаться необходимыми субсидиями и грамотным налогообложением, привлекающим инвесторов.

Наконец, совершенно необходимым является создание межправительственных и неправительственных программ и комиссий, координирующих деятельность по охране рифов. Одной из крупнейших в этом смысле является Coral Triangle initiative on Coral Reefs, Fisheries and Food Security, созданной тремя крупнейшими неправительственными природоохранными организациями (Conservation International, World Wide Fund for Nature, The Nature Conservancy) и правительствами шести стран, включая Индонезию, Малайзию, Филиппины и Папуа-Новую Гвинею.

Вернуть коралловые рифы в исходное состояние невозможно. Но мы не должны сдаваться. Сохранить их для будущих поколений – крайне сложная задача, гораздо более сложная, чем сохранение тропических лесов. Исследования коралловых экосистем должны быть переориентированы на разработку новых методов и проверку эффективности их охраны и менеджмента. В социо-экономической сфере требуется введение эффективных

многоуровневых социальных институтов, определяющих отношение населения – от правительств до обычных жителей – к ресурсам рифов. Пример Коста-Рики, возведшей сохранение тропических лесов в ранг национальной идеи, может стать одним из успешных ориентиров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кикингер Р., Островский А.Н.* 2007. Мальдивские рифы после катастрофы. Природа. № 4. С. 48–51.
- Островский А.Н.* 2004. Утраченный рай? Судьба современных коралловых рифов. Природа. № 11. С. 39–44.
- Ban S.S., Graham N.A.J., Connolly S.R.* 2014. Evidence for multiple stressor interactions and effects on coral reefs // *Glob. change biol.* V. 20. P. 681–697.
- Bay R.A., Palumbi S.R.* 2014. Multilocus adaptation associated with heat resistance in reef-building corals // *Curr. biol.* V. 24. P. 2952–2956.
- Biermann F., Abbott K., Andresen S.* et al. 2012. Navigating the Anthropocene: improving earth system governance // *Science.* V. 335. P. 1306–1307.
- Burke L., Reytar K., Spalding M., Perry A.* 2011. Reefs at risk revisited // *World res. inst.* 114 p.
- Christie P., Pietri D.M., Stevenson T.C.* et al. 2016. Improving human and environmental conditions through the Coral Triangle Initiative: progress and challenges // *Curr. opin. env. sust.* V. 19. P. 169–181.
- Graham N.A.J., Jennings S., MacNeil M.A.* et al. 2015. Predicting climate-driven regime shifts versus rebound potential in coral reefs // *Nature.* V. 518. P. 94–97.
- Gurney G.G., Pressey R.L., Cinner J.E.* et al. 2015. Integrated conservation and development: evaluating a community-based marine protected area project for equality of socioeconomic impacts // *Phil. trans. roy. soc. B.* V. 370. P. 2014–0277.
- Harborne A.R., Rogers A., Bozec Y.-M., Mumby P.J.* 2017. Multiple stressors and the functioning of coral reefs // *Annu. rev. mar. sci.* V. 9. 445–468.
- Hobbs R.J., Hallett L.M., Ehrlich P.R., Mooney H.A.* 2011. Intervention ecology: applying ecological science in the twenty-first century // *Bioscience.* V. 61. P. 442–450.
- Hoegh-Guldberg O., Mumby P.J., Hooten A.J.* et al. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification // *Science.* V. 318. P. 1737–1742.
- Hughes T.P., Barnes M.L., Bellwood D.R.* et al. 2017. Coral reefs in the Anthropocene // *Nature.* V. 546. P. 82–90.
- Hughes T.P., Bellwood D.R., Folke C.* et al. 2005. New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems // *Trends ecol. evol.* V. 20. P. 380–386.
- Hughes T.P., Graham N.A.J., Jackson J.B.C.* et al. 2010. Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience // *Trends ecol. evol.* V. 25. P. 633–642.
- Hughes T.P., Kerry J.T., Álvarez-Noriega M.* et al. 2017. Global warming and recurrent mass bleaching of corals // *Nature.* V. 543. P. 373–377.

- Knowlton N., Jackson J.B.C.* 2008. Shifting baselines, local impacts, and global change on coral reefs // *PLoS Biol.* V. 6. P. 215–220.
- Mouillot D., Bellwood D.R., Baraloto C. et al.* 2013. Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems // *PLoS Biol.* V. 11. e1001569.
- Palumbi S.R., Barshis D.J., Traylor-Knowles N., Bay R.A.* 2014. Mechanisms of reef coral resistance to future climate change // *Science.* V. 344. P. 895–898
- Pandolfi J.M., Connolly S. R., Marshall D.J., Cohen A.L.* 2011. Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification // *Science.* V. 333. P. 418–422.
- Silverstein R.N., Cuning R., Baker A.C.* 2015. Change in algal symbiont communities after bleaching, not prior heat exposure, increases heat tolerance of reef corals // *Glob. change Biol.* V. 21. P. 236–249.

ИНТЕРНЕТ-РЕСУРСЫ:

<http://reefresilience.org/reefs-are-at-risk/>

<https://www.aims.gov.au/docs/research/climate-change/coral-bleaching/bleaching-events.html>

https://coralreefwatch.noaa.gov/satellite/analyses_guidance/global_coral_bleaching_2014-17_status.php

The future of shallow water coral reefs

A.N. Ostrovsky

Shallow water coral reefs are the second large ecosystem of our planet in terms of species richness and taxonomic diversity, ensuring the well-being of hundreds of millions of people in the tropical zone. Currently, it is rapidly degrading under pressure of numerous anthropogenic influences. In the coming decades climate change and the increasing anthropogenic impact will greatly transform coral reefs. Return to the original state is no longer possible. The task of mankind is to radically reconsider the approaches to research, protection and exploitation of the coral ecosystem in order to preserve its biological functions.

УДК 579.26+577.15

БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ ВЕЧНОЙ МЕРЗЛОТЫ

Л.Е. Петровская¹, К.А. Новотоцкая-Власова², М.В. Крюкова³,
Е.В. Спирина², Е.М. Ривкина²

¹Институт биоорганической химии
им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова РАН
lpetr65@yahoo.com

²Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
г. Пушкино

³Национальный исследовательский центр «Курчатовский институт», Москва

Представлены результаты работ по получению и исследованию белков микроорганизмов, обитающих в вечной мерзлоте. С помощью геномного и метагеномного подходов идентифицирован ряд белков, представляющих интерес для биотехнологического использования. Исследованы свойства липолитических ферментов *Psychrobacter cryohalolentis* K5¹, обладающих различным температурным оптимумом и субстратной специфичностью, а также протеородопсина *Exiguobacterium sibiricum*. Сконструированы библиотеки метагеномной ДНК, выделенной из вечномерзлого грунта, и проведен их скрининг на наличие липолитической активности. Выявлены гены двух новых эстераз и проведено исследование их каталитических свойств. Полученные результаты подтвердили важность изучения данной экологической ниши как естественного хранилища генетического материала микроорганизмов, адаптированных к экстремальным условиям существования.

Ключевые слова: вечная мерзлота, экстремофилы, липолитические ферменты, протеородопсин, метагеном

Существование жизни неразрывно связано со способностью организмов адаптироваться к разнообразным условиям окружающей среды, подерживая необходимый для выживания и размножения уровень основных метаболических процессов. С человеческой точки зрения, характеристики многих экологических ниш на нашей планете являются экстремальными

ми, включая высокие и низкие температуры, повышенную концентрацию соли, тяжелых металлов и уровень радиации (Rothschild, Mancinelli, 2001). Одну из наиболее крупных экстремальных экологических ниш представляют холодные местообитания – океаны, полярные и горные регионы, в которых среднегодовая температура составляет около 5 °С. В общей сложности они занимают около 70% земной поверхности (Feller, Gerday, 2003).

Вечной мерзлотой называют грунты и осадочные породы, находящиеся по меньшей мере в течение двух лет при температуре 0 °С и ниже (Rivkina et al., 2004; Gilichinsky, Rivkina, 2011). Территории, содержащие вечномерзлые отложения, встречаются на 26% поверхности Земли и 50% территории России. Для этой среды характерно наличие уникального комплекса экстремальных условий, в частности, пониженная в течение геологически длительных периодов температура, низкая активность воды, слабая доступность органических веществ, минимальная скорость диффузии и длительное воздействие гамма-радиации от минералов окружающих пород.

Несмотря на это, как показали многолетние исследования российских и зарубежных ученых, в вечномерзлых грунтах обнаруживаются многочисленные и разнообразные сообщества микроорганизмов, которые сохраняют жизнеспособность после криоконсервации на протяжении геологического времени (до трех миллионов лет) (Rivkina et al., 2004; Steven et al., 2006; Gilichinsky, Rivkina, 2011; Hinsa-Leasure, Bakermans, 2013; Jansson, Taş, 2014). Необходимо отметить, что большинство представителей этих сообществ обладают способностью к росту в широком диапазоне температур (от –5 до +40 °С) и с физиологической точки зрения относятся к психротрофам.

Микробные сообщества вечной мерзлоты можно охарактеризовать как «сообщества выживших» (Friedmann, 1994). Как и в любой другой среде, составляющие их виды за миллионы лет эволюции приобрели необходимые адаптации, обеспечивающие выживание в данных условиях. Однако уникальные условия этой экологической ниши способствуют также длительному сохранению ДНК микроорганизмов, которые в настоящее время не обнаруживаются на поверхности почвы, а также не способны к восстановлению жизнеспособности после размораживания. Таким образом, вечная мерзлота является естественным хранилищем генетического материала, который может представлять большой интерес для исследований механизмов адаптации к экстремальным условиям существования, а также для разработок в области биотехнологии.

Традиционный подход к исследованиям микробных сообществ заключается в выращивании смешанных культур микроорганизмов, полученных из образца грунта, на селективных питательных средах и выделении в чистую культуру их отдельных представителей. С целью отбора и выделения культур с определенной активностью производят посев на агаризованные среды, обеспечивающие возникновение легко различимого сигнала вокруг

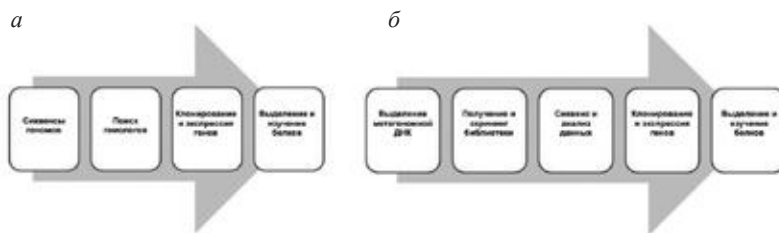


Рис. 1. Схема подходов, использованных для изучения белков из микроорганизмов, обитающих в вечной мерзлоте: *а* – геномный, *б* – метагеномный.

колонии, обладающей такой активностью. Например, для обнаружения липолитической активности бактерии высевают на среду, содержащую трибутирин, что обеспечивает образование прозрачного гало вокруг колоний (Thomson et al., 1999; Петровская и др., 2012). Затем проводится определение видовой принадлежности и изучение полученной культуры.

Белок, обладающий необходимыми свойствами, может быть выделен непосредственно из биомассы штамма-продуцента. Однако в ряде случаев, например, при низком уровне синтеза или при необходимости последующей оптимизации свойств фермента, целесообразно проводить конструирование систем гетерологической экспрессии в клетках *Escherichia coli*, требующее наличия информации о структуре соответствующего гена. Для его идентификации ранее необходимо было получить геномную библиотеку на основе ДНК, выделенной из чистой культуры, (Sambrook et al., 1989) и идентифицировать нуклеотидную последовательность, кодирующую целевой белок, в результате выращивания библиотеки на селективной среде или проведения ПЦР с олигонуклеотидными праймерами, соответствующими консервативным участкам в составе этой последовательности.

В последнее время благодаря быстрому технологическому прогрессу все более распространенной становится практика полногеномного секвенирования штамма, позволяющая идентифицировать целевой ген на основании гомологии с известными белками при помощи биоинформатических подходов. Получение информации о нуклеотидной последовательности гена обеспечивает возможность его амплификации с использованием специфических праймеров и клонирование в вектор для экспрессии. Большое разнообразие доступных плазмидных векторов и специализированных штаммов *E. coli* в большинстве случаев делает задачу получения значительных количеств белка в этой системе для последующих исследований вполне достижимой (Terге, 2006).

На первом этапе изучения белков, характерных для представителей микробных сообществ вечной мерзлоты, мы применили подход, основанный на доступности данных геномного секвенирования (рис. 1*а*). Ранее из

вечномерзлых грунтов были выделены бактерии *Exiguobacterium sibiricum*, *Psychrobacter arcticum* и *Psychrobacter cryohalolentis* K5^T, геномы которых отсеквенированы и аннотированы DOE Joint Genome Institute (США). В результате изучения полученных последовательностей, а также данных транскриптомного и протеомного анализа установлено наличие у них ряда молекулярных механизмов, обеспечивающих эффективную адаптацию к специфическим условиям существования в вечной мерзлоте (Rodrigues, Tiedje, 2008; Bakermans et al., 2009). Одним из способов адаптации является синтез специфических холодоактивных ферментов, для которых характерен оптимум активности, смещенный в область низких температур (20–35 °С), а также быстрая инактивация при нагревании (D'Amico et al., 2006; Siddiqui, Cavicchioli, 2006). Эти свойства, в свою очередь, объясняются наличием специфических структурных особенностей в молекулах холодоактивных белков. Так, аминокислотные последовательности ферментов психрофильных микроорганизмов содержат меньше остатков пролина и аргинина, и больше – глицина и лизина, по сравнению со своими мезофильными гомологами (Georlette et al., 2004). Рентгеноструктурные исследования позволили обнаружить, что такие белки обладают более гибкой пространственной структурой, обусловленной повышением экспонированности гидрофобных участков, уменьшением гидрофобной сердцевины молекулы, ослаблением внутримолекулярных связей (D'Amico et al., 2002; Georlette et al., 2004). Указанные особенности приводят к повышению каталитической эффективности и ускорению проводимых ими реакций, при этом снижение скорости диффузии при низких температурах компенсируется у многих холодоактивных ферментов более высокой аффинностью к субстратам (D'Amico et al., 2002).

Биотехнологическое применение холодоактивных ферментов, например, целлюлаз, протеаз, липаз, вызывает значительный интерес, поскольку позволяет сокращать производственные энергозатраты, связанные с необходимостью нагрева реакционной смеси, а также эффективно катализировать реакции, проходящие с участием термолабильных компонентов (Cavicchioli et al., 2002; Margesin et al., 2007; Karan et al., 2012; Elleuche et al., 2014). Быстрая денатурация холодоактивных белков при нагреве в некоторых областях применения является преимуществом, позволяя селективно ингибировать их активность после завершения реакции (Barriga et al., 2017). Ферменты психрофильных микроорганизмов могут быть использованы для биоремедиации загрязненных территорий в условиях пониженных температур, когда гомологи с более высоким температурным оптимумом гораздо менее активны (Pulicherla et al., 2011). В частности, холодоактивные липолитические ферменты могут найти применение в таких отраслях промышленности, как пищевая (производство сыров, хлебобулочных изделий и т.д.), химическая (включая синтез лекарственных соеди-

нений), производство моющих средств и биотоплива (Elleuche et al., 2014; Littlechild, 2015; Barroca et al., 2017).

На основании биохимической характеристики наиболее перспективной для получения генов новых липолитических ферментов оказалась Грам-отрицательная бактерия *P. cryohalolentis* K5^T, которая была выделена из низкотемпературного рассола (криопэга) Колымской низменности (Bakermans et al., 2006). Можно было ожидать, что в ее геноме содержатся последовательности, кодирующие как липазы, так и эстеразы, в отличие, например, от родственного вида *P. arcticus*, который производит только эстеразу (Bakermans et al., 2006). Поиск гомологов липаз с известной структурой и свойствами в геноме *P. cryohalolentis* K5^T привел к идентификации ряда целевых генов, которые были клонированы и экспрессированы в клетках *E. coli*. В результате проделанной работы нами получен и охарактеризован ряд новых липолитических ферментов, обладающих различной субстратной специфичностью, температурным оптимумом активности и другими свойствами.

В частности, показано, что липаза Lip1Pc отличается типичной для холодоактивных ферментов нестабильностью при повышенных температурах (Новотоцкая-Власова и др., 2013). С целью исследования роли N-концевого домена белка Lip1Pc, относящегося к семейству гормон-чувствительных липаз, проведено конструирование и исследование свойств его делеционных мутантов. Установлено, что укорочение этого домена приводит к изменению свойств рекомбинантного белка, в частности, к повышению термостабильности и сужению профиля субстратной специфичности (Новотоцкая-Власова и др., 2013).

В отличие от предыдущего белка, холодоактивная эстераза EstPc демонстрирует относительно высокую термостабильность, так как после инкубации при температурах вплоть до 90 °С сохраняет 60–100% активности (Novototskaya-Vlasova et al., 2012). Оптимальной для его ферментативной активности является температура 35 °С, при этом активность при 5–30 °С составляет около 90% от максимальной.

На основании гомологии с последовательностями липолитических ферментов микроорганизмов рода *Pseudomonas* в геноме *P. cryohalolentis* обнаружено наличие оперона, кодирующего потенциальную липазу Lip2Pc и специфический вспомогательный белок (шаперон) LifPc, который обеспечивает приобретение ферментом активной конформации. Установлено, что рекомбинантная липаза Lip2Pc обладает широким спектром субстратной специфичности и активностью в широком температурном диапазоне. Исследование термостабильности Lip2Pc показало, что, как и EstPc, она характеризуется повышенной стабильностью при относительно высоких температурах по сравнению с ранее описанными холодоактивными липазами/эстеразами (Novototskaya-Vlasova et al., 2013).

Наряду с этими ферментами, в геноме *P. cryohalolentis* идентифицирована кодирующая последовательность потенциального аутотранспортера AT877 – белка внешней мембраны, состоящего из N-концевого пассажирского и С-концевого транслокаторного доменов. На основании гомологии аминокислотных последовательностей установлено, что пассажирский домен AT877 представлен липазой, относящейся к семейству GDSL (Wilhelm et al., 2011). Пассажирские домены аутотранспортеров, которые экспонируются на внешней поверхности клеток бактерий, могут быть заменены другими белками, что составляет основу для конструирования систем клеточного дисплея и их использования в ряде биотехнологических и промышленных областей, включая разработку живых вакцин, конструирование и скрининг комбинаторных библиотек, конструирование биоадсорбентов, получение цельноклеточных биокатализаторов (Lee et al., 2003).

Нами проведены амплификация и клонирование гена AT877 в вектор для экспрессии в клетках *E. coli* (Petrovskaya et al., 2015). Установлено, что продукт экспрессии локализован во внешней мембране бактериальных клеток, при этом продемонстрировано наличие липолитической активности пассажирского домена AT877 на поверхности бактерий. Обнаружено, что новый аутотранспортер обладает максимальной эстеразной активностью при 50 °С по отношению к субстратам со средней длиной углеродной цепи. Нами также получен рекомбинантный аутотранспортер, содержащий замену природного пассажирского домена на эстеразу EstPc *P. cryohalolentis*. Установлено, что гибридный белок экспонирован на поверхности клеток и демонстрирует каталитические свойства, характерные для фермента EstPc (Petrovskaya et al., 2015). Сконструированная в данной работе оригинальная система клеточного дисплея на основе AT877 позволила провести отбор комбинаторной библиотеки вариантов каркасного белка ¹⁰Fn3 с целью получения новых искусственных связывающих молекул (Petrovskaya et al., 2018; Шингарова и др., 2018).

Другим примером работы по получению белка, имеющего потенциальное биотехнологическое применение, является клонирование и экспрессия протеородопсина *E. sibiricum* – психротрофной бактерии, которая была выделена из вечномёрзлых отложений, имеющих возраст около 3 миллионов лет (Rodrigues et al., 2006; Петровская и др., 2015). Новые ретиналь-содержащие белки и их мутантные варианты могут найти применение в биооптоэлектронике в качестве основы элементов молекулярной памяти, а также в оптогенетике с целью направленной регуляции активности нейронов (Moglich, Moffat, 2010; Li et al., 2018). Нами впервые клонирован ген протеородопсина *E. sibiricum* (ESR), сконструирован штамм *E. coli* – продуцент этого белка, и проведена его структурно-функциональная характеристика (Petrovskaya et al., 2010). В результате измерения фотоиндуцированного изменения рН в суспензии ESR-содержащих липосом установлено, что при

поглощении света ESR осуществляет выброс протонов в среду, обеспечивая ее закисление. В отличие от бактериородопсина галобактерий, выброс протона происходит на поздних стадиях фотоцикла, после его захвата из внутриклеточной части белка. Таким образом, мы впервые продемонстрировали, что полученный белок является новым представителем семейства транспортных родопсинов, выполняющих функцию протонных насосов (Петровская и др., 2015).

Существенным ограничением геномного подхода в оценке и использовании биотехнологического потенциала вечной мерзлоты является необходимость получения биомассы исследуемого штамма, т.е. восстановление способности микроорганизмов к воспроизводству в лабораторных условиях. Известно, что основная часть почвенных микробных сообществ (по различным оценкам 90–99%) не поддается культивированию, таким образом, их генетический материал не удастся исследовать описанными методами (Simon, Daniel, 2011). Эта проблема особенно актуальна для микроорганизмов, в течение длительного времени находящихся в замороженном состоянии в вечной мерзлоте. Установлено, что в результате длительного воздействия радиации окружающих минералов и других неблагоприятных факторов в геноме таких микроорганизмов происходит накопление кросс-сшивок и разрывов, затрудняющих переход в активное состояние и деление (Hansen et al., 2006).

В настоящее время наиболее перспективным подходом к оценке и использованию генетических ресурсов микробных сообществ вечной мерзлоты и других экстремальных местообитаний является метагеномный подход, представляющий собой комплексное исследование всей содержащейся в конкретном образце геномной ДНК – метагенома (Lee, Lee, 2013; Lewin et al., 2013). Использование методов секвенирования следующего поколения (NGS) открывает возможность реконструкции состава и функциональных особенностей микробных сообществ на основе анализа полученных последовательностей ДНК (Rivkina et al., 2016), однако данная методология не позволяет получать последовательности полноразмерных генов, что ограничивает сферу ее биотехнологического применения. С целью обнаружения и клонирования генов потенциальных ферментов метагеномная ДНК обычно используется для конструирования метагеномных библиотек в векторах большой емкости (например, в фосмидах) и их последующего отбора на селективных средах, что позволяет идентифицировать продукты микробного синтеза и оценивать перспективы их биотехнологического использования без выделения чистой культуры (рис. 1б).

В качестве примера использования данного подхода можно привести проведенную нами работу по конструированию и скринингу метагеномной библиотеки ДНК, полученной из образца вечномерзлого грунта возрастом около 30 000 лет (Petrovskaya et al., 2016). ДНК, имеющая длину

около 30–40 т.п.н., была клонирована в фосмидном векторе, после чего был проведен скрининг полученных клонов путем посева библиотеки на чашках, содержащих 1% трибутирин. Клоны, обладающие липолитической активностью, идентифицировали по наличию гало вокруг колоний. Последовательность вставки в таких клонах определяли секвенированием, после чего осуществляли поиск кодирующих последовательностей в полученных сиквенсах с использованием биоинформатических подходов.

Было обнаружено несколько генов, кодирующих потенциальные липолитические ферменты, в частности, PMGL2 и PMGL3. Соответствующие гены были амплифицированы и клонированы в векторы для экспрессии в *E. coli*, проведена наработка рекомбинантных белков и изучена их липолитическая активность (Petrovskaya et al., 2016; Petrovskaya et al., 2017). Установлено, что эти ферменты преимущественно расщепляют короткоцепочечные субстраты, т.е. представляют собой эстеразы. Температурный оптимум PMGL2 составляет 45 °С, однако этот фермент также демонстрирует относительно высокую активность при более низких температурах (10°С–40°С). Повышение температуры выше 50 °С приводит к резкому снижению активности. Анализ термостабильности (измерение активности при 45 °С после предварительной инкубации в течение часа при различных температурах) показал, что PMGL2 сохраняет стабильность после инкубации при 5–45 °С, однако теряет более чем 40% активности в результате прогрева при 55 °С. Максимальная активность PMGL3 наблюдается при 30 °С, что характерно для многих эстераз, полученных путем скрининга метагеномных библиотек морского происхождения. Повышение температуры реакции выше 40 °С приводит к быстрой инактивации фермента. Предварительная инкубация при этой температуре в течение часа приводит к потере им 50% активности, а инкубация при 50 °С полностью инактивирует белок. Таким образом, PMGL2 представляет собой мезофильную эстеразу, а PMGL3 относится к холодоактивным липолитическим ферментам.

Подводя промежуточный итог проведенных исследований, можно утверждать, что современные методы микробиологических экспериментов являются перспективным дополнением к традиционным подходам в изучении белков микроорганизмов, обитающих в вечномёрзлых грунтах. Полученные нами результаты впервые продемонстрировали существование у бактерий, адаптированных к условиям вечной мерзлоты, ферментов с различным температурным оптимумом и термостабильностью и подтвердили важность изучения данной экологической ниши как естественного хранилища генетического материала, представляющего значительный интерес для биотехнологии.

Работа выполняется при поддержке грантов РФФИ № 17-00-00165ком-фи, 18-04-00491, АААА-А18-118013190181-6, ПП-55 АРКТИКА.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Новотоцкая-Власова К.А., Петровская Л.Е., Ривкина Е.М. и др. 2013. Характеристика холодоактивной липазы *Psychrobacter cryohalolentis* K5(T) и ее делеционных мутантов // Биохимия. Т. 78. С. 501–512.
- Петровская Л.Е., Новотоцкая-Власова К.А., Спирина Е.В. и др. 2012. Липолитические ферменты микроорганизмов из криопэггов вечной мерзлоты // Докл. АН. Т. 445. С. 102–105.
- Петровская Л.Е., Балашов С.П., Лукашев Е.П. и др. 2015. ESR – ретинальный белок *Exiguobacterium sibiricum* с необычными свойствами // Биохимия. Т. 80. С. 814–828.
- Шингарова Л.Н., Петровская Л.Е., Злобинов А.В. и др. 2018. Конструирование искусственных ФНО-связывающих белков на основе 10-го домена фибронектина III типа с помощью бактериального дисплея // Биохимия. Т. 83. С. 903–914.
- Bakermans C., Ayala-del-Rio H.L., Ponder M.A. et al. 2006. *Psychrobacter cryohalolentis* sp. nov. and *Psychrobacter arcticus* sp. nov., isolated from Siberian permafrost // Int. j. syst. evol. microbiol. V. 56. P. 1285–91.
- Bakermans C., Bergholz P.W., Ayala-del-Rio H., Tiedje J. 2009. Genomic insights into cold adaptation of permafrost bacteria // Permafrost soils. V. 159–168.
- Barroca M., Santos G., Gerday C., Collins T. 2017. Biotechnological aspects of cold-active enzymes // Psychrophiles: from biodiversity to biotechnology. Springer. P. 461–475.
- Cavicchioli R., Siddiqui K.S., Andrews D., Sowers K.R. 2002. Low-temperature extremophiles and their applications // Curr. opin. biotechnol. V. 13. P. 253–261.
- D'Amico S., Claverie P., Collins T. et al. 2002. Molecular basis of cold adaptation // Phil. trans. roy. soc. B: Biol. sci. V. 357. P. 917–925.
- D'Amico S., Collins T., Marx J.C. et al. 2006. Psychrophilic microorganisms: challenges for life // EMBO rep. V. 7. P. 385–9.
- Elleuche S., Schröder C., Sahn K., Antranikian G. 2014. Extremozymes-biocatalysts with unique properties from extremophilic microorganisms // Curr. opin. biotechnol. V. 29. P. 116–123.
- Feller G., Gerday C. 2003. Psychrophilic enzymes: hot topics in cold adaptation // Nat. rev. microbiol. V. 1. P. 200–8.
- Friedmann E. 1994. Permafrost as microbial habitat // Viable microorganisms in permafrost. P. 21–26.
- Georlette D., Blaise V., Collins T. et al. 2004. Some like it cold: biocatalysis at low temperatures // FEMS Microbiol. rev. V. 28. P. 25–42.
- Gilichinsky D.A., Rivkina E.M. 2011. Permafrost microbiology // Encyclopedia of geobiology. Springer. P. 726–732.
- Hansen A.J., Mitchell D.L., Wiuf C. et al. 2006. Crosslinks rather than strand breaks determine access to ancient DNA sequences from frozen sediments // Genetics. V. 173. P. 1175–1179.
- Hinsa-Leasure S., Bakermans C. 2013. Diversity of Bacteria in Permafrost // Cold-adapted Microorganisms. P. 1.

- Jansson J.K., Taş N. 2014. The microbial ecology of permafrost // Nat. rev. microbiol. V. 12. P. 414.
- Karan R., Capes M.D., DasSarma S. 2012. Function and biotechnology of extremophilic enzymes in low water activity // Aquatic biosystems. V. 8. P. 1.
- Lee M.H., Lee S.-W. 2013. Bioprospecting potential of the soil metagenome: novel enzymes and bioactivities // Genomics & informatics. V. 11. P. 114–120.
- Lee S.Y., Choi J.H., Xu Z. 2003. Microbial cell–surface display // Trends biotechnol. V. 21. P. 45–52.
- Lewin A., Wentzel A., Valla S. 2013. Metagenomics of microbial life in extreme temperature environments // Curr. opinion biotechnol. V. 24. P. 516–525.
- Li Y.-T., Tian Y., Tian H. et al. 2018. A review on bacteriorhodopsin-based bioelectronic devices // Sensors. V. 18. P. 1368.
- Littlechild J.A. 2015. Enzymes from extreme environments and their industrial applications // Front. bioengineering biotechnol. V. 3. P. 161.
- Margesin R., Neuner G., Storey K. 2007. Cold-loving microbes, plants, and animals—fundamental and applied aspects // Naturwissenschaften. V. 94. P. 77–99.
- Moglich A., Moffat K. 2010. Engineered photoreceptors as novel optogenetic tools // Photochem. photobiol. sci. V. 9. P. 1286–300.
- Molecular cloning: a laboratory manual. 1989 / Eds J. Sambrook, E.F. Fritsch, T. Maniatis. Cold spring harbor laboratory press. T. Ed. 2.
- Novototskaya-Vlasova K., Petrovskaya L., Kryukova E. et al. 2013. Expression and chaperone-assisted refolding of a new cold-active lipase from *Psychrobacter cryohalolentis* K5T // Protein expr. purif. V. 91. P. 96–103.
- Novototskaya-Vlasova K., Petrovskaya L., Yakimov S., Gilichinsky D. 2012. Cloning, purification, and characterization of a cold adapted esterase produced by *Psychrobacter cryohalolentis* K5T from Siberian cryopeg // FEMS Microbiol. ecol. V. 82. P. 367–375.
- Petrovskaya L.E., Lukashev E.P., Chupin V.V. et al. 2010. Predicted bacteriorhodopsin from *Exiguobacterium sibiricum* is a functional proton pump // FEBS lett. V. 584. P. 4193–4196.
- Petrovskaya L.E., Novototskaya-Vlasova K.A., Gapizov S.S. et al. 2017. New member of the hormone–sensitive lipase family from the permafrost microbial community // Bioengineered. V. 8. P. 420–423.
- Petrovskaya L.E., Novototskaya-Vlasova K.A., Spirina E.V. et al. 2016. Expression and characterization of a new esterase with GCSAG motif from a permafrost metagenomic library // FEMS Microbiol. ecol. V. 92. P. fiw046.
- Petrovskaya L., Novototskaya-Vlasova K., Kryukova E. et al. 2015. Cell surface display of cold-active esterase EstPc with the use of a new autotransporter from *Psychrobacter cryohalolentis* K5T // Extremophiles. V. 19. P. 161–170.
- Petrovskaya L., Zlobinov A., Shingarova L. et al. 2018. Fusion with the cold-active esterase facilitates autotransporter-based surface display of the 10th human fibronectin domain in *Escherichia coli* // Extremophiles. V. 22. P. 141–150.
- Pulicherla K., Ghosh M., Kumar P., Sambasiva Rao K. 2011. Psychrozymes – the next generation industrial enzymes // J. mar. sci. res. dev. V. 1:1.

- Rivkina E., Laurinavichius K., McGrath J. et al. 2004. Microbial life in permafrost // Adv. space res. V. 33. P. 1215–1221.
- Rivkina E., Petrovskaya L., Vishnivetskaya T. et al. 2016. Metagenomic analyses of the late Pleistocene permafrost—additional tools for reconstruction of environmental conditions // Biogeosciences. V. 13. P. 2207–2219.
- Rodrigues D.F., Goris J., Vishnivetskaya T. et al. 2006. Characterization of *Exiguobacterium* isolates from the Siberian permafrost. Description of *Exiguobacterium sibiricum* sp. nov. // Extremophiles. V. 10. P. 285–294.
- Rodrigues D.F., Tiedje J.M. 2008. Coping with our cold planet // Appl. environ. microbiol. V. P. 1677–1686.
- Rothschild L.J., Mancinelli R.L. 2001. Life in extreme environments // Nature. V. 409. P. 1092.
- Siddiqui K.S., Cavicchioli R. 2006. Cold-adapted enzymes // Annu. rev. biochem. V. 75. P. 403–433.
- Simon C., Daniel R. 2011. Metagenomic analyses: past and future trends // Appl. environ. microbiol. V. 77. P. 1153–1161.
- Steven B., Leveille R., Pollard W.H., Whyte L.G. 2006. Microbial ecology and biodiversity in permafrost // Extremophiles. V. 10. P. 259–267.
- Terpe K. 2006. Overview of bacterial expression systems for heterologous protein production: from molecular and biochemical fundamentals to commercial systems // Appl. microbiol. biotechnol. V. 72. P. 211.
- Thomson C.A., Delaquis P.J., Mazza G. 1999. Detection and measurement of microbial lipase activity: a review // Crit. rev. food sci. nutr. V. 39. P. 165–187.
- Wilhelm S., Rosenau F., Kolmar H., Jaeger K.E. 2011. Autotransporters with GDSL passenger domains: molecular physiology and biotechnological applications // Chem-biochem. V. 12. P. 1476–85.

Biotechnological potential of permafrost

**L.E. Petrovskaya, K.A. Novototskaya-Vlasova, M.V. Kryukova,
E.V. Spirina, E.M. Rivkina**

The results of the work on obtaining and characterization of the proteins from permafrost microorganisms are presented. Several target proteins with biotechnological potential have been identified using genomic and metagenomic approaches. The properties of lipolytic enzymes from *Psychrobacter cryohalolentis* K5T with different temperature optimum and substrate specificity, as well as proteorhodopsin from *Exiguobacterium sibiricum*, were examined. We have constructed the metagenomic DNA libraries from permafrost soil samples and performed their screening for the presence of lipolytic activity. Genes of two new esterases were identified and the catalytic properties of the recombinant enzymes were studied. The obtained results confirmed the importance of exploration of this ecological niche as a natural repository of genetic material of microorganisms adapted to extreme living conditions.

Key words: permafrost, extremophiles, lipolytic enzymes, proteorhodopsin, metagenome

УДК 576.8(99)

ЦИАНОБАКТЕРИИ В ГРЕНЛАНДСКОМ ЛЬДУ КЕРНА НЕЕМ ПОСЛЕДНЕГО ПЕРИОДА ОЛЕДЕНЕНИЯ КАК ИНДИКАТОРЫ ПАЛЕОКЛИМАТИЧЕСКИХ СОБЫТИЙ ГЛОБАЛЬНОГО ПЕРЕНОСА ПЫЛИ

**С.А. Булат^{1,2}, Е.С. Рудая¹, М.Н. Карпунина¹, Д.А. Сумбатян¹, Д. Мари³,
Е. Француз⁴, А. Бонин⁵, Ж.М.Ф. Марган⁴**

¹*Петербургский институт ядерной физики им. Б.П. Константинова Национального исследовательского центра «Курчатовский институт», Ленинградская область, Гатчина, Россия, bulat@omrb.npi.spb.ru*

²*Институт физики и технологии, Уральский Федеральный университет, Екатеринбург, Россия*

³*Биологическая станция Французской академии наук, Роскофф, Франция*

⁴*Институт геофизики окружающей среды, Французская академия наук Университет Гренобль-Альпы, Франция*

⁵*Лаборатория экологии Альп, Французская академия наук Университет Гренобль-Альпы, Франция*

В образце льда NEEM периода оледенения (глубина 1706 м; возраст 34 тыс. лет) по данным секвенирования второго поколения Illumina MiSeq были выявлены три фило типа цианобактерий. Они оказались представителями двух отрядов Oscillatoriales и Synechococcales. Один фило тип (3086) удалось строго идентифицировать – *Geitlerinema* sp., другой (21394) отнести к роду *Halomicronema*, а третий (21805) остался неидентифицированным и неклассифицированным, но одного кластера с *Geitlerinema* sp. Фило тип 3086 оказался доминантным, представляющим хорошо структурированную популяцию с многочисленными аллельными вариантами и более раннюю (древнюю) ветвь эволюции кластера *Geitlerinema* sp. (не существующую в настоящее время). Два других фило типа были представлены единичными находками. Проведенный комплексный анализ, включая палеоклиматические данные, позволил предположить, что данные бактерии (в основном фило тип 3086 *Geitlerinema* sp) совместно с минеральной пылью были занесены глобальными событиями атмосферного переноса (пыли) на поверхность Гренландского ледового щита в период последнего ледникового максимума 34 тыс. лет назад из района Карибского бассейна, что представляет новое знание и подтверждает ценность использования молекулярно-микробиологических данных как прокси (косвенные) индикаторы глобальных климатических событий в прошлом.

Ключевые слова: Гренландия, керн атмосферного льда NEEM, последний ледниковый период, пыль, события переноса пыли, Карибский бассейн, бактерии, цианобактерии, гены 16S рРНК, секвенирование ДНК, Illumina MiSeq, палеомикробиология, биоинформатика, филогенетика

ВВЕДЕНИЕ

Гренландский ледовый щит (ГЛЩ) по площади занимает 1.7 млн. км² (около 80% площади Гренландии) и является вторым по величине (после Антарктики) полярным ледовым щитом. Толщина льда составляет до 3 км. Покрытие Гренландии льдом началось 2–3 млн лет назад, но в настоящее время возраст льда не превышает 130 тыс лет, что покрывает Последний Ледниковый Период (ПЛП) и предпоследнее межледниковье (Eemian ice), которое закончилось 115 тыс лет назад. В настоящее время в связи с климатическими изменениями (потеплением) лед в своей массе уменьшается (плавится), что контролируется ежедневно с использованием спутников (<https://nsidc.org/greenland-today/>).

Гренландский лед активно изучается в палеоклиматическом аспекте. В Гренландии пробурено много глубоких скважин с целью извлечение керн льда – 3-х км скважины GRIP и GISP2, затем NGRIP и NEEM (North EEMian) (http://www.iceandclimate.nbi.ku.dk/research/drill_analysing/history_drilling/). Последний проект нацелен на получение ненарушенного льда предпоследнего межледниковья (Eemian ice).

NEEM ледовый керн (2537–2540 м) бурили с 2008 по 2012 гг. Расположение 77.45oN, 51.06oW (рис. 1), высота на уровне моря 2450 м, средняя годовая температура –29 °С, осадки 0.22 м снежного эквивалента в год (Dahl-Jensen et al., 2013).

Одновременно с палеоклиматическими исследованиями начали изучать микробные сообщества глубоких ледовых кернов Гренландии (Sheridan et al., 2003; Miteva et al., 2004; Miteva, Brenchley, 2005; Loveland-Curtze et al., 2008, 2010). Керн льда NEEM оказался первым, на котором была предпринята попытка отделить контаминанты (в буровой жидкости и ледовом шламе) от возможной истинной микробиоты льда (Miteva et al., 2014). В работе исследовали 4 образца льда керна NEEM – два хрупких из Голоцена (634 и 644 м) и два «клатратных» из ПЛП (1730 и 2052 м), а также один поверхностный образец льда другой скважины (102 м). Образцы были деконтаминированы как описано в Miteva et al. (2014), и клеточные концентрации были оценены проточной флуориметрией – 10⁴–10⁶ клеток на мл, что представляет достаточно высокие значения. Всего из льда было выделено 45 бактериальных изолятов. Из них в образцах ПЛП (только в образце 1730 м, образец 2052 м ничего специфичного не дал) было выявлено всего две специфичных бактерии – *Massilia* из *Beta-proteobacteria* (6 изолятов, два вида – *Massilia violaceinigra* и *Massilia brevitalea* – наши данные) и *Oerskovia* из *Actinobacteria* (два изолята, один вид, возможно, человеческий комменсал-патоген типа *Oerskovia turbata* – наши данные). Таким образом, в данной работе, если что-то специфичное для льда ПЛП керна NEEM и было выявлено, так это два вида *Massilia*.

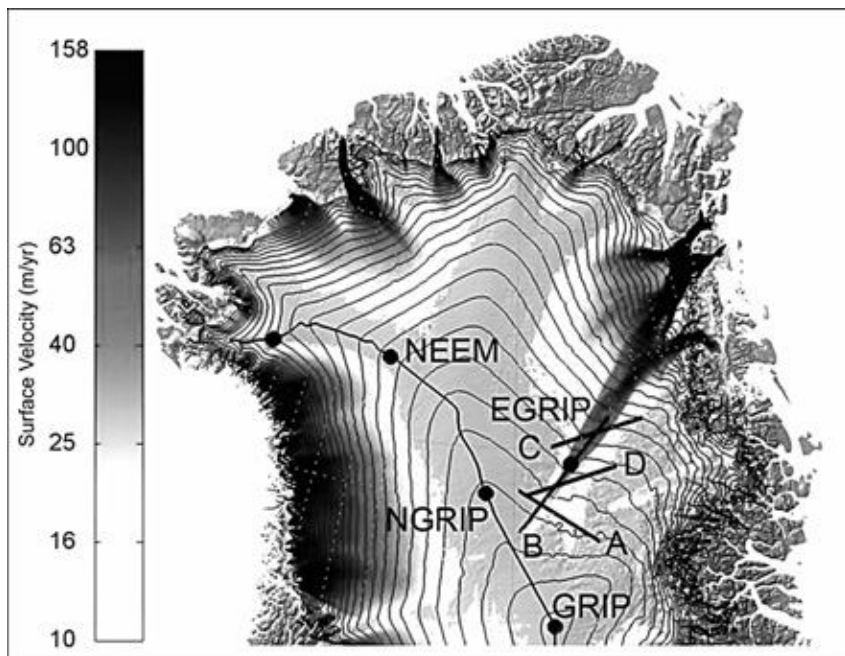


Рис. 1. Расположение известных скважин глубокого бурения в Гренландии, включая NEEM.

Более детальное исследование микробных популяций на различных глубинах (разного возраста, текстуры льда, климата и содержания солей) керна NEEM было выполнено также Митевой (Miteva et al., 2015). Было использовано как культивирование, так и молекулярные методы типа секвенирования амплифицированных генов 16S рPHK по Сэнджеру, а также современного секвенирования (Illumina MiSeq NGS) ампликонов v4-v5 области тех же генов. Было исследовано пять образцов льда – три поверхностных и два из ПЛП – 1730 м и 2052 м возрастом 36.2 и 80.4 тыс лет, соответственно. Образец 1730 м по сравнению с 2052 м содержал на порядок больше кальцием-обогащенной пыли и на порядок больше клеточных концентраций (10^6 по сравнению с 10^5 клеток на мл). Основные находки включали: доминирование актинобактерий при культивировании, тогда как *Proteobacteria* и *Firmicutes* – при ДНК анализе, доминирование нитчатых цианобактерий (*Calothrix* из *Nostocales* и *Phormidium* из *Oscillatoriaceae*) в клоновой библиотеке генов 16S рPHK в образце 1730 м (секвенирование по Сэнджеру), обнаружение архей методом NGS секвенирования, обнаружение 1–2 доминантных (но разных) родов бактерий для каждого образца льда, превалирование *Planococcaceae* над *Bacillaceae* (*Firmicutes*) в поверхностных и 2052 м образцах льда методом NGS секвенирования. В целом было показано, что микробные популяции поверхностных образцов

значительно отличаются от двух глубоких образцов. Интересно, что цианобактерии (другие таксоны/виды, чем в нашей работе) были выявлены в основном в образце 1730 м с большим количеством пыли и могли быть занесены на купол Гренландии полевыми бурями, хотя это не обсуждается в работе Митевой (Miteva et al., 2015).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали три сегмента льда керна NEEM последнего периода оледенения (табл. 1).

В холодных ($-15\text{ }^{\circ}\text{C}$) помещениях Французской лаборатории IGE CNRS-UGA в Гренобле образцы льда были распилены стерилизованной этанолом пилой пополам (по 10 см) и дополнительно поверхностно деконтаминированы (аккуратно срезан верхний слой льда). Затем сегменты льда были обмыты пентаном (при $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$) для удаления использованной жидкости для бурения (Estisol 240+Coasol) и там же озонированы для окисления (деградации) органики (ДНК). При этом во льду всех образцов были документированы слои пыли, осажденной со снегом (рис. 2).

В дальнейшем в работу взяли по одному сегменту с каждой глубины (остальные оставлены в архиве). В чистых помещениях (класс 10000 с ламинарными кабинетами класса 100) той же французской лаборатории образцы льда были последовательно обмыты дезраствором Proline Biocontrol (Biohit) и ультрачистой водой Milli-Q (три раза с полным погружением и со сменой воды), расплавлены, и материал из воды был сконцентрирован в среднем в 100 раз с использованием колонок Amicon Ultra-15 [3kD] (Millipore). Более подробное описание процедур работы со льдом и водой приведено в работе Булат (Bulat et al., 2018).

Концентрации микробных клеток анализировали методом проточной цитофлуорометрии с использованием ДНК-связывающего красителя SYBR-Green и BD FACSAria flow cytometer (Marie et al., 1999). Концентрированный материал из воды был использован для выделения геномной ДНК и проведения первичных ПЦР амплификаций различных областей бактериальных генов 16S рибДНК (v3-v5, v4-v8, v4-v6, v4), а также архейных (v1-v5 и v3-v5). Полученные ампликоны клонировали, используя систему TOPO-TA Cloning Kit for Sequencing (Invitrogen, USA) с химически ком-

Таблица 1. Характеристика сегментов льда керна NEEM.

| Описание | Пакет № | Образец | Глубина от (м) | Глубина до (м) | Возраст (лет) |
|---------------------|---------|-------------|----------------|----------------|---------------|
| 20 cm A piece of CC | 3102 | 1706 | 1705.55 | 1705.75 | 33981 |
| 20 cm A piece of CC | 3502 | 1926 | 1925.55 | 1925.75 | 56172 |
| 20 cm A piece of CC | 3624 | 1993 | 1992.65 | 1992.85 | 68621 |

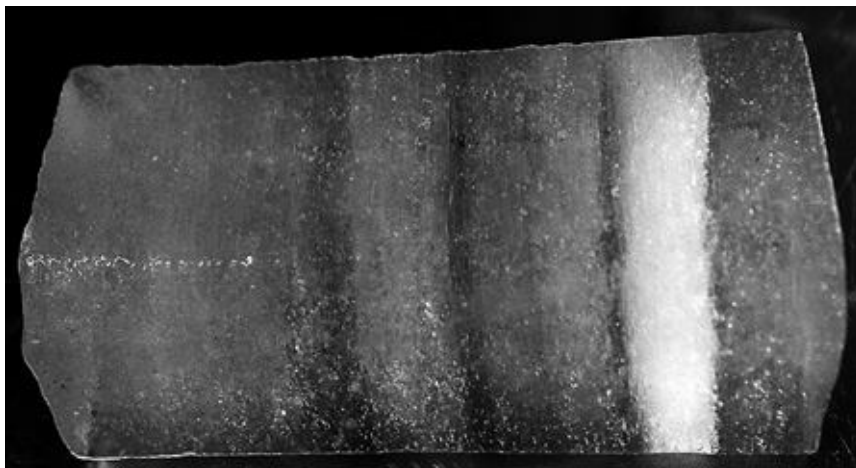


Рис. 2. Образец льда ядра NEEM 1706 м; отчетливо видна слоистая (пыль) структура льда в видимом свете.

петентными клетками *E. coli* (Евроген, Москва), и клоны предварительно секвенировали по методу Сэнджера (Бигль, Санкт-Петербург). Один из ампликонов (v4-v6, размер около 540 п.о.) как наиболее интересный в плане выявленного биоразнообразия и как наиболее проблемный в плане наиболее низкого покрытия геномной библиотеки (Good, 1953) секвенировали методом Illumina MiSeq на платформе GeT-PlaGe в организации INRA, US 1426 в Тулузе (Франция). Результаты данного исследования в части выявленных цианобактерий приведены в настоящей статье.

Из методов обработки ДНК последовательностей использовали Clustal Omega (группировка последовательностей в филоотипы), NCBI BLAST (идентификация филоотипов) и пакет MEGA7 (Kumar et al., 2016) (филогенетика филоотипов). Для биоинформационной обработки данных MiSeq секвенирования использовали SILVA rRNA gene database project (SILVAngs 1.3) (Quast et al., 2013) с визуализацией результатов в программе Krona (<https://github.com/marbl/Krona/wiki>) (Ondov et al., 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Клеточные концентрации микроорганизмов были выявлены лишь в одном образце 1706 м – 317 клеток на мл воды, что неудивительно, ибо события атмосферного переноса пыли, и, следовательно, микроорганизмов, различаются по источнику-происхождению пыли (Chuvochina et al., 2011a, 2011b). Отметим, что температура в скважине (in situ) на данной глубине (1706 м) была оценена как около $-23\text{ }^{\circ}\text{C}$ (MacGregor et al., 2015). Это ниже известной достоверной минусовой температуры ($-18\text{ }^{\circ}\text{C}$), при которой бактерии могут

делиться, т. е. образовывать популяции, а значит, и эволюционировать, но выше $-33\text{ }^{\circ}\text{C}$, при которой достоверно показана метаболическая активность микроорганизмов (без клеточного деления) (Rummel et al., 2014).

В плане амплификации для всех трех образцов были получены следующие результаты (табл. 2). Как видно, образец 1706 практически по всем областям бактериальных генов 16S рибРНК, включая археи, дал сигнал, что определенно связано с присутствием в нем (и только в нем) клеток микроорганизмов.

Везде, где были получены сигналы, ампликоны были клонированы, и клоны секвенированы по Сэнджеру. Образец 1993 не был проанализирован по причине отсутствия или очень слабых сигналов. Образец 1926 дал только флотипы-контаминанты, присутствующие в нашей Библиотеке контаминантов (Bulat et al., 2004; 322 16S рРНК флотипа на июль 2018 г.). Результаты секвенирования по Сэнджеру не приведены как сугубо предварительные. Однако, отметим, что для всех 4-х областей было получено 50 бактериальных флотипов, прошедших все контроли на загрязнение. При этом три флотипа оказались идентичными по последовательности с обнаруженными нами ранее в снеге Монблана (Франция) с заносом пыли из пустыни Сахара. Из них – одна актинобактерия HQ396528 из рода *Blastococcus* или *Geodermatophilus* (событие переноса пыли на Монблан MS5, 2009) и две бациллы – *Bacillus licheniformis* JF832309 и *Bacillus circulans* JF832324 (другое, с разницей в один год, событие переноса пыли f2SD, 2008) (Chuvochina et al., 2011a, b). При условии, что эти бактерии не космополиты, их обнаружение может указывать на занос пыли из пустыни Сахара на Гренландский ледовый щит 34 тыс лет назад (возраст образца 1706), хотя основным источником пыли для керна NEEM (и в целом для Гренландии) в интервале 0–110 тыс лет считают пустыни Центральной Азии, в основном, в Китае (Taklamakan и др. во Внутренней Монголии) (Bory et al., 2003a, b). Но процесс этот, по-видимому, нерегулярный, ибо отсутствие как клеток, так и ДНК микроорганизмов в двух других образцах

Таблица 2. Результаты амплификации микробных генов 16S рибРНК (разные области) для трех образцов льда NEEM.

| Образец | V3-v5 | V4-8 | V4-v6 | V4 | Археи V1-v5 | Археи V3-v5 |
|---------|-------|------|-------|-----|-------------|-------------|
| 1706 | + | + | + | + | - | + |
| 1926 | + | +/- | +/- | +/- | - | - |
| 1993 | +/- | +/- | +/- | +/- | - | - |

Примечание: ампликоны, пригодные для клонирования (секвенирования), обозначены [+] и выделены серым цветом; условные обозначения: [+] – есть сигнал; [+/-] – слабый сигнал; [+/-] – очень слабый сигнал; [-] – отсутствие сигнала.

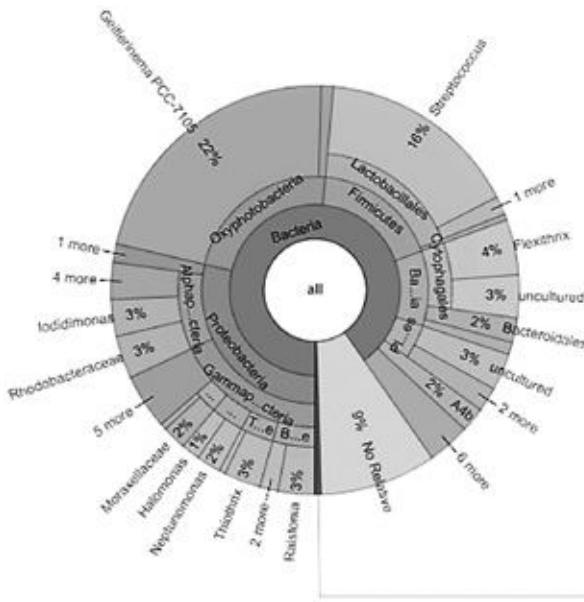


Рис. 3а. Классифицированное биоразнообразие, вскрытое на наборе данных R1 с использованием программы для визуализации Krona.

того керна льда возрастом 56.1 и 68.6 тыс лет можно объяснить с позиции, что в те годы (формирование снежного покрова) не было значимых событий переноса пыли на Гренландский ледовый щит.

Для области v4-v6, как было отмечено выше, было выявлено очень большое разнообразие (21 флотип из 27 клонов) и, соответственно, самое низкое покрытие библиотеки (индекс Good 33.3%). В связи с этим данный ампликон был выбран для секвенирования высокопроизводительным методом «секвенирования следующего поколения» Illumina MiSeq.

MISEQ СЕКВЕНИРОВАНИЕ

В результате секвенирования было получено следующее количество прочтений – R1 (прямое) – 6380 и R2 (обратное) – также 6380. После объединения было получено 6096 нуклеотидных последовательностей (Ext). Все последовательности были обработаны с использованием SILVA rRNA gene database project (SILVAngs 1.3) (Quast et al., 2013). Этапы обработки включали в себя выравнивание, контроль качества, дерепликацию, кластеризацию и классификацию. В ходе обработки несмотря на высокое качество секвенирования, большая часть последовательностей была изъята из анализа как несоответствующая SSU rRNA gene последовательностям (контрольная ДНК бактериофага).

В результате таксономической обработки R1 из 206 прошедших все этапы фильтрации последовательностей было выявлено 80 OTUs (рис. 3а).

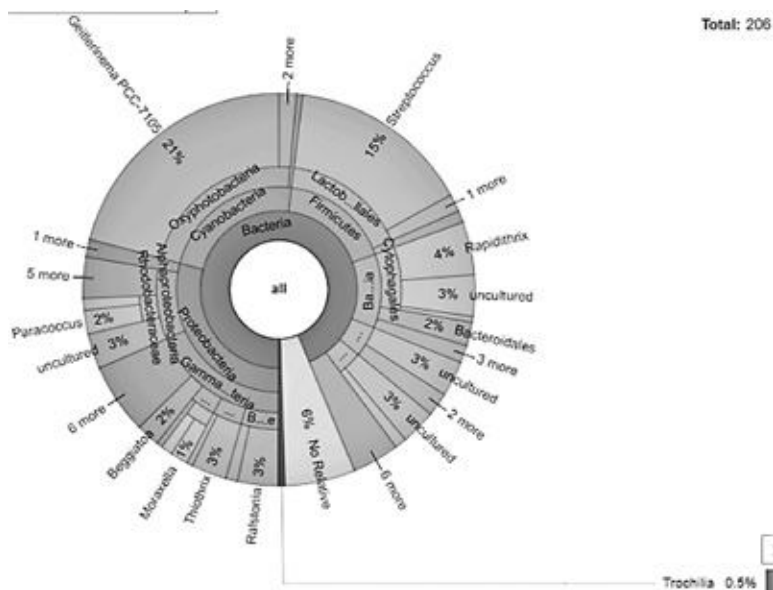


Рис. 3б. Классифицированное биоразнообразие, вскрытое на наборе данных R2 с использованием программы для визуализации Krona

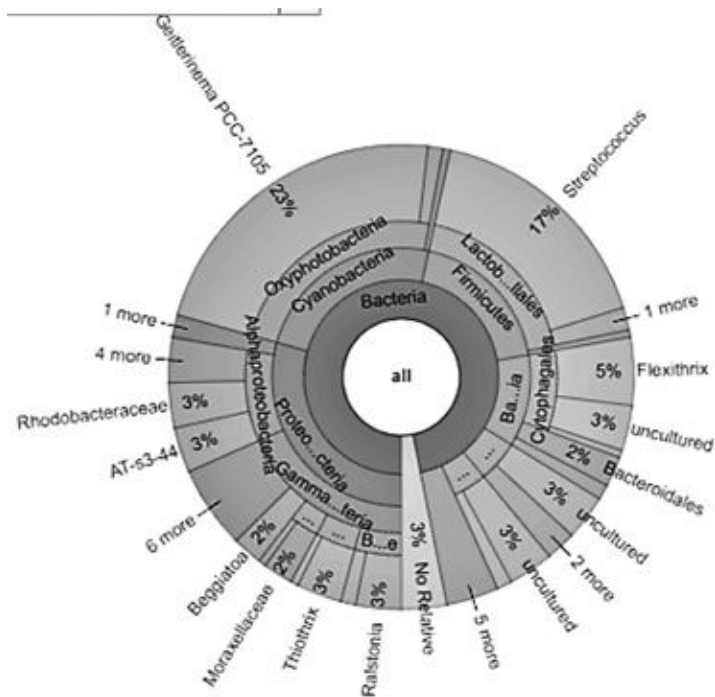


Рис. 3в. Классифицированное биоразнообразие, вскрытое на наборе данных Ect с использованием программы для визуализации Krona.

В R2 из 206 последовательностей выявлено 96 OTUs (рис. 3б). Анализ объединенных последовательностей Ext из 191 последовательности выявил 74 OTUs (рис. 3в). Как видно, в общем наблюдается хорошее совпадение в части представленности разных филумов и таксонов.

Большое количество контрольной фаговой ДНК, а так же особенности полученных оригинальных MiSeq данных, которые вследствие большой длины исходного ампликона (540 по) и малой длины фактического прочтения каждой нити ДНК (не более 250 нт) были выполнены на случайным образом «расщепленном» ампликоне с инициацией прочтений в разных местах, показали необходимость дальнейшего анализа с использованием программы NCBI BLAST.

ЦИАНОБАКТРИИ В *MISEQ* СЕКВЕНИРОВАНИИ

Такая работа была проведена только для набора MiSeq данных для нити R1 (6380 как классифицированных, так и неклассифицированных ДНК последовательностей) в связи с лучшим качеством прочтения на всей длине 250 нт по сравнению с R2. При этом фокус был сделан на цианобактерии (оксифотобактерии) (рис. 4). Цианобактерии были выбраны как наиболее

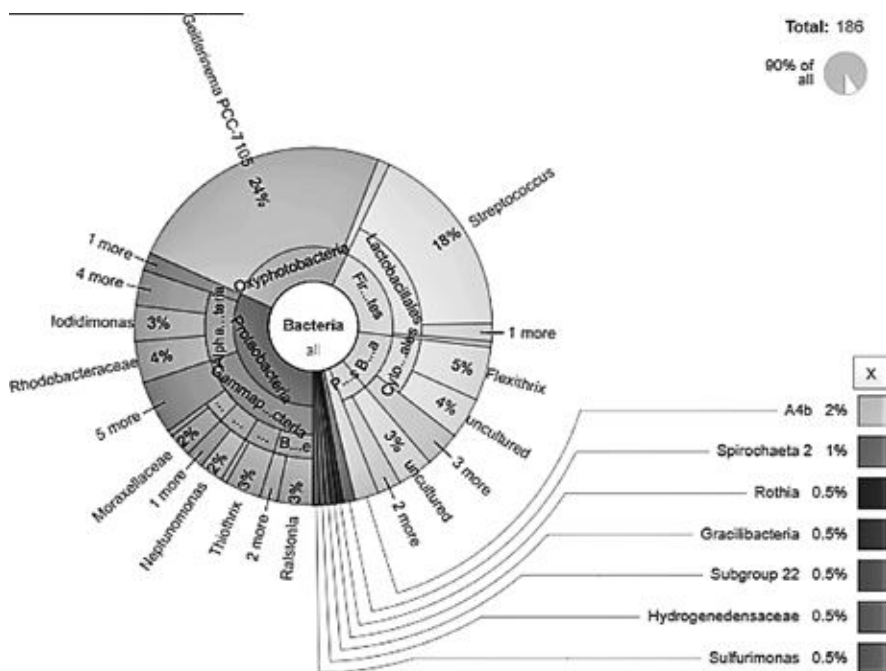


Рис. 4. Классифицированное разнообразие бактерий, вскрытое на наборе данных R1 с использованием программы для визуализации Krona; как видно, цианобактерии (Oxyphtobacteria) составляют 25%.

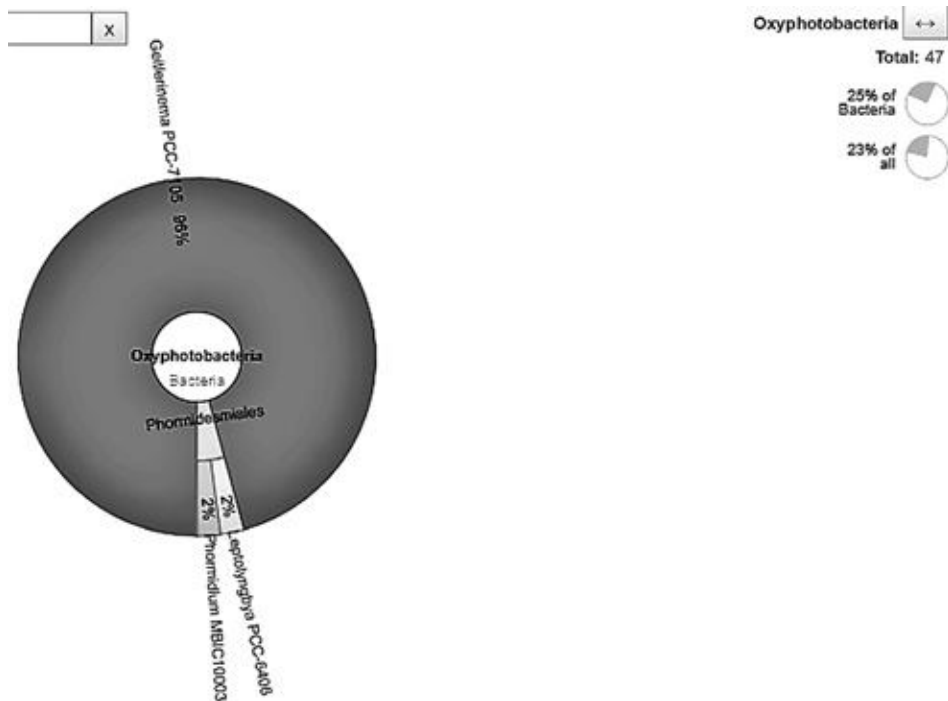


Рис. 5. Классифицированное разнообразие цианобактерий, вскрытое на наборе данных R1 с использованием программы для визуализации Krona.

многочисленный таксон – 25% от общего количества бактерий, «разбитых» на 186 последовательностей, а также как древняя интересная группа бактерий, способных переноситься пылью и осуществлять различные типы метаболизма, включая хемолитоавтотрофный способ существования (без света) (Puente-Sanchez et al., 2018).

Крона показала (рис. 5), что в данном наборе R1 присутствуют 3 фило-типа цианобактерий, которые по базе GreenGenes были даже идентифицированы на уровне рода (один из них был представлен 24% от общего количества последовательностей для бактерий). Два других набора данных (R2 и Ext) только в части классифицированных последовательностей были также проанализированы на присутствие последовательностей цианобактерий. Однако, ничего нового выявлено не было. Вместе с тем для филогенетических построений часть коротких последовательной из набора R1 были заменены на более длинные конспецифичные последовательной из набора Ext или перекрывающиеся последовательности из обоих наборов R1 и R2.

В результате анализа 6380 последовательностей из набора данных R1 с помощью программы NCBI Blast были выявлены 47 последовательностей генов 16S рибРНК цианобактерий, которые по проценту сходства сгруп-

Таблица 3. Таксономия выявленных трех фило типов цианобактерий и их ближайшие родственники.

| Таксономия Представитель фило типа (количество клонов) | Ближайший клон или таксон (GenBank номер) | Сходство, % | Источник |
|---|---|----------------|---|
| <i>Oscillatoriales</i> | | | |
| <i>Oscillatoriophycideae</i> | | | |
| <i>Coleofasciculaceae</i> | | | |
| 3086 с аллельными вариантами (45, из них 29 клонов идентичны) | <i>Geitlerinema</i> sp. (EF372580) | 99.7 | Черные полосы болезни на кораллах – <i>Porites lutea</i> , (Negros Island, Philippines) <i>Siderastrea siderea</i> (Bahamas) |
| | (DQ680351) | | |
| | <i>Sodalinema komarekii</i> MG772676 | 96.1 | Солоно-щелочное кратерное озеро Дзиани Дзаха (Майотта, Индийский океан) |
| <i>?Synechococcales</i> Скорее <i>Oscillatoriales</i> | | | |
| <i>?Prochlorotrichaceae</i> | | | |
| 21805 (1) Неидентифицирован и неклассифицирован | <i>Uncultured cyanobacterium</i> (KJ659417) | 99.2 | Горячий источник <i>Sidi Yahia</i> (Bejaia, Grande, Алжир) |
| <i>Synechococcales</i> | | | |
| <i>Pseudanabaenaceae</i> | | | |
| 21394 (1) Неидентифицирован | <i>Pseudanabaenaceae cyanobacterium</i> (KT731141) | 98.4 | «Соленые» листья мангрового дерева – <i>Avicennia schaueriana</i> (Bertioga, Бразилия) (Сан-Паулу, Бразилия) |
| | <i>Halomiconema excentricum</i> (NR_114591) | 93.2 | Искусственные соленые водоемы в Эйлате (Израиль) |
| | <i>Halomiconema hongdechloris</i> (JX089399) | 93.9 | Строматолит (Shark Bay, Австралия) |
| | <i>Acaryochloris marina</i> (NR_074407) | 90.5 | Побережье республики Палау (Тихий океан) |

Таблица 4. Характеристика цианобактериальных фило типов 3086 (*Geitlerinema* sp), 21805 и 21394 по родственным типовым культурам и некультивированным клонам.

| №.№ | | % сходства с циано-клонами | Кокки vs. нитчатые | Размер клеток | Цвет Пигмент | Trichomes |
|----------------------|--|-----------------------------|--------------------|---------------|-------------------|-------------------|
| 3806 29 клонов | <i>EF372580</i> <i>Geitlerinema</i> sp | 99.7 | Нитчатые | 2-8 мкм | Сине-зеленые | +(изолированные) |
| | <i>DQ680351</i> | 99.7 | | | | |
| | <i>EF110974</i> | 99.4 | | | | |
| | <i>EF154084</i> | 99.4 | | | | |
| | <i>MG772676</i> <i>Sodalinema</i> <i>Komarekii</i> | 96.1 <i>Genus level</i> | Нитчатые | 2,4-3,5 мкм | Изумрудно-зеленый | +(цилиндрические) |
| 21394 1 клон | <i>KT731141</i> <i>Pseudanabaena</i> <i>naseae</i> <i>cyano</i> | 97.6 | Нитчатые | | | |
| | <i>JX089399</i> <i>Halomicronema</i> <i>hongdechloris</i> | 93.9 <i>Genus level</i> | Нитчатые | 0,8-1,7 мкм | Кератиноиды | ? |
| | <i>NR_114591</i> <i>Halomicronema</i> <i>excentricum</i> | 93.2 <i>Genus level</i> | Нитчатые | 2-8 мкм | Сине-зеленый | +(thin) |
| | <i>NR_074407</i> <i>Acaryochloria</i> <i>marina</i> | 90.5 <i>Family level</i> | Кокки | 1-3 мкм | Желто-зеленые | |
| 21805 1 клон | <i>KJ659417 uncult</i> <i>cyanobacterium</i> | 99.2 | Нитчатые | | | |

1. Abed et al., 2002 - *Halomicronema excentricum*
2. Cellamare et al., 2018 – *Sodalinema komarekii*
3. Fourcans et al., 2004 - *Halomicronema excentricum*
4. Fourcans et al., 2006 - *Halomicronema excentricum*
5. Jamie et al., 2007 - *Geitlerinema* sp
6. Min Chen et al., 2012 - *Halomicronema hongdechloris*

Таблица 4 (окончание)

| Темпер диапазон | Отношение к соли | pH | Источник выделения | Места обитания | Ссылка |
|-----------------|--|--------|--|----------------|---------|
| 20-30 | умеренно галофильные | 6-8 | Черные полосы болезней кораллов <i>Porites lutea</i> (Negros Island, Philippines) (глубина обитания до 30 м) | <i>Benthic</i> | 5, 11 |
| | | | <i>Bahamas</i> <i>Siderastrea siderea</i> (глубина обитания до 70 м) | | |
| | | | <i>Bahamas</i> <i>Siderastrea siderea</i> | | |
| | | | <i>Florida</i> <i>Siderastrea siderea</i> | | |
| 35 | умеренно галофильные | 9-9.5 | Солоно-щелочное кратерное озеро Дзиани Дзаха (Майотта, Индийский океан) | <i>Benthic</i> | 2 |
| 25-30 | умеренно галофильные | 7 | «Соленые» листья мангрового дерева- <i>Avicennia schaueriana</i> (Bertioga, Бразилия) http://www.iucnredlist.org/details/178823/0 | | 8 |
| 20-39 | 33% соли | 6-10 | Строматолит (Shark Bay, Австралия) | <i>Benthic</i> | 6, 12 |
| 28-50 | умеренно галофильные, умеренно галотолерантные | 7.4 | Искусственные соленые водоемы в Эйлате (Израиль) | <i>Benthic</i> | 1, 3, 4 |
| 28-35 | Мах рост 3% (до 5) | 6.5-10 | Побережье республики Палау (Тихий океан) | | 7, 10 |
| 40-45 | | 6 | Горячий источник <i>Sidi Yahia</i> (<i>Bejaia, Grande</i> , Алжир) | <i>Benthic</i> | 9 |

7. Miyashita et al., 2003 - *Acaryochloria marina*
8. Oliveira et al., 2016 - *Pseudanabaenaceae* циано
9. Amarouche-Yala et al., 2014 - uncult cyanobacterium
10. Swingley et al., 2008 - *Acaryochloria marina*
11. Strunecky et al., 2017 - *Geitlerinema* sp
12. Yaqing et al., 2014 - *Halomicronema hongdechloris*

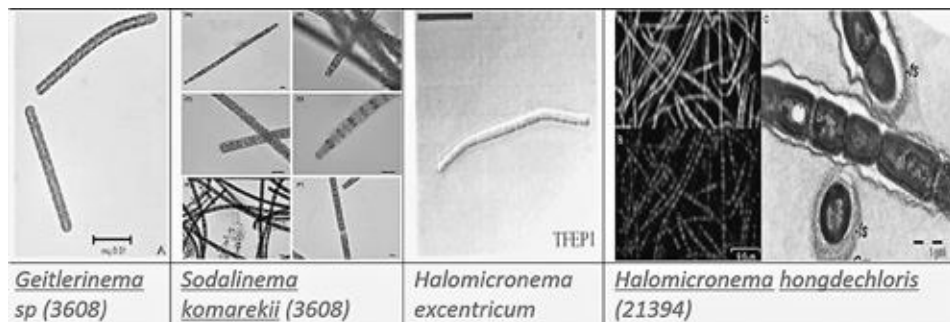


Рис. 6. Структура клеток культур цианобактерий, близкородственных филотипам из льда керна NEEM (3608 и 21394); филотипу 21805 никакую родственную культуру обнаружить не удалось.

пировали в 3 филотипа. Филотип 3086 включал в себя 45 последовательностей, а филотипы 21805 и 21394 были представлены единичными находками. Идентификацию проводили на основе сходства последовательностей R1 цианобактериальных филотипов с ближайшими родственниками в базе Genbank (как с культурами, так и опубликованными ДНК клонами). В таблице 3 представлена таксономия выявленных трех филотипов цианобактерий и приведены их ближайшие родственники.

Как видно, подавляющее большинство (45 из 47 клонов) генных последовательностей цианобактерий было идентифицировано как *Geitlerinema* sp. из порядка *Oscillatoriales*. Оставшиеся два неидентифицированных филотипа – к порядку *Synechococcales*. Ближайшие родственники всех трех филотипов обитают в прибрежных районах в нейтральной или щелочной (умеренно) соленой среде. Температурный диапазон роста варьируется от 20 до 45 °C (мезофилы). Основной филотип *Geitlerinema* sp. (3806) ассоциирован с кораллами определенных видов, вызывая их заболевания (черные полосы). Из двух минорных филотипов 21805, по-видимому, обитает в придонном мате в горячих источниках, тогда как филотип 21394 – в филосфере мангровых растений (табл. 4).

Родственные (на уровне рода и семейства) культуры для двух филотипов имеют нитчатую клеточную структуру с развитыми трихомами. Клетки удлиненные, размером 2 мкм и более (табл. 4, рис. 6).

БИОГЕОГРАФИЯ

На рис. 7 приведена карта мира, показывающая современные ареалы распространения хозяев (или мест сбора) для филотипов 3086 (*Geitlerinema* sp.), 21394 и 21805. Так, хозяин для филотипа 3086 – кораллы *Siderastrea sidereal* (рис. 7, № 1) (DQ680351, EF110974, EF154084), встречается в Карибском море, Мексиканском заливе,

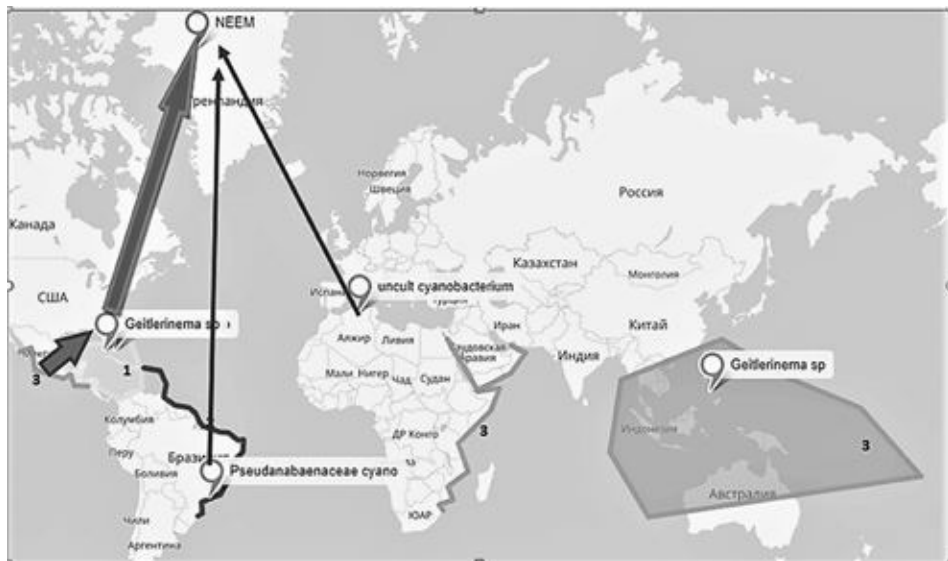


Рис. 7. Места выделения и современные ареалы обитания хозяев (кораллы и растения) для филотипов 3086, 21394 (по ближайшим родственникам) и 2180 (место сбора); толщина стрелок, указывающих направление возможного переноса микроорганизмов с пылью и место назначения – см. ниже), условно коррелирует с количеством клонов для каждого филотипа.

Флориде, Багамских и Бермудских островах. Другой хозяин для этого же филотипа – кораллы *Porites lutea* (№ 3) (EF372580), имеет очень широкий ареал обитания – от Тихоокеанского побережья Мексики, включая Гавайские острова до юго-западного побережья Африки, включая Красное море и Персидский залив с центром в Индо-Тихоокеанской области.

Хозяин для филотипа 21394 – мангровое растение *Avicennia schaueriana* (№ 2 закрыто стрелкой, побережье Бразилии) (KT731141), имеет прерывистое распределение от Антильских островов по Атлантическому побережью северной части Южной Америки от юга Гайаны до Суринама, однако большая часть его популяции находится в Бразилии.

Для филотипа 21805 хозяин не существует или не известен (табл. 4).

Вместе с тем вышеприведенная карта распространения хозяев (мест сбора) для трех филотипов цианобактерий из керна льда NEEM – современная, для периода настоящего потепления – Голоцена. В период оледенения ареалы распространения хозяев были или могли быть другими (рис. 8). Карибский бассейн был более пустынным и, видимо, холодным, хотя как это влияло на распространение кораллов-хозяев основного филотипа 3086, нам не известно. Однако, события пылевых переносов вряд ли происходи-

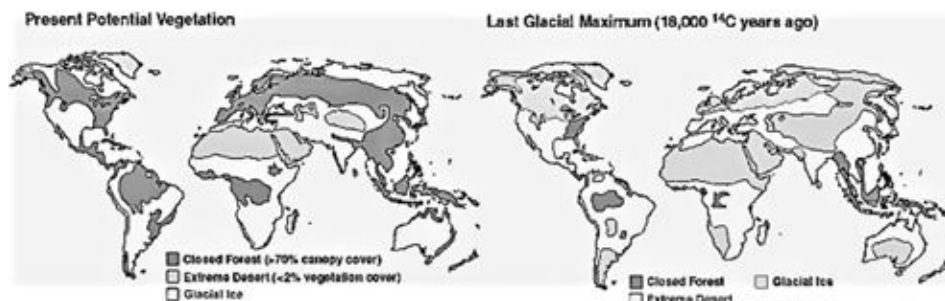


Рис. 8. Распределение зон растительности в настоящее время и последний ледниковый период 18 тыс лет назад

ли по другим траекториям (см. ниже). Эти и другие вопросы требуют дополнительных исследований.

ФИЛОГЕНЕТИКА

Для всех трех выявленных филотипов цианобактерий были проанализированы эволюционные отношения с их ближайшими родственниками методом филогенетических построений. Использовали как типовые культуры, так и опубликованные ДНК клоны из базы GenBank с максимальным процентом сходства. Одно из деревьев представлено на рис. 9.

Заметим, что данное дерево построено с использованием MiSeq последовательностей, «подрезанными» с концов, исходя из суммарного качества прочтения, но индивидуально нескорректированными на возможные ошибки чтения (mismatches) на концах. Метод обработки это не позволяет, ибо нет флуорограмм как в случае секвенирования по Сэнджеру. При этом, видно, что два вида одного рода *Halomicronema* попали в «достоверно» разные кластеры. Однако в части филотипа 3086 (*Geitlerinema* sp.) данное дерево правильно отображает взаимоотношения всех его 13 аллельных вариантов в гене 16S рибРНК с доминированием одного варианта (29 клонов) – все они тесно кластеризуются с поддержкой 60%. Это указывает на то, что данный филотип цианобактерий (3086) представляет собой структурированную большую популяцию (хорошо вскрытую данным методом секвенирования).

Для уточнения вышеприведенных взаимоотношений выявленные филотипы были скорректированы в плане ошибок прочтения, используя сходство (а, именно, тип распределения mismatches, кластеризация которых на концах свидетельствует об ошибке прочтения) с близкими родственниками в Genbank, а также перекрывание в разных наборах данных (R1, R2 и Ext). Так, последовательность основного филотипа 3086 была удлинена с использованием данных набора Ext, а в последовательностях филотипов

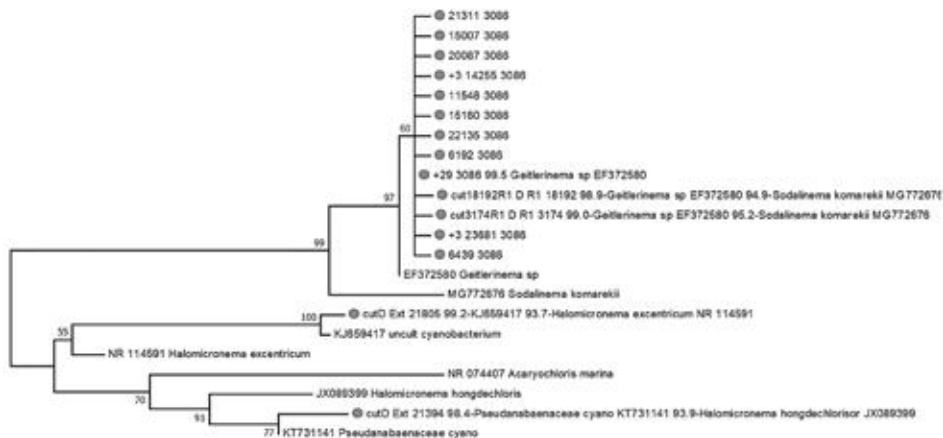


Рис. 9. Филогенетическое дерево, показывающие эволюционные взаимоотношения цианобактериальных фило типов по генам 16S рибРНК – 3086 (все 13 аллельных вариантов), 21805 и 21394 и их ближайших родственников. Дерево построено с использованием метода максимального правдоподобия (ML), основанного на двухпараметрической модели Кимуры (Kimura, 1980) (данная модель была выбрана как наилучшая для данного набора последовательностей, используя MEGA7). Для моделирования различий в скорости эволюционных изменений использовали дискретное Гамма распределение (5 категорий (+G, параметр=0,3458)). Используемая модель также позволяла для некоторых сайтов оставаться эволюционно неизменчивыми ([+ I], 39,24% сайтов). Достоверность ветвления (поддержки кластеров) отображена цифрами (процент) под узлами ветвления. Длина ветвей отображает число нуклеотидных замен на сайт. Анализ включал 22 нуклеотидные последовательности и в целом 381 признак (нуклеотид).

21805 и 21394 с помощью программы Blast были обрезаны концы, которые содержали ошибки прочтения нуклеотидной последовательности. В результате получили новое уточное филогенетическое ML дерево с показом детальных взаимоотношений в кластере Geitlerinema (рис. 10).

Анализируя данное дерево можно сделать вывод, что фило тип 3086 и все его аллельные варианты (рис. 10, серый кружок в кластере *Geitlerinema*), имеющие 99.7 % сходства с референтными (из Genbank) *Geitlerinema* sp., являются более ранней эволюционной ветвью монофилетического кластера *Geitlerinema* sp., т. е. эволюционно отошли ранее от современных *Geitlerinema* sp. (рис. 10, черные кружки). Отметим, что современные *Geitlerinema* sp. (EF372580, EF110974, EF154084, DQ680351), выделенные из двух видов кораллов и принадлежащие тому же фило типу, что и 3086, являются аллельными вариантами этого же фило типа и достоверно группируются в один более эволюционно молодой неразрешенный внутри кластер (53% поддержки). Этот результат дает основание предполагать, что занос фило типа 3086 цианобактерий на ледник Гренландского Ледового Щита (ГЛЩ) действительно мог произойти в далеком прошлом (34 тыс лет), когда клоны данного фило типа доминировали на Земле.

Что касается двух других филотипов, то на данном дереве эволюционные отношения двух видов рода *Halomicronema* выглядят более логичными с *Halomicronema hongdechloris* как более молодым таксоном, более родственным филотипу 21394. Филотип 21805 остался без «прикрытия» известными таксонами и тем самым, остался неидентифицированным и неклассифицированным, хотя показал монофилетическое происхождение с кластером *Geitlerinema* и родство с *Sodalinema komarekii* (рис. 10, поддержка 83%). Последнее означает, что филотип 21805, скорее всего, относится к *Oscillatoriales*, а не *Synechococcales*, как показано в таблице 3 на основании данных по сходству ДНК.

В заключение заметим, что достоверная (более 50%) кластеризация, выявленная в филогенетических построениях, может быть (и частично была) использована для выверения таксономии и характеристики выявленных во льду филотипов (табл. 3, 4).

ПАЛЕОКЛИМАТ И МИКРОБИОЛОГИЯ

Известно, что период плейстоцена (2.6 млн – 12 тыс лет, включая последний ледниковый период (ПЛП) – 100 тыс лет; возраст 34 тыс лет для образца NEEM1706 попадает в ПЛП) характеризовался циклическим нестабильным климатом, когда периоды медленного и резкого похолодания

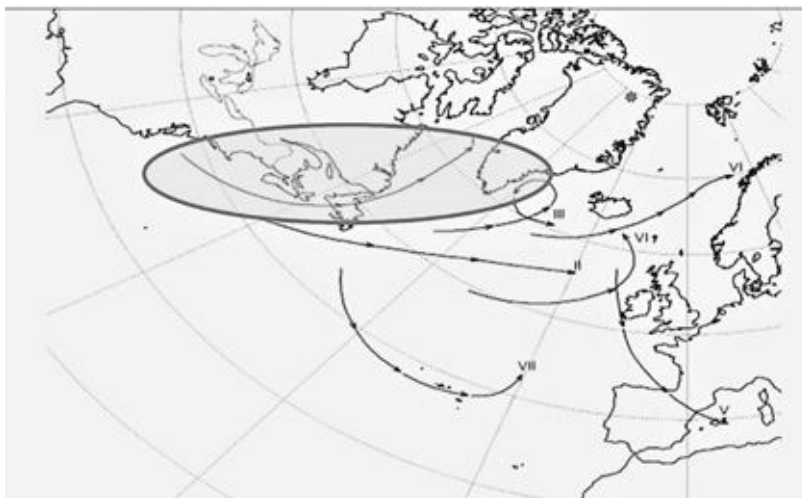


Рис. 11. Траектории различных типов штормовых циклонов. Тип I (помечено овалом) – штормовые циклоны с континента Северной Америки на акваторию Северной Атлантики. Местом зарождения этих циклонов в основном являются южные районы Северной Америки, в частности, северная часть акватории Мексиканского залива и к востоку от полуострова Флорида. Циклоны перемещаются вдоль Северо-Атлантического течения со средней скоростью 47 км/ч на северо-восток и север (район острова Ньюфаундленд), нередко достигая побережья Гренландии. Сайт бурения NEEM показан звездочкой серого заполнения.



Рис. 12. Карта траектории более 200 ураганов, имевших место в районе Северного Атлантического океана в период с 1970 по 2012 гг. Источник данных – National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA, 2012).

сменялись резким, но кратким потеплением. Ледники в ледниковый период формировались в горах, на полюсах и в высоких широтах в континентальных долинах в течении всего плейстоцена. Вода, выпадающая в виде снега и образующая ледники, приводила к понижению уровня мирового океана и, соответственно, оголению прибрежных участков суши и формированию дополнительных «пустынь» – источников пыли. А так как ледники образовывались в основном в высоких широтах с низким давлением, то туда из поясов с высоким давлением (область экватора) происходил интенсивный перенос пылевых частиц ветром (пылевыми бурями) (рис. 11, интересующий нас тип переноса I).

В настоящее время Голоцена (периода потепления) картина принципиально не изменилась. Штормовые циклоны-ураганы тщательно отслеживаются, и есть детальная информация по их траекториям (рис. 12). Как видно, большая их часть зарождается в районе Мексиканского залива и выше вдоль побережья и может достигать Гренландии (треки серого цвета), перенося тонны пыли (вместе с микроорганизмами).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, минеральная пыль может выступать эффективным средством транспортировки микроорганизмов (например, Kellogg, Griffin, 2006; Reche et al., 2018). Впервые полученные нами молекулярно-микро-

биологические данные свидетельствуют в пользу события (или событий) глобального переноса пылевого материала (с микроорганизмами), очень вероятно (см. рис. 7), из района Карибского бассейна на поверхность ГЛЩ, имевших место в ледниковый период 34 тыс. лет назад. Отметим, что нам неизвестны палео(микробиологические) работы, в которых был бы показан перенос материала из данного района в направлении ГЛЩ (сайт NEEM).

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы выражаем благодарность научной программе НЦНИ-РФФИ LIA (Convention de Création du Laboratoire International Associé) “Climats et Environnements à partir des Archives Glaciaires” за поддержку данного исследования. Мы признательны датским коллегам (Проф. Dorthe Dahl-Jensen и Проф. Jorgen Peder Steffensen, Институт Нильса Бора, Копенгаген) за предоставление образцов льда керна NEEM, использованных в работе. Исследование частично выполнено при финансовой поддержке РФФИ и НЦНИ в рамках научного проекта №18-55-16004.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abe R., Garcia-Pichel F., Hernández-Mariné M.* 2002. Polyphasic characterization of benthic, moderately halophilic, moderately thermophilic cyanobacteria with very thin trichomes and the proposal of *Halomicronema excentricum* gen. nov., sp. nov. // Arch. microbiol. V. 177. P. 361–370.
- Amarouche-Yala S., Benouadah A., Bentabet A., Lopez-Garcia P.* 2014. Morphological and phylogenetic diversity of thermophilic cyanobacteria in Algerian hot springs // Extremophiles. V. 18. P. 1035–1047.
- Bittencourt-Oliveira M., Massola N., Hernandez-Marine M. et al.* 2007. Taxonomic investigation using DNA fingerprinting in *Geitlerinema* species (Oscillatoriales, Cyanobacteria) // Phycological res. V. 55. P. 214–221.
- Bory A., Biscaye P.E., Grousset F.E.* 2003a. Two distinct seasonal Asian source regions for mineral dust deposited in Greenland (NorthGRIP) // Geophys. res. lett. V. 30. P. 1167.
- Bory A., Biscaye P.E., Piotrowski A.M., Steffensen J.P.* 2003b. Regional variability of ice core dust composition and provenance in Greenland // Geochem. geophys. geosyst. V. 4. P. 1107.
- Bulat S.A., Alekhina I.A., Blot M. et al.* 2004. DNA signature of thermophilic bacteria from the aged accretion ice of Lake Vostok, Antarctica: implications for searching for life in extreme icy environments // Int. j. astrobiol. V. 3. P. 1–12.
- Bulat S.A., Doronin M.V., Pavlov G.P. et al.* 2018. Unknown wide spread iron- and sulfur-oxidizing bacteria beneath the East Antarctic ice sheet // Paleontol. j. V. 52. P. 1196–1203.

- Cellamare M., Duval C., Drelin Y. et al.* 2018. Characterization of phototrophic microorganisms and description of new cyanobacteria isolated from the saline-alkaline crater-lake Dziani Dzaha (Mayotte, Indian Ocean) // *FEMS microbiol. ecol.* V. 94. № 8.
- Che, M., Li Y., Birch D., Willows R.* 2012. A cyanobacterium that contains chlorophyll f – a red-absorbing photopigment // *FEBS Letters.* V. 586. P. 3249–3254.
- Chuvochina M.S., Alekhina I.A., Normand P. et al.* 2011a. Three events of Saharan dust deposition on the Mont Blanc glacier associated with different snow-colonizing bacterial phylotypes // *Microbiology.* V. 80. P. 125–131.
- Chuvochina M.S., Marie D., Chevaillier S. et al.* 2011b. Community variability of bacteria in alpine snow (Mont Blanc) containing Saharan dust deposition and their snow colonisation potential // *Microbes environments.* V. 26. P. 237–247.
- Dahl-Jensen D., Albert M.R., Aldahan A. et al.* 2013. Eemian interglacial reconstructed from a Greenland folded ice core // *Nature.* V. 493. P. 489–494.
- Fourcans A., Garcia de Oteyza T., Wieland A. et al.* 2004. Characterization of functional bacterial groups in a hypersaline microbial mat community (Salins-de-Giraud, Camargue, France) // *FEMS Microbiol. ecol.* V. 51. P. 55–70,
- Fourcans A., Sole A., Diestra E. et al.* 2006. Vertical migration of phototrophic bacterial populations in a hyper-saline microbial mat from Salins-de-Giraud (Camargue, France) // *FEMS Microbiol. Ecol.* V. 57. P. 367–377,
- Good I.J.* 1953. The population frequencies of species and the estimation of population parameters // *Biometrika.* V. 40. P. 237–264.
- Kimura M.* 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // *J. molecular evolution.* V. 16. P. 111–120.
- Kellogg C.A., Griffin D.G.* 2006. Aerobiology and the global transport of desert dust // *Trends ecol. evol.* V. 21. P. 638–644.
- Kumar S., Stecher G., Tamura K.* 2016. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets // *Molecular biol. and evol.* V. 33. P. 1870–1874.
- Li Y., Lin Y., Loughlin P., Chen M.* 2014. Optimization and effects of different culture conditions on growth of *Halomicronema hongdechloris* – a filamentous cyanobacterium containing chlorophyll f // *Frontiers in planet sci.* V. 5. Art. 67.
- Loveland-Curtze J., Miteva V., Brenchley J.* 2008. *Herminiimonas glaciei* sp. nov., a novel ultramicrobacterium from 3042 m deep Greenland glacial ice // *IJSEM.* V. 59. P. 1272–1277.
- Loveland-Curtze J., Miteva V., Brenchley J.* 2010. Novel ultramicrobacterial isolates from a deep Greenland ice core represent a proposed new species // *Chryseobacterium greenlandense* sp. nov., *Extremophiles.* V. 14. P. 61–69.
- MacGregor J.A., Li J., Paden J.D. et al.* 2015. Radar attenuation and temperature within the Greenland Ice Sheet // *J. Geophys. res. earth. surf.* V. 120. P. 983–1008.
- Marie D., Brussaard C., Partensky F., Vaulot D.* 1999. Flow cytometric analysis of phytoplankton, bacteria and viruses // *Current Protocols in Cytometry / Eds J.P. Robinson, John Wiley, Sons, Inc.* P. 11.11.1–11.11.15.

- Miteva V.I., Brenchley J.B. 2005. Detection and isolation of ultrasmall microorganisms from a 120,000 years old Greenland glacier ice core // AEM. V. 71. P. 7806–7818.
- Miteva V., Burlingame C., Sowers T., Brenchley J. 2014. Comparative evaluation of the indigenous microbial diversity versus drilling fluid contaminants in the NEEM Greenland ice core // FEMS Microbiol. ecol. V. 89. P. 238–256.
- Miteva V., Rinehold K., Sowers T. et al. 2015. Abundance, viability and diversity of the indigenous microbial populations at different depths of the NEEM Greenland ice core // Polar res. V. 34. 25057.
- Miteva V.I., Sheridan P.P., Brenchley J.B. 2004. Phylogenetic and physiological diversity of microorganisms isolated from a deep Greenland ice core // AEM. V. 70. P. 202–213.
- Miyashita H., Ikemoto H., Kurano N. et al. 2003. *Acaryochloris marina* gen. et sp. nov. (cyanobacteria), an oxygenic photosynthetic prokaryote containing Chl d as a major pigment // J. phycol. V. 39. P. 1247–1253.
- Myers J., Sekar R., Richardson L. 2007. Molecular Detection and Ecological Significance of the Cyanobacterial Genera *Geitlerinema* and *Leptolyngbya* in Black Band Disease of Corals // Applied environm. microbiol. V. 73. № 16. P. 5173–5182.
- NOAA, Historical Hurricane Tracks. National Oceanic and Atmospheric Administration. 2012. <https://coast.noaa.gov/hurricanes/>
- Ondov B.D., Bergman N.H., Phillippy A.M. 2011. Interactive metagenomic visualization in a Web browser // BMC Bioinformatics. V. 12. 385.
- Puente-Sánchez F.P., Arce-Rodríguez A., Monike Oggerin M. et al. 2018. Viable cyanobacteria in the deep continental subsurface // PNAS.
- Quast C., Pruesse E., Yilmaz P. et al. 2013. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools // Nucleic acids res. 41(D1), D590.
- Reche I., D’Orta G., Mladenov N. et al. 2018. Deposition rates of viruses and bacteria above the atmospheric boundary layer // The ISME j. V. 12. P. 1154–1162.
- Rummel J.D., Beaty D.W., Jones M.A. et al. 2014. A New Analysis of Mars “Special Regions”: Findings of the Second MEPAG Special Regions Science Analysis Group (SR-SAG2) // Astrobiology. V. 14. P. 887–968.
- Sheridan P.P., Miteva V.I., Brenchley J.B. 2003. Phylogenetic analysis of anaerobic psychrophilic enrichment cultures obtained from a Greenland ice core // AEM. V. 69. P. 2153–2160.
- Strunecký O., Bohunická M., Johansen J. et al. 2017. A revision of the genus *Geitlerinema* and a description of the genus *Anagnostidinema* gen. nov. (Oscillatoriothricaceae, Cyanobacteria) // Fottea, Olomouc. V. 17. № 1. P. 114–126.
- Swingley W., Chen M., Cheung P. et al. 2008. Niche adaptation and genome expansion in the chlorophyll d-producing cyanobacterium *Acaryochloris marina* // PNAS. V. 105. № 6. P. 2005–2010.

Aeolian cyanobacteria in the ultimate glaciation Greenland ice core NEEM as a proxy of paleoclimatic events of global dust transfer

S. Bulat, E. Rudaya, M. Karpunina, D. Symbatyan, D. Marie, E. François, A. Bonin, J.M.F. Martins

Of three studied ice segments of the ultimate glaciation of the Greenland glacier ice core NEEM, all containing plenty of dust particles, one segment (bag 3102, depth 1706m, age 34 Ky) has shown some bacterial concentrations (317 cells per ml) and, thereafter, was studied by Illumina Miseq sequencing (16S rRNA gene amplicons v4-v6 region). As a result, a few different bacterial lineages were revealed, but in the given study the focus was done on cyanobacteria. In total 3 cyanobacterial phylotypes belonging to *Oscillatoriales* and *Synechococcales* were discovered. Of them, one phylotype (3086) proved to be strictly identified as *Geitlerinema* sp., another one (21394) was assigned to the genus *Halomiconema*, while the third one (21805) remained unidentified and unclassified but phylogenetically linked to the *Geitlerinema* cluster. The *Geitlerinema* phylotype 3086 was dominant and has comprised many allelic variants, thus, representing a well-structured population. Also, phylogenetically all the variants represented evolutionary earlier (now extinct) branches as compared with contemporary clones of the *Geitlerinema* cluster. Two others cyanobacterial phylotypes were represented by single findings. The consequent complex analysis including paleoclimatic and contemporary aeolian events data allowed to suggest that ice-trapped *Geitlerinema* sp. bacteria along with mineral dust were transported on the Greenland ice sheet in the past (34 Ky ago) from the Caribbean Bassein region. This may present new knowledge and provide the proof and benefits as well in interpreting paleomicrobial DNA fingerprints as a proxy of paleoclimatic events of global dust transfer.

УДК 57.011

БИОСФЕРА КАК СУПЕРКОМПЬЮТЕР, НАПРАВЛЯЮЩИЙ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ

И.А. Криштафович

независимый исследователь

Київ – Киев

hvikri@earthlink.net

Процесс образования новых видов происходит нелинейно. Долгие периоды сравнительно медленных эволюционных процессов сменяются относительно быстрыми. Характерным примером являются процессы во время Кембрийского взрыва. Общим вектором эволюционных процессов вопреки сложившемуся мнению, не является естественный отбор наиболее приспособленных к природным условиям видов. Вершина эволюционного процесса, человек, представляется одним из самых, если не самым хрупким видом живого мира. Очевидное и преобладающее направление биологической эволюции – создание все более сложных видов живого, в особенности – нелинейное, ускоряющееся развитие неокортекса и рост интеллекта новых жизненных форм. Ни дарвинизм, ни альтернативные концепции, включая панспермию, креационизм и Разумный Замысел, не в состоянии объяснить эти процессы. Предлагаемая гипотеза дает логичное и правдоподобное объяснение эволюционных процессов на протяжении всей истории жизни на Земле. Она основана на двух постулатах: 1) биосфера представляет собой единый живой организм, все части которого взаимосвязаны; 2) биосфера действует как гигантский суперкомпьютер, хранящий и перерабатывающий информацию в цифровом и аналоговом виде. Живые организмы являются продуктом интеллектуальной, направленной деятельности этого суперкомпьютера. Биологическая эволюция имеет ярко выраженный вектор увеличения суммарного количества интеллекта Биосферы, приводящего к появлению все более разумных существ. Движущей силой эволюции выступает рекурсивное, ускоряющееся накопление информации, хранящейся в Биосфере и усложняющееся управление этим Единым организмом. Гипотеза основана на общепринятых научных данных и последних достижений в области биологии, информационной техники, физики и других дисциплин.

Ключевые слова: биосфера, вектор эволюции, суперкомпьютер.

Господствующей концепцией развития живого мира на Земле является дарвинизм и основанные на дарвиновских постулатах более поздние теории. В последние десятилетия противоречия этой концепции становятся все более очевидными.

Наиболее существенными пробелами в дарвиновских (и нео-дарвинистских) теориях являются, по нашему мнению, следующие:

1) Чрезвычайная сложность и продуманность живых организмов, разобраться в которой до сих пор не удалось.

2) Неочевидность (и недоказуемость) возможности макроэволюции, или самопроизвольного образования надвидовых таксонов.

3) Внутренняя противоречивость постулата о направляющей силе естественного отбора. Эволюция идет не в направлении наибольшей выживаемости, но по пути усложнения живых видов. Многие авторы, в частности, Виталий Кордюм (1982), Евгений Кунин (Koonin, 2012) и другие задаются очевидным вопросом: «Так почему же организмы столь сложно устроены? Один из ответов, казалось бы, самоочевидный и принимавшийся биологами и всеми интересующимися эволюцией, состоит в том, что более сложные организмы являются также более приспособленными. Эта точка зрения, несомненно, ошибочна. «...чем сложнее организм, тем меньший эффективный размер популяции он имеет и, по единственно разумному определению эволюционного успеха, тем менее успешным он является» (Koonin, 2012).

4) Необъяснимость неравномерного хода эволюции. Вопреки логике и математическим соображениям, скорость образования новых организмов увеличивалась с ростом их сложности. Чем сложнее становились организмы, тем быстрее шла эволюция их. В то же время, «при равной изменчивости, аналогичной в своей основе наследственности, и, по крайней мере, при не менее жестком отборе, низшие организмы на основании такой разницы в показателе репродукции должны были бы эволюционировать во много миллиардов раз быстрее, чем высшие» (Кордюм, 1982).

Все это, по мнению многих исследователей, делает «дарвинизм» не только менее научной дисциплиной, но выводит его за рамки логических построений.

Вадим Назаров (2007) писал: «Если бы не сознательное намерение консервативной части научно-педагогического сообщества сохранить дарвинизм любыми способами, мы сейчас говорили бы о нем в прошедшем времени». Ю. Филипченко (1978) высказывался вполне определенно: «эволюционная теория всегда была и будет только гипотезой, ибо превращение видов не относится к числу явлений, которые можно наблюдать воочию». Возникла необходимость нахождения новой концепции биологической эволюции.

Мы выдвигаем концепцию наличия Разумного Дизайнера (РД) живых организмов в качестве основного постулата. Мы полагаем, что этот РД существует в рамках материалистической парадигмы. Логическим след-

ствием существования РД как материалистической (не сверхъестественной) силы, является то, что РД не может быть абсолютно всемогущим и непогрешимым. Рассмотрим временную диаграмму эволюции Биосферы. Известно, что эволюция Биосферы идет нелинейно, происходит с явно выраженным ускорением. С усложнением живых существ эволюция их шла возрастающими темпами.

Эволюция идет не просто по пути увеличения сложности. Ее сопровождает постоянное, необратимое увеличение интеллекта высших организмов. Примем за показатель интеллекта коэффициент энцефализации, вычисляемый по формуле:

$$EQ = m / 0.055M^{0.74}$$

где m – масса мозга, г; M – масса тела, г.

Richard Bird (2016) пишет вполне определенно: «Развитие Биосферы идет с доминирующим направлением увеличения вычислительной сложности (computational complexity). Это положение настолько очевидно, что здесь просто не о чем спорить».

Если принять наше предположение о наличии Разумного Дизайнера, нетрудно увидеть, что интеллект РД растет с повышением суммарного интеллекта Биосферы. Следовательно, РД и есть – Биосфера?

Эта радикальная идея имеет предшественников. Виталий Кордюм (1982) полагает: «Объект эволюции (т.е. биосфера) является одновременно собственным создателем своего же развития». Израильский физик и микробиолог Eshel Ben-Jacob (1997) предложил аналогичный взгляд на развитие жизни и эволюционные процессы в ней. Наблюдая поведение колоний бактерий, он пришел к заключению, что «эволюционный прогресс не является результатом успешного накопления ошибок, но скорее следствием творческого процесса в геноме». Подобную идею высказал российский биолог Илья Рухленко (2016): «А может быть, ... сами организмы направляют свою эволюцию в ту сторону, в какую им заблагорассудится, обуреваемые внутренними (виталистическими?) силами, природу которых мы пока еще просто не понимаем?».

Способна ли Биосфера обладать свободой воли и разумом? Может ли она действовать как суперкомпьютер гигантской мощности? Для этого она должна удовлетворять всего пяти критериям. В ней должны содержаться:

- 1) память;
- 2) переключающие элементы;
- 3) средства коммуникации между этими элементами;
- 4) критическая масса интеллекта;
- 5) у нее должна быть программа или, по крайней мере, направление функционирования, т. е. вектор развития эволюции.

Критерий 1. Британские исследователи (Landenmark et al., 2015) подсчитали объем информации ДНК Биосферы. Подсчеты показали, что Биосфера

хранит в 10^{21} раз больше бит, чем четыре самых мощных суперкомпьютера, созданных человеком к моменту публикации результатов (2015 год).

Критерии 2 и 4. Эти же авторы оценили предполагаемую вычислительную мощность Биосферы, приняв реальную скорость транскрипции ДНК в 30 замещений в секунду, и получили потенциальную вычислительную мощность Биосферы в 10^{15} yottaNOPS (yotta= 10^{24}). Это превышает мощность мощнейшего китайского суперкомпьютера Tianhe-2 в 10^{22} раз. Таким образом, второй и четвертый критерии также выполняются.

Критерий 3. Для доказательства наличия связи между различными организмами и клетками Биосферы достаточно известных науке физических и химических связей.

Параллельный перенос генетической информации в любом количестве и в любом объеме всесторонне изучен и проанализирован. Одним из «транспортных средств переноса такой информации являются вирусы». Только вода океанов содержит около 10^{30} вирусов. Ежедневно на каждый квадратный метр поверхности Земли опускается порядка 800 млн вирусных частиц. «Кроме транспортировочных функций, вирусы выполняют еще одну важную задачу по обеспечению информационных потоков. Они (в большинстве случаев) разрушают клетку и, таким путем, обеспечивают поступление генетического материала в ее общий информационный генетический пул (Кордюм, 1982)». Кордюм оценивает общую динамику такой ДНК не в миллионах нуклеотидов, но в 156 гигатонн в год. Но этим средства передачи информации в Биосфере далеко не исчерпываются. Согласно проведенному автором настоящей статьи анализу (И. Криштафович, 2017, Krichtafovitch, 2019), существуют следующие способы коммуникации в Биосфере:

1) прямой физической контакт, передача генетического материала от клетки к клетке;

2) химический обмен (феромонами);

3) переносом ионами;

4) электростатическим полем;

5) электромагнитным излучением;

6) релейно, посредством промежуточных объектов;

7) универсальными кодами, распознаваемыми живыми организмами;

8) импульсными сигналами;

9) иерархическими путями;

10) переносом информации посредством вирусов и бактерий;

11) с применением принципов фазированной антенной решетки;

12) биологическим усилением сигналов, включая многокаскадное усиление;

13) с использованием резонанса;

14) квантовой коммуникацией.

Передача генетического материала прямым контактом (физически или химически) является самым медленным средством. Мы предполагаем, что

это было основным способом коммуникации в Биосфере в течение первого, медленного этапа эволюции. Обмен информацией позволял совершать квадриллионы логических операций и записывать лучшие решения в общей памяти Биосферы. При возникновении необходимости и наличии возможности создания новых видов результат, хранящийся в памяти, мог быть реализован одновременно. Скорее всего, новый вид появлялся в виде группы организмов. Рой, стая, табун, племя имеют в своем арсенале гораздо больше, чем индивидуальный организм, средств для того, чтобы закрепиться и размножиться.

По мере усложнения Биосферы возникла задача более динамичного управления живым миром. Одним из них служит каскадная передача сигналов. Живые организмы находятся в непосредственной близости друг от друга, кроме того, они окружены облаками бактерий и вирусов. Последние, как выяснено недавно, могут переносить комплексную информацию, способную влиять даже на поведение человека, включая проявления альтруизма (Lewin-Epstein et al., 2017).

Такие системы приема-передачи, как фазированные антенные решетки (ФАР), наличествуют в человеческом организме и организме приматов (Feldman et al., 2012).

Критерий 4. Под «критической массой интеллекта» мы будем подразумевать необходимую для решения специфической интеллектуальной задачи вычислительную мощность Биосферы. Развитие живого мира происходило, как указывалось выше, во-первых, нелинейно (с ускорением), во-вторых – прерывисто. Сложный организм мог быть создан только по достижении Биосферой критической разумной массы, способной к решению этой задачи. Точно так же цифровой компьютер способен решать сложные задачи (например, играть в шахматы) только при достижении определенной критической массы входящих в него переключающих элементов. В этом – объяснение нелинейности эволюции и сальтационизма!

Критерий 5. Растущая сложность живых организмов требует усложнения способов управления ею. Поэтому эволюция имеет тенденцию к ускорению и созданию все более интеллектуальных организмов. Ее движителем является не «давление естественного отбора», но рекурсивный рост общего интеллекта Биосферы. Этот процесс необратим и идет с ускорением.

Н.В. Тимофеев-Ресовский (цитируется по: Кордюм, 2016) писал: «Пока нет не то, чтобы строгого или точного, но даже мало-мальски приемлемого разумного, логичного понятия прогрессивной эволюции».

Настоящая статья подводит теоретическую базу под это понятие, объясняет основной вектор развития Биосферы и предсказывает его поведение в будущем. Согласно мнению известного философа науки Карла Поппера, *«лучшей теорией является та, которая обладает большей объяснительной силой: больше объясняет, с большей точностью позволяет нам*

делать лучшие предсказания (К. Поппер, <http://booksonline.com.ua/view.php?book=115698>).

Предлагаемая в настоящей статье концепция претендует на статус «хорошей» теории. Она свободна от внутренних противоречий, ее выводы логичны и основаны на общепринятых фактах и данных. Она способна объяснить такие сложные явления, как:

- 1) вектор эволюции;
- 2) видообразование;
- 3) сальтационизм;
- 4) массовые вымирания;
- 5) повышенную интенсивность видообразования, совпадающую с массовыми вымираниями;
- 6) кембрийский взрыв и др.

Читателям, желающим получить более глубокое представление о затронутых вопросах, автор рекомендует книгу, изданную в бумажном варианте на русском языке (Karter, Sounders, 2007), а также в бумажном и электронном виде на английском (I.Krichtafovitch. <https://www.amazon.com/Biosphere-Supercomputer-Self-directed-Evolution>). Аудиоверсия на русском языке также доступна (Криштафович, <https://ru.files.fm/u/p3sff8cg>)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кордюм В.* 1982. Эволюция и биосфера. Киев: Наукова думка. 264 p.
- Кордюм В.* 2016. Информационные потоки в биосфере и не только. Академперіодика. 200 p.
- Криштафович И.* 2017. Рекурсивная эволюция. Развитие Биосферы и научные основы религии. Москва, Флинта. 354 p.
- Назаров В.И.* 2007. Эволюция не по Дарвину. М.: ЛКИ. 20 p.
- Поппер К.* О статусе науки и метафизики. <http://booksonline.com.ua/view.php?book=115698>
- Рухленко И.* 2016. Что ответить дарвинисту? Published on-line
- Филипченко Ю.* 1978. Изменчивость и методы её изучения. Изд. 5-е. М.: Наука. 232 p.
- Ben-Jacob E.* 1997. Bacterial Wisdom, Godel's theorem and creative genomic webs. School of Physics and Astronomy // Tel-Aviv University, 69978 Tel-Aviv, Israel. P. 57–76.
- Bird R.* 2016. What is Evolution? // A computational complexity approach. Kindle ed.
- Feldman Y. et al.* 2012. Method and system for determination of physiological conditions and emotional states of a living organism. US patent #8311616. Nov 13. 22 p.
- Karter J., Sounders V.* 2007. Virology. Principle and Applications. John Wiley and sons limited (на русском языке, Москва, Флинта, 2017). 394 p.

- Koonin E.* 2012. *The Logic of Chance // The Nature and Origin of biological evolution.* FT press sci. 516 p.
- Krichtafovitch I.* 2019. Short and Long-Distance Communication Means between Living Organisms // Intern. conf. ecol., environ. and organic textiles. Istanbul. P. 764–769.
- Landenmark H.* et al. 2015. An Estimate of the Total DNA in the Biosphere // PLOS, June 11, <https://journals.plos.org/plosbiology/article?id=10.1371/journal.pbio.1002168>.
- Lewin-Epstein O.* et al. 2017. Microbes can help explain the evolution of host altruism // Nature communications. Art. number: 14040. 7 p.
- Wilson A.* 1985. The molecular basis of Evolution // Sci. Amer. P. 164–173.

The biosphere as a supercomputer, self-directed evolution

Igor A. Krichtafovitch

The evolutionary processes are not linear. Long periods of quiet and slow development turn to rather rapid emergence of new species and phyla. During Cambrian explosion, 22 new phyla were added to the previously existed 3 phyla. Contrary to the common credence, the natural selection or a survival of the fittest cannot be accounted for the dominant evolution vector which is steady and accelerated advent of more complex and more intelligent living organisms. Neither Darwinism, nor alternative concepts including panspermia and Intelligent Design propose satisfactory explanations for these phenomena. The proposed Hypothesis offers a logical and plausible explanation of the evolutionary processes in general. It is based on two postulates: 1) **the biosphere is a single living organism**, all parts of which are interconnected; 2) **the biosphere acts as a giant biological supercomputer**, storing and processing the information in digital and analog forms. Such supercomputer surpasses all human-made computers by many orders of magnitude. Living organisms are the product of intelligent creative action of the Biosphere as a supercomputer. The biological evolution is driven by recursively growing amount of information stored in the living organisms and increasing complexity of the Biosphere. Main evolutionary vector is not a survival of the fittest but an accelerated growth of the computational complexity of the living organisms. The proposed Hypothesis takes into account all existing scientific data made up to date in the biology, paleontology, computer science, physics and chemistry.

Keywords: biosphere, evolution vector, supercomputer.

Научное издание

Эволюция биосферы с древнейших времен до наших дней.
К 85-летию Г.А. Заварзина.

Серия «Гео-биологические системы в прошлом»

ПИН РАН, 2019 г.

Ответственные редакторы: Л.М. Мельникова, С.В. Рожнов

Компьютерная верстка: М.К. Емельянова
Обложка: А.А. Ермаков

Издание подготовлено при финансовой поддержке программы Президиума РАН
«Эволюция органического мира и планетарных процессов»
(координатор академик А.Ю. Розанов)

Подписано в печать 11 ноября 2019 г.
Формат 60x90/16. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Бумага офсетная.
Уч.-изд. л. 18. Усл. п. л. 20. Тираж 300 экз.
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН)
Москва, Профсоюзная, 123

Отпечатано в «Типография офсетной печати»
Москва, ул. Дербеневская, д. 20, стр. 8

Заказ № 586