

*Микробные сообщества
в эволюции биосферы*



*Светлой памяти
Георгия Александровича Заварзина*



Г.А. Заварзин
28.01.1933–06.09.2011

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

Научно-образовательный центр ИНМИ РАН

МИКРОБНЫЕ СООБЩЕСТВА В ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ С ДРЕВНЕЙШИХ ВРЕМЕН ДО НАШИХ ДНЕЙ

Москва
ПИН РАН
2017

ISBN 978-5-903825-40-0

УДК 562/569

Микробные сообщества в эволюции биосферы
с древнейших времен до наших дней.
Материалы конференции, посвященной памяти
Георгия Александровича Заварзина.
Отв. ред. С.В. Рожнов. Серия «Гео-биологические
процессы в прошлом». Москва, ПИН РАН, 2017. 193 с.
(41 ил., 3 текст. табл., 7 фототабл.).
<http://www.paleo.ru/institute/publications/geo/>
ISBN 978-5-903825-40-0

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. Озернюк Н.Д. (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)

Ответственный редактор С.В. Рожнов

ISBN 978-5-903825-40-0

© Коллектив авторов
© ПИН РАН, 2017
© А.А. Ермаков (обложка)

СОДЕРЖАНИЕ

<i>С.В. Рожнов.</i> Предисловие	6
<i>Е.А. Жегалло, Л.В. Зайцева, В.К. Орлеанский, О.С. Самылина, Г.А. Карпов.</i> Роль бактерий в образовании гейзеритов Камчатки	8
<i>О.С. Самылина.</i> Галоалкалофильные цианобактерии и возможность их использования в качестве индикаторов содовых условий в прошлом	22
<i>Ю.В. Болтянская, В.В. Кевбрин.</i> Протеолитический путь в алкалофильном микробном сообществе содовых озер	38
<i>М.М. Астафьева.</i> Микробиальная колонизация вулканогенных пород	50
<i>А.И. Антошкина.</i> Микробное присутствие в генетически разнообразных стяжениях как показатель специфики обстановок седиментации	67
<i>С.В.Рожнов.</i> Хардграунды среднеордовикского балтийского палеобассейна: происхождение, особенности и роль в эволюции бентосных сообществ	83
<i>В.Н. Сергеев.</i> Палеонтологическая история морфологических преобразований у цианобактерий в позднем докембрии и их возможная современная интерпретация	101
<i>В.А. Лучинина.</i> Особенности эволюции кембрийских морских мелководных экосистем	126
<i>А.О. Алексеев, Т.В. Алексеева, П.Б. Кабанов, П.И. Калинин.</i> Биокосные системы девона – палеопочвы и коры выветривания (Михайловский карьер КМА)	134
<i>В.С. Соина, Н.С. Мергелов, А.Г. Кудинова, Л.В. Лысак, Е.В. Демкина, Е.А. Воробьева, А.В. Долгих, И.Г. Шоркунов.</i> Исследования микробных сообществ почв и почвоподобных тел в экстремальных условиях Антарктиды	149
<i>А.В. Борисов, Т.С. Демкина, М.В. Ельцов, Н.Н. Каширская, Т.В. Кузнецова, Т.Э. Хомутова, Е.В. Чернышева.</i> Информационный потенциал микробных сообществ почв археологических памятников	169
<i>В.С. Чепцов, Е.А. Воробьева, М.В. Горленко, Н.А. Манучарова, А.К. Павлов, В.Н. Ломасов.</i> Устойчивость почвенного микробного сообщества к воздействию физических факторов поверхностного слоя марсианского реголита	181

ПРЕДИСЛОВИЕ

В очередном, девятом выпуске сборника серии «Гео-биологические системы в прошлом» опубликованы материалы конференции «Микробные сообщества в эволюции биосферы с древнейших времен до наших дней», посвященной памяти Георгия Александровича Заварзина (28.01.1933–06.09.2011). К пятилетию со времени его кончины коллеги, ученики и последователи Георгия Александровича организовали эту конференцию, которая успешно прошла 17 ноября 2016 г. в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН в рамках программы «Эволюция органического мира и планетарных процессов».

Заварзин был одним из зачинателей этой комплексной программы по эволюции биосферы в 2004 году, которая с тех пор под разными названиями и со сменяющимися координаторами продолжает активно разрабатываться сотрудниками многих академических институтов. С момента организации этой программы, название которой тогда звучало «Происхождение и эволюция биосферы», до своей смерти он был ее координатором. Георгий Александрович оказал большое влияние на ее разработку, являясь лидером в изучении нескольких направлений микробиологии, особенно природоведческой, и в исследовании многих аспектов функционирования и развития биосферы. Активно внедрявшийся им междисциплинарный подход к этим проблемам придавал особый вес сложившейся вокруг него научной школе среди ведущих школ геологического и биологического профилей.

Конференция показала, что школа Заварзина продолжает развиваться и после его кончины благодаря тому огромному импульсу энергии и знаний, который Георгий Александрович вложил в разносторонние исследования своих учеников и последователей. Конференции по программе и серия сборников под общим названием «Гео-биологические системы в прошлом» являются свидетельством этого. Он замыслил эту серию в те-

перь уже далеко 2009 году как современные междисциплинарные сводки по основным направлениям изучения эволюции биосферы и гео-биологических процессов. Эта серия растет и расширяется благодаря регулярным конференциям, работу которых она призвана освещать и популяризовать среди широкого круга исследователей. Она охватывает результаты деятельности ученых разных направлений: микробиологов, палеонтологов, эмбриологов, биохимиков, астробиологов, генетиков, и, конечно, представителей классических биологических дисциплин – ботаников, зоологов и экологов. Работы, опубликованные в сборниках, интересны не только узким специалистам по той или иной проблеме, но и исследователям, работающим в смежных направлениях науки. Важны они студентам, аспирантам и начинающим свой собственный путь ученым для расширения кругозора, для правильного выбора темы работы и для распространения результатов своих научных трудов. Теперь публикации сборников могут правомочно использоваться в отчетах и списках статей в диссертациях, так как начиная с этого номера сборники будут индексироваться в системе РИНЦ.

Разнообразные идеи природоведческой микробиологии, многие направления которой были заложены Георгием Александровичем, мысли и исследования по функционированию биосферы и эволюции гео-биологических процессов активно используются и развиваются его многочисленными учениками и последователями. Большое значение для дальнейшего распространения его идей и мыслей будет иметь изданный Институтом микробиологии им. Виноградского к пятилетию ухода от нас Г.А. Заварзина том его избранных трудов. Нет сомнений, что дело Георгия Александровича будет продолжаться в исследованиях его учеников и широко обсуждаться на последующих конференциях, касающихся различных направлений его многогранной деятельности. Но всегда будет не хватать живого общения с этим замечательным ученым и тонким мыслителем, заражавшим своим интересом и энергией окружающих его людей.

С.В. Рожнов

УДК 591.5:631.48

РОЛЬ БАКТЕРИЙ В ОБРАЗОВАНИИ ГЕЙЗЕРИТОВ КАМЧАТКИ

**Е.А. Жегалло¹, Л.В. Зайцева¹, В.К. Орлеанский²,
О.С. Самылина², Г.А. Карпов³**

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

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

³ Институт вулканологии и сейсмологии ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский

В статье приводится краткая характеристика гейзеров, история изучения термофильного бактериального сообщества в термальных источниках Камчатки и важная роль бактерий в образовании гейзеритов, что позволило авторам предложить называть их «биосилици-тами». Рассмотрены разные варианты фоссилизации бактерий.

Ключевые слова: бактерии, гейзеры, гейзериты, фоссилизация.

В очагах разгрузки современных гидротермальных систем областей активного вулканизма широко распространены гейзеры – уникальные природные фонтаны кипятка и пара, периодически выбрасываемые на поверхность Земли (рис. 1). Они как своеобразные клапаны Земли, сбрасывающие высокое давление в подземных паровых котлах. Но в этих котлах кипит не пресная вода, а сложный раствор, содержащий в литре до нескольких граммов всевозможных солей, в первую очередь солей кремниевой кислоты. В гейзерных водах кремний присутствует, главным образом, в растворенной и в большей степени – в коллоидной форме. Как известно, растворимость большинства солей падает с понижением температуры. При выбросе кипящего раствора с глубины канала гейзера на поверхность земли происходит резкое снижение температуры, давления, возникает интенсивное парообразование и, как следствие, потеря значительной части растворенной углекислоты и некоторое повышение щелочности раствора. Кроме того, с паром в этих условиях уходит порядка 10% дистиллированной воды и



Рис. 1. Жерло гейзера и развитие цианобактериального мата; Г.А. Карпов измеряет температуру гейзера.

остающийся раствор будет более минерализованным. По общепринятой схеме гейзеритовые слои образуются вокруг жерла гейзера за счет осаждения коллоидного кремнезема, содержащегося в термальной воде. В зависимости от рельефа места выходов гейзеров и от режима их работы формируются своеобразные постройки гейзерита в виде конусов, башен, столбов, покровов. До недавнего времени не подвергалось сомнению представление о чисто хемогенной природе гейзеритов и о полной литотипности вещества их построек. В России современные гейзеры (прежде всего, это Долина гейзеров и источники в долине Узона) можно наблюдать на Камчатке, где находится один из уникальных районов Земли.

В 80-х годах прошлого века биологи начали активно изучать обитателей термальных источников на Камчатке. Было установлено, что эукариотических организмов, встречающихся при температурах 50-60 °С, крайне мало, и что основными обитателями таких источников являются прокариотные организмы, среди которых важное место занимают цианобактерии. Разнообразие последних в термальных источниках Камчатки велико: по данным Н.В. Никитиной (Никитина, 2000) выявлено порядка 115 видов и внутривидовых таксонов. Термофильные прокариотные сообщества с доминированием цианобактерий в составе, как правило, представляют собой цианобактериальные маты и более простые по строению биопленки,



Рис. 2. Микробиологи Д.Г. Заварзина, Л.М. Герасименко, Г.А. Заварзин с палеонтологом И.Н. Крыловым в экспедиции.

которые могут находиться на дне и по периферии грифонов, ручьев и бассейнов термальной воды при температурах до 60 °С (рис. 1). Наиболее благоприятными для развития богатых видами ценозов являются источники с нейтральными и близкими к нейтральным значениям рН. Наибольшего видового разнообразия термофильные цианобактерии достигают в нейтральных источниках со средними значениями температуры. В кислых источниках они обнаружены при невысоких температурах, а в щелочных – при предельно высоких для изученных видов. Так, в термальных источниках Камчатки наибольшее разнообразие цианобактерий отмечено при температурах от 20 до 45 °С и рН 6,6-7,0. В кислых источниках с рН 4,0-5,0 цианобактерии обнаружены при температурах 27-32 °С, а в щелочных (рН 9,0-10,0) нормальной для их роста является температура 60-70 °С (Никитина, 2000; Никитина, Лупикина, 2004).

Сотрудники Института микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН под руководством академика Г.А. Заварзина (рис. 2) в конце семидесятых годов XX в. занялись детальным изучением термофильных микроорганизмов из термальных источников Камчатки (Долина гейзеров и источники Узона и др.). Результаты исследований были опубликованы в серии статей, а в 1989 г. вышла коллективная монография «Кальдерные микроорганизмы» (Заварзин, Карпов, Бонч-Осмоловская и др., 1989). Изучение

матов, развивающихся на поверхности гейзеритовых построек, заставило обратить внимание на сами гейзериты, детальные исследования которых стали возможны при использовании сканирующей микроскопии. Вместе с микробиологами в изучении гейзеров и гейзеритовых построек принимали активное участие вулканолог Г.А. Карпов и палеонтолог И.Н. Крылов (ГИН РАН). Уже первые результаты их совместной работы с микробиологами Л.М. Герсименко и В.К. Орлеанским показали, что утверждение о только хемогенной природе гейзеритов ошибочно, так как в них были обнаружены окремненные цианобактерии и другие микроорганизмы. Позже удалось установить, каким образом происходило их окремнение, выделить разные формы посмертных изменения цианобактерий в цианобактериальных матах. После смерти И.Н. Крылова работы по изучению природы гейзеритов были продолжены микробиологами совместно с сотрудниками Палеонтологического института РАН. Было просмотрено более сотни образцов, отобранных Г.А. Карповым из многих источников и в разных их частях, начиная от грифона (жерла гейзера). Исследования проводились на сканирующих электронных микроскопах с рентгеновскими микроанализаторами.

Визуальный осмотр отложений гейзеритов, как правило, выявляет их слоистость, что особенно заметно при увеличении (табл. I, фиг. 1). Следует отметить, что слоистость обусловлена чередованием двух типов слоев: плотных и рыхлых (дырчатых) (табл. I, фиг. 2). Окремненная биота присутствует в обоих типах слоев, причём, в последних она видна всегда. Микроструктура гейзеритов, как правило, неоднородна. Наравне с участками опалового вещества, имеющего характерную для хемогенного генезиса колломорфную, глобулярную структуру, в составе гейзеритов обычно присутствуют многочисленные биотические включения, представленные хорошо выраженными морфологическими структурами фоссилизированных бактерий, в первую очередь цианобактерий. Окремнение цианобактерий – важный геологический процесс в современных геотермальных местообитаниях, который влияет на образование гейзеритов. Цианобактериальные маты в этом случае служат своеобразной матрицей, по которой происходит ускоренная опализация в зоне смачивания термальными водами.

Однако, несмотря на столь широкое распространение окремненных микроорганизмов в гейзеритах, механизмы этого процесса до сих пор до конца не ясны. В литературе рассматривается несколько «сценариев» гидротермальной биоминерализации. Во-первых, химический процесс осаждения опала, не связанный с наличием микроорганизмов, а индуцируемый быстрым охлаждением и испарением воды в высокотемпературной части источников в районе грифонов, где коллоидный кремнезем отлагается исключительно хемогенным путем. Во-вторых, биогенно-опосредованные

процессы в области распространения термофильных микроорганизмов. Участие микроорганизмов в осаждении кремния рассматривается с двух позиций: 1) в пересыщенных растворах микроорганизмы выступают в качестве пассивных поверхностей, и биоминерализация контролируется большей частью неорганическими процессами; 2) метаболическая активность микроорганизмов способствует созданию условий для активной биоминерализации.

Модели процесса минерализации (силицификации) микроорганизмов в гейзеритах были рассмотрены многими исследователями. По модели И.Н. Крылова и Н.С. Тихомировой (1988) растворы, содержащие кремнезем, проникают внутрь стенки и перегородок клеток, и на ранней стадии опал начинает выпадать в виде островков сферических гранул диаметром 100-300 нм. Затем островки сливаются, образуя очень тонкие опаловые корочки. На следующей стадии опал полностью замещает клеточные стенки. Позже происходит хомогенное осаждение глобул опала, нарастающих как снаружи, так и внутри нитей цианобактерий и, в конце концов, полностью их замещающих. По данным Весталл и др. (Westall et al., 1995) окремнение происходит при присоединении молекулы кремния к функциональной группе, такой как гидроксильная или карбоксильная группы органического вещества (клеточной стенки, цитоплазмы или ЭПС), то есть органическое вещество служит матрицей для нуклеации кремния, приводя в итоге к полному замещению клетки минеральной формой. Согласно другим исследованиям, растворенный кремний гетерогенно осаждается на органических поверхностях благодаря водородным связям (Toporski et al., 2002; Benning et al., 2004 а, б). Кроме того, предполагается, что в насыщенных растворах аморфный кремнезем осаждается гомогенно и является полимерной/коллоидной фракцией кремния, которая садится на органические поверхности (Heaney, Yates, 1998; Phoenix et al., 1999). В работах Беннинг и др. (Benning et al., 2004 а, б) было показано, что при увеличении концентрации раствора кремния на поверхности клеток начинается осаждение кремнезема в виде наносфер (20-200 нм), которые постепенно вследствие удаления воды полимеризуются и объединяются в сплошной чехол. Полное замещение клеток кремнеземом начинается лишь после их гибели.

Участие экзополисахаридов (ЭПС), продуктов жизнедеятельности микроорганизмов, в осаждении кремния не подвергается сомнению, хотя в литературе и рассматриваются различные механизмы взаимодействия кремния с ЭПС. Но, несмотря на различия в предполагаемых механизмах осаждения кремния, общепринятым в настоящее время является утверждение, что ЭПС микроорганизмов (и, в первую очередь, цианобактерий) играет важную роль в накоплении полимерного кремния и осаждении кремниевых коллоидов.

В термальных источниках Камчатки кремнезем подвергается живые цианобактерии, а также их остатки, находящиеся на разных стадиях посмертной деградации, от практически прижизненных форм до значительно измененных. При идентификации этих микрофоссилий важно помнить о том, что в зависимости от степени сохранности остатков и степени изученности живых цианобактериальных сообществ в зоне формирования гейзеритов, точность определения может варьировать от достаточно общих понятий, таких как «осцилляториевые цианобактерии» или «одноклеточные цианобактерии», до указания определенного вида. Последнее возможно сделать с достаточной степенью уверенности только в случае параллельного изучения видового разнообразия цианобактерий в сообществах, развивающихся непосредственно в месте образования исследуемого гейзерита.

Несмотря на высокое видовое разнообразие цианобактерий в термальных источниках Камчатки, его можно свести к нескольким морфологическим группам, которые удобно различать в микрофоссилиях:

1. Одноклеточные цианобактерии, которые в составе микрофоссилий могут встречаться в виде минерализованных шариков, палочек разных размеров. К этой группе относятся представители таких родов, как *Chroococcus*, *Synechococcus* и др.

2. Осцилляториевые цианобактерии (нитчатые, как правило, не имеющие ясно выраженных перетяжек между клетками). В составе микрофоссилий они сами или их чехлы могут встречаться в виде минерализованных трубочек различного диаметра. К этой группе относятся представители родов *Phormidium*, *Leptolyngbya*, *Lyngbya*, *Oscillatoria* и т. п.

3. Нитчатые, как правило, гетероцистные, цианобактерии с бочонкообразными клетками (с глубокими перетяжками между вегетативными клетками). Это, в основном, такие роды как *Nostoc*, *Anabaena*, а также некоторые «морфологические формы *Mastigocladus laminosus*». В составе микрофоссилий они могут встречаться в виде цепочек или скоплений из шариков, могут быть похожи на микрофоссилии группы № 1.

4. *Mastigocladus laminosus* f. *typica*. В силу широкого распространения в термах Камчатки в составе микрофоссилий может встречаться довольно часто, однако имеет множество форм сохранности, сходных со всеми остальными группами.

При необходимости идентификации микрофоссилий в общих чертах представляется оптимальным отнесение их к одной из этих четырех групп. Однако это оказывается не всегда возможным вследствие того, что в живом природном мате цианобактерии находятся в разных состояниях жизнеспособности или посмертной деградации (Герасименко, Крылов, 1983). Так, трихомы термофильных осцилляториевых цианобактерий, как правило, окруженные чехлами, на определенных стадиях развития могут

распадается на гормогонии – короткие участки, состоящие из нескольких (реже одной) клеток. Таким образом, даже один вид осцилляториевых цианобактерий морфологически может быть представлен в виде: 1) «голых» трихомов или гормогониев, 2) нитей, окруженных чехлом, 3) пустых чехлов, 4) отдельных клеток. Они могут замещаться кремнеземом в таком виде, но основная их часть подвергается значительным изменениям. Попытки идентификации фоссилизированных цианобактерий на основании их размеров также не всегда корректны, толщина чехла может значительно изменяться в ответ на условия окружающей среды, кроме этого, возможно усыхание нитей.

Сохранность различных объектов может сильно отличаться не только в отдельных слоях, но также и в одном образце на небольшом расстоянии друг от друга, что отражает различное физиологическое состояние цианобактерий в составе одного сообщества.

Достаточно редко встречающийся вариант плотного гейзерита с нитчатыми цианобактериями, но очень наглядный для изучения процессов окремнения последних. Гейзерит состоит из окремненных трихомов цианобактерий, состоящих из клеток в сливном матриксе (табл. I, фиг. 3). Благодаря хорошей сохранности можно определить видовую принадлежность бактерий: длинные трихомы, состоящие из цепочек клеток – это цианобактерии *Mastigocladus laminosus*; и трихомы, представляющие собой тонкие, гладкие полые трубочки – это цианобактерии *Phormidium* sp. Стенки клеток цианобактерий состоят из опала, а на внутренней поверхности клеток видны глобулы опала, которые хемогенно осаждались на уже окремненные клеточные стенки (табл. I, фиг. 4). В ряде случаев в плотном гейзерите могут быть полости, в которых наблюдаются минерализованные трихомы цианобактерий *Phormidium* sp., окруженные аморфным кремнеземом (табл. I, фиг. 5). Трихомы гладкие, тонкие (диаметром около 1 микрона), клетки вытянутые, внутри пустые, стенки клеток состоят из опала, их хорошо видно на поперечных и продольных сколах. В рыхлых слоях гейзеритов можно наблюдать войлочную структуру, образованную плотным переплетением нитчатых цианобактерий разной толщины (табл. I, фиг. 6). Фоссилизированные трихомы представляют собой нити с круглым сечением или полые трубочки, целиком, состоящие из кремнезема (табл. I, фиг. 7). В одних образцах можно увидеть их только одной размерности, в других случаях встречаются вместе нити разного диаметра, что отражает присутствие нескольких видов цианобактерий, характерное для природных сообществ. Трихомы могут иметь гладкую, слегка шероховатую поверхность или покрытую мелкими одинаковыми хемогенными глобулами или просто неровной оболочкой кремнезема,

трихомы могут находиться в чехле (табл. I, фиг. 8). Фоссилизированные чехлы цианобактерий встречаются в двух вариантах: вместе с трихомами, или пустые (табл. II, фиг. 1). Оба этих варианта могут встречаться совместно, но также могут попадаться участки только с одним из них. Если фоссилизируются только чехлы, то выглядят они как полые, гладкие внутри трубочки круглого сечения, причем, как следует из сказанного выше, толщина стенки трубки может колебаться в значительных пределах (обычно в диапазоне 1-13 мкм, в редких случаях до 20 мкм) и диаметр трубки не всегда зависит от толщины живой нити бактерии. Крупные чехлы чаще всего единичны, а основная масса образована чехлами 1-6 мкм. Обычно чехлы разного диаметра встречаются вместе, образуя переплетения, но могут быть участки, состоящие из чехлов одного размера. Чехлы могут иметь четкую границу с ЭПС, но могут и сливаться с ней. В зависимости от размера чехлы в этом случае могут принадлежать как одиночным трихомам, так и их пучкам, причем оба варианта могут встречаться вместе. Значительно реже встречаются фоссилизированные нитчатые цианобактерии без чехлов, у которых сохранились клетки, которые образуют цепочки без нарушения ориентации клеток или же с незначительным нарушением (табл. II, фиг. 2, 3). Встречаются образцы, в которых клетки разъединяются и образуют россыпи, причем форма клеток может сохраняться, а может изменяться на бочонковидную или субсферическую. В последнем случае нитчатые бактерии легко принять за отдельные коккоидные формы. Диаметр клеток при этом может претерпевать значительные изменения. На голых нитях цианобактерий можно наблюдать и хемогенное осаждение кремнезема в виде глобул (табл. II, фиг. 4). Коккоидных цианобактерий в массе гейзерита всегда значительно меньше, чем нитчатых. Как правило, они встречаются совместно с ними, местами образуя тонкие прослои, или линзочки. В гейзеритах коккоидные цианобактерии можно наблюдать в виде минерализованных клеточных стенок, минерализованных целиком кокков, отпечатков клеток и самих кокков в ЭПС. Окременные коккоидные цианобактерии встречаются вместе с трихомами нитчатых форм (табл. II, фиг. 5). Выделить участки проявления ЭПС в гейзеритах не всегда удается в силу специфики минерализации его кремнеземом, аморфный кремнезем выглядит единой массой, но местами встречается минерализованный гликокаликс (табл. II, фиг. 6). Развитие диатомовых водорослей приурочено к низкотемпературным условиям гидротерм, где они встречаются совместно с цианобактериями (табл. II, фиг. 7). В гейзеритах встречаются остатки разных растений (табл. II, фиг. 8) и животных, которые являются биологическими контаминациями.

ВЫВОДЫ

1. Участки, сопряженные с выходами гейзеров и пульсирующих источников в районах активного вулканизма, являются уникальными биотопами, где термофильные микроорганизмы нашли для себя экологическую нишу для процветания.

2. Обилие биоморфных микроструктур является характерной особенностью гейзеритов, поскольку образование гейзеритов – это конседиментационный процесс развития термофильной микробиоты и опализации.

3. Постоянное наличие в гейзеритах фоссилезированных колоний термофильных микроорганизмов и широкое развитие биоморфных структур позволяет говорить о структурообразующей роли микробиоты при формировании гейзеритов.

4. Гейзериты как существенно кремниевые породы, сформированные по биогенной матрице, следует считать «биосилицитами».

5. Гейзериты Камчатки являются одними из модельных объектов бактериальной палеонтологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герасименко Л.М., Крылов И.Н.* 1983. Посмертные изменения цианобактерий в водорослево-бактериальных пленках термальных источников Камчатки // Доклады АН СССР. Т. 272. № 1. С. 201-203.
- Заварзин Г.А., Карпов Г.А., Бонч-Осмоловская Е.А.* и др. 1989. Кальдерные микроорганизмы. М.: Наука. 120 с.
- Крылов И.Н., Тихомирова Н.С.* 1988. К образованию кремнистых микрофоссилий // Палеонтол. журн. № 3. С. 3-9.
- Никитина В.Н.* 2000. Синезелёные водоросли термальных местообитаний. Автореф. на соиск. уч. ст. д.б.н. СПб. 43 с.
- Никитина В.Н., Лупкина Е.Г.* 2004. Видовой, систематический и экологический состав цианобактерий (Cyanoprocyota) некоторых термальных биотопов Камчатки и Курильских островов. Камчатка: прошлое и настоящее. Мат-лы 21 Крашенинниковских чтений. Петропавловск-Камчатский. С. 174-178.
- Benning L.G., Phoenix V.R., Yee N., Konhauser K.O.* 2004a. The dynamics of cyanobacterial silicification: an infrared micro-spectroscopic investigation // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 68. № 4. P. 743-757.
- Benning L.G., Phoenix V.R., Yee N., Tobin M.J.* 2004b. Molecular characterization of cyanobacterial silicification using synchrotron infrared micro-spectroscopy // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 68. № 4. P. 729-741.

- Heaney P.J., Yates D.M.* 1998. Solution chemistry of wood silicification // Geol. soc. Am. annu. Meet. Abstr. Program 30. A-375.
- Phoenix V.R., Konhauser K.O., Adams D.G.* 1999. Photosynthetic controls on the silicification of cyanobacteria // Geochemistry of the earth's surface. Proc. 5 Intern. symp., Reykjavik, Iceland. 15-20 August. P. 275-278.
- Walter M.R., Bauld J., Brock T.D.* 1972. Siliceous algal and bacterial stromatolites in hot spring and geyser effluents of Yellowstone National Park // Science. 178. P. 402-405.
- Toporski J.K.V., Steele A., Westall F.* et al. 2002. The simulated silicification of bacteria – new clues to the modes and timing of bacterial preservation and implications for the search for extraterrestrial microfossils // Astrobiology. 2. № 1. P. 1-26.
- Westall F., Boni L., Guerzoni E.* 1995. The experimental silicification of microorganisms // Palaeontology. 38. № 3. P. 495-528.

THE ROLE OF BACTERIA IN THE FORMATION OF THE KAMCHATKA GEYSERITES

E.A. Zhegallo, L.V. Zaitseva, V.K. Orleanskyi, O.S. Samylina, G.A. Karpov

This paper provides a brief description of the geysers, and history of the study of the thermophilic bacterial community of Kamchatka hot springs. The important role of bacteria in the formation of geysers is emphasized, and the authors refer to rocks of this type as “biosilicites”. Various examples of fossilization of bacteria are considered.

Таблица I

Фиг. 1. Слоистая структура гейзерита.

Фиг. 2. Фрагмент строения гейзерита с плотным и рыхлым слоем.

Фиг. 3. Скол гейзерита с запечатанными внутри окремненными трихомами цианобактерий, состоящими из клеток.

Фиг. 4. Окремненные трихомы цианобактерий *Mastigocladus laminosus*: видны целые и расколотые клетки, на внутренней поверхности которых различимы глобулы опала.

Фиг. 5. Гейзерит с запечатанными внутри окремненными тонкими нитями цианобактерий, состоящими из вытянутых клеток, предположительно, *Phormidium* sp.

Фиг. 6. Войлочная структура гейзерита, образованная плотным переплетением нитчатых цианобактерий разной толщины.

Фиг. 7. Целиком окремненный трихом цианобактерии в обломанном чехле, рядом окремненный чехол с остатками трихома

Фиг. 8. Кольцевая зональность окремненных цианобактерий: внутренний слой (стенка трихома) содержит в своём составе C и Si, внешний (чехол) – только Si).

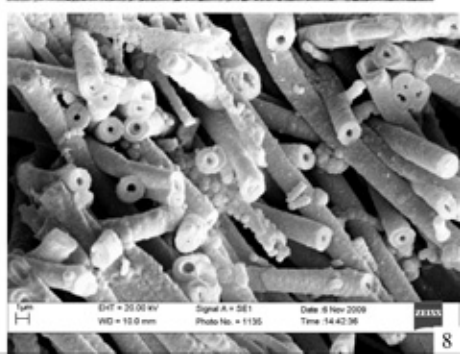
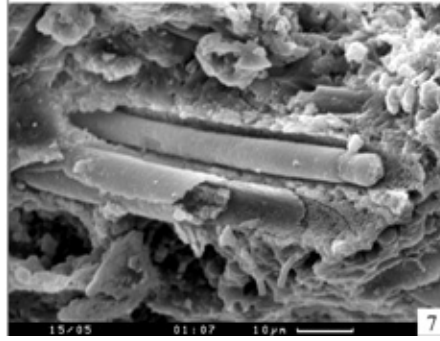
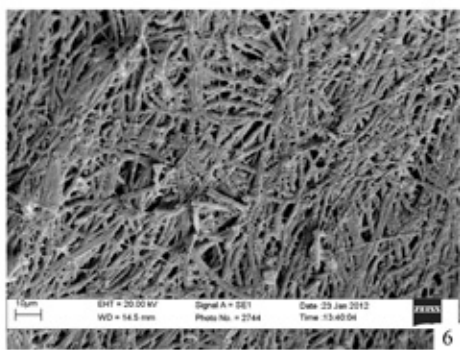
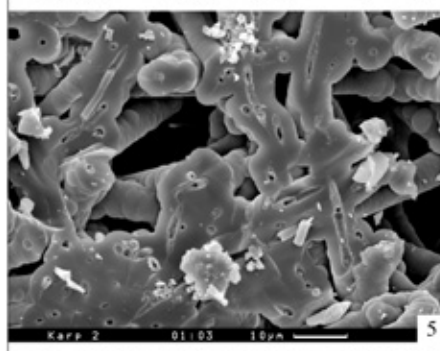
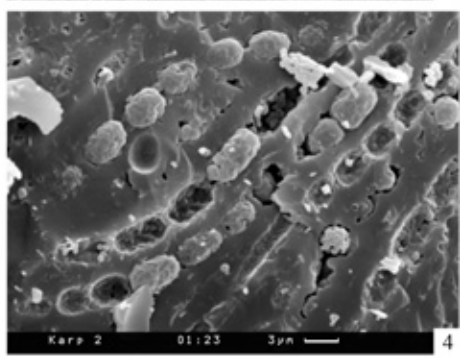
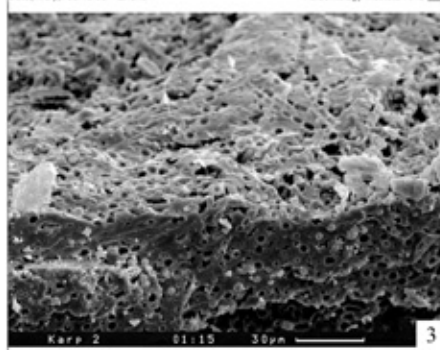
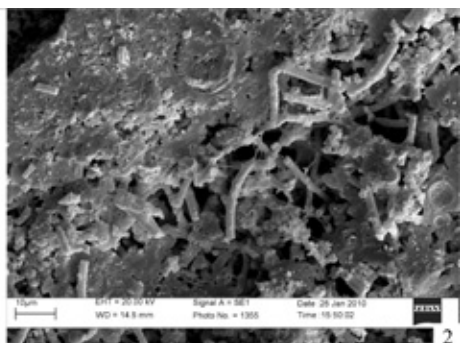
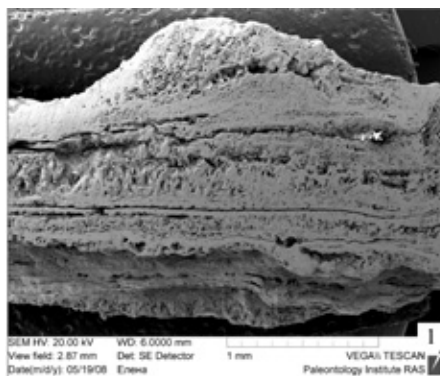


Таблица II

Фиг. 1. Скол гейзерита, на котором видны как полностью окремненные трихомы цианобактерий без чехлов, так и окремненные полые трихомы в окремненных слизистых чехлах.

Фиг. 2. Замещенные кремнеземом трихомы цианобактерий с хорошо различимым клеточным строением.

Фиг. 3. Окремненная спиральная цианобактерия слизи *Spirulina* sp. в окремненной слизи.

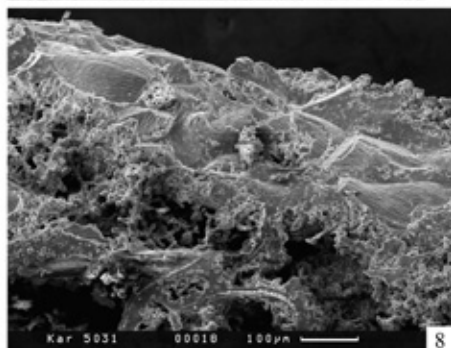
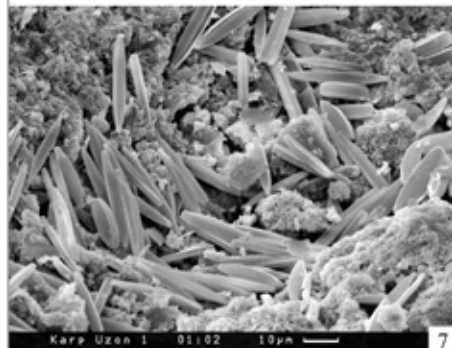
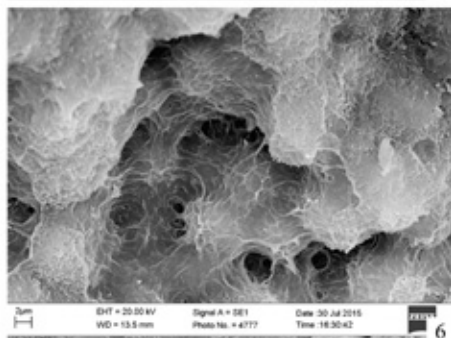
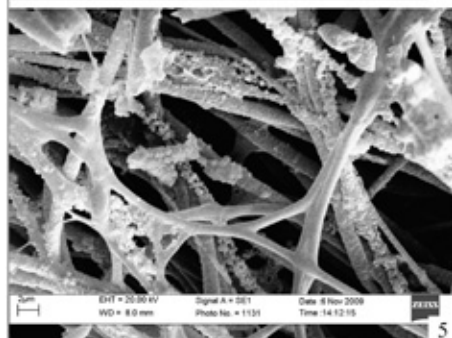
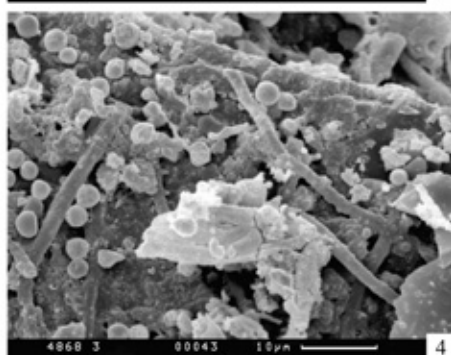
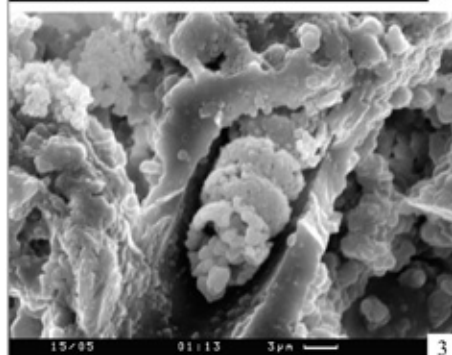
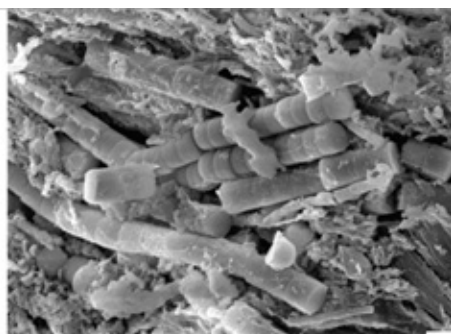
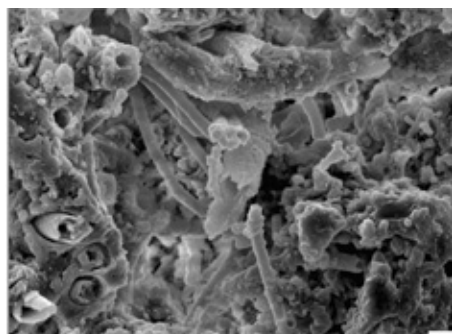
Фиг. 4. Окремненные коккоидные микроорганизмы и трихомы нитчатых цианобактерий в гейзерите.

Фиг. 5. Хемогенное осаждение кремнезема (в виде глобул) на нитях цианобактерий.

Фиг. 6. Ячеистая структура экзополисахарида (гликокаликса) в составе гейзерита.

Фиг. 7. Скопления панцирей диатомовых водорослей.

Фиг. 8. Окремненный мох сфагнум.



Микробные сообщества в эволюции биосферы.

Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2017. С. 22–37.

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

УДК 579.81; 561.232

ГАЛОАЛКАЛОФИЛЬНЫЕ ЦИАНОБАКТЕРИИ И ВОЗМОЖНОСТЬ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В КАЧЕСТВЕ ИНДИКАТОРОВ СОДОВЫХ УСЛОВИЙ В ПРОШЛОМ

О.С. Самылина^{1,2}

¹ *Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского,
ФИЦ «Биотехнологии» РАН, Москва*

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

Современные содовые озера в качестве реликтовых биотопов, аналоги которых могли иметь широкое распространение в докембрии, рассматриваются с позиций двух гипотез: «содового океана» и «содового континента». Проведен анализ разнообразия галоалкалофильных цианобактерий, типичных для содовых озер, с целью выявления морфологических форм, ископаемые аналоги которых могли бы служить индикаторами таких условий в докембрии.

Ключевые слова: содовые озера, «содовый океан», «содовый континент», цианобактерии, докембрий.

В широком смысле термином «содовое озеро» обозначают тип водоемов, в водах которых общая щелочность ($[\text{HCO}_3^-] + 2[\text{CO}_3^{2-}]$) превышает суммарное содержание щелочно-земельных катионов: $[\text{HCO}_3^-] + 2[\text{CO}_3^{2-}] > [\text{Mg}^{2+}] + [\text{Ca}^{2+}]$. Недостаток Ca^{2+} и Mg^{2+} приводит к карбонатному защелачиванию и, в силу буферности карбонатных растворов, стабильно щелочным значениям pH.

Содовые озера можно разделить на два основных типа: бессточные водоемы, распространенные преимущественно в аридных и криоаридных климатических зонах, и озера, образованные в вулканических кратерах или кальдерах. Озера первого типа распространены в степных, полупустынных и пустынных районах. Под воздействием климатических и ландшафтных факторов, их воды подвергаются эвапоритовому концентрированию, что

обуславливает широкий диапазон соленостей, вплоть до 400 г/л (Sorokin et al., 2015). Известными примерами являются озера Восточно-Африканского рифта (Магади, Натрон, Богория и др), России (в Кулундинской степи, Забайкалье), Канады (на плато Карибу), США (Моно, Биг Сода Лэйк), Турции (Ван, Сальда) и др. Ко второму типу относятся такие кратерные озера, как Сатонда (Индонезия), Альчичика (Мексика) и др.

Проводя аналогии с современными содовыми озерами, С. Кемпе и Е.Т. Дегенс выдвинули гипотезу о щелочной природе первичного океана в докембрии – гипотеза «содового океана» (Kempe, Degens, 1985; Kempe et al., 1989; Kempe, Kazmierczak, 2011). Согласно этой гипотезе полная замена «содового океана» на современный хлоридно-сульфатно-натриевый происходила постепенно в результате субдукции вод вместе с океанической корой и завершилась порядка 1-0,8 млрд. лет назад.

Считая существование такого океана проблематичным, Г.А. Заварзин (1993, 2007а) применил «соображения С. Кемпе» к субаэральной поверхности суши и предположил возможность широкого распространения в докембрии обширных мелководных эпиконтинентальных водоемов содового типа и их основополагающую роль в качестве предполагаемых биотопов формирования наземной биоты (гипотеза «содового континента»). В пользу этой теории свидетельствуют опубликованные в 2015 г. данные о значительно более тяжелом изотопном составе азота ($\delta^{15}\text{N}$) озерных пород формации Тумбиана (2,7 млрд) по сравнению с морскими осадочными породами Архея (Фортескью, Трансвааль). Авторы также приходят к выводу о том, что континентальные содовые озера (а не «содовый океан») могли быть широко распространены в раннем докембрии (Stüeken et al., 2015).

Одним из биологических аргументов в пользу обеих гипотез является массовое распространение в докембрии микробных сообществ, сохранившихся в виде строматолитов. Согласно гипотезе Г.А. Заварзина, продвижение жизни могло идти из эпиконтинентальных щелочных водоемов через прибрежные мелководья в пелагиаль океана.

Экстремофильные алкалофильные микробные сообщества, развивающиеся в содовых озерах, автономны, включают все основные функциональные группы прокариот, участвуют в геохимических циклах элементов (Заварзин, 2007б; Sorokin et al., 2014) и, безусловно, могут считаться аналогичными существовавшим в древности в подобных условиях. Таксономический состав прокариот содовых озер разнообразен, но наибольшее морфологическое разнообразие проявляют цианобактерии, что важно при палеонтологических исследованиях.

Микробная палеонтологическая летопись берет начало в породах раннего докембрия, и во многих случаях степень сохранности микрофоссилий позволяет проводить аналогии с ныне живущими прокариотными организмами, и,

в первую очередь, с цианобактериями (Астафьева и др., 2011; Сергеев, 2006; Astafieva, 2013; Sergeev et al., 2012; Westall, 1999, 2016; Westall, Walsh, 2000)

Целью данной работы является описание морфологического разнообразия цианобактерий в современных содовых озерах и попытка выявить типичные морфологические формы, ископаемые аналоги которых могли бы служить индикаторами содовых условий в докембрии.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЦИАНОБАКТЕРИЙ В СОДОВЫХ ОЗЕРАХ

Изучение разнообразия цианобактерий в содовых озерах мира проводится с начала XX в. Естественно, описание видов изначально осуществлялось согласно Ботаническому кодексу. Впоследствии с введением в микробиологическую практику молекулярно-биологических методов идентификации в систематике цианобактерий произошли значительные изменения. Ревизия таксонов всех уровней у цианобактерий не завершена и по сей день. Но существуют современные морфологические определители (Komárek, Anagnostidis, 1998; Komárek, Anagnostidis, 2005; Komárek, 2013), построенные с учетом молекулярно-биологических данных, которые актуальны для этой группы микроорганизмов. Таким образом, оказывается возможным сопоставить морфологическое разнообразие цианобактерий в содовых озерах мира, употребляя, с одной стороны, современные названия, а с другой – учитывая работы, в которых разнообразие цианобактерий описано по большей части согласно Ботаническому кодексу. Это особо актуально при анализе данных по многим содовым озерам России (Воронихин, 1929; Герасименко и др., 1996).

Цианобактерии являются типичными обитателями содовых озер и развиваются в широком диапазоне соленостей вплоть до эндоэвапоритового стиля жизни в контакте с кристаллами солей. Их разнообразие покрывает широкий спектр морфотипов: одноклеточных, гетероцистных и осцилляториевых (нитчатых негетероцистных).

ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ ЦИАНОБАКТЕРИИ

Среди одноклеточных цианобактерий, описанных в содовых озерах, представители таких родов, как *Aphanothece*, *Aphanocapsa*, *Chroococcidiopsis*, *Chroococcus* (табл. I, фиг. 8), *Cyanobacterium* (табл. I, фиг. 1), *Cyanobium*, *Euhalothece* (табл. I, фиг. 6, 7), *Geminocystis*, *Gloeocapsa*, *Microcystis*, *Myxobaktron*, *Synechococcus*, *Synechocystis* (Andreote et al., 2014; Budinoff, 2005; Imhoff et al., 1979; Krienitz, Schagerl, 2016; Воронихин, 1929; Герасименко и др., 1996; Горленко и др., 2010; Дубинин и др., 1995).

Представители этих родов имеют разнообразную морфологию и размеры: отдельно живущие и колониальные формы с клетками от шарообраз-

ных до палочковидных и диаметром от 1-2 до 35-50 мкм, покрытые чехлами и без таковых (табл. I).

Как правило, в условиях содовых озер эти морфотипы не являются доминирующими и структурообразующими в циано-бактериальных сообществах, но часто встречаются в составе сообществ вместе с многоклеточными формами. Например, различные виды *Gloeocapsa*, *Chroococcus*, *Aphanothece*, *Cyanobacterium*, *Synechococcus* и *Synechocystis* в озерах Тувы и Кулундинской степи (Герасименко и др., 1996; личные наблюдения). *Synechococcus* sp. описан в составе циано-бактериальных матов, образованных *Phormidium* sp. в системе содовых озер Вади Натрун (Imhoff et al., 1979), а также в сообществах термальных источников озера Богория (Dadheech et al., 2013). В некоторых случаях (в основном в условиях пониженной солености) одноклеточные цианобактерии могут давать цветения. Например, широко известной особенностью развития цианобактерий рода *Microcystis* (в частности, *M. aeruginosa*) являются массовые цветения с выделением цианотоксинов. Такие цветения были описаны для озер Восточно-Африканского Рифта и, как правило, были приурочены к соленостям до 3‰. Различные виды *Synechocystis*, *Synechococcus*, *Aphanothece* и *Myxobaktron* описаны в планктоне оз. Магади (Дубинин и др., 1995), и при 80 ‰ было зафиксировано их цветение (Krienitz, Schagerl, 2016). В озере Накуру зарегистрировано совместное цветение *Synechococcus* sp. с *Arthrospira fusiformis* и различными видами *Anabaenopsis* (Krienitz, Kotut, 2010). Сезонные цветения *Cyanobium* sp. отмечены в оз. Моно (Budanoff, 2005).

При максимальных засолениях распространены представители группы *Euhalothece*, способные к эндоэвапоритовому развитию между кристаллами троны. Эта группа была выделена на основании молекулярно-филогенетических и экологических критериев и включает экстремально галотолерантных и галофильных одноклеточных цианобактерий (Garcia-Pichel et al., 1998). Таксономически представляет собой незаконную группу родового уровня. В оз. Магади развивается '*Euhalothece natronophila*' (Миходюк и др., 2008), а в содовых озерах Кулундинской степи – представители *Euhalothece*, морфологически отличные от африканских штаммов (табл. I, фиг. 6, 7).

Таким образом, одноклеточные цианобактерии являются типичными обитателями содовых озер как планктонными, так и бентосными. Для некоторых (например, для *Gloeocapsa* и *Synechococcus* в оз. Сальда и Ван, Турция) описана ведущая роль при образовании микробиолитов в содовых условиях (Shirokova et al., 2013). Среди докембрийских микрофоссилий остатки одноклеточных цианобактерий с различными морфологическими особенностями распространены довольно широко (Сергеев, 2006; Sergeev et al., 2012). Однако, несмотря на морфологическое и размерное разнообра-

зие одноклеточных цианобактерий в содовых озерах и их широкую представленность в породах докембрия, ни один из морфотипов, относящихся к описанным выше родам, не может рассматриваться в качестве индикатора содовых условий, поскольку морфологически сходные цианобактерии широко распространены в пресных, соленых (хлоридно-натриевых) и термальных условиях.

ГЕТЕРОЦИСТНЫЕ ЦИАНОБАКТЕРИИ

Гетероцистные цианобактерии – это нитчатые формы, для которых характерно образование дифференцированных клеток (гетероцист и акинет). Форма, размер, количество и расположение таких клеток в вегетативной нити являются таксономически значимыми морфологическими признаками у гетероцистных цианобактерий. Таким образом, в силу морфологической сложности представители этой группы могли бы служить индикаторами тех или иных экологических условий. В содовых озерах они развиваются преимущественно при невысоких соленостях. Типичными родами являются следующие: *Anabaenopsis*, *Cyanospira*, *Nodularia*, *Trichormus*.

В содовых озерах Кулундинской степи описаны *Anabaenopsis issatschenkoi*, *A. kulundinensis*, *A. milleri*, *A. nadsonii*, *Nodularia spumigena*, *N. harveyana* (табл. I, фиг. 5), а также *Trichormus* (= *Anabaena*) *pseudovariabilis*. Их массовое развитие наблюдалось в 20-30-х гг. XX в. при соленостях до 50 г/л (Воронихин, 1929). Во время наших исследований (2007-2016 гг.) эти цианобактерии в полевом материале встречались нечасто, были приурочены также к невысоким соленостям и не давали цветений. *Nodularia* sp. отмечена в воде и прибрежных матах озера Доронинского в Забайкалье (Горленко и др., 2010). Типичными для озер Восточно-Африканского Рифта являются *Anabaenopsis abijatae*, *A. arnoldii*, *A. elenkinii*, *Cyanospira capsulata* и *C. rippkae* (Krienitz, Schagerl, 2016). Они способны давать цветения, приуроченные к низким соленостям: до 3‰ для *A. elenkinii*, 15-30‰ для других видов *Anabaenopsis* и 25-40‰ для *Cyanospira*. Цветение *A. elenkinii* при солености 4,6 г/л было отмечено в мелководных щелочных озерах Пантанала, Бразилия (de Souza Santos, Sant'anna, 2010). Практически ежегодное цветение *Nodularia spumigena* отмечалось в Пирамид Лэйк (США) при солености ок. 5 г/л (Galat et al., 1990).

Однако использование каких-либо морфотипов из гетероцистных цианобактерий в качестве индикаторов содовых условий в докембрии встречает ряд трудностей. Во-первых, несмотря на то, что многие из указанных выше видов были впервые описаны именно в содовых озерах, аналогичные морфотипы известны и из других экологических условий. Например, *Anabaenopsis elenkinii* встречается как в содовых, так и в пресноводных

водоемах (Ballot et al., 2008). Вторая (и основная) проблема заключается в практически полном отсутствии палеонтологической летописи гетероцистных цианобактерий в докембрии. Единственным примером докембрийских микрофоссилий, которые интерпретируются большинством авторов как остатки гетероцистных форм, является *Archaeoellipsoides* Horodyski, Donaldson, 1980, emend. Sergeev, Knoll, 1995, характерный для ископаемых сообществ мезопротерозоя (группа Дизмал-Лэйкс, Канада; котуйканская, юмастахская свиты Анабарского поднятия и дебенгдинская свита Оленёкского поднятия; формации Гаоюйчуань и Вимишань, Китай; формация Кеньшуа, Индия). Микрофоссилии, относимые к этому роду, представляют собой отдельно лежащие или соединенные в линейные агрегаты эллипсоиды, часто слегка изогнутые, диаметром 2-25 мкм и длиной 10-150 мкм и интерпретируются как акинеты гетероцистных цианобактерий (Сергеев, 2006). Однако такая интерпретация *Archaeoellipsoides* до настоящего времени окончательно не признана и подвергается некоторыми авторами критике (Butterfield, 2015).

Таким образом, использование морфологически сложных гетероцистных цианобактерий в качестве индикаторов содовых условий в докембрии также невозможно.

ОСЦИЛЛАТОРИЕВЫЕ ЦИАНОБАКТЕРИИ

Осциллаториевые цианобактерии – основные матообразующие формы. Их видовое разнообразие в содовых озерах также достаточно велико, но морфологически можно разделить на три условные группы:

1. Нитчатые цианобактерии, трихомы которых спиралеобразно закручены. К этой группе относятся роды *Arthrospira* и *Spirulina* (табл. I, фиг. 19, 10, 12; Sili et al., 2012), основным морфологическим отличием которых являются размеры трихомов и спиралей (*Spirulina* значительно мельче).

Цианобактерии рода *Arthrospira* (*A. fusiformis* и *A. maxima*) – типичнейшие представители соленых щелочных условий с повышенной карбонатной щелочностью (Sili et al., 2012). В содовых озерах Восточно-Африканского Рифта *Arthrospira fusiformis* – основной первичный продуцент, накапливающий гигантскую биомассу, которая служит главным источником питания для 2-3 млн. популяции розовых фламинго. Помимо африканских озер их развитие было отмечено в озерах Вади Натрун (Imhoff et al., 1979), Кулундинской степи (Воронихин, 1929; собственные наблюдения), Индии и Мексики (Dadheech et al., 2010), Бразилии (de Souza Santos, Sant'anna, 2010) и др. Различные виды *Spirulina* sp. также широко распространены в озерах Западной Сибири (Воронихин, 1929; Герасименко и др., 1996; собственные наблюдения).

A. fusiformis и *A. maxima* имеют достаточно крупные размеры и легко определяемую морфологию. Ископаемыми аналогами современных цианобактерий рода *Arthrospira* считаются микрофоссилии *Obruchevella*, многочисленные находки которых известны, начиная с неопротерозоя (Sergeev et al., 2012). Однако к этому времени условия развития биоты на Земле стали, в целом, аналогичны современным, что принимается как гипотезой «содового континента», так и гипотезой «содового океана». Таким образом, галоалкалофильные представители *Arthrospira* также не могут служить индикаторами содовых условий в раннем докембрии в виду отсутствия ее палеоаналогов в ископаемом материале этого возраста.

2. Тонкие нити (1-3 мкм в ширину) с квадратными или удлинёнными клетками и более или менее выраженными перетяжками между ними, тонкими плотными чехлами. К этой группе относятся такие цианобактерии, как представители родов *Nodosilinea* Perkinson et al., 2011 (табл. I, фиг. 4), *Pseudanabaena* Lauterborn, 1915 (табл. I, фиг. 3), *Leptolyngbya* Anagnostidis et Komárek, 1988, а также недавно описанные таксоны *Pantanalinema rosanae* Vaz et al., 2015, *Alkalinema pantanalense* Vaz et al., 2015, *Haloleptolyngbya alkalis* Dadheech et al., 2012 (Герасименко и др., 1996; Самылина и др., 2015; Andreote et al., 2014; Dadheech et al., 2012; de Souza Santos, Sant'anna, 2010; Vaz et al., 2015).

3. Более толстые (3-5 мкм в ширину) нити с квадратными или удлинёнными клетками и, как правило, без перетяжек между ними. К этой группе относятся цианобактерии, морфологически описанные в содовых озерах как *Phormidium* sp., *Geitlerinema* sp. (табл. I, фиг. 2), *Microcoleus* sp., *Oscillatoria* sp. (Герасименко и др., 1996; Горленко и др., 2010; Самылина и др., 2015; Andreote et al., 2014; Imhoff et al., 1979).

Морфотипы из групп 2 и 3 не являются типичными преимущественно для содовых озёр. Как и в рассмотренных ранее случаях, сходные по морфологии виды широко распространены в других экологических условиях (пресноводных, солёных хлоридно-натриевых и термальных).

Таким образом, при анализе разнообразия галоалкалофильных цианобактерий, массово представленных в содовых озёрах, не удалось выявить морфологических форм, которые могли бы служить индикаторами таких условий в докембрии. Тем не менее, современные циано-бактериальные сообщества содовых озёр имеют одну особенность, которая отличает их от сообществ, обитающих в других экологических условиях. Этой особенностью является практически полное отсутствие крупных морфологических форм цианобактерий с узкими дисковидными клетками, относящихся к таким родам как *Oscillatoria* и *Lyngbya* (рис. 1). Представители этих родов широко распространены в галофильных хлоридно-натриевых, пресноводных и термальных условиях, но не описаны в содовых. Причины этого

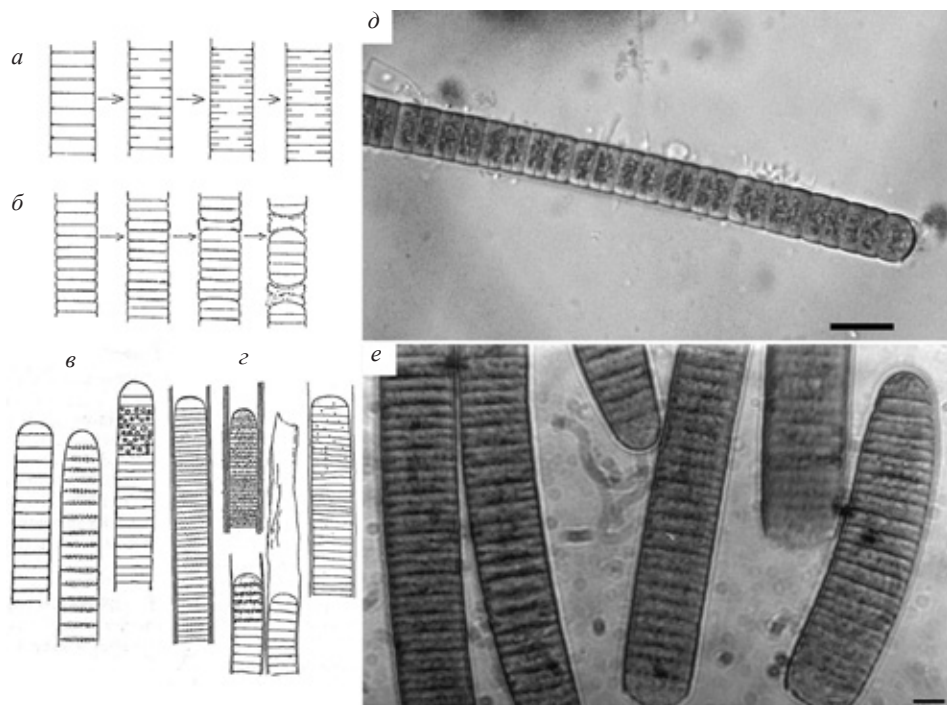


Рис. 1. Семейство Oscillatoriaceae, подсемейство Oscillatorioidea: *a* – особенности деления клеток в трихоме; *б* – образование гормогониев посредством некридных клеток; *в* – морфология трихомов у рода *Oscillatoria*; *г* – морфология трихомов у рода *Lyngbya*; *д* – *Oscillatoria tenuis* (р. Карантинка, Приэльтонье, Россия); *е* – *Oscillatoria margaritifera* (Бакальская коса, Крым, Россия). Масштаб линейки 10 мкм. Рисунки *a-г* по: Komárek, Anagnostidis, 2005.

неясны. Строго говоря, иногда в слабосоленых содовых условиях могут появляться морфотипы с дисковидными клетками. Редким примером является *Phormidium etoshii* Dadheech et al., 2013, описанный в почвах Этоши в Намибии (Dadheech et al., 2013) и наблюдаемый мною в содовых озерах Кулундинской степи при их распреснениях (табл. I, фиг. 11). Но этот организм не является доминирующим среди цианобактерий и имеет характерную морфологию апикальной клетки (конусовидную и часто изогнутую), позволяющую легко его идентифицировать. В целом *P. etoshii* является, скорее, исключением, чем правилом для содовых озер.

Важной морфологической особенностью родов *Oscillatoria* и *Lyngbya* является форма клеток, которые имеют длину как минимум в 2, а обыч-

но в 8-15 раз меньшую, чем ширина трихома. Друг от друга отличаются, в первую очередь, отсутствием чехлов у *Oscillatoria* и их наличием у *Lyngbya* (рис. 1). Толщина трихомов у *Oscillatoria* варьирует от 7 до 70 мкм (до 90 мкм у *Oscillatoria princeps* Vaucher ex Gomont, 1892), у *Lyngbya* – в среднем от 6 до 30 мкм (до 80 мкм у *Lyngbya majuscula* Harvey ex Gomont, 1892).

Ископаемыми аналогами этих цианобактерий являются *Oscillatoriopis* Schopf, 1968, emend. Butterfield, 1994 и *Palaeolyngbya* Schopf, 1968, emend. Butterfield, 1994, широко распространенные в палео- и мезопротерозое (Sharma, Sergeev, 2004; Sergeev et al., 2012), а также, возможно, *Animikiea* Barghoorn, 1965, известная с палеопротерозоя (Ганфлинт, ок. 2,1 млрд. лет; Schopf, 2000). Для представителей *Oscillatoriopis* и *Palaeolyngbya* были характерны мелководные морские, лагунные или озерные палеоэкологические условия обитания (Sergeev et al., 2012), что в целом совпадает с условиями обитания многих видов современных *Oscillatoria* и *Lyngbya*. И, проводя аналогию с гидрохимическими условиями обитания современных видов, можно заключить, что палеоэкологические обстановки также не были содовыми.

Таким образом, на основании сопоставления морфотипов современных цианобактерий и микрофоссилий различного возраста можно сделать вывод, что уже в палеопротерозое были широко распространены отличные от содовых условия, в которых массово развивались реликтовые цианобактериальные сообщества. А если достоверными окажутся интерпретации в качестве цианобактерий нитчатых микрофоссилий с дисковидными клетками возрастом ок. 3,5 млрд. лет из Апекс Черт (*Primaevifilum conicoterminatum*; Schopf, 1993; Schopf et al., 2002), то, вероятно, эти рассуждения можно будет распространить и на архей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В рамках гипотезы «содового континента» Г.А. Заварзин рассматривал современные алкалофильные сообщества содовых озер как реликты, т. е. аналоги древних автономных сообществ, господствовавших в архее-протерозое. Натронофильное алкалофильное сообщество противопоставлялось кальциефильным нейтрофильным сообществам, и предполагалось «расселение» прокариот с континента в водоемы морского типа через зоны прибрежного мелководья с формированием строматолитов. Анализ морфологического разнообразия цианобактерий, распространенных в содовых озерах, показал, что среди них нет каких-либо морфотипов, встречающихся исключительно в этих условиях. Более того, начиная с палеопротерозоя были уже широко распространены нитчатые микрофоссилии с дисковидными клетками (*Oscillatoriopis*, *Palaeolyngbya*), современными аналогами

которых являются цианобактерии родов *Oscillatoria* и *Lyngbya* (и др.), которые не встречаются в содовых озерах. Таким образом, порядка 2 млрд. лет назад прокариотные сообщества, аналогичные современным, были широко распространены в экологических условиях, отличных от содовых. А это означает, что содовые условия развития микробных сообществ к этому времени уже не были значимы для эволюции биосферы.

Г.А. Заварзин допускал существование на древней Земле водоемов различных типов, и к реликтовым биоценозам относил также сообщества гидротерм углекислотного состава, сообщества гиперсоленых лагун морских водоемов с развитием циано-бактериальных матов, а также некоторые другие (Заварзин, 2007а). Однако к концу жизни он пришел к выводу о распространении микробиоты из «нормальных» условий в экстремальные, а не наоборот. В качестве типичных «нормальных» условий он рассматривал пресные и ультрапресные воды (Заварзин, 2012). В таком контексте сам термин «реликтовые прокариотные сообщества» теряет заложенный в него изначально смысл, поскольку древней Земле мог быть присущ весь спектр условий обитания, подходящий для прокариот. Существует мнение об отсутствии жизни и осадочных пород на Земле ранее 4 млрд. лет. Однако, нельзя исключать распространения эфемерных бассейнов различных типов (в том числе содовых), следы которых не сохраняются в геологической летописи. Если все эти размышления верны, то следует полагать, что биосфера изначально развивалась в мозаичных условиях, и было бы некорректно приписывать «главную роль» одним из них.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма II) и поддержана грантами РФФИ № 15-04-00774, 16-04-00758.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астафьева М.М., Герасименко Л.М., Гентнер А.Р.* и др. 2011. Ископаемые бактерии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах / Науч. ред. Розанов А.Ю., Ушатинская Г.Т. М.: ПИН РАН. 172 с.
- Воронихин Н.Н.* 1929. Материалы к изучению альгологической растительности Кулундинской степи // Изв. Главн. Ботан. Сада СССР. Т. 28. Вып. 1-2. С. 12-40.
- Герасименко Л.М., Дубинин А.В., Заварзин Г.А.* 1996. Алкалофильные цианобактерии содовых озёр Тувы и их экофизиология // Микробиология. Т. 65. № 6. С. 844-849.
- Горленко В.М., Бурюхаев С.П., Матюгина Е.Б.* и др. 2010. Микробные сообщества стратифицированного содового озера Доронинского (Забайкалье) // Микробиология. Т. 79. № 3. С. 410-421.

- Дубинин А.В., Герасименко Л.М., Заварзин Г.А. 1995. Экофизиология и видовое многообразие цианобактерий озера Магади // Микробиология. Т. 64. № 6. С. 845-849.
- Заварзин Г.А. 1993. Эпиконтинентальные содовые водоёмы как предполагаемые реликтовые биотопы формирования наземной биоты // Микробиология. Т. 62. С. 789-800.
- Заварзин Г.А. 2007а. Образование содовых условий как глобальный процесс // Тр. Ин-та микробиологии им. С.Н. Виноградского. Вып. 14. Алкалофильные микробные сообщества / Ред. В.Ф. Гальченко. М.: Наука. С. 8-57.
- Заварзин Г.А. 2007б. Алкалофильные микробные сообщества // Тр. Ин-та микробиологии им. С.Н. Виноградского. Вып. 14. Алкалофильные микробные сообщества / Ред. В.Ф. Гальченко. М.: Наука. С. 58-87.
- Заварзин Г.А. 2012. Омброфилы как первичные обитатели суши // Ранняя колонизация суши (Серия «Гео-биологические системы в прошлом»). М.: ПИН РАН. С. 4-28.
- Миходюк О.С., Герасименко Л.М., Акимов В.Н. и др. 2008. Экофизиология и полиморфизм одноклеточной экстремально натронофильной цианобактерии *Euhalothece* sp. Z-M001 из озера Магади // Микробиология. Т. 77. № 6. С. 805-813.
- Самылина О.С., Сапожников Ф.В., Гайнанова О.Ю. и др. 2015. Альго-бактериальные сообщества содовых озёр Кулундинской степи (Алтайский край, Россия) // Микробиология. Т. 84. № 1. С. 107-119.
- Andreote A.P.D., Vaz M.G.M.V., Genuário D.B. et al. 2014. Nonheterocytous cyanobacteria from Brazilian saline-alkaline lakes // J. Phycol. V. 50. P. 675-684.
- Astafieva M.M. 2013. Prokaryotes in the Early Precambrian // Paleontol. Journ. V. 47. № 9. P. 973-976.
- Ballot A., Dadheech P.K., Haande S., Krienitz L. 2008. Morphological and phylogenetic analysis of *Anabaenopsis abijatae* and *Anabaenopsis elenkinii* (Nostocales, Cyanobacteria) from tropical inland water bodies // Microbial ecology. V. 55. P. 608-618.
- Budanoff C.R. 2005. Ecophysiology of a Mono Lake cyanobacterium // Master of Science thesis. 34 p.
- Butterfield N.J. 2015. Proterozoic photosynthesis – a critical review // Palaeontology. V. 58. Part 6. P. 953-972.
- Dadheech K.P., Ballot A., Casper P. et al. 2010. Phylogenetic relationship and divergence among planktonic strains of *Arthrospira* (Oscillatoriales, Cyanobacteria) of African, Asian and American origin deduced by 16S–23S ITS and phycocyanin operon sequences // Phycologia. V. 49. P. 361-372.
- Dadheech P.K., Casamatta D.A., Casper P., Krienitz L. 2013. *Phormidium etoshii* sp. nov. (Oscillatoriales, Cyanobacteria) described from the Etosha Pan, Namibia, based on morphological, molecular and ecological features // Fottea. V. 13. №2. P. 235-244.

- Dadheech K.P., Glöckner G., Casper P. et al.* 2013. Cyanobacterial diversity in the hot spring, pelagic and benthic habitats of a tropical soda lake // *FEMS Microbiol. ecol.* V. 85. P. 389-401.
- Dadheech K.P., Mahmoud H., Kotut K., Krienitz L.* 2012. Haloleptolyngbya alcalis gen. et sp. nov., a new filamentous cyanobacterium from the soda lake Nakuru, Kenya // *Hydrobiologia.* V. 691. P. 269-283.
- Galat D.L., Verdin J.P., Sims L.L.* 1990. Large-scale patterns of *Nodularia spumigena* blooms in Pyramid Lake, Nevada, determined from Landsat imagery: 1972-1986 // *Hydrobiologia.* V. 197. P. 147-164.
- Garcia-Pichel F., Nübel U., Muyzer G.* 1998. The phylogeny of unicellular, extremely halotolerant cyanobacteria // *Arch. microbiol.* V. 169. P. 469-482.
- Imhoff J.F., Sahl H.G., Soliman G.S.H. Trüper H.G.* 1979. The Wadi Natrun: chemical composition and microbial mass developments in alkaline brines of eutrophic desert lakes // *Geomicrobiol. j.* V. 1. №3. P. 219-234.
- Kempe S., Degens E.T.* 1985. An early soda ocean? // *Chemical geology.* V. 53. P. 95-108.
- Kempe S., Kazmierczak J.* 2011. Soda ocean hypothesis // *Encyclopedia of Geobiology / J. Reitner a. V.Thiel (eds).* Springer. P. 829-833.
- Kempe S., Kazmierczak J., Degens E.T.* 1989. The soda ocean concept and its bearing on biotic and crustal evolution // *Origin, evolution and modern aspects of biomineralization in plants and animals. Proc. 5 intern. Symp. Biomineralization.* P. 29-43.
- Komárek J.* 2013. Cyanoprokaryota. 3. Heterocytous genera // *Süswasserflora von Mitteleuropa/Freshwater flora of Central Europe / Büdel B., Gärtner G., Krienitz L., Schagerl M. (eds).* Springer Spektrum Berlin, Heidelberg. P. 1130.
- Komárek J., Anagnostidis K.* 1998. Cyanoprokaryota 1. Chroococcales // *Süswasserflora von Mitteleuropa 19/1 / Ettl H., Gärtner G., Heynig H., Mollenhauer D. (eds).* Gustav Fischer, Jena-StuttgartLübeck-Ulm. P. 548.
- Komárek J., Anagnostidis K.* 2005. Cyanoprokaryota. 2. Oscillatoriales // *Süswasserflora von Mitteleuropa 19/2 / Büdel B., Krienitz L., Gärtner G., Schagerl M. (eds).* Elsevier/Spektrum, Heidelberg. P. 759.
- Krienitz L., Kotut F.* 2010. Fluctuating algal food populations and the occurrence of lesser flamingos (*Phoeniconaias minor*) in the three Kenyan Rift Valley lakes // *J. phycol.* V. 46. P. 1088-1096.
- Krienitz L., Schagerl M.* 2016. Tiny and Tough: Microphytes of East African Soda Lakes // *Soda Lakes of East Africa / M. Schagerl (ed).* Springer intern. publ. Switzerland. P. 149-177.
- Schopf J.W.* 1993. Microfossils of the Early Archean Apex Chert: new evidence of the antiquity of life // *Science. New ser.* V. 260. № 5108. P. 640-646.
- Schopf J.W.* 2000. Solution to Darwin's dilemma: Discovery of the missing Precambrian record of life // *PNAS.* V. 97. № 13. P. 67947-6953.

- Schopf J.W., Kudryavtsev A.B., Agresti D.G. et al.* 2002. Laser–Raman imagery of Earth’s earliest fossils // *Nature*. V. 416. P. 73-76.
- Sergeev V.N., Sharma M., Shukla Y.* 2012. Proterozoic fossil cyanobacteria // *The palaeobotanist*. V. 61. P. 189-358.
- Sharma M., Sergeev V.N.* 2004. Genesis of carbonate precipitate patterns and associated microfossils in Mesoproterozoic formations of India and Russia – a comparative study // *Precambrian Research*. V. 134. P. 317-347.
- Shirokova L.S., Mavromatis V., Bundeleva I.A. et al.* 2013. Using Mg Isotopes to Trace Cyanobacterially Mediated Magnesium Carbonate Precipitation in Alkaline Lakes // *Aquat geochem*. V. 19. P. 1-24.
- Sili C., Torzillo G., Vonshak A.* 2012. *Arthrospira* (Spirulina) // *Ecology of Cyanobacteria II: Their Diversity in Space and Time* / B.A. Whitton (ed.). Springer Science+Business Media B.V. P. 677-705.
- Sorokin D.Y., Berben T., Melton E.D. et al.* 2014. Microbial diversity and biogeochemical cycling in soda lakes // *Extremophiles*. V. 18. Spec. iss. P. 791-809.
- Sorokin D.Y., Abbas B., Geleijnse M. et al.* 2015. Methanogenesis at extremely haloalkaline conditions in the soda lakes of Kulunda Steppe (Altai, Russia) // *FEMS Microbiol. ecol.* V. 91. № 4. P. 1-12.
- de Souza Santos K.R., Sant’anna C.L.* 2010. Cyanobacteria from different types of lakes (“salina”, “salitrada” and “baía”) representative of the Pantanal da Nhecolândia, MS, Brazil // *Revista Brasil. bot.* V. 33. № 1. P. 61-83.
- Stüeken E.E., Buick R., Schauer A.J.* 2015. Nitrogen isotope evidence for alkaline lakes on late Archean continents // *Earth and planetary sci. lett.* V. 411. P. 1-10.
- Vaz M.G.M.V., Genuário D.B., Andreote A.P.D. et al.* 2015. *Pantalinema* gen. nov. and *Alkalinema* gen. nov.: novel pseudanabaenacean genera (Cyanobacteria) isolated from saline-alkaline lakes // *IJSEM*. V. 65. P. 298-308.
- Westall F.* 1999. Fossil bacteria // *Enigmatic microorganisms and life in extreme environments* / Ed. by Seckbach J. Springer Netherlands. P. 73-88.
- Westall F.* 2016. Microbial palaeontology and the origin of life: a personal approach // *Boll. soc. paleontol. It.* V. 55. № 2. P. 85-103.
- Westall F., Walsh M.M.* 2000. The Diversity of Fossil Microorganisms in Archaean-Age Rocks // *Journey to Diverse Microbial Worlds* / Ed. by Seckbach J. Springer Netherlands. P. 15-27.

HALOALKALOPHILIC CYANOBACTERIA AND THEIR USE AS INDICATORS OF SODA CONDITIONS IN THE PAST

O.S. Samylina

Modern soda lakes as relict habitat, analogues of which could have been widespread in the Precambrian, is considered from the standpoint of two hypotheses, the “soda ocean” and the “soda continent”. The diversity of haloalkalophilic cyanobacteria typical of soda lakes was studied in order to identify morphological forms that could serve as indicators of similar conditions in the Precambrian.

Таблица I

Морфологическое разнообразие цианобактерий из содовых озер
(масштаб линейки 5 мкм)

Фиг. 1. *Cyanobacterium* sp. (оз. Танатар III, Кулундинская степь, Россия).

Фиг. 2. *Geitlerinema* sp. (оз. Горчина 3, Кулундинская степь, Россия).

Фиг. 3. *Pseudanabaena lonchoides* (Эрчек, Турция).

Фиг. 4. *Nodosilinea* sp. (Петуховское содовое озеро, Кулундинская степь, Россия).

Фиг. 5. *Nodularia harveyana* (оз. Эяси, Танзания).

Фиг. 6. *Euhalothese* sp. (оз. Горчина 1, Кулундинская степь, Россия).

Фиг. 7. '*Euhalothese natronophila*' (оз. Магади, Кения).

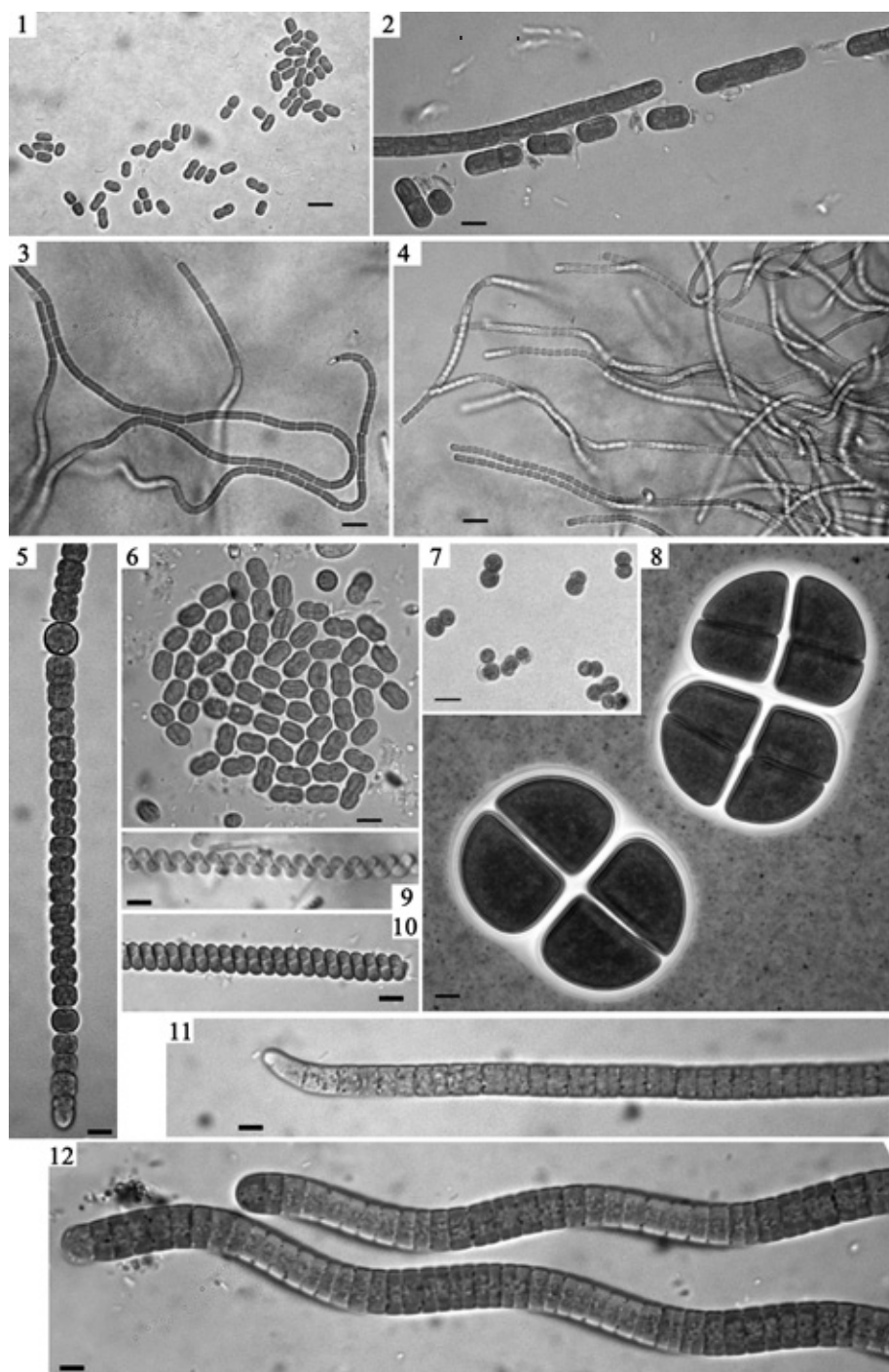
Фиг. 8. *Chroococcus turgidus* (оз. Танатар III, Кулундинская степь, Россия).

Фиг. 9. *Spirulina major* (оз. Танатар I, Кулундинская степь, Россия).

Фиг. 10. *Spirulina subsalsa* (оз. Эяси, Танзания).

Фиг. 11. *Phormidium etoshii* (оз. Танатар II, Кулундинская степь, Россия).

Фиг. 12. *Arthrospira maxima* (оз. Танатар I, Кулундинская степь, Россия).



УДК 579.2

ПРОТЕОЛИТИЧЕСКИЙ ПУТЬ В АЛКАЛОФИЛЬНОМ МИКРОБНОМ СООБЩЕСТВЕ СОДОВЫХ ОЗЕР

Ю.В. Болтянская, В.В. Кевбрин

Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского,

Федеральный исследовательский центр

«Фундаментальные основы биотехнологии» РАН, г. Москва

Содовые озера существовали на ранних этапах формирования биосферы на Земле. Это позволяет считать их современные аналоги реликтовыми местообитаниями. Микробные сообщества содовых озер представляют собой автономную трофическую систему с продукционным звеном, представленным в первую очередь цианобактериями, и с деструкторами, обеспечивающими замкнутость биогеохимических циклов. Данная работа продолжает серию многолетних исследований микробного разнообразия эпиконтинентальных содовых озер и касается проблемы деградации биополимеров, важнейшими из которых являются белки. Обоснована необходимость поиска алкалофильных микроорганизмов, ответственных за разложение белка в анаэробных условиях, представлены результаты этого поиска. Подробно изучена физиология новых протеолитических бактерий. Алкалофильный анаэроб *Proteinivorax hydrogenoformans* оказался классическим диссипотрофом, использующим для роста только низкомолекулярные соединения, тогда как родственный ему *Proteinivorax tanatarense* не только рос на белках, но и оказывал литическое действие на других членов микробного сообщества, в первую очередь – на цианобактерии разных систематических групп. По-видимому, *P. tanatarense* является их обычным спутником-сапротрофом, регулирующим численность первичных продуцентов в ночных условиях, когда процесс фотосинтеза подавлен и выделения кислорода не происходит. На примере *Halomonas campisalis*, типичного представителя алкалофильного микробного сообщества, продемонстрировано действие протеаз *P. tanatarense* на хемотрофные микроорганизмы с грамотрицательной клеточной стенкой. Рост был возможен как на интактной биомассе галомонады, так и при подсеве протеолитика к ее растущей культуре, однако в последнем случае действие *P. tanatarense* было ограничено, по-видимому, мертвыми или ослабленными клетками тест-объекта. Продемонстрирована узкая направленность литического действия *P. tanatarense* на грамотрицательные микроорганизмы и отсутствие его влияния на грамположительные.

Ключевые слова: содовые озера, алкалофильное микробное сообщество, цианобактерии, протеолитические бактерии.

Микробным сообществом принято называть кооперативную систему, в которой разные виды микроорганизмов выполняют специфические функции в каскаде реакций, приводящих к полному разложению веществ, поставляемых продуцентами. Фототрофные сообщества, продукционная часть которых включает в себя цианобактерии, широко распространены в природе и встречаются практически везде, где есть свет и вода. Они привлекают внимание исследователей по причинам как фундаментального, так и прикладного характера. Интерес к изучению сообществ с участием фототрофных микроорганизмов вызван тем, что они являются первичным звеном в трофической системе прокариот, то есть отвечают за превращение углекислоты в органическое вещество, поставляют субстраты остальным членам сообщества и обеспечивают независимость (автономность) системы от поступления аллохтонной органики. Автономность сообщества предопределяет его устойчивое существование на протяжении геологической летописи. Предполагается, что именно автономные микробные сообщества осуществляли основной круговорот биогенных элементов и формировали атмосферу Земли в докембрийский период, когда биосфера была исключительно прокариотной (Заварзин, 1993, 2009). В современных условиях подобные условно «чистые» прокариотные сообщества сохранились в экстремальных местообитаниях, где в силу разных причин развитие эукариот ограничено. К таким местообитаниям относятся, в том числе, гиперсоленые и содовые озера, в которых низкие концентрации ионов магния и кальция препятствуют развитию эукариот с карбонатным скелетом.

Современные содовые озера широко распространены географически и, как правило, приурочены к засушливому климату. Они представляют собой крайний случай углекислотного выветривания, который приурочен к областям внутриконтинентального накопления эвапоритов в бессточных бассейнах (Заварзин, 2007). Подобная экосистема характеризуется сочетанием экстремальных факторов, оказывающих влияние на формирование биоты: в первую очередь, это высокие концентрации солей (вплоть до насыщающих) и щелочность. Осаждение соды в экваториальных озерах, таких, как озера Восточно-Африканского Рифта, происходит за счет высоких температур, тогда как в озерах криоаридной зоны это связано как с испарением, так и с вымораживанием. Благодаря большому количеству растворимого карбоната, высокой освещенности и наличию биогенных элементов продуктивность содовых озер, обусловленная развитием первичных продуцентов-фототрофов, достигает 10 г углерода/м²·сут (Melack, Kilham, 1974; Grant et al., 1990).

Необходимым условием понимания трофической взаимосвязи групп организмов в составе микробного сообщества является его изучение как единой целостной системы. Впервые комплексное микробиологическое исследование содовых озер было проведено Б.Л. Исаченко в 1930-х годах (см.

Исаченко, 1951). На примере содовых озер Кулундинской степи с разным уровнем минерализации им было продемонстрировано высокое содержание органических веществ и богатство бактериального населения.

Сложность состава и многообразия путей метабиотических взаимодействий в алкалофильном микробном сообществе были ярко продемонстрированы в ранних тематических работах лаборатории реликтовых микробных сообществ Института микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН (Zhilina, Zavarzin, 1994; Дубинин и др., 1995; Герасименко и др., 1996; Заварзин и др., 1996). Дальнейшие многолетние исследования биоразнообразия содовых озер позволили выявить представителей основных групп галоалкалофильных анаэробов, осуществляющих превращения соединений углерода, азота и серы (Заварзин и др., 1999; Жилина, 2007; Sorokin et al., 2015) и доказать, что, несмотря на экстремальность условий, содовые озера представляют собой полноценную замкнутую автономную экосистему. Однако следует отметить, что основная часть выделенных штаммов оказалась диссипотрофами, растущими на продуктах гидролиза биополимеров, тогда как сведения о гидролитиках, поставляющих субстраты для них, были ограничены сахаролитическими микроорганизмами (Жилина и др., 2005; Sorokin et al., 2012). Из функциональной схемы алкалофильного сообщества, представленной на рис. 1, следует, что в сообществе должны присутствовать и другие гидролитические микроорганизмы, которые способны к утилизации белков, нуклеиновых кислот и липидов. Известно, что белки составляют основную часть биополимеров клетки, таким образом, выявление протеолитиков, то есть бактерий, способных к разложению белков (в том числе белков других бактерий, и в первую очередь – первичных продуцентов) стало важной задачей, решение которой позволило бы обнаружить одно из недостающих звеньев трофической системы алкалофильного микробного сообщества. Решению этой задачи и была посвящена наша работа.

Приступив к ней, мы столкнулись с частыми упоминаниями протеолитических бактерий в литературе, однако в большинстве случаев авторы применяли термин «протеолитик» по отношению к организмам, использующим не белки, а исключительно продукты их мягкого гидролиза – короткоцепочечные пептиды. Лишь немногие из них оказались к тому же облигатными алкалофилами, не растущими при pH 7 и ниже, причем анаэробы среди них отсутствовали. Следует отметить, что высокая продуктивность содовых озер является причиной их эвтрофикации, ведущей к созданию анаэробных условий в связи со снижением доступности кислорода и ограничением его транспорта. В таких условиях на первый план в процессах деградации вещества выходят именно анаэробные организмы. Первые высокоспециализированные истинно протеолитические галоалкалофильные микроорганизмы, способные к анаэробной утилизации белков, были вы-

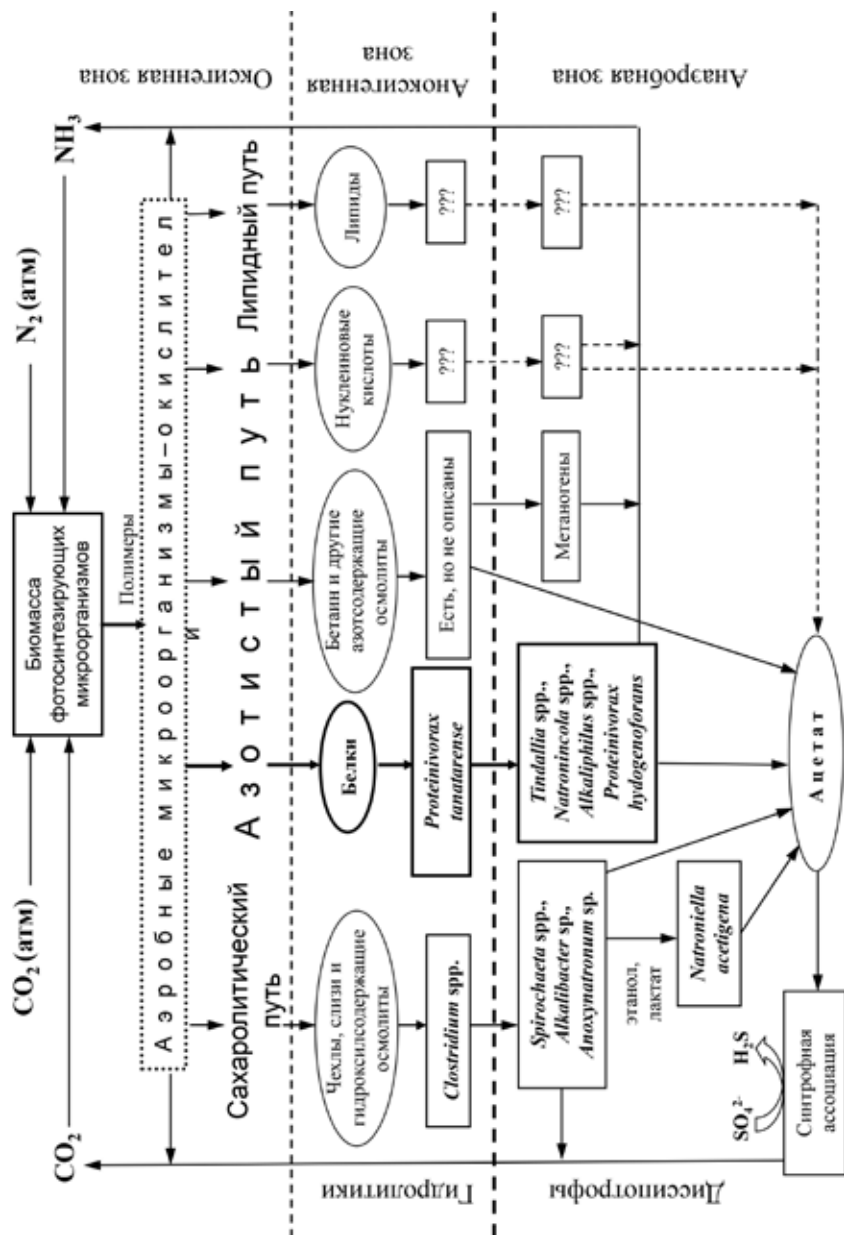


Рис. 1. Упрощенная схема деградации вещества в алкалофильном микробном сообществе (не показаны представители циклов серы и азота, а также бактерии аэробного газотрофного филлягра). В прямоугольниках приведены представители трофических групп, в овалах – характерные метаболиты. Путь разложения белков показан жирными стрелками.

делены нами из смешанной пробы илов содовых озер Танатар V и Танатар VI (Алтайский край), представлявшей собой разлагающуюся биомассу водоросли *Vaucheria* sp. с ассоциированными цианобактериями. Накопительная культура протеолитических бактерий была получена при высеве образца на анаэробную среду с гаприном (лиофильно высушенной биомассой метилотрофной бактерии *Methylococcus capsulatus* – коммерческим источником белка). В результате дальнейшей очистки были выделены два штамма – Z-910^T и Z-810, составившие новый род и вид с названием *Proteinivorax tanatarense* и объединенные в новое семейство *Proteinivoraceae* в составе порядка *Clostridiales* совместно с описанными ранее представителями рода *Anaerobranca* (Kevbrin et al., 2013).

Культуры оказались высоко специализированы в отношении используемых субстратов и росли только на белках (альбумин, казеин, желатин) и продуктах гидролиза белков (триптон, пептон, сойтон и т. п.), но не на индивидуальных аминокислотах. Разложение белков в ходе роста подтверждалось как появлением характерных продуктов обмена, так и наличием гидролитической активности, измеренной с азоказеином по методике, модифицированной нами для условий высокой карбонатной щелочности. Основными продуктами разложения белков и белковоподобных субстратов являлись формиат, ацетат, водород и аммоний, кроме того в небольших концентрациях образовывались н-бутират, изобутират, 2-метилбутират, изовалерат и сукцинат. В присутствии небольшого количества триптона культуры также оказались способны к росту на ограниченном количестве небелковых косубстратов – нуклеозидах, пирувате, целлобиозе и глицерине. В отсутствие триптона эти вещества рост не поддерживали, что указывает на главенствующую роль протеолитического пути в метаболизме *P. tanatarense*.

Позднее нами был выделен и охарактеризован еще один представитель рода *Proteinivorax*, образовавший новый вид с названием *P. hydrogenoforans*. Он отличался от *P. tanatarense* несколько иным спектром используемых косубстратов, соотношением продуктов обмена и зависимостью от витамина B₁₂. Характерным свойством нового вида оказалась высокая концентрация образуемого водорода – до 43% (об./об.), что в пересчете на литр среды соответствовало 8.2 мМ (против 0.6 мМ у *P. tanatarense*), однако важнейшей особенностью нового организма было отсутствие роста на белках и протеолитической активности. Таким образом, он пополнил группу алкалофильных диссипотрофов наряду с представителями родов *Tindallia*, *Natronincola* и *Alkaliphilus* (рис. 1).

Способность *P. tanatarense* разлагать белки позволила выдвинуть предположение о его гидролитической роли в алкалофильном микробном сообществе. Для подтверждения этой гипотезы необходимо было в лабораторных условиях смоделировать взаимодействие *P. tanatarense* с другими

представителями сообщества, и в первую очередь – с цианобактериями, характерными для микробных сообществ Танатар.

Озера Танатары, расположенные в Кулундинской степи (Михайловский район Алтайского края) представляют собой яркий пример содовых водоемов со стабильно щелочным значением pH, приуроченных к криоаридному климату. Это группа мелководных озер, либо соединенных узкими протоками, либо разъединенных полностью, но, несомненно, связанных генетически в единое целое. Их контуры неопределенны и в значительной степени подвержены воздействию грунтовых вод, дно покрыто карбонатными илами с высокой фильтрационной способностью, а непосредственно под ними залегает содовый пласт с незначительными примесями других солей (Макаров, 1935). Воды характеризуются высокой минерализацией за счет карбоната, бикарбоната и хлорида натрия. Общая концентрация этих солей может варьировать в широких пределах (Самылина и др., 2015). Танатары являются примером современного осаждения соды и представляют собой интереснейший объект для изучения как с точки зрения геологии, гидрохимии и физической химии, так и со стороны микробного разнообразия.

Известно, что из-за суровых климатических условий преобладающими формами цианобактерий в Танатарах являются нитчатые (Самылина и др., 2010). В связи с этим первоочередной целью работы стало изучение трофических отношений протеолитической анаэробной бактерии *P. tanatarense* с представителями именно этого морфотипа.

В качестве основного объекта исследования была выбрана нитчатая безгетероцистная цианобактерия *Geitlerinema* sp. Z-T0801, доминирующая в содовых озерах Кулундинской степи и выделенная отсюда ранее в альгологически (но не бактериологически) чистую культуру (Самылина и др., 2015). Цианобактерия развивается в широком интервале концентраций солей и встречается в сезоны как распреснений, так и засолений. Дополнительным аргументом в пользу такого выбора являлось то, что даже после многомесячного лабораторного культивирования *Geitlerinema* среди ее бактериальных спутников обнаруживались штаммы *Proteinivorax*.

Свежевыращенную, отмытую от спутников и сгущенную биомассу *Geitlerinema* вносили в токе азота в стерильную анаэробную среду для протеолитика, содержащую только минеральные компоненты, засеивали *P. tanatarense* и инкубировали в термостате в темноте. Так мы имитировали ночные условия и блокировали образование цианобактерией кислорода, губительного для протеолитика-анаэроба.

За темновым лизисом биомассы цианобактерии следили микроскопически (рис. 2), а также по убыли суммарного клеточного белка. При этом содержание других биополимеров – полисахаридов и нуклеиновых кислот в культуральной жидкости было приблизительно постоянным на протяжении всего периода роста в связи с отсутствием у *P. tanatarense* глюко-

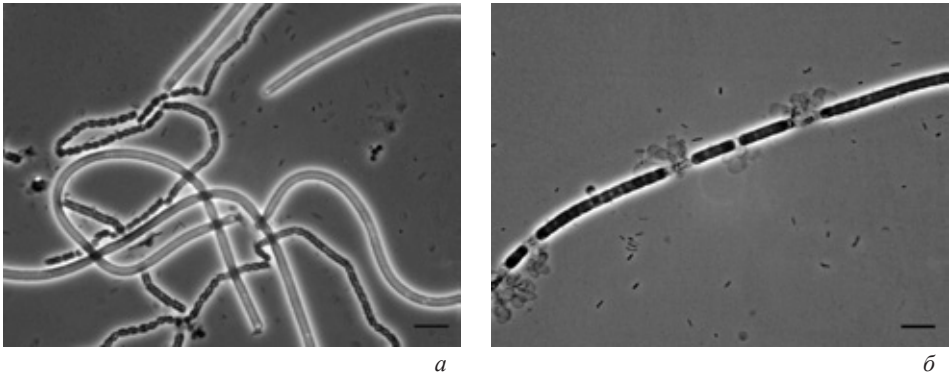


Рис. 2. Рост *P. tanatarense* на биомассе цианобактерии *Geitlerinema* sp. Z-T0801. Масштабный отрезок соответствует 10 мкм: *а* – вид живых и деградировавших клеток цианобактерии; *б* – зоны лизиса в нити цианобактерии.

зидазной и нуклеазной активности. Рост протеолитика сопровождался накоплением характерных продуктов обмена – ацетата и других летучих жирных кислот, аммония, водорода. В незасеянном контрольном флаконе накопления продуктов не происходило. Сходные результаты были получены в опытах по деструкции еще нескольких нитчатых цианобактерий, имеющихся в коллекции лаборатории – *Microcoleus chthonoplastes* и *Phormidium retzii*.

Следует отметить, что многократная отмывка биомассы цианобактерий от спутников и постановка контролей являются обязательными при проведении опытов такого рода, поскольку существующие методы стерилизации приводят к разрушению интактных белков биомассы, а, следовательно, к ложным выводам.

Универсальность литического воздействия была дополнительно подтверждена в аналогичном опыте с цианобактерией другого морфотипа и таксономического положения – одноклеточной *Cyanobacterium* sp. ТЗ 1117, выделенной из той же системы мелководных содовых озер (озеро Танатар III). Этот организм является характерным компонентом фототрофных сообществ содовых озер Кулудинской степи в годы относительного распреснения, но не даёт массовых цветений.

Таким образом, *P. tanatarense* действительно способен расти на интактной биомассе цианобактерий с использованием белковой части клеток. Следует отметить, что протеазы достигают клеточной оболочки цианобактерий даже несмотря на имеющийся у них дополнительный защитный барьер в виде полисахаридного чехла, химический состав которого варьируется у представителей разных видов.

Поскольку все цианобактерии, независимо от морфологии и таксономического положения, имеют клеточную оболочку грамтрицательного типа, литическое действие протеаз *P. tanatarense* в отношении цианобактерий алкалофильного микробного сообщества можно считать доказанным.

Чтобы убедиться в универсальности воздействия на клетки грамтрицательного типа, важно было изучить взаимодействие протеолитика не только с фототрофами, но и с хемотрофными микроорганизмами, характерными для данной экосистемы. При поиске таких тест-объектов мы руководствовались рядом критериев, важнейшим из которых являлось отсутствие у них спонтанного лизиса, подтвержденное не только микроскопически, но и количественно – по отсутствию в среде растворенных белков и аминокислот. Очевидно, что в случае, если продукты автолиза присутствуют в среде в значимых концентрациях, они будут использованы протеолитиком в первую очередь, как более доступные для сбраживания. Дополнительными критериями выбора служили отличная от протеолитика морфология, позволяющая вести визуальное наблюдение, и возможность культивирования тест-объекта на небелковых субстратах и веществах, не являющихся продуктами обмена *P. tanatarense*. Из всех галоалкалофилов, имеющихся в коллекции лаборатории реликтовых микробных сообществ (около 30 видов), совокупности этих критериев соответствовали только два: грамтрицательный денитрификатор *Halomonas campisalis* штамм Z-7398-2 и грамположительный аммонификатор *Tindallia magadiensis* штамм Z-608.

Представители рода *Halomonas* изначально были описаны как типичный компонент морских экосистем, однако к настоящему времени не подвергаются сомнению ни их высокая численность, ни значимая роль в составе алкалофильных микробных сообществ содовых озер (Duckworth et al., 1996; Shapovalova et al., 2008; Grant, Jones, 2016). Галоалкалофильный денитрификатор *Halomonas campisalis* Z-7398-2 был выделен ранее из содового озера Магади (Болтянская и др., 2004). Другие представители этого рода часто обнаруживались нами в образцах илов танатарских озер (неопубликованные данные).

Свежевыращенную и сгущенную биомассу *H. campisalis* вносили в бес-субстратную минеральную среду для протеолитика. Таким образом для тест-объекта была смоделирована ситуация переживания неблагоприятных условий, когда в окружающей среде отсутствуют необходимые субстраты. Полученную суспензию засеивали культурой *P. tanatarense*. Через сутки наблюдали увеличение численности протеолитика и накопление продуктов брожения белков. Разрушение клеток *H. campisalis* сопровождалось выходом нуклеиновых кислот, потребления которых, как и в случае цианобактерий, не происходило. Концентрации продуктов микробного протеолиза оказались выше, чем при росте *P. tanatarense* на биомассе циа-

нобактерий, что, вероятно, связано с большей доступностью белков галомонады для сбраживания.

Halomonas campisalis оказался единственным организмом из нашей коллекции галоалкалофилов, который не только удовлетворял указанным выше критериям, но и имел сходные с *P. tanatarense* экофизиологические характеристики – отношение к солености и pH, возможность роста в анаэробных условиях. Соблюдение совокупности этих условий позволило нам смоделировать реальное сосуществование бинарной ассоциации живых микроорганизмов в природном сообществе, что было невозможно в случае цианобактерий из-за выделения ими кислорода. В ходе этого эксперимента *P. tanatarense* подсевали к анаэробной культуре *H. campisalis*, находящейся в поздней фазе логарифмического роста.

Также как в экспериментах по разложению биомассы, в живой бинарной культуре происходило увеличение численности протеолитика и накопление продуктов протеолиза. В процессе инкубации снижалась оптическая плотность суспензии, однако численность *P. tanatarense* и концентрации продуктов были существенно ниже, чем в опытах со сгущенной биомассой. Заметного уменьшения численности *H. campisalis* не происходило, что позволило сделать вывод о наличии у живых клеток *H. campisalis* защитных механизмов, препятствующих действию протеаз, а также об отсутствии у *P. tanatarense* мурамидаз, разрушающих пептидогликан клеточной стенки (при наличии последних наблюдалось бы резкое просветление культуральной жидкости). Мы предполагаем, что объектами действия протеаз в этой бинарной ассоциации являлись нежизнеспособные или поврежденные клетки галомонады, однако подтвердить эту гипотезу экспериментально оказалось невозможно из-за неприменимости существующих методов дифференциации живых и мертвых клеток в условиях высокой щелочности.

Взаимодействие *P. tanatarense* с грамположительными микроорганизмами было изучено на примере бактерии рода *Tindallia*. Представители этого рода в разные годы были выделены и описаны как компоненты микробных сообществ нескольких содовых озер, значительно удаленных друг от друга географически (Kevbrin et al., 1998; Pikuta et al., 2003; Alazard et al., 2007). **Все они являются классическими диссипотрофами и характеризуются ростом на пептоне и индивидуальных аминокислотах, в частности – на аминокислотах орнитинового цикла, среди которых аргинин, происхождение которого связано с цианофицином – запасным веществом цианобактерий.** Штаммы, относящиеся к роду *Tindallia*, были обнаружены в высевах илов танатарских озер. Тест-объектом в опыте по изучению действия протеаз *P. tanatarense* на грамположительный микроорганизм стал штамм *T. magadiensis* Z-608, выделенный из той же накопительной культуры, что и штаммы *Proteinivorax* (Kevbrin et al., 2013). При инкубировании *P.*

tanatarense на минеральной среде с биомассой *Tindallia* в качестве субстрата не было обнаружено ни деградации клеток тест-объекта, ни накопления продуктов протеолиза. Этот результат согласуется с устойчивым сосуществованием двух организмов как в лабораторной накопительной культуре, так и, по-видимому, в сообществе.

Проведенные эксперименты продемонстрировали, что протеолитический микроорганизм *P. tanatarense* не является универсальным литическим агентом по отношению к членам алкалофильного микробного сообщества. Он утилизирует белковую компоненту микроорганизмов с грамотрицательным типом клеточной стенки, причем по экологической классификации относится скорее к сапротрофам, чем к биотрофам. Разрушение *P. tanatarense* исключительно грамотрицательных микроорганизмов хорошо вписывается в концепцию автономности алкалофильных микробных сообществ древности и, по всей видимости, является неслучайным, поскольку большинство фототрофных продуцентов, за исключением представителей семейства *Heliobacteriaceae*, относятся к грамотрицательным организмам и являются древнейшими на Земле. Таким образом, выраженная узкая специализация протеолитического агента могла быть реализована в цианобактериальных сообществах прошлого.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Болтянская Ю.В., Антипов А.Н., Колганова Т.В. и др. 2004. Облигатно алкалофильный денитрификатор *Halomonas campisalis* из озера Магади, способный к восстановлению закиси азота и лишенный молибденового кофактора в составе нитратредуктазы // Микробиология. Т. 73. № 3. С. 326-334.
- Герасименко Л.М., Дубинин А.В., Заварзин Г.А. 1996. Алкалофильные цианобактерии содовых озер Тувы и их экофизиология // Микробиология. Т. 65. № 6. С. 844-849.
- Дубинин А.В., Герасименко Л.М., Заварзин Г.А. 1995. Экофизиология и видовое многообразие цианобактерий озера Магади // Микробиология. Т. 64. № 6. С. 845-849.
- Жилина Т.Н. 2007. Хемотрофные анаэробы микробных сообществ содовых озер // Алкалофильные микробные сообщества: Тр. ин-та микробиологии им. С.Н. Виноградского / отв. ред. В.Ф. Гальченко. М.: Наука. Т. 14. С. 158-224.
- Жилина Т.Н., Кевбрин В.В., Турова Т.П. и др. 2005. *Clostridium alkalicellum* sp. nov. облигатно алкалофильный целлюлозолитик из содового озера Прибайкалья // Микробиология. Т. 74. № 5. С. 642-653.
- Заварзин Г.А. 1993. Эпиконтинентальные содовые водоемы как предполагаемые реликтовые биотопы формирования наземной биоты // Микробиология. Т. 62. С. 789-800.

- Заварзин Г.А. 2009. Первые экосистемы на Земле // Проблемы происхождения жизни / Отв. ред. А.Ю. Розанов, А.В. Лопатин, С.Н. Снытников. М.: ПИН РАН. С. 230-244.
- Исаченко Б.Л. 1951. Хлористые, сульфатные и содовые озера Кулундинской степи и биогенные процессы в них // Б.Л. Исаченко. Избранные труды. М.-Л. Изд-во АН СССР. С. 143-162.
- Заварзин Г.А., Жилина Т.Н., Кевбрин В.В. 1999. Алкалофильное микробное сообщество и его функциональное разнообразие // Микробиология. Т. 68. № 5. С. 579-599.
- Заварзин Г.А., Жилина Т.Н., Пикута Е.В. 1996. Вторичные анаэробы в галоалкалофильных сообществах озер Тувы // Микробиология. Т. 65. №. 4. С. 546-553.
- Макаров С.З. 1935. Материалы к физико-химическому изучению соляных озер Кулундинской степи. Кулундинская экспедиция Академии наук СССР 1931–1932 гг. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1935—236 с.
- Самылина О.С., Герасименко Л.М., Шадрин Н.В. 2010. Сравнительная характеристика фототрофных сообществ в минеральных озерах Крыма (Украина) и Алтайского края (Россия) // Альгология. Т. 20. № 2. С. 192-209.
- Самылина О.С., Сапожников Ф.В., Гайнанова О.Ю. и др. 2015. Альго-бактериальные сообщества содовых озёр Кулундинской степи (Алтайский край, Россия) // Микробиология. Т. 84. № 1. С. 107-119.
- Alazard D., Badillo C., Fardeau M.L. et al. 2007. *Tindallia texcoconensis* sp. nov., a new haloalkaliphilic bacterium isolated from lake Texcoco, Mexico // *Extremophiles*. V. 11. P. 33-39.
- Duckworth A.W., Grant W.D., Jones B.E., van Steenberg R. 1996. Phylogenetic diversity of soda lake alkaliphiles // *FEMS Microbiol. ecol.* V. 19. P. 181-191.
- Kevbrin V., Boltynskaya Y., Zhilina T. et al. 2013. *Proteinivorax tanatarense* gen. nov., sp. nov., an anaerobic, haloalkaliphilic, proteolytic bacterium isolated from a decaying algal bloom, and proposal of *Proteinivoraceae* fam. nov. // *Extremophiles*. V. 17. P. 747-756.
- Kevbrin V.V., Zhilina T.N., Rainey F.A., Zavarzin G.A. 1998. *Tindallia magadii* gen. nov., sp. nov.: an alkaliphilic anaerobic ammonifier from soda lake deposits // *Curr. microbiol.* V. 37. P. 94-100.
- Shapovalova A.A., Khijniak T.V., Tourova T.P. et al. 2008. Heterotrophic denitrification at extremely high salt and pH by haloalkaliphilic Gammaproteobacteria from hypersaline soda lakes // *Extremophiles*. V. 12. P. 619-625.
- Sorokin D.Y., Banciu H.L., Muyzer G. 2015. Functional microbiology of soda lakes // *Curr. Opin. in Microbiol.* V. 25. P. 88-96.
- Sorokin D.Y., Tourova T.P., Panteleeva A.N. et al. 2012. Anaerobic utilization of pectinous substrates at extremely haloalkaline conditions by *Natranaerovirga pectinivora* gen. nov., sp. nov., and *Natranaerovirga hydrolytica* sp. nov., isolated from hypersaline soda lakes // *Extremophiles*. V. 16. P. 307-315.

- Grant W.D., Jones B.E.* 2016. Bacteria, archaea and viruses of soda lakes // In: Soda lakes of East Africa / Ed. M. Schagerl Springer. 408 p.
- Grant W.D., Mwatha W.E., Jones B.E.* 1990. Alkaliphiles: ecology, diversity and applications // FEMS Microbiol. rev. V. 75. P. 255-270.
- Melack J.M., Kilham P.* 1974. Photosynthetic rates of phytoplankton in East African alkaline, saline lakes / Limnol. oceanogr. V. 19. P.743-755.
- Pikuta E.V., Hoover R.B., Bey A.K.* et al. 2003. *Tindallia californiensis* sp. nov. a new anaerobic, haloalkaliphilic, spore-forming acetogen isolated from Mono lake in California // Extremophiles. V. 7. P. 327-334.
- Zhilina T.N., Zavarzin G.A.* 1994. Alkaliphilic anaerobic community at pH 10 // Curr. microbiol. V. 29. P. 109-112.

PROTEOLYTIC ACTIVITY IN THE ALKALOPHILIC MICROBIAL COMMUNITY OF SODA LAKES

Yu.V. Boltyanskaya, V.V. Kevbrin

Soda lakes have existed since the early stages of the evolution of the biosphere on Earth. This suggests that their modern counterparts are relict habitats. Microbial communities of soda lakes are autonomous trophic systems with producers primarily represented by cyanobacteria, and destructors, providing isolation of the biogeochemical cycles. The current paper continues a series of long-term studies of the microbial diversity in the epicontinental soda lakes and considers the problem of degradation of biopolymers, the most important of which are proteins. The need to identify the alkalophilic microorganisms responsible for the decomposition of protein in anaerobic conditions is outlined. The results of this search are discussed. The physiology of new proteolytic bacteria is studied in detail. The alkaliphilic anaerobic species *Proteinivorax hydrogeniformans* is found to be a classical dissimilatory organism that uses only low molecular weight compounds for growth. The closely related species, *P. tanatarense*, not only developed on proteins, but also had a lytic effect on other members of the microbial community, first of all, on cyanobacteria from different taxonomic groups. Apparently, *P. tanatarense* is a common satellitic saprotrophic species that regulates the number of primary producers during the night when photosynthesis is suppressed and oxygen is not emitted. The effect of the protease of *P. tanatarense* on chemotrophic bacteria with a Gram-negative cell wall is demonstrated on *Halomonas campisalis*, a typical representative of the alkalophilic microbial community. The strict lytic action of *P. tanatarense* on the Gram-negative microorganisms and the absence of this effect on Gram-positive ones is demonstrated.

Микробные сообщества в эволюции биосферы.

Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2017. С. 50–66.

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

УДК 551.71/72:561.23

МИКРОБИАЛЬНАЯ КОЛОНИЗАЦИЯ ВУЛКАНОГЕННЫХ ПОРОД

М.М. Астафьева

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

astafieva@paleo.ru

На примере трапповых формаций Сибири (Р-Т), в которых обнаружены разнообразные фоссилизированные бактерии (прокариоты) и даже, возможно, эвкариоты, показано, что условия для развития жизни и колонизации остывающих лавовых потоков и вулканогенных пород в столь раннее время были благоприятными.

Ключевые слова: ранний докембрий, протерозой, трапповые формации, бактерии, микроорганизмы, прокариоты, эвкариоты

Магматические породы это продукты кристаллизации магмы, застывшей в различных условиях. В зависимости от кристаллизации расплава в глубине Земли или на ее поверхности выделяют глубинные и излившиеся магматические породы. Все магматические породы – высокотемпературные образования и кристаллизуются по мере падения температуры. Некоторые глубинные породы застывали постепенно в больших массах, на значительной глубине – они называются плутоническими или абиссальными.

Другие магматические породы образовались на умеренных глубинах, при меньших массах, застывали быстрее – это гипабиссальные породы. Остальные магматические породы кристаллизовались очень быстро в приповерхностных условиях – субвулканические породы, некоторые затвердели на поверхности Земли как продукты лав – это вулканические породы (Петрографический кодекс, 2008; Краснощекова, 2012). Изучению последних и посвящена данная статья.

Вулканические, или вулканогенные, породы довольно широко распространены на поверхности современной Земли (как на суше, так и в океанах). Их пространственное распространение целиком определяется расположе-

нием вулканов (Арабаджи, 1988). На вулканических аэральных отложениях среднего и основного состава формируются своеобразные вулканические почвы с мощным черным гумусовым горизонтом (Толковый словарь..., 1975). Они образуются в тех районах, куда время от времени падает вулканический пепел, образующийся при извержениях вулканов (Камчатка, Курилы, Япония, Индонезия, Исландия, некоторые районы Кордильер, Анд, многие острова Тихого океана). Подобные почвы – самые плодородные почвы мира; они обладают еще лучшими свойствами, чем черноземы. Особенности вулканогенных почв определяются в конечном итоге соотношением интенсивности процессов почвообразования и накопления пирокластического материала или, иными словами, степенью освоенности процессами почвообразования вулканогенной почвообразующей породы.

Освоение и преобразование вулканогенных пород микроорганизмами интересует не только почвоведов, но и микробиологов и даже геологов. Сейчас широко обсуждается развитие жизни в вулканогенных породах далекого прошлого и современности (Rasmussen, 2000; Furnes et al., 2004, 2007; McLoughlin et al., 2007; Astafieva et al., 2008, 2009; Rozanov, Astafieva, 2009).

Вулканогенные породы способны поддерживать разнообразные микробные сообщества, которые обитают вдоль поверхностей, трещин и разломов. Микроорганизмы живут во влажных трещинах вулканогенных пород и оставляют свидетельства их существования как отпечатки в породе или как химические остатки их жизнедеятельности. С другой стороны, в приповерхностных условиях проявления современной микробальной жизни часто тесно связаны с границей между вулканогенной породой и водой (Fisk et al., 2006a).

Микробы живут как на поверхности влажных трещин, так и могут всверливаться в минералы, оставляя следы. Микробальная активность в изверженных породах производит характерные изменения вулканического стекла. Образуются ямки, туннели и неправильные границы между стеклом и палагонитом (хлоритоподобное в-во переменного состава). Туннели могут проникать на 200 мкм вглубь стекла и в некоторых случаях содержать клетко-подобные образования от 1 до нескольких мкм в диаметре (современный материал) (Fisk et al., 1998). Туннели могут быть одиночными, могут разветвляться, стенки туннелей могут быть гладкими, могут быть и неравномерно дырчатыми (Fisk et al., 2006 a, b; McLoughlin, 2007).

Вопрос освоения лавовых потоков микроорганизмами, интересен сам по себе, вопрос же колонизации лав на самых ранних этапах эволюции жизни на Земле имеет колоссальное значение.

На самых ранних этапах развития Земли, в архее, большая часть Земли была расплавленной из-за активного вулканизма и интенсивной метеоритной бомбардировки, которая закончилась около 4.0 млрд. лет тому назад. Прекращение или ослабление космических бомбардировок позволило пла-

нете остыть и образовать твердую земную кору. Именно с этого времени и начинается геологически документированная история Земли (Розанов, 2009). Соответственно самые ранние породы Земли были вулканогенными, метаморфические и осадочные породы были образованы позднее (древнейшие метаосадочные породы имеют возраст 3.7-3.85 млрд. лет).

Наиболее древние земные породы, в которых обнаружены биоморфные микроструктуры, это породы архейских зеленокаменных поясов Западной Гренландии, Южной Африки и Австралии (Knoll, Barghoorn, 1977; Walter, 1983; Schopf, 1983, 1993; Knoll, 1994). В их разрезах преобладают вулканогенные и вулканогенно-осадочные породы. Бактериальная жизнь в то время также была приурочена к мезоархейским пиллоу-лавам зеленокаменного пояса Барбетон в Южной Африке, при этом считается, что микробная жизнь заселила подводные вулканические породы сразу после их извержения около 3.5 млрд. лет назад (Furnes et al., 2004), и к системам подводных термальных источников (вулканогенный массив сульфидных отложений Кратона Пилбара в Австралии) (Rasmussen, 2000).

Предположение, что вулканические породы являются местообитанием ранней микробной жизни, не является неожиданным. Некоторые из самых нижних ветвей древа жизни представлены термофильными микробами и существует доказательство того, что ранняя жизнь могла быть приурочена к вулканическим территориям, в том числе к гидротермальным источникам (Furnes et al., 2004). Это соответствует оптимальным температурам роста термофильных бактерий (около 70 °C).

Более того, было доказано, что вскоре после извержения, когда температура поверхности пород падает ниже 113 °C, жизнь уже может существовать (Stetter et al., 1990; Stetter, 2006), причем колонизация микроорганизмами происходит одновременно везде, куда может проникнуть морская вода (Thorseth et al., 2001). При этом происходит микробная колонизация и поверхности субстрата и самой толщи породы.

Мало того, по некоторым данным при определенных условиях микробная жизнь возможна уже при 120-130 °C (Takai et al., 2008). Исследования термофильных бактерий выделенных из гидротермальных вод, эманулирующих из «черных курильщиков», показали, что они способны к хемолитотрофному росту при температуре превышающей 250 °C при давлении 265 атм (при 265 атм вода остается в жидкой фазе при температуре не меньше 460 °C) (Baross, Deming, 1983). Однако, по нашему мнению, последние данные нуждаются в тщательной проверке.

Организмы, живущие внутри горных пород, называют эндолитами. Многие микробные эндолиты толерантны к экстремальным условиям и стрессам окружающей среды, включая периодическое осушение, интенсивное ультрафиолетовое излучение, олиготрофию (недостаток питательных веществ) и экстремальные температуры, поэтому вероятно, что именно они

колонизировали раннюю Землю (Friedmann, Koriem, 1989; McLoughlin et al., 2007, etc). Микроорганизмы, ведущие эндолитный образ жизни, включают археи, бактерии, водоросли, и грибы. Их метаболические стратегии включают диапазон от фотосинтетиков в неглубоких приповерхностных условиях до хемолитоавтотрофов в глубинной биосфере. Такие подземные хемолитоавтотрофы используют H_2 , H_2S , S , CH_4 , CO , Fe^{2+} , или Mn^{3+} как возможные доноры электронов, и CO_2 , Fe^{3+} , и Mn^{4+} в породах или O_2 в циркулирующих растворах (флюидах, жидкостях) как акцепторы электронов (Stevens, McKinley, 1995; McLoughlin et al., 2007, etc). Поскольку, эндолиты населяют вулканические породы вплоть до 1220 м (4000 футов) ниже дна океана (Fisk et al., 2003), встает вопрос и о метаболических стратегиях и столь «глубоких» «вулканических» эндолитов. Работы молекулярного профиля предполагают, что среди используемых метаболических стратегий могут быть циклы железа и марганца (Thorseth et al., 2001; Lysnes et al., 2004; McLoughlin et al., 2007). Подобные исследования также предполагают, что автотрофные микробы преобладают в недавно колонизированных современных придонных вулканитах, тогда как в более древних, более измененных образцах, их место занимают гетеротрофы (Thorseth et al., 2001; McLoughlin et al., 2007).

Для изучения колонизации микроорганизмами вулканогенных пород нами было выбраны трапповые формации ¹ перми – триаса Сибири.

ТРАППОВЫЕ ФОРМАЦИИ

МАТЕРИАЛ

Исследовались траппы Сибири, возраст которых одними считается триасовым (Решения третьего..., 1981), другими – пермскими (Садовников, Орлова, 1997). Они были широко распространены в центральной и северной части Западной и Средней Сибири. Формирование вулканических плато Сибири, по мнению Г.Н. Садовникова, началось в конце поздней перми. Близ рубежа перми и триаса область распространения вулкаников резко возросла, охватив всю Тунгусскую синеклизу, а высота плато, непрерыв-

¹ Когда жидкий магматический расплав достигает земной поверхности, происходит его извержение, характер которого определяется составом расплава, его температурой, давлением, концентрацией летучих компонентов и другими параметрами. При наземных излияниях огромных объемов базальтовых лав за геологически короткое время на больших территориях формируются лавовые образования с плоской поверхностью и характерной ступенчатой формой рельефа, которые получили название платобазальтов, или траппов (швед. – лестница).

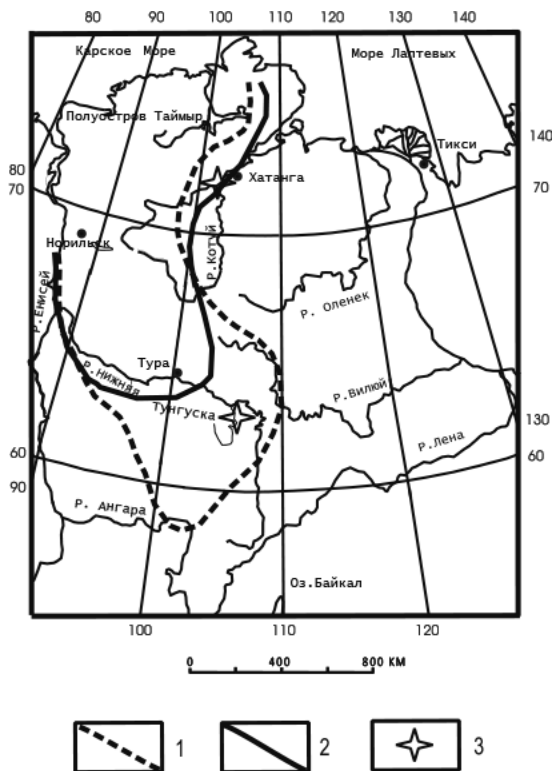


Рис. 1. Схема распространения трапповой формации Средней Сибири: 1–2 – границы распространения вулканитов: 1 – в вятском веке (на большей части ареала – туфы), 2 – в таймырском веке (на большей части ареала – лавы); 3 – места находок бактериальных сообществ.

итробазальтов с прослоями красных гематит-карбонатных пород с тонкой волнисто-слоистой текстурой, напоминающей строматолиты. Образцы были взяты из развалов плит красных гематит-карбонатных пород.

Вторая находка сделана на южном склоне Хатангского прогиба в низовьях р. Котуй на его левом берегу в урочище Капчан (Труба), между устьями рек Остуолба и Эстилях. В этом месте обнажаются породы корвунчанской и путоранской серий. Путоранская серия представлена коготокской свитой, сложенной черными базальтами, образующими маломощные покровы обычно с хорошо выраженными зонами мандельштейнов. Образцы, в которых обнаружены ископаемые бактериальные сообщества, взяты из включений серых тонкослоистых кремнистых пород в одном из базальтовых покровов средней части коготокской свиты. Вероятно, линзы являются фрагментами осадочной породы, сформировавшейся перед очередным

но возрастая, превысила 1700 м (рис. 1).

Ископаемые бактерии были обнаружены в двух районах. Первая находка сделана на юго-востоке Тунгусской синеклизы на правом берегу р. Илимпея (крупного левого притока р. Нижняя Тунгуска в ее среднем течении) в 1.6 км выше устья ее крупного левого притока р. Дюкунна. Вулканогенные образования представлены корвунчанской серией, в которой выделяются южночунская, чичиканская и лимптэконская свиты (Стратиграфическая схема). Близ устья р. Дюкунна распространена преимущественно верхняя часть чичиканской свиты, представленная туфами зеленовато-серыми, серыми, темно-серыми среднеобломочными, обломки в которых состоят преимущественно из светло-серых ви-

Стратиграфическая схема вулканогенных отложений востока вулканического плато Сибири (Решения..., 1981)

Отдел	Ярусы	Горизонты	Серии	Свиты		
				Прианабарье	Тунгусская синеклиза	
					восток	юго-восток
татарский ?	таймырский	путоранский	путоранская	коготокская	кочечумская	-
		хунгтукунский		капчанская	игодекит-ская	лимптеконская
татарский	вятский	лебедевский тутончанский	корвучанская	каялахская	чичиканская	
	северодвинский	гагарьеостровский		-	потокоевская	южночунская
					гагарьеостровская	

извержением, сорванной при образовании нового покрова, захваченной им и всплывшей в лаве.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Были обнаружены разнообразные биоморфные микроструктуры, которые в образцах из туфогенных пород чичиканской свиты (Илимпея) и из включений в базальтах коготокской свиты (Капчан) отличаются друг от друга.

I. Породы правобережья р. Илимпея – кирпично-красные гематит-карбонатные со сложной волнисто-слоистой текстурой, которая представлена чередованием своеобразных циклов (табл. I, фиг. 1, 2). В их химическом составе преобладают кальций и железо (в различных соотношениях), довольно часто присутствуют кремний и алюминий (рис. 2).

Каждый цикл представлен чередованием отдельных прослоев, состоящих из нитевидных биоморфных микроструктур, отделенных друг от друга прослоями глинистых частиц. Нитевидные микроструктуры покрыты, как правило, гликокаликсом (табл. I, фиг. 3, 4).

Поверхность каждого цикла покрыта коркой, сложенной, по всей видимости, глинистыми частицами. Иногда «глинистая» поверхность покрыта предположительно fossilized биопленкой, или гликокаликсом (табл. I, фиг. 5).

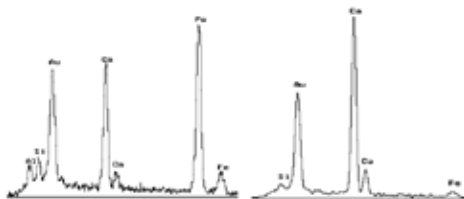


Рис. 2. Элементный химический состав биоморфных микроструктур из туфогенных пород чичиканской свиты (р. Илимпея).

ОБСУЖДЕНИЕ

Эксперименты по фоссилизации цианобактерий проводились Е.В. Саповой (Astafieva et al., 2009) как со смешанной культурой *Oscillatoria terebriformis*, *Phormidium* sp. и *Mastigocladus* sp., так и с культурой *Microcoleus chthonoplastes*. Культуры выращивались на различных средах при температуре 28-30 °С при освещенности 4-5 тыс. лк. и обрабатывались по различным схемам влажной глиной (смектитом). Исследование полученного материала проводилось на сканирующем электронном микроскопе CamScan-4.

При этом изображения, полученные в ходе эксперимента, практически идентичны изображениям, полученным при просмотре образцов траппов, хотя в результате минерализации бактерий как живых, так и отмерших, могут возникать минеральные образования, имеющие вид, существенно отличный от первоначального, характерного для живых клеток.

На приведенных фотографиях в основном представлены структуры, весьма близкие по размеру к трихомам цианобактерий. Данные структуры покрыты листоватыми чешуйками, вероятно, глинистых минералов. Значительно большее число фотографий отражает этот же материал, расположенный весьма хаотично.

Важную роль в процессе биоминерализации играет образование цианобактериями при неблагоприятных условиях защитного чехла (гликокаликса). Гликокаликс состоит преимущественно из полисахаридов и является благоприятной средой для налипания различных минеральных частиц, в том числе глинистых. Полученные же при фоссилизации нитевидных трихомных цианобактерий изображения смешанной культуры *Oscillatoria aeruginosa* и *Phormidium* sp. (табл. I, фиг. 6, 7) практически неотличимы от изображений нитевидных микроструктур, покрытых гликокаликсом, полученных нами в результате данной работы (табл. II, фиг. 1-2). А изображения *Mastigocladus* sp. (табл. I, фиг. 8) неотличимы от нитевидных микроструктур одного из прослоев гематит-карбонатных пород (табл. II, фиг. 3).

Таким образом, можно довольно уверенно говорить о вероятно большом биогенном влиянии на происхождение исследуемых пород. При этом слои, представленные нитевидными микроструктурами, отделяющиеся друг от друга биопленками или тонкими глинистыми прослоями, соответствуют этапу развития или роста нитчатых цианобактерий. Вероятно, при возрастании неблагоприятных факторов окружающей среды увеличивалось выделение гликокаликса цианобактериями (с соответствующим увеличением налипания на бактерии глинистых частиц). С последующим изменением условий на благоприятные рост цианобактерий возобновлялся и образовывался новый слой в наблюдаемых нами циклах.

Известно, что сообщества микроорганизмов формируют морфологически определенные образования. Их синморфология может служить диагностическим признаком, в том числе в ископаемом состоянии. Этот принцип может быть приложен к любому микробному сообществу. Строматолиты и биогермы попадают в эту же категорию (Заварзин, 1993).

Мы имеем слоистую органогенную «строматолитоподобную» структуру. Изученные структуры близки к ископаемым «цианобактериальным матам» – реликтовым сообществам прокариот, обычно сравниваемым с плоскими строматолитами. По морфологии и размерам они больше всего напоминают архейские и раннепротерозойские мини- и микро-строматолиты (Hofmann, 2000; Раабен, 2005).

Ныне цианоактериальные маты сохранились в экстремальных местах обитания, где ограничено развитие высших организмов, в местах активной вулканической деятельности, литоральных частях морей и пересыхающих водоемах с высокой соленостью и щелочностью (Герасименко, Заварзин, 1993).

Цианобактериальные маты, и галофильные и термофильные, представляют собой бентосные популяции микроорганизмов с доминирующими фототрофными бактериями, среди которых цианобактерии являются основными продуцентами органического вещества и отвечают за структуру мата. Создание физико-химических градиентов внутри мата, обусловленное жизнедеятельностью микрофлоры сообщества, ведет к образованию вертикальной зональности мата.

Все цианобактериальные сообщества образуют ясно выраженную слоистую структуру с характерным чередованием зон развития определенных групп микроорганизмов со слоями минералов. При этом во всех сообществах, как правило, независимо от места обитания, можно обнаружить три зоны: аэробную – с развитием цианобактерий; строго анаэробную – с развитием сульфидогенов и метаногенов и промежуточную – с развитием факультативных аэробов (Герасименко, Заварзин, 1993; Заварзин, 2003). Сульфатредукция в нижней, анаэробной, зоне мата обуславливает отложение сульфидов малорастворимых тяжелых металлов, в первую очередь железа (Заварзин, 1984).

В нашем же случае данные химических анализов отрицают наличие в породе соединений серы, а значит и сульфидов. Также не обнаружены и фрамбоидальные структуры. Соответственно рассматривать эти структуры как цианобактериальные маты в строгом смысле этого слова не представляется возможным, поскольку в них отсутствует или не сохранилась нижняя зона, соответствующая анаэробной зоне современных матов, характеризующаяся развитием сульфидов. Тем не менее, наличие fossilized гликокаликса, выраженная слоистость изученных структур, их общий облик позволяют предположить, что изученные «строматолитопо-

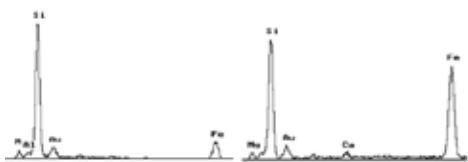


Рис. 3. Элементный химический состав биоморфных микроструктур из урочища Капчан.

добные» структуры в пермо-триасовых траппах Сибири являются либо ископаемым «редуцированным цианобактериальным матом», либо слоистой структурой, состоящей из слоев, сложенных цианобактериями и глинистыми прослоями, либо мощной цианобактериальной пленкой.

II. Ископаемые бактериальные сообщества урочища Капчан

были обнаружены в образцах из включений серых тонкослоистых, кремнистых, пород в средней части коготокской свиты в одном из базальтовых покровов, преимущественно в его нижней, массивной части. В отличие от образцов из правого борта р. Илимпея в образцах из урочища Капчан отсутствуют образования, соответствующие цианобактериальным структурам (сообществам), столь характерные для пород из правобережья р. Илимпея, также в них отсутствует и перекрывающий слой глинистых частиц.

В образцах из этого местонахождения нами встречены акритархоподобные образования (табл. II, фиг. 4, 5).

Это небольшие сферические формы диаметром 3-15 мкм, имеющие неровную поверхность покрытые предположительно гликокаликсом. Обнаружены также скопления подобных структур под толстым слоем биопленки?. Кроме того встречаются коккоидные образования, диаметром порядка 3 мкм, окруженные гликокаликсом. Подобные структуры также покрыты толстым слоем предположительно окремнелой биопленки. Химический состав всех образцов из урочища Капчан представлен кремнием с примесью железа (рис. 3).

Нитевидные формы практически отсутствуют. Лишь в одном случае можно подозревать наличие филамента (табл. II, фиг. 6). Это фрагмент диаметром около 3 мкм, также погруженный в мощную биопленку.

Строение структур (табл. II, фиг. 7), которые мы рассматриваем как биопленки, в разрезе показывает, что они, вероятно, состоят из покровов, сложенных ископаемыми коккоидными формами диаметром, не превышающим 3 мкм.

Таким образом, можно довольно уверенно говорить о вероятно большом биогенном влиянии на происхождение исследуемых пород. При этом слои, представленные нитевидными микроструктурами, отделяющиеся друг от друга биопленками или тонкими глинистыми прослоями, соответствуют этапу развития или роста нитчатых цианобактерий. Вероятно, при возрастании неблагоприятных факторов окружающей среды увеличивалось выделение гликокаликса цианобактериями (с соответствующим

увеличением налипания на бактерии глинистых частиц). С последующим изменением условий на благоприятные, рост цианобактерий возобновлялся и образовывался новый слой в наблюдаемых нами циклах.

ВЫВОДЫ

В трапповых формациях обнаружены разнообразные фоссилизированные бактерии (прокариоты), можно предположить и присутствие в этих формациях цианобактериальных матов. Таким образом, условия на границе вода - изверженная порода благоприятны для развития жизни. На самых ранних этапах развития жизни на нашей планете вулканогенные породы были распространены довольно широко, а значит и условия для развития жизни в столь раннее время были благоприятными.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арабаджи М.С.* 1988. В недрах голубого континента. М.: Недра. 142 с.
- Герасименко Л.М., Заварзин Г.А.* 1993. Реликтовые цианобактериальные сообщества. Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука. С. 222-254.
- Заварзин Г.А.* 1984. Бактерии и состав атмосферы. М.: Наука. 199 с.
- Заварзин Г.А.* 1993. Развитие микробных сообществ в истории Земли // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука. С. 212-221.
- Заварзин Г.А.* 2003. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука. 348 с.
- Краснощекова Л.А.* 2012. Атлас основных типов магматических пород: учебное пособие. Томский политехнический университет. Томск. Изд-во Томского политехнического ун-та. 128 с.
- Петрографический кодекс России. 2008. Магматические, метаморфические, метасоматические, импактные образования. СПб. Изд-во ВСЕГЕИ. 200 с.
- Решения 3-го межведомственного регионального стратиграфического совещания по мезозою и кайнозою Средней Сибири. 1981 // Новосибирск. 91 с.
- Розанов А.Ю.* 2009. Условия жизни на ранней Земле после 4 млрд. лет назад // Проблемы происхождения жизни. М.: ПИН РАН. С. 185-202.
- Садовников Г.Н., Орлова Э.Ф.* 1997. О пограничных отложениях перми и триаса северной и восточной окраин Сибирской платформы // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 5. № 1. С. 14–20.
- Толковый словарь по почвоведению. 1975. М.: Наука. 290 с.
- Astafieva M.M., Rozanov A.Yu., Cornell D.H., Hoover R.B.* 2008. Development of living organisms on the lava-water interface of Palaeoproterozoic Ongeluk lavas of South Africa // Proc. SPIE. V. 7097. 709703-1 – 709703-13.

- Astafieva M.M., Rozanov A.Yu., Sadovnikov G.N., Sapova E.V.* 2009. Fossil Bacteria from the Permian Triassic Trappean Strata of Siberia // *Paleontol. j.* V. 43. No. 8. P. 896-904.
- Baross J.A., Deming J.W.* 1983. Growth of "black smoker" bacteria at temperatures of at least 250 °C // *Nature.* V. 303. P. 423-426.
- Fisk M.R., Storrie-Lombardi M.C., Douglas S.* et al. 2003. Evidence of biological activity in Hawaiian subsurface basalts // *Geochem. geophys. geosyst.* V. 4. 2003GC000387.
- Fisk M.R., Storrie-Lombardi M.C., Josef J.* 2006a. The water-igneous rock interface: potential microbial habitats on Mars // *Technical Abstract Summary Digest, San-Diego Convention Center San-Diego, California USA, 13-17 August 2006.* Pt proc. SPIE. V. 6309. Instruments, methods, and missions for astrobiology IX. SPIE 6309-3. P. 176.
- Fisk M.R., Storrie-Lombardi M.C., Josef J.A.* 2006b. Aqueous Biotic and Abiotic Alteration of Silicate Rock: Evaluation of Landing Sites on Mars for Their Potential of Revealing Evidence for Life // *Instruments, methods, and missions for astrobiology IX.* Eds R.B. Hoover, G.V. Levin, A.Yu. Rozanov. Proc. SPIE. V. 6309. P. 630903-1 – 630903-9.
- Friedmann E.I., Koriem A.M.* 1989. Life on Mars: how it disappeared (if it was ever there) // *Adv. space res.* V. 9. № 6. P. 167-172.
- Furnes H., Banerjee N.R., Muehlenbachs K.* et al. 2004. Early life recorded in Archean pillow lavas // *Science.* V. 304. P. 578-581.
- Furnes H., Banerjee N.R., Staudigel H.* et al. 2007. Comparing petrographic signatures of bioturbation in recent to Mesoproterozoic pillow lavas: tracing subsurface life in oceanic igneous rocks // *Precamb. res.* V. 158. P. 156-176.
- Hofmann H.J.* 2000. Archean stromatolites as microbial archives // *In: Microbial sediments.* Eds Riding R.E., Awramik S.M. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. P. 42-61.
- Knoll A.H.* 1994. Neoproterozoic evolution and endoproterozoic change // *Early life on earth.* N.-Y.: Columbia univ. press. P. 439-449.
- Knoll A.H., Barghoorn E.S.* 1977. Archean microfossils showing cell division from the Swaziland System of South Africa // *Science.* V. 198. P. 396-398.
- Lysnes K., Thorseth I.H., Steinsbu B.O.* et al. 2004. Microbial community diversity in seafloor basalts from the Arctic spreading ridges // *FEMS Microbiol. Ecol.* V. 50. № 3. P. 213–230.
- McLoughlin N., Furnes H., Banerjee N.R.* et al. 2007. Volcanic glass a habitat for the origins and evolution of microbial life // *II intern. Conf. "Biosphere Origin and Evolution".* October 28 – November 2, Loutraki, Greece. Abstracts. P. 16-17.
- Rasmussen B.* 2000. Filamentous microfossils in a 3,235-million-year-old volcanogenic massive sulfide deposit // *Nature.* V. 405. P. 676-679.
- Rozanov A.Yu., Astafieva M.M.* 2009. The evolution of the early precambrian geobiological systems // *Paleontol. j.* V. 43. No. 8. P. 911-927.
- Schopf J.W.*, ed. 1983. *Earth's biosphere, its origin and evolution.* Princeton: univ. press. 544 p.

- Schopf J.W.* 1993. Microfossils of the Early Archean Apex Chert: New Evidence of the Antiquity of Life // *Science*. V. 260. № 5108. P. 640-646.
- Stetter K.O.* 2006. Hyperthermofiles in the history of life // *Phil. trans. roy. soc.* V. B 361. P. 1837-1843.
- Stetter K.O., Fiala G., Huber G., Seegerer A.* 1990. Hyperthermofilic microorganisms // *FEMS Microbiol. rev.* V. 75. P. 117-124.
- Stevens T.O., McKinley J.P.* 1995. Lithoautotrophic microbial ecosystems in deep basalt aquifers // *Science*. V. 270. P. 450-454.
- Takai K., Nakamura K., Toki T.* et al. 2008. Cell proliferation at 122 °C and isotopically heavy CH₄ production by a hyperthermophilic methanogen under high-pressure cultivation // *PNAS*. August 5. V. 105. No. 31. P. 10949-10954.
- Thorseth I.H., Torsvik T., Torsvik V.* et al. 2001. Keldysh-98 Scientific party. Diversity of life in ocean floor basalts // *Earth planet sci. lett.* V. 194. P. 31-37.
- Walter M.R.* 1983. Archean stromatolites: evidence of the Earth's earliest benthos // In: *Earth's earliest biosphere: its origin and evolution*. Princeton univ. press. P. 187-213.

THE MICROBIAL COLONIZATION OF VOLCANIC ROCKS

M.M. Astafieva

Using the example of the trap formations of Siberia (Permian–Triassic), where various fossilized prokaryotes and possible eukaryotes have been found, it is shown that conditions were favorable for the colonization of cooling lava flows and volcanic rocks by organisms even at that early time.

Таблица I

Фиг. 1, 2. Чередование своеобразных циклов в кирпично-красных гематит-карбонатных породах, показана слоистость в общем виде. Изображение на электронном микроскопе № 00053 и 00000 от 26.08.2004.

Фиг. 3. Увеличенное изображение одного из циклов, представленного чередованием отдельных прослоев, состоящих из нитевидных биоморфных микроструктур, отделенных друг от друга прослоями глинистых частиц. Изображение на электронном микроскопе № 00043 от 25.08.2004.

Фиг. 4. Корка, перекрывающая поверхность цикла, сложенная, по всей видимости, глинистыми частицами. Изображение на электронном микроскопе № 00037 от 25.08.2004.

Фиг. 5. Наружная поверхность нижнего слоя, покрытая, вероятно, гликокаликсом. Изображение на электронном микроскопе № 00039 от 25.08.2004.

Фиг. 6, 7. Изображения смешанной культуры *Oscillatoria aeroginosa* и *Phormidium* sp., полученные при экспериментальной фоссилизации.

Фиг. 8. Изображение *Mastigocladus* sp., полученное при экспериментальной фоссилизации.

Таблица I

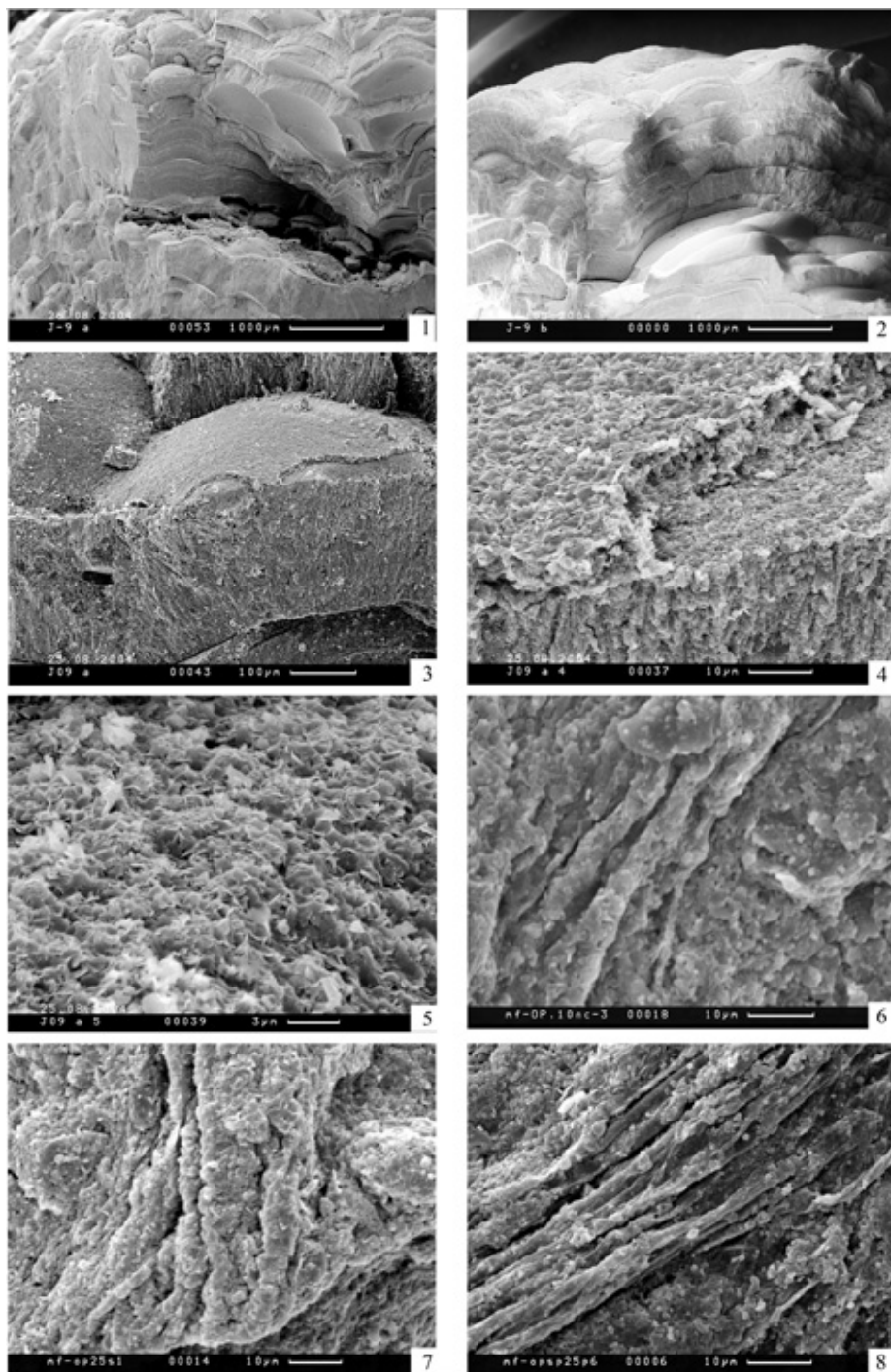


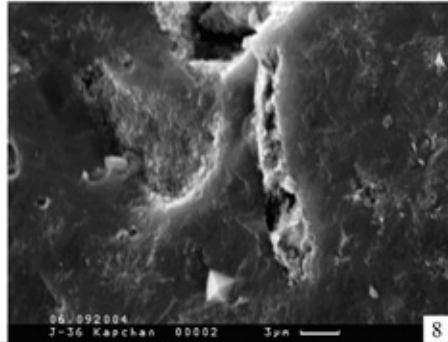
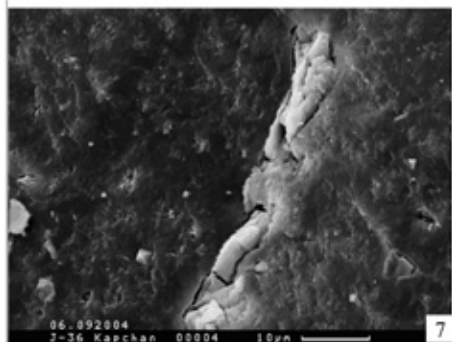
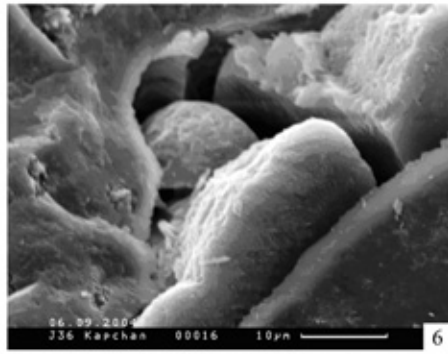
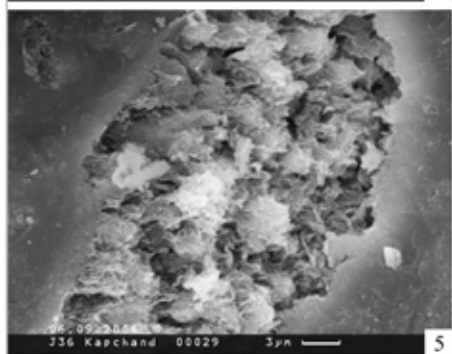
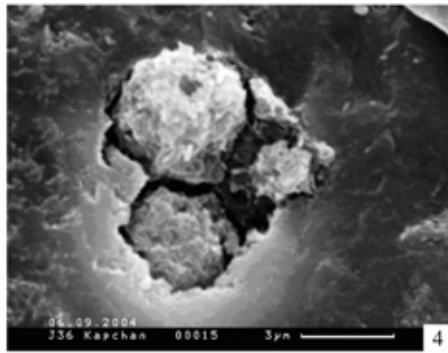
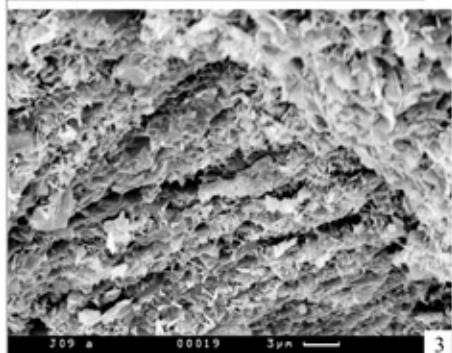
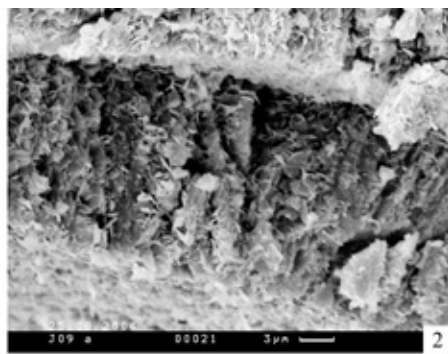
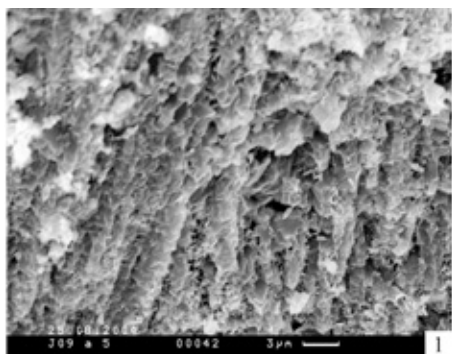
Таблица II

Фиг. 1-3. Нитевидные микроструктуры нижнего слоя цикла, покрытые гликокаликсом, в трапповых формациях (р. Илимпея). Изображения на электронном микроскопе №№ 00042; 00021 и 00019 от 25.08.2004.

Фиг. 4-6. Акритархоподобные микроструктуры из пород средней части коготокской свиты (урочище Капчан). Изображения на электронном микроскопе № 00015 и 00016 от 06.09.2004.

Фиг. 7. Предполагаемый филамент, погруженный в биопленку. Изображение на электронном микроскопе № 00004 от 06.09.2004.

Фиг. 8. Фрагмент биопленки, сложенный предположительно коккоидными формами. Изображение на электронном микроскопе № 06028 от 17.05.2007.



УДК 551.83+552.58

**МИКРОБНОЕ ПРИСУТСТВИЕ В ГЕНЕТИЧЕСКИ
РАЗНООБРАЗНЫХ СТЯЖЕНИЯХ
КАК ПОКАЗАТЕЛЬ СПЕЦИФИКИ ОБСТАНОВОК
СЕДИМЕНТАЦИИ**

А.И. Антошкина

Институт геологии Коми НЦ УрО РАН
Antoshkina@geo.komisc.ru

Существовали и существуют споры об участии микроорганизмов в формировании карбонатных стяжений. При электронно-микроскопическом изучении среднеордовикских шамозитовых микроконкреций, венлокских кальцитовых ооидов и нижнекаменноугольных сидеритовых конкреций было установлено присутствие минерализованных микробных пленок, структура матрикса и строение которых показывают большое сходство с фоссилизированным гликокаликсом (минерализованной внеклеточной полимерной субстанцией). Распространение гидроксидов железа, гетита, микрофрамбоидального пирита и разнообразных бактериоморфных структур отражает существование придонных аноксидных обстановок во время формирования стяжений и, как следствие, развитие сульфат- и железо-редуцирующих бактерий. Образование в шамозитовых и сидеритовых конкрециях аутигенных минералов сфалерита, пирротина, халькопирита, барита, галенита, шамеанита, цумоита, фаузерита необычных для осадочных пород говорит о влиянии придонных газо-флюидных высачиваний, приводивших к локальному сероводородному заражению, колебанию солености и интенсивному развитию бактериальных сообществ.

Ключевые слова: бактериоморфные структуры, фоссилизированный гликокаликс, карбонатные и силикатные стяжения, палеозой, гряда Чернышева, Северный и Приполярный Урал.

ВВЕДЕНИЕ

Литогенетическое понятие термина «стяжение» (от лат. *concretio* – срастание, сгущение) означает моно- или полиминеральные тела, отличающиеся от вмещающих их пород или современных осадков по физическим свойствам и составу. Их размеры и формы могут сильно варьировать от первых миллиметров и сантиметров в виде сфер и сфероидов (Созинов, 2008) до гигантских – диаметром до нескольких метров караваеобразной формы (Васильев и др., 2014). Генезис стяжений интерпретируется по-разному: как образования хомогенные, так и биохомогенные. В последние десятилетия появились геобиологические работы, посвященные изучению внеклеточного полимерного органического вещества (Герасименко, Ушатинская, 2002) и липидных маркеров в ооидах, лабораторные исследования биомикросфер, генерирующих ооиды, и международные проекты о потенциальной роли микробов в генезисе ооидов (например, Duguid et al., 2010; Summons et al., 2013). Внеклеточное полимерное вещество (EPS) или гликокаликс удерживало клетки вместе, формируя структуру и конструкцию матрицы биопленки, так как выделение гликокаликса – это естественный процесс жизнедеятельности бактерий. EPS является сложной смесью биополимеров, состоящих, прежде всего, из полисахаридов, а также белков, нуклеиновых кислот, липидов и гуминовых веществ. Основные функции EPS состоят в посредничестве исходного прикрепления клеток к различным субстратам и защите от экологического стресса и обезвоживания (Vu et al., 2009). Фоссилизированный минерализованный гликокаликс был выявлен в литологических объектах от докембрия до кайнозоя, считавшихся хомогенными образованиями (Ископаемые бактерии..., 2011).

В данной статье рассматриваются результаты исследований следов микробного участия в формировании стяжений на примерах карбонатных и силикатных стяжений в палеозое Тимано-Североуральского региона (разрезы на гр. Чернышева, западном склоне Северного и Приполярного Урала).

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В качестве фактического материала для данной работы исследовались карбонатные и силикатные стяжения. Среди них среднеордовикские шамозитовые (оолиты, ооиды, микроконкреции) из разрезов на реках Илыча и Бол. Косью Северного Урала, любезно предоставленные Е.С. Пономаренко из сборов полевых работ 2014-2015 гг; венлокские кальцитовые ооиды из разреза на р. Изьяю гр. Чернышева и нижнекаменноугольные сидеритовые конкреции из разреза на р. Кожым Приполярного Урала. Пробы для анализов отбирались с помощью тонких стоматологических свёрл из различных по составу и строению участков стяжений. Фазовый состав глинистой фракции определялся рентгендифракционным методом (дифрактометр SHIMADZU-6000, фильтрованное излучение-CuK α , область съемки в диа-

пазоне углов $2\Theta=2-32^\circ$; аналитики Ю.С. Симакова, Б.А. Макеев). Регистрация спектров комбинационного рассеяния света для установления структуры органического вещества в конкрециях проводилась на спектрометре Horiba Jobin Yvon LabRam HR800 (аналитик С.И. Исаенко). Для изучения микроструктуры и химического состава минералов использовались сканирующие электронные микроскопы, оснащенные рентгеноспектральным микрозондовым анализатором (аналитики В.Н. Филиппов, С.С. Шевчук, В.В. Пошибаев). Содержание микроэлементов оценивалось эмиссионным спектральным количественным методом. 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 ^{13}C и ^{18}O не превышает $\pm 0.1\%$ (1σ). Аналитические исследования произведены в ЦКП «Геонаука» ИГ Коми НЦ УрО РАН.

ВЕНЛОКСКИЕ КАЛЬЦИТОВЫЕ СТЯЖЕНИЯ (ООИДЫ)

Существовали и существуют споры об участии микроорганизмов в формировании карбонатных стяжений, как оолитов, так и ооидов. Их широкое распространение является хорошим репером биосферных изменений, что отмечается во многих исследованиях разновозрастных ооидов, включая современных (Calner, 2005; Flügel, 2004).

Электронномикроскопическое изучение венлокских ооидных известняков из разреза р. Изьяю в южной части гряды Чернышева, где они широко распространены в отличие от других разновозрастных отложений (Антошкина, Шеболкин, 2014), и, как правило, в ассоциации со строматолитами (Шеболкин, Мянник, 2014), выявило присутствие в оболочках ооидов минерализованных биопленок гликокаликса (рис. 1, *б-е*). Ооиды размером 0,2-1,2 мм с округлой, удлинённой и неправильной формами. Однослойная оболочка в основном радиально-лучистой структуры часто образована вокруг мелких зёрен с пиритом, который может почти полностью заместить структуру ооида. Встречаются редкие целые раковины (0,3 мм) или фрагменты (0,5–0,8 мм) остракод, иногда вложенные друг в друга, и присутствие в биопленках микроэлементов Si, Al, K, Mg, Fe свидетельствует о силикатном минеральном составе гликокаликса, что является довольно типичным (Tomás et al., 2013). При изучении пресноводных ооидов оз. Женева было установлено, что до кальцитизации первым минерализуется гликокаликс в виде аморфного магнезиального силиката (Pacton et al., 2012). Роль биогенного участия в формировании ооидов, по мнению авторов, состоит в микросверлении эндолитов поверхности ооидов, что изменяет структуру и химические особенности ооидов во время их формирования. В известняках разреза Изьяю распространены необычные ооиды, формирующие часто вокруг скелетных фрагментов одну радиальную оболочку, в которой кри-

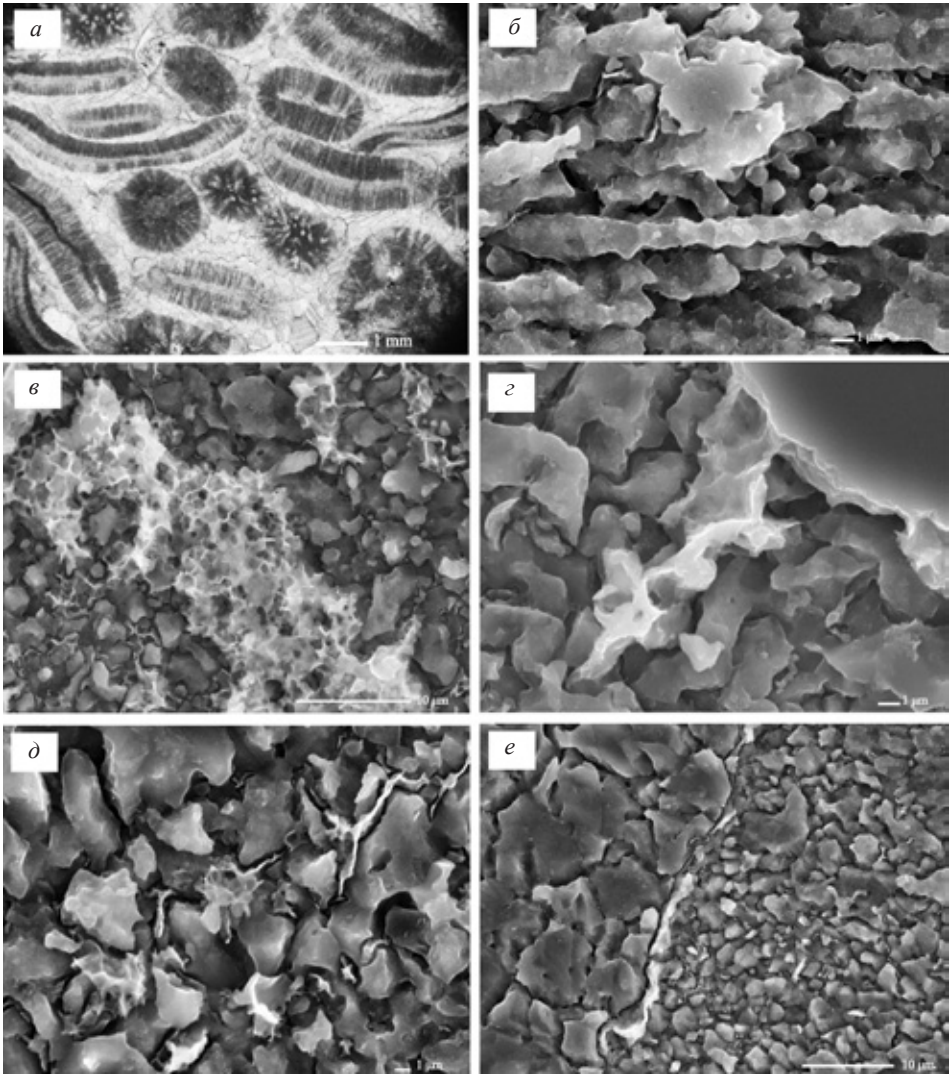


Рис. 1. Микрофотографии структур и строения венлокских кальцитовых ооидов, обр. 479/118: *a* – морфология и структуры ооидов и их оболочек; *б-е* – СЭМ в режиме вторичных электронов: *б* – кристаллы кальцита со следами растворения из оболочки ооида рис. *a*; *в* – фоссилизованный гликокалик из минерализованной биопленки, *г* – деталь строения фрагмента минерализованной биопленки; *д-е* – характер распределения минерализованной биопленки: *д* – в межзерновом пространстве зернистой оболочки ооида; *е* – на границе концентров с разными типами кристаллов кальцита.

сталлы плотно упакованы, и структура состоит из чередования светлых и темных ламин (рис. 1,*a*). Также можно увидеть кристаллы кальцита со сглаженными формами (рис. 1,*б*), которые, по данным (Summons et al., 2013), образуются при растворении органическими кислотами инкрустирующих микроорганизмов. Сохранность внешней и внутренней структур оболочки венлокских ооидов может свидетельствовать о том, что их первичный минеральный состав был представлен низкоMg-кальцитом, который является устойчивой карбонатной фазой. Первичный низкоMg-кальцитовый состав раковин остракод, остатки которых чаще всего присутствуют в породах данного разреза, и фрагменты гастропод, пелеципод и редких трилобитов могли иметь наряду с арагонитовым и низкоMg-кальцитовый состав скелета (Flügel, 2004). На некоторую опресненность венлокского водоема, где формировались описываемые известняки, указывают облегченный изотопный состав углерода (-5.4...-6.4‰) и кислорода (22.9...24.6‰), а также низкие содержания бора 11-30 г/т.

Приведенные выше результаты изучения венлокских ооидных известняков из разреза р. Изьяю свидетельствуют о своеобразии обстановок осадконакопления в этой части Тимано-Североуральского морского бассейна. Минерализованный гликокаликс в оболочке ооидов и развитие ооидов в структуре строматолитов говорят об их тесной взаимосвязи и взаимозависимости происхождения в специфических палеоэкологических условиях. Появление таких ассоциаций в морских бассейнах отражает переломные моменты в гидрохимии морского бассейна и структуре бентосных экосистем, связанные с регрессиями морского бассейна (Антошкина, 2015). Мелководный водоем даже при малых колебаниях уровня вод способствовал выводу отложений в вадозно-фреатические обстановки (присутствие вадозного цемента вокруг ооидов) и нарушению водообмена в отдельных его участках. Это способствовало оккупации тиховодных водоёмов микробными организмами, образованию анокии придонных вод, нарушению кальциевого баланса и преобладанию фоссилий эвригалинных остракод, гастропод и бивалий с магниезально-кальциевым скелетом.

Ооиды формировались в спокойноводных условиях, образуя оболочки вокруг попадавших в осадок скелетных фрагментов, терригенных зерен, интракластов и внутри структуры строматолитовых образований, также широко развитых в этих обстановках. Следует отметить, что в венлокском веке проявились такие биосферные изменения как смена лладоверийского теплого гумидного климата венлокским холодным аридным, события вымирания (*Ireviken* и *Mulde events*) и глобальные регрессии в эпиконтинентальных морях (Cramer, Saltzman, 2007; Munnecke et al., 2010; Suttner, Kido, 2011). Влияние микробных сообществ на характер карбонатного осадконакопления наиболее активно проявляется при регрессиях морского бассейна и возникновении водоемов, изолированных в разной степени,

и эрозионных областей с источником терригенного материала и пресных вод. Существование в венлоке на территории южной части гр. Чернышева водоема с нарушенным водообменом подтверждается крайне скудным таксономическим составом эврифациального и эвригалинного бентосного сообщества, присутствием гидроксидов железа, гетита, фрамбоидального микропирита и облегченного изотопного состава углерода и кислорода. Подобные условия были установлены в раннетриасовом бассейне на севере Германии, определяемые как щелочные озерные обстановки с пониженной соленостью вод (Voigt et al., 2011).

НИЖНЕКАМЕННОУГОЛЬНЫЕ СИДЕРИТОВЫЕ СТЯЖЕНИЯ (КОНКРЕЦИИ)

Сидеритовые стяжения в виде конкреций часто отмечались в терригенных толщах разного возраста, наиболее широко представленных в мезозойских разрезах. Конкреции из турнейско-визейской сидеритоносной рудной песчано-аргиллитовой толщи на р. Кожым Приполярного Урала ранее рассматривались как типичные хемогенные диагенетические образования (Багдасарова, 1966; Юдович и др., 1979). Современные электронномикро- и спектроскопические методы предоставили возможность проникнуть вглубь микроструктуры этих конкреций и уточнить их генезис (Антошкина и др., 2017). Конкреции размером 1-30 см имеют разнообразные формы (лепешковидные, бугристые, эллипсоидные) и строение (плотные однородные, септариевые, с фоссилиями и «водорослевые псевдоморфозы»), распределены по разрезу толщи неравномерно. Первые же исследования под электронным микроскопом показали, что сидерит представлен бактериоморфными структурами, пакетами тонкопластинчатых агрегатов, пластинками с раковистыми сколами или скупиваниями разных форм, образующих более крупные сростки, распознаются поверхности минерализованного гликокаликса (рис. 2,з). Обилие пиритовых микрофрамбоидов (<2-5 мкм) и форм (до 10 мкм) октаэдрического габитуса, редкого для пирита (рис. 2,б, в), диагностируется как следствие повышенной кислотности бактериально-обогащенной среды минералообразования (Юшкин и др., 2013). В конкрециях была обнаружена ассоциация необычных для осадочных пород аутигенных минералов – сфалерита, халькопирита, пирротина, шамеанита, цумоита, фаузерита и барита. Органическое вещество (ОВ) обволакивает минеральные зерна, концентрируется в пустотах, оставшихся от бактериальных тел (рис. 2,а), и характеризуется незначительной степенью его карбонизации. Изотопный состав в конкрециях разного типа характеризуется изотопно-облегченными значениями углерода –11.2...–1.3‰ и сильно варьирующими значениями кислорода 22.6...31.7‰. Такие колебания изотопного состава говорят о колебании солености в морском бассейне во время формирования

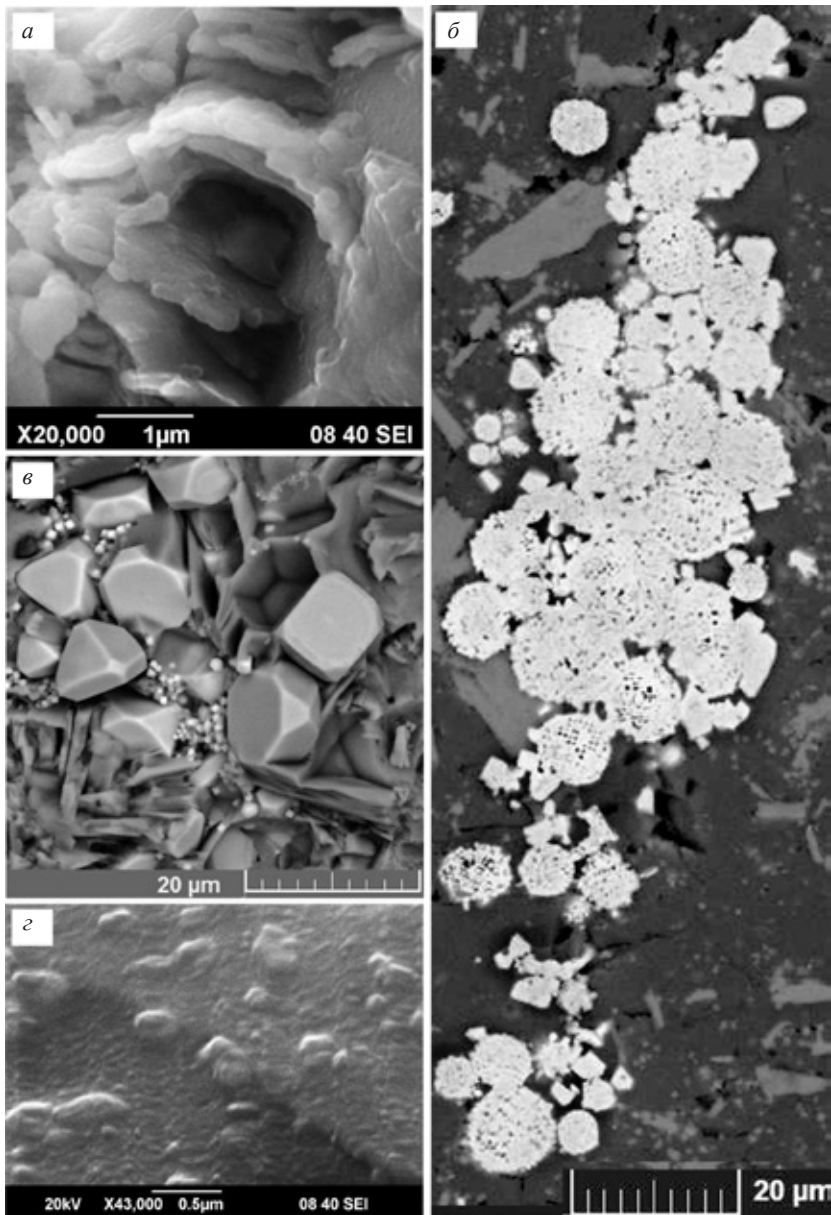


Рис. 2. СЭМ-изображения в режиме вторичных электронов микроструктур в нижнекаменноугольных сидеритовых конкрециях: *a* – бактериоморфная структура, где в полостях сохранилось ОВ бактерий, обр. Ко-V-2-06; *б* – скопление фрамбоидальных пиритов, развитых по бактериальным колониям разного размера и структуры в сидерито-хлоритовой массе конкреции с гониатитом, обр. VII-16л-06; *в* – идиоморфно-кристаллографические формы пирита в сидерито-хлоритовой массе септариевой конкреции с остаточными микрофрамбоидами, обр. Ко-V-2-06; *з* – поверхность минерализованной микробной пленки гликокаликса, обр. Ко-V-2-06.

конкреций от пресно- и солоноватоводных до нормально-морских при участии бактериального окисления ОВ (Christensen, 1995).

О природе фрамбоидальных пиритов, широкое распространение которых, как отмечено выше, характерно для изученных сидеритовых конкреций, имеется большое количество публикаций, как биохомогенной, так и чисто хомогенной. В крупном обобщении (James, 1966, p. 10), посвященном геохимии осадочных ферролитов, сказано, что в микросферах пиритов Л.Г. Лав (Love) во второй половине 50-х гг. прошлого века обнаружила присутствие микроорганизмов, названных "*Pyritosphaera barbaria*". Там же приводится мнение Дж.Р. Валлентайна (Vallentyne) о том, что такие сферы могут быть «вторичными биогенными», т. е. пирит образуется скорее в результате реакций, продуцируемых организмом, чем как нарастание вокруг живых клеток. В.А. Жолнович (Жолнович, 1990) рассматривал первичное состояние вещества, которое предшествует образованию фрамбоидов, как биокolloидное, а соразмерность колоний микроорганизмов с фрамбоидальным пиритом служит одним из главных доводов для сторонников его биогенной природы. Р. Фолк (Folk, 2004), исследуя фрамбоиды, идиоморфные кристаллы и метасоматические массы пиритов от докембрия до современных осадков, выяснил, что их поверхность обычно покрыта сфероидами размером 30-50 μm . Эти сфероиды интерпретируются как пиритизированные клетки нанобактерий и означают, что осаждение сульфида железа выполняли бактерии, часто связанные с разлагающейся органикой и возникающей аноксией придонных вод. Фрамбоидальный пирит в ископаемых и современных глинистых породах и илах тесно связан с присутствием эксинных условий в придонных водах и трактуется как результат пиритизации непосредственно нанобактерий (Halas, Chlebowski, 2004).

Изучение современных оксигидроксидов железа и фрамбоидальных пиритов в обстановках метановых высачиваний, связанных с карбонатами подводных трещин в Кадисском заливе (Merinero et al., 2008) показало, что именно активность сульфат-редуцирующих бактерий обеспечивает геохимические условия для осаждения сульфида железа в обстановках с низкой концентрацией кислорода. В публикации большим коллективом авторов (Sánchez-Román et al., 2014) формирование сидеритов в мелкой речке Рио Тинто с очень кислыми водами на юго-западе Испании связано с микробным трехвалентным железом в сочетании с окислением органических соединений. Железо-редуцирующие бактерии *Acidiphilium* sp. РМ способствовали осаждению сидерита (FeCO_3) в кислой среде и при низкой температуре (30 °С). Зарождение сидерита происходило на наноглобулях в тесной ассоциации с бактериями на поверхности клеток, выявляются палочковидные бактерии в поверхности нанокристаллов сидерита.

О специфике условий седиментации в бассейне формирования сидеритовых конкреций на территории Приполярного Урала можно сказать следу-

ющее. Биохемогенная природа сидерита обоснована тем, что прокариотные микроорганизмы могут редуцировать Fe (III) в поверхностных средах и вызывать осаждение сидерита (Lovley, Phillips, 1988; Fredrickson et al., 1998). Ассоциация сульфидов, сульфоселенидов и теллуридов, влияние бактериального ОВ в диагенетическом минералообразовании и колебания солёности бассейновых вод позволили говорить о том, что на формирование сидеритовых конкреций оказали существенное влияние придонные газо-флюидные высачивания (Антошкина и др., 2017). Это приводило к локальному распреснению иловых вод, сероводородному заражению, интенсивному развитию железоокисляющих и элементоспецифических бактерий, к проявлению масштабного бактериального метаногенеза. В местах разгрузки таких высачиваний, содержащих растворенный сероводород и метан, бурно развивались бактерии, служащие пищей для более высокоорганизованных организмов. Резкое увеличение питательных веществ привлекало как бентосных, так и нектон-планктонных организмов, которые, попадая в придонные эксинные условия, гибли. Их морт-масса дополнительно становилась весьма благоприятной средой для размножения бактерий и стимуляцией диагенетических преобразований. Итак, формирование сидеритовых конкреций в бассейне с нормально-морской фауной стимулировалось газо-флюидным высачиванием, которое можно объяснить тектонической активностью на орогенной стадии формирования Урала (Пучков, 2010).

СРЕДНЕОРДОВИКСКИЕ ШАМОЗИТОВЫЕ СТЯЖЕНИЯ (ООИДЫ/ООЛИТЫ. МИКРОКОНКРЕЦИИ)

Почти все феррооксид-шамозитовые оолиты накапливались в условиях длительного существования умеренного климата, обширных трансгрессий и тектонической стабильности, сопровождаемой уменьшением поступления обломочного материала в мелкие моря, затопленные континентальные окраины, внутрикратонные бассейны и краевые прогибы (Van Houten, Bhattacharyya, 1982). Как следует из многочисленных публикаций, шамозитовые (включая бертьерин) оолитовые руды имеют широкий диапазон в минералогическом и химическом составе, приходящемся либо на обломочный материал (кварц, кальцит или доломит), либо выраженный в диагенетических модификациях, таких как образование сидерита, гётита, магнетита, а оолитовые ферролиты формируются химическим осаждением с последующими диагенетическими преобразованиями (James, 1966; Юдович, Шулепова, 1973; Van Houten, Bhattacharyya, 1982; Yoshida et al., 1998; Franceschelli et al., 2000 и др.). В статье А. Ферретти (Ferretti, 2005) даны результаты детального изучения современными методами железистых ооидов и строматолитоподобных микробиолитов в силуре Карнийских Альп Австрии. Сходство в минералогии, клеточной структуре, способе роста, окисления и т. д. с микробиолитами позволило А. Ферретти сделать вывод,

что шамозитовые ооиды и строматолитоподобные микробиолиты являлись продуктами одной и той же биогенной деятельности.

Нами проведены первые исследования стяжений из среднеордовикских шамозитовых руд, описанных как хемогенные оолиты на Северном Урале в бассейне р. Илыч (Юдович, Шулепова, 1973; Юдович и др., 1981). Авторами было установлено присутствие в оолитах и вмещающей глинистой массе слюдистого минерала гидробиотита (входит в группу иллита), свидетельствующего о близости береговой линии с корой выветривания. Кроме того они выявили, что в оолитах наряду с концентрами из шамозита, развиваются слойки сидеритового состава. Рудные пласты мощностью 0,5-2 м залегают среди глинистых алевросланцев и глинистых известняков с разнообразной бентосной фауной.

Формы шамозитовых стяжений за некоторым исключением часто совершенно далеки от идеально округлых или овальных оолитовых. Их размеры 0.5-6 мм, но могут быть более 2 см (тип микроконкреций), число центров в них может быть от 2-3 до 20-30, распределение в породе резко неравномерное или скученное. Микроскопически шамозитовые, а точнее магнетит-пирит-сидерит-кальцит-шамозитовые, стяжения довольно часто могут выглядеть как удлиненные или изогнутые пелоиды без каких-либо оболочек. Фрагменты такого распределения, морфологии стяжений и границы стяжений с матриком представлены на рис. 3,а, б. В ядрах, которые правильнее следует называть центральными частями стяжений, присутствует субстрат. Часто концентрическая оболочка, состоящая из четких или прерывистых из-за смены минерального состава слойков, слабо развита. Исследования под электронным микроскопом шамозитовых оолитов/ооидов и вмещающей их породы предоставили новые данные об их составе и генезисе. В результате было установлено присутствие: 1 – ОВ в виде пятен и примазок среди минеральных агрегатов и скопления фрамбоидального микропирита (рис. 3,в, з); 2 – бактериоморфные структуры шамозита (рис. 3,е, з), минерализованные микробные корки (гликокаликс) с повышенным содержанием титана поверхности слойков стяжений (рис. 3,ж) и следы растворения органическими кислотами (рис. 3,д); 3 – сонахождение шамозита, сидерита, магнетита, кальцита, хлорита, микрокварца, карбонатгидроксилатапата, микроцирконов, калиевой слюды, а также разнообразие их морфотипов; 4 – стронциеносных кальцит-баритовых зонков и участков, халькопирита, а в структуре шамозита микроэлементов ванадия, кобальта, никеля, меди, мышьяка, а также пирротина, сфалерита и галенита с селеном не типичных для нормально-осадочных образований; 5 – титановых минералов, кварца, слюд, иллита, граната, эпидота, в составе субстрата свидетельствует об источнике осадочного вещества из зоны выветривания изверженных пород.

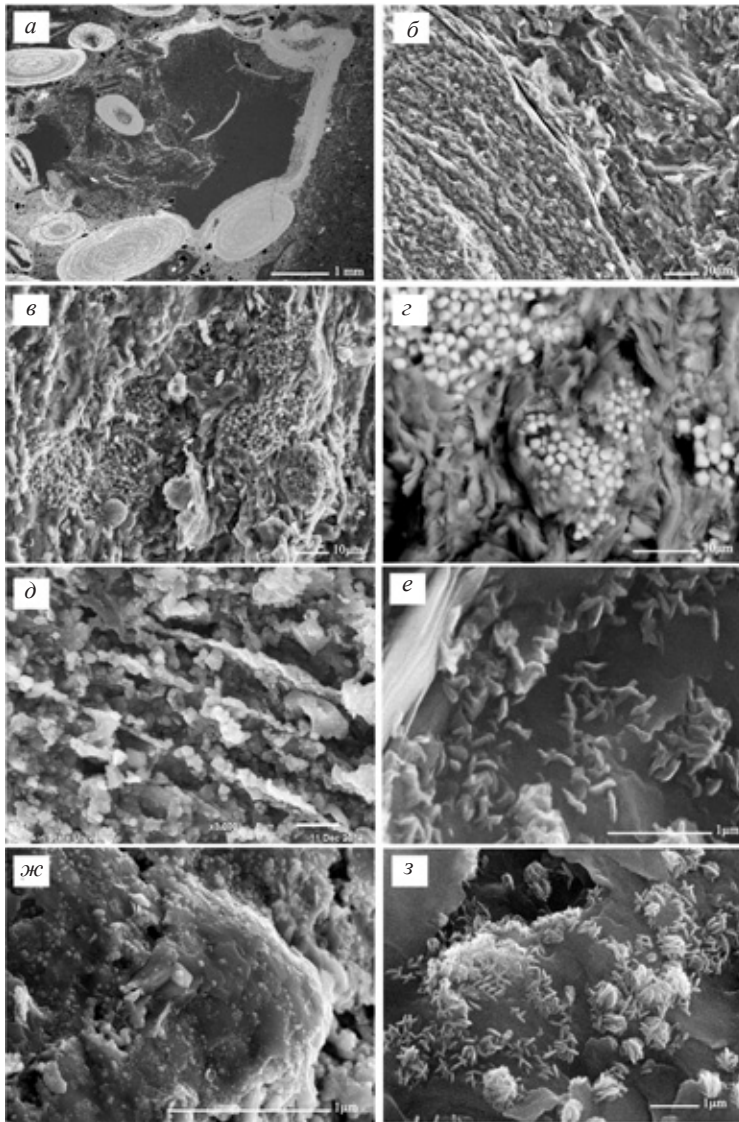


Рис. 3. СЭМ-изображения в режиме вторичных электронов микроструктур в средне-ордовикских шамозитовых стяжениях: *а* – типы стяжений, формы и характер их распределения, обр. БК23-2015-1; *б* – пограничная зона шамозитового стяжения (в левой части) с более отчетливо выраженной ориентировкой зерен и кальцит-шамозитового с титановыми минералами субстрата (в правой части) и сохраняющейся ориентировкой компонентов, обр. БК23-14-7; *в* – характер распределения и разнообразие скоплений микрофрамбондов пирита в зональной структуре шамозитового ооида, обр. БК23-14-18; *г* – деталь рис. *в*; *д* – характер растворения шамозита, сидерита и кальцита в оболочке ооида, обр. БК23-2015-22; *ж* – поверхности минерализованной микробной пленки гликокаликса на поверхности слойка шамозитового ооида, обр. 9-15-16; *з* – строение минерализованной корочки из бактериоморфных структур в виде банановидных или палочковидных бактерий, обр. 9-15-18.

Установление фоссилизированного гликокаликса, скоплений черве-видных бактериоморф и фрамбоидального пирита говорит об участии микроорганизмов (бактерий) в генезисе шамозитовых микроконкреций и проявлении аноксии в придонных водах. Распространение барита в субстрате и в самих стяжениях, чаще всего с кальцитом, и присутствие халькопирита свидетельствуют о существовании придонных углеводородных высачиваний в морском бассейне, способствующих возникновению анаэробных придонных обстановок. Как показали исследования бактериальной активности (Алексеева и др., 2009), наличие в осадках углерода служит стимулом для размножения бактериальных колоний. Бактерии активно способствуют геохимическому рециклингу, разлагая глинистые минералы и высвобождая большое количество железа. Это, прежде всего, обусловлено специфическими реакциями клеточных стенок в ОВ с частицами глинистых минералов, которые используются в качестве донора, встраиваясь в метаболизм бактерий в доступной для организмов форме.

В исследовании коллектива авторов (Wu et al., 2009) описано формирование ферригидрид-шамозитовых руд в сиповой системе приливной зоны одного из островов в Восточно-Китайском море. Разрушение слоев с окаменелой древесиной обеспечила гуминовыми кислотами, ускорявшими процесс выщелачивания железа из окружающих пород и почвы и создавшими идеальные условия для выживания железо-окисляющих бактерий *Leptothrix* и *Gallionella* в окружающей сиповой среде. Их присутствие содействовало окислению Fe^{2+} в Fe^{3+} и быстрое осаждение бактериогенных окисей железа на бактериальных колониях, способствуя сохранению их морфологических особенностей. С течением времени аморфный продукт биоминерализации (ферригидрид) может трансформироваться в более кристаллический гётит и поэтому будет сохранен в рудах надолго как отпечатки бактериальной деятельности во время формирования железных руд.

В нашем случае биоминерализация в виде образования шамозита и сидерита происходила по индуцируемому сценарию с той лишь разницей, что шамозит и сидерит образовывались железо-редуцирующими бактериями при использовании Fe^{3+} в сочетании с окислением органическими соединениями. Это происходило в спокойноводном бассейне с пониженным содержанием кислорода, активизирующим деятельность сульфат-редуцирующих бактерий, с образованием фрамбоидального пирита и газо-флюидными придонными высачиваниями. В это время на территории севера Урала (южные приэкваториальные палеошироты 20-30°) господствовал гумидный климат (Scotese, 2000), и на суше происходили процессы интенсивного химического выветривания с выносом железа в морской бассейн. Чередование шамозитовых и сидеритовых слоев в стяжениях указывает на случайное смешение прибрежных сред в условиях развивающейся транзитной зоны континент-океан при расширении спрединга Палеоуральского океана (Пучков, 2010).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биоминерализация является свидетельством того, что образование минералов зависело от условий неорганической среды и от деятельности биологического мира. Процессы биоминерализации представлены в двух категориях минерализации: биологически контролируемой и биологически индуцируемой. Процесс контролируемой биоминерализации состоит в формировании минералов при посредстве молекул, образующихся в результате жизнедеятельности микроорганизмов. Процесс индуцированной биоминерализации характеризуется осаждением снаружи и внутри клеток, и минеральные зерна не контролируют морфологию и распределение размеров. Результатом процессов биологически индуцируемой минерализации могли быть оолитовые ферролиты, представленные гетитом, когда железокисляющие бактерии использовали Fe^{2+} , O^2 или CO^2 из воды и слабоупорядоченных оксидов железа для осаждения снаружи или внутри стенки клетки и оболочки бактерий. В геологии материальным выражением индуцируемой биоминерализации является образование минералов микроорганизмами.

Таким образом, выявленное участие бактерий в формировании карбонатных и силикатных стяжений в палеозойских отложениях на территории Приполярного и Северного Урала и южной части гр. Чернышева Предуральского краевого прогиба определялось тектоническими и биосферными событиями. В результате проявления которых проявлялись придонные газо-флюидные высачивания, процессы выветривания, палеоландшафтная дифференциация морского бассейна с возникновением придонных аноксидных обстановок, обеспечивающих расцвет и активную биоминерализующую деятельность микробного мира в придонных осадках. Результаты этой деятельности сохранились в присутствии минерализованного гликокаликса и бактериоморфных структур в структурах своеобразных по форме, составу и строению среднеордовикских шамозитовых оолитов/микрoконкрециях, венлокских кальцитовых ооидах и нижнекаменноугольных сидеритовых конкрециях.

Исследования проводились при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований УрО РАН, проект УрО РАН № 15-18-5-47 и в рамках Программы: «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма 2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Т.В., Сапова Е.В., Герасименко Л.М., Алексеев А.О.* 2009. Преобразование глинистых минералов под воздействием алкофильного цианобактериального сообщества // Микробиология. Т. 78. № 6. С. 816-825.
- Антошкина А.И.* 2015. Ассоциации ооидов и строматолитов – стресс для бентосных экосистем // Изв. высших учебн. заведений. Геол. и разведка. № 3. С. 19-25.

- Антошкина А.И., Рябинкина Н.Н., Валяева О.Ю.* Генезис сидеритовых конкреций из терригенной толщи нижнего карбона на Приполярном Урале // Литол. и полезн. ископаемые. 2017. № 2. С. 130-144.
- Антошкина А.И., Шеболкин Д.Н.* 2014. Генетическая интерпретация ооидных образований (на примере венлокских отложений южной части гр. Чернышева). Мат-лы Всеросс. совещ. Геохимия литогенеза. Геопринт: Сыктывкар. С. 165-168.
- Багдасарова М.В.* 1966. К минералогии терригенных отложений нижнего карбона Приполярного Урала // Фации и условия формирования нефтегазопроизводящих свит. М.: Наука. С. 64-92.
- Васильев Д.А., Ивенсен Г.В., Ершова В.Б.* 2014. Литохимия среднеюрско-нижнемеловых терригенных пород северной части Приверхоянского прогиба // Отчетств. геол. Вып. 5. С. 24-32.
- Герасименко Л.М., Ушатинская Г.Т.* 2002. Цианобактерии, цианобактериальные сообщества, маты, биопленки // Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН. С. 36-46.
- Жолнович В.А.* 1990. Фрамбоидальные агрегаты пирита в осадках современных озер гумидной зоны // ЭВМО. Вып. 4. С. 39-43.
- Ископаемые бактерии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах. 2011 / Ред. А.Ю. Розанов, Г.Т. Ушатинская. М.: ПИН РАН. 172 с.
- Пучков В.Н.* 2010. Геология Урала и Приуралья (актуальные вопросы стратиграфии, тектоники, геодинамики и металлогении). Уфа: Дизайн ПолиграфСервис. 280 с.
- Созинов Н.А.* 2008. Металлоносные углеродистые отложения Пхеннамского прогиба Сино-Корейского щита // Труды ГИН. Вып. 579. М.: ГЕОС. 86 с.
- Шеболкин Д.Н., Манник П.* 2014. Венлокские отложения южной части гр. Чернышева (Тимано-Североуральский регион) // Литосфера. № 1. С. 33-40.
- Юдович Я.Э., Майдль Т.В., Андреев Г.И.* и др. 1979. Геохимия опорных разрезов нижнего карбона и перми на р. Кожиме (Приполярный Урал) // Литология и геохимия палеозойских формаций севера Урала и Пай-Хоя. Сыктывкар. С. 3-36 (Тр. ИГ Коми филиала АН СССР. Вып. 28).
- Юдович Я.Э., Шулепова А.Н.* 1973. Оолитовые руды железа в ордовикских известняках Печорского Урала / Геология и полезные ископаемые Северо-Востока Европейской части СССР: Ежегодник 1972 ИГ Коми фил. АН СССР. Сыктывкар. С. 21-27.
- Юдович Я.Э., Юдин В.В., Шулепова А.Н., Хорошилова Л.А.* 1981. Новые данные об оолитовых железных рудах в среднем ордовике Северного Урала // Литология и условия образования докембрийских и палеозойских отложений Урала. Екатеринбург: УНЦ АН СССР. С. 26-34.
- Юшкин Н.П., Силаев В.И., Жарков В.А.* и др. 2013. Мезозойские копролиты: минералого-геохимические свойства и отношение к прогнозу фосфатонности // Проблемы минералогии, петрографии и металлогении. Мат-лы научных чтений памяти П.Н. Чирвинского. Пермь: Изд-во ПГУ. № 16. С. 26-52.

- Calner M.* 2005. A Late Silurian extinction event and anachronistic period // *Geology*. V. 33. P. 305–308
- Cramer B.D., Saltzman M.R.* 2007. Fluctuations in epeiric sea carbonate production during Silurian positive carbon isotope excursions: A review of proposed paleoceanographic models // *Palaeog., palaeoclim., palaeoec.* V. 245. P. 37–45.
- Christensen N.B.* 1995. Stable isotope geochemistry of siderite concretions from Jurassic sedimentary rocks on Bornholm (Denmark) // *Bull. geol. soc. Denmark*. V. 42. P. 47–56.
- Duguid S.M.A., Keyser T.K., James N.P., Rankey E.S.* 2010. Microbes and ooids // *J. sediment. res.* V. 80. P. 236–251.
- Ferretti A.* 2005. Ooidal ironstones and laminated ferruginous deposits from the Silurian of the Carnic Alps, Austria // *Boll. della soc. paleontol. Italiana*. V. 44. No 3. P. 263–278.
- Flügel E.* 2004. *Microfacies of carbonate rocks: analysis, interpretation and application*. Berlin: Heidelberg-Springer-Verlag. 976 p.
- Folk R.L.* 2005. Nannobacteria and the formation of framboidal pyrite // *J. earth syst. sci.* V. 114. No. 3. P. 369–374.
- Franceschelli M., Puxeddu M., Carta M.* 2000. Mineralogy and geochemistry of Late Ordovician phosphate-bearing oolitic ironstones from NW Sardinia, Italy // *Mineral. and petrol.* T. 69. No. 3–4. P. 267–293.
- Fredrickson J.K., Zachara J.M., Kennedy D.W.* et al. 1998. Biogenic iron mineralization accompanying the dissimilatory reduction of hydrous ferric oxide by a groundwater bacterium // *Geochim. cosmochim. Acta*. V. 62. P. 3239–3257.
- Halas S., Chlebowski R.* 2004. Unique siderite occurrence in Baltic Sea: a clue to siderite-water oxygen isotope fractionation at low temperatures // *Geol. quart.* V. 48. No. 4. P. 317–322.
- James H.L.* 1966. *Chemistry of the Iron-rich Sedimentary Rocks*. Ch. W / In M. Fleischer (Tech. ed.) *Data of Geochemistry* / U.S. Government printing office: Washington. 66 p.
- Lovley D.R., Phillips E.J.P.* 1988. Novel mode of microbial energy metabolism: organic carbon oxidation coupled to dissimilatory reduction of iron or manganese // *Appl. environ. microbiol.* V. 54. P. 1472–1480.
- Merinero R., Lunar R., Martinez-Frias J.* et al. 2008. Iron oxyhydroxide and sulphide mineralization in hydrocarbon seep-related carbonate submarine chimneys, Gulf of Cadiz (SW Iberian Peninsula) // *Marine and petrol. geol.* V. 25. P. 706–713.
- Munnecke A., Calner M., Harper D.A.T., Servais T.* 2010. Ordovician and Silurian seawater chemistry, sea level, and climate: a synopsis // *Palaeog., palaeocl., palaeoec.* V. 296. P. 389–413.
- Pacton V., Ariztegui D., Wacey D.* et al. 2012. Going nano: A new step towards understanding the processes governing fresh water ooid formation // *Geology*. V. 40. No. 6. P. 547–550.
- Sarnchez-Romarn M., Fernandez-Remolar D., Amils R.* et al. 2014. Microbial mediated formation of Fe-carbonate minerals under extreme acidic conditions // *Sci. rep*, DOI: 10.1038/srep04767 OI:10.1038/srep04767.

- Scotese C.R.* 2000. Paleogeographic Atlas. Paleomap Project. Calgary.
- 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. Is. 5. P. 420-436.
- Suttner T.J., Kido E.* 2011. Ordovician and Silurian Times: global events and biodiversity // *Mem. geol. soc. India*. No. 78. P. 29-68.
- Tomás S., Homann M., Mutti M.* et al. 2013. Alternation of microbial mounds and ooid shoals (Middle Jurassic, Morocco): response to paleoenvironmental changes // *Sediment. geol.* V. 294. P. 68-82.
- Van Houten F.B., Bhattacharyya D.P.* 1982. Phanerozoic Oolitic Ironstones – Geologic record and facies model // *Ann. rev. earth planet. sci.* V. 10. No. 1. P. 441-457.
- Voigt T., Gaupp R., Röhling H-G.* 2011. Lake deposits of the Early Triassic Buntsandstein in Central Germany: type localities of oolites and stromatolites // *Proc. 5 int. limnogeol. congress. Constanza*. P. 191-211.
- Vu B., Chen M., Russell J.* et al. 2009. Bacterial extracellular polysaccharides involved in biofilm formation // *Molecules*. V.14. P. 2535-2554.
- Yoshida M., Khan I.H., Ahmad M.N.* 1998. Remanent magnetization of oolitic ironstone beds, Hazara area, Lesser Himalayan thrust zone, Northern Pakistan: Its acquisition, timing, and paleoenvironmental implications // *Earth planets space*. V. 50. P. 733–744.
- Wu Z., Yuan L., Jia N.* et al. 2009. Microbial biomineralization of iron seepage water: implication for the iron ores formation in intertidal zone of Zhoushan Archipelago, East China sea // *Geochem. j.* V. 43. P. 167-177.

MICROBIAL PRESENCE IN GENETICALLY DIFFERENT CONCRETIONS AS INDICATORS OF DIFFERENT SEDIMENTARY SETTINGS

A.I. Antoshkina

The role of microorganisms in the formation of carbonate concretions has been the subject of many discussions. The electron microscopic study of the Middle Ordovician shamosite microconcretions, Wenlock calcite ooids, and Lower Carboniferous sideritic concretions established the presence of mineralized microbial films, the matrix structure and morphology of which are very similar to the fossilized glycocalyx (mineralized extracellular polymer substance). The distribution of hydroxides of iron, goetite, microframboidal pyrite, and diverse bacriomorph structures indicated anoxic conditions near the seafloor during the formation of the concretions, and consequently the presence of sulphate- and iron-reducing bacteria. The formation in the shamositic and sideritic concretions of autigenous minerals of sphalerite, pyrrotine, chalcopyrite, barite, galena, shameanite, tsumoite, and frauserite unusual for sedimentary rocks indicates the influence of the bottom gas-fluid seep, resulting in the local anoxias, fluctuation of salinity, and intense development of bacterial communities.

УДК 56.57:/551.7331(579.26)

ХАРДГРАУНДЫ СРЕДНЕОРДОВИКСКОГО БАЛТИЙСКОГО ПАЛЕОБАССЕЙНА: ПРОИСХОЖДЕНИЕ, ОСОБЕННОСТИ И РОЛЬ В ЭВОЛЮЦИИ БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ

С.В. Рожнов

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

Небольшая толщина волховских хардграундов, микритовый размер слагающих их кальцитовых зерен, структура и состав скрепляющего цемента, наличие большого количества минерализованных остатков бактерий и следов их жизнедеятельности показывают ведущую роль цианобактериальных пленок в формировании и консолидации среднеордовикских хардграундов на востоке балтийского палеобассейна. Подстилающий хардграунды слой микрита представлял собой мягкий грунт, в котором обитала многочисленная фауна илоедов и зарывающихся животных. После минерализации и гибели цианобактериальных пленок образовавшиеся хардграунды быстро колонизировались разнообразными стебельчатыми иглокожими, мшанками и сверлильщиками, а в мягком грунте под хардграундами обитали многочисленные илоеды. Поселенцы на биогермных хардграундах были поставщиками карбонатного детрита, в том числе и микритовой позмерности на обширных пространствах окружающего биогермы морского дна. В балтийском палеобассейне многие характерные представители палеозойской эволюционной фауны формировались именно в биотопах хардграундов и биогермов с самого начала ордовикской радиации в среднем ордовике.

ВВЕДЕНИЕ

Хардграуды представляют собой грунты, отвердевающие одновременно с осадконакоплением и обнажающиеся на поверхности морского дна (Wilson, Palmer, 1992). Впервые широкое распространение хардграуды получили в ордовике. Они явились тем биотопом, который быстро засе-

лили различные представители прикрепленного бентоса и сверлильщики, характерные для палеозойской эволюционной фауны. Хардграунды существенно влияли на особенности и глубину распространения инфауны. Тем самым хардграунды внесли свой существенный вклад в развитие обширной ордовикской эволюционной радиации. Поэтому изучение хардграундов и их влияние на разнообразие и развитие сообществ привлекает внимание многих исследователей. Была выдвинута гипотеза, что взрывное появление и широкое развитие хардграундов и органогенно-обломочных, насыщенных кальцитовым детритом грунтов в ордовике было связано с возникновением положительных обратных связей между такими грунтами и жившим на нем сообществом (Rozhnov, 2001, 2002; Rozhnov, Palmer, 1996). Для детритовых кальцитовых грунтов подобная обратная связь не вызывала сомнений, то для хардграундов оставалось неясным, почему они развивались преимущественно на поверхности микритового известняка и каким образом составляющие его мелкие биокласты цементировались между собой. К недавнему времени прочно укоренилось мнение, что цементация осадка и превращение его в хардграунд происходило благодаря быстрому неорганическому осаждению кальцитового цемента в мелководных карбонатных отложениях из поровых растворов, которые насыщались карбонатом кальция благодаря растворению арагонитовых раковин и других скелетных остатков в периоды так называемых кальцитовых морей (Wilson, Palmer, 1992; Palmer, Wilson, 2004; Vinn, Wilson, Toom, 2015).

Однако в результате изучения хардграундов волховского регионального яруса среднего ордовика Ленинградской области выяснилось, что формирование большинства хардграундов здесь обязано, прежде всего, цианобактериальным сообществам, которые в некоторые моменты заселяли огромные площади дна балтийского бассейна и постоянно присутствовали на существовавших здесь в волховское время биогермах (Рожнов, 2016; Rozhnov, 2016, 2017). Это объясняет многие особенности изученных ордовикских хардграундов и усложняет обратную связь между хардграундами и селившимся на них сообществом. Новые данные по волховским хардграундам подтверждают основные особенности их формирования и свидетельствуют о существовании под формирующими их цианобактериальными пленками богатой инфауны, которая сильно влияла на структуру и другие особенности поверхности хардграундов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа основана на продолжающемся изучении хардграундов волховского регионального яруса с их обрастателями, сверлильщиками и инфауной на востоке Ленинградской области в карьерах Путиловские ломки и Бабино, и обнажения на правом берегу р. Волхов близ с. Симонково (рис. 1).



Рис. 1. Схема местонахождений изученных хардграундов.

В карьерах были изучены хардграунды (рис. 2) с границы биллингенского и волховского региональных ярусов (хардграунд «стекло») и с границы нижнего («дикари») и среднего («желтяки») подъярусов волховского регионального яруса (хардграунд «буток»). Хардграунд, развитый на биогермах, был изучен из нерасчлененного разреза биогерма в волховском региональном ярусе у с. Симонково на правом берегу р. Волхов.

Полевые наблюдения проводились на действующих карьерах, благодаря чему хардграунды изучались на больших площадях. Поверхности хардграундов и шлифовки их боковых поверхностей фотографировались зеркальной камерой. Небольшие кусочки поверхности отламывались и просматривались под электронным сканирующим микроскопом, а элементный состав точно и по площади выявлялся микроанализатором.

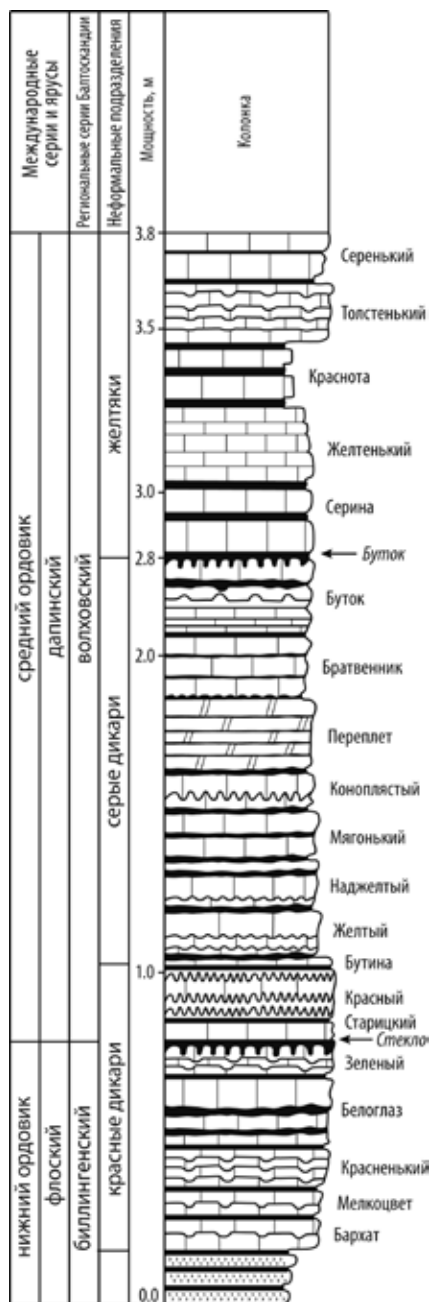


Рис. 2. Стратиграфическая колонка отложений волховского регионального яруса в Путиловском карьере (по данным Дронов и др., 1997; Дронов, Федоров, 1995). Стрелками обозначены хардграунды «стекло» и «буток».

МОРФОЛОГИЯ И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ХАРДГРАУНДОВ ВОЛХОВСКОГО РЕГИОНАЛЬНОГО ЯРУСА

В волховском региональном ярусе на востоке Ленинградской области имеются две главных поверхности хардграундов, выдержанные точно по стратиграфическому уровню и распространенные на многие сотни километров. Самый древний хардграунд из них приурочен к нижней границе волховского регионального яруса и фактически является кровлей биллингенского регионального яруса (рис. 2). Он является хорошей маркирующей этот уровень поверхностью и прослеживается далеко на запад в Северную Эстонию. Его название, данное рабочими карьеров и принятое в геологической литературе – «стекло». Второй хардграунд приурочен к кровле «дикарей» – нижнего подъяруса волховского регионального яруса (рис. 2). Слой, кровлей которого является этот хардграунд, называется «буток». Так далее будет называться и этот хардграунд. «Буток», как и «стекло», очень широко распространен и также является маркирующей поверхностью, по которой легко распознается граница «дикарей» и «желтяков» – нижнего и среднего подъяруса волховского регионального яруса.

Кроме этих двух хардграундов, в волховском ярусе часто встречаются хардграунды, точная корреляция которых неясна. Они расположены на биогермах, которые С.Г. Вишняков и Р.Ф. Геккер (1937) впервые обнаружили на р. Сясь и назвали горбами. Эти биогермы, как мы увидим далее, имеют сложное строение и неясное происхождение. Они занимают разное стратиграфическое положение. Их корни расположены в верхах биллингена, а покрываются они уже отложениями кундаского регионального яруса, иногда слегка заходя в них. Но точная корреляция уровней биогерма с окружающими слоями волховского регионального яруса весьма затруднена. Хардграунды в этих биогермах многочисленны и расположены мозаично, как стратиграфически, так и по площади. Каждый из изученных хардграундов имеет свои существенные особенности.

Хардграунд «стекло» маркирует перерыв в осадконакоплении и прослеживается на площади в сотни километров (рис. 2). Его слегка сглаженная поверхность местами как бы прорвана небольшими окнами бывшего мягкого грунта разного размера и неправильной формы и все это присыпано тончайшим слоем мелкого зеленого глауконита (рис. 3,а). Твердая поверхность этого слоя во время его формирования на морском дне хорошо выделяется гладкой текстурой и маркируется мелкими приросшими прикрепительными образованиями стебельчатых иглокожих (рис. 3,б). Окна мягкого грунта выделяются неровной текстурой. Таким образом, поверхность этого слоя на морском дне была не полностью твердой, а с пятнами мягкого грунта, занимавшими примерно четверть всей поверхности морского дна. Происхождение этих пятен мягкого грунта среди хардграунда

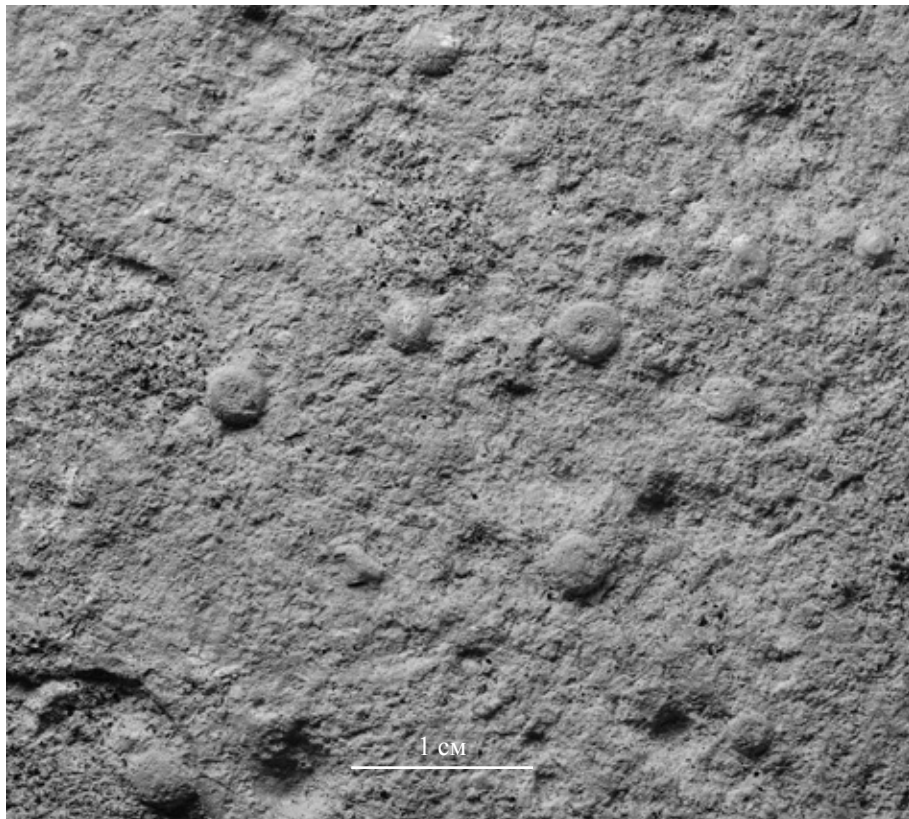
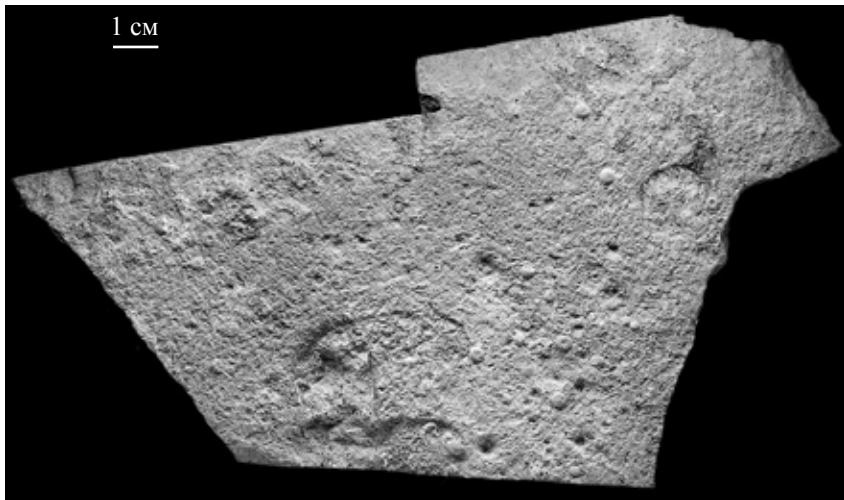


Рис. 3. Поверхность хардграунда «стекло» с «окнами» разрушенной поверхности бактериального мата. Путиловский карьер. Граница между биллингенским и волховским региональными ярусами: *a* – общий вид, *б* – деталь поверхности.



Рис. 4. Поверхность хардграунда «буток» со следами разрушенной биотурбацией поверхности цианобактериальной пленки. Путиловский карьер. Граница между нижним и средним подъярусами волховского регионального яруса.

было, видимо, двояким. Прежде всего, это могли быть выходы следов ползания илоедов на поверхность, субгоризонтальные ходы которых имеются в самом слое. Наличие этих следов в слое свидетельствует, что сам слой был мягкий, а затвердевшей была лишь его тонкая поверхность. Кроме того, часть окон мягкого грунта среди хардграунда имеет неправильную форму с неровными краями. Можно предположить, что они представляют собой следы прорыва корки твердого грунта газовыми пузырями, скапливавшимися под этой коркой. Возможность существования таких пузырей мы обсудим позже, при обсуждении механизма формирования волховских хардграундов.

Характерные особенности «стекла» более ярко выражены в морфологии хардграунда «буток». Как и «стекло», поверхность кровли «бутка» прослеживается на сотни километров к западу и является хорошо узнаваемой маркирующей поверхностью границы нижнего и среднего подъярусов волховского регионального яруса (рис. 2). Она пронизана многочисленными ходами илоедов и ямками от норок роющих организмов (рис. 4, 5).



Рис. 5. Поверхность хардграунда «буток» со следами разрушенной биотурбацией поверхности цианобактериальной пленки. Деталь. Путиловский карьер. Граница между нижним и средним подъярусами волховского регионального яруса.

Собственно твердой поверхностью, хардграундом, на морском дне была лишь незатронутая действием таких организмов поверхность между этими ходами. Она составляет не более 50% от общей площади морского дна и хорошо узнается своей ровной текстурой, мелкими сверлениями, которые принято называть Труranites, и прикрепительными образованиями разнообразных стебельчатых иглокожих и мшанок. Кроме того, на поверхности хардграунда видны как бы прилипшие к нему мелкие членики крино-

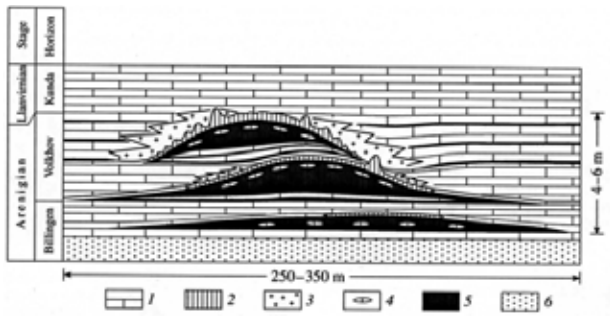


Рис. 6. Схема строения биогерма в волховском региональном ярусе (по: Рожнов, Федоров, 2001)

многочисленными следами (рис. 4, 5). Затвердевала при этом только поверхность морского дна, не нарушенная жившими в грунте животными. Можно предположить, что дно было покрыто цианобактериальной пленкой, которая в дальнейшем минерализовалась, образуя хардграунд. При ее минерализации к ней могли прилипнуть отдельные крупные частицы кальцитового детрита, которые мы наблюдаем на поверхности собственно хардграунда. Сходные особенности обнаружены у хардграундов, связанных с биогермами.

Эти биогермы обнажены в карьерах и обрывах вдоль ладожского глинта. Они представляют собой невысокие округлые по площади горбы, в центре которых располагаются глины, прикрытые сверху микритовыми известняками с поверхностями хардграундов, на которых расположены многочисленные сверления Трупанитес, прикрепительные образования мшанок и иглокожих (рис. 6). Примером может служить хардграунд биогерма близ с. Симонково на правом берегу р. Волхов, откуда собраны и изучены многочисленные образцы хардграундов и прикрепительных образований иглокожих (рис. 7).

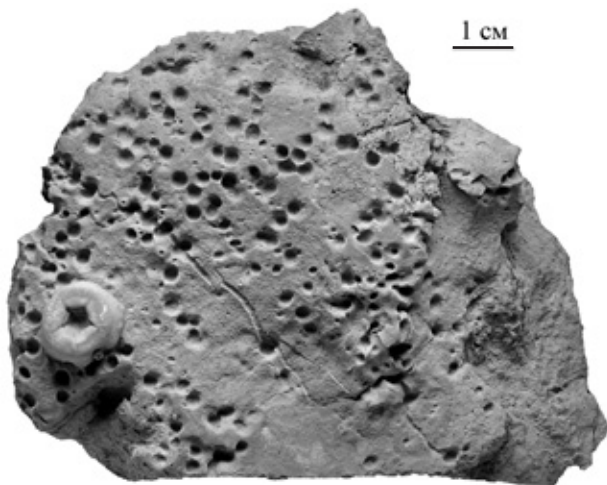


Рис. 7. Поверхность хардграунда из биогерма близ с. Симонково на правом берегу р. Волхов с поселениями мшанок прикрепительным образованием криноидов и сверлениями.

Эти биогермные горбы были впервые изучены и описаны Геккером и Вишняковым (1937), а в последние десятилетия изучались А.Ю. Иванцовым, А.В. Дроновым и, особенно детально, П.В. Федоровым (Дронов, Иванцов, 1994; Дронов, Федоров, 1994; Федоров, 1996, 2000, 2002; Федоров, Дронов, 1998а, б, в; Федоров, Дронов, Заварзин, 1998). Эти авторы предполагали, что эти биогермы образовались в результате поселений придонных фильтраторов, например, брахиопод (Дронов, Иванцов, 1994) или губок (Федоров, 2002). Наиболее подробно разобрал почти все возможные предположения о природе этих биогермов Федоров (2002). Он считал их результатом жизнедеятельности губок, от которых в глинах иногда сохраняются спикюлы. При этом он отринул возможность образования их в результате жизнедеятельности бактериальных матов из-за отсутствия в них тонкой слоистости, характерной для строматолитов – продуктов их жизнедеятельности. Хардграунды в биогермах и вокруг него развиты мозаично. Они могут переслаиваться глинистыми известняками и сами переходить в более мягкий осадок. В тонких слоях хардграундов иногда наблюдаются трещины отрыва. Под тонкой поверхностью твердого морского дна были развиты мелкозернистые мягкие известковые осадки, после диагенеза превратившиеся в микритовые известняки. Об этом мягком грунте под хардграундами биогермов свидетельствует найденная в микритовых известняках особая фауна слепых трилобитов, что свидетельствует об их постоянной жизни в осадке. Сверху в микриты попадали пелагические трилобиты (персональное сообщение С. Терентьева при просмотре его коллекции фауны микритовых известняков). Таким образом, хардграунды и в биогермах тоже образовывали лишь тонкую, мозаично распространенную корку, под которой располагался мягкий грунт с богатой фауной его обитателей.

Эти данные подводят нас к проблеме происхождения изученных хардграундов, которая состоит из двух вопросов. Первый – это особенности осадконакопления во время его накопления, а второй – особенности цементации осадка в хардграунд.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ХАРДГРАУНДОВ

Происхождение хардграундов предполагалось в результате медленного карбонатного осадконакопления при одновременном осаждении кальцитового цемента из поровых вод, материал для которого брался из растворявшегося арагонита раковин моллюсков (Wilson, Palmer, 1992; Palmer, Wilson, 2004). Следы растворения этих раковин действительно наблюдаются в разрезах волховского регионального яруса на исходно арагонитовых раковинах головоногих моллюсков, поэтому источник растворенного карбоната кальция в донных и поровых водах может быть именно таким. Но тонкая корка хардграунда, его мозаичное распределение на морском дне и в биогермах, тесное соседство с мягким грунтом делают сомнительным воз-

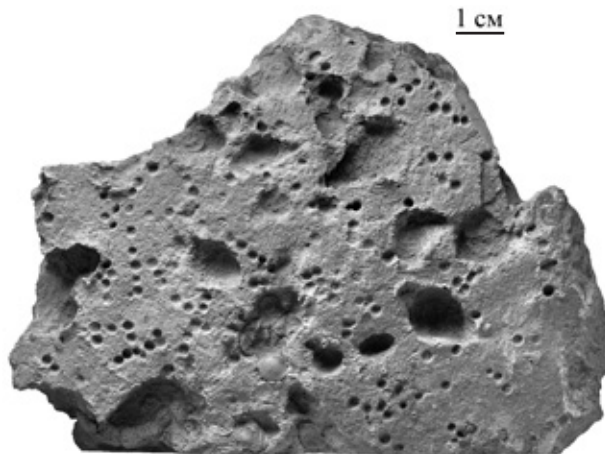


Рис. 8. Поверхность хардграунда слоя неясного стратиграфического положения, расположенного близ биогерма, с окнами разорванного пузырями газа затвердевающего цианобактериального мата. Видны приподнятые края окон. Карьер близ с. Бабино.

возможность чисто хемогенного осаждения кальцита из поровых вод грунта, а тем более из морских вод на границе между осадком и водой. Кроме того, в волховское время палеобалтийский бассейн был холодноводным, а такой температурный режим был неподходящим для широкомасштабного хемогенного осаждения кальцита. Рассмотренные выше особенности волховских хардграундов указывают на то, что перед цементацией в твердую корку будущий хардграунд представлял собой тонкую, в несколько миллиметров, достаточно эластичную пленку для разрушения его зарывающимися и роющими животными, обитавшими под этой пленкой. В некоторых случаях, как мы указывали при описании хардграунда «стекло», было возможно разрушение этой пленки скапливавшимися под ней пузырями газа, вероятно, метана. Если края окон в хардграунде «стекло» были сглажены небольшим размывом, то на хардграунде неясного стратиграфического положения, обнаруженного около одного из биогермов в карьере близ с. Бабино, их края были задраны вверх (рис. 8), что более обоснованно указывает на существование пузырей, прорывавших пленку формирующегося хардграунда. Природа пленки с такими свойствами, наиболее вероятно, была микробной, и, скорее всего, цианобактериальной (Рожнов, 2016; Rozhnov, 2016, 2017). Проверить предположение о цианобактериальной природе формирования хардграундов можно находками следов жизнедеятельности бактерий под сканирующим электронным микроскопом. Но сначала рассмотрим особенности развития цианобактериальных пленок и матов в современных морях.

РОЛЬ ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНЫХ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ В ФОРМИРОВАНИИ РАЗЛИЧНЫХ СЕДИМЕНТОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР В МОРСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ

На мелководье и в приливно-отливной зоне современных морей широко развиты микробиальные пленки и маты (Noffke, 2010). Маты представляют собой толстую, до нескольких сантиметров, органическую субстанцию, сложенную переплетенными нитями трихомных организмов, погруженных в слизь, со слоями минералов. Они нередко сплошным ковром покрывают большие пространства дна шельфа и приливно-отливной зоны морей. Для их существования необходимо отсутствие биотурбации. В самом верхнем слое, толщиной 1-2 мм, доминируют цианобактерии, определяющие структуру мата и являющиеся основными продуцентами органического вещества. Под ними располагаются другие фототрофные бактерии, ниже которых располагается анаэробная зона развития сульфидогенов. С бактериальными матами было связано формирование строматолитов, создававших в докембрии мощные толщи карбонатных отложений. Для строматолитов характерна слоистость в виде попарного чередования темных и светлых слоев, которые трактуются как последовательная смена органогенного и минерального слоев. Строматолиты, как правило, образовывались в тепловодных морях с карбонатным осадконакоплением.

С микробиальными матами сходны биопленки, сложенные, в основном, цианобактериями. Они тонким слоем развиваются на поверхности осадка и обволакивают отдельные частицы внутри осадка (Noffke, 2010). Биопленки отличаются от матов значительно меньшей толщиной и отсутствием вертикальной структурированности толщи пленки. Они обволакивают отдельные зерна осадка и выделяют экстраполимерную субстанцию (ЭПС) – внеклеточное полимерное органическое вещество, склеивающее осадок и пленку в единое целое. В результате осадок стабилизируется, сохраняя рельеф и структуру песчанистой поверхности, например, ряби, в течение долгого времени после окончания волнения воды. Благодаря этой субстанции следы былой морской ряби могут сохраняться в ископаемом состоянии. Микробиальные пленки и связанные с ними структуры характерны для холодноводных морей с преимущественно терригенным осадконакоплением.

Экстраполимерная субстанция (ЭПС) представляет собой кислый высокомолекулярный полисахаридный матрикс, включающий в себя белки, пептиды, другие органические соединения, а также неорганические соединения, такие как сульфаты и фосфаты. ЭПС образует вокруг микробиальных клеток матрикс, интегрирующий биопленку или мат в единое целое. Она является матрицей для карбонатной нуклеации и ключевым компонентом, наряду с механизмом повышения кислотности, для органоинерали-

зации (обзор в: Dupraz et al., 2009). Благодаря этой особенности она может быстро минерализоваться осаждением карбонатов. Минерализация может проходить двумя путями – активным (биологически индуцированным) и пассивным (испытывающим биологическое влияние). При активном осаждении карбоната происходит деградация лабильной фракции матрикса и освобождение кальция от связей с полимерами. При этом увеличивается кислотность. Одновременное увеличение концентрации кальция и кислотности приводит к биологически индуцируемой минерализации, важной для образования морских строматолитов. Пассивное осаждение связано с биологическим влиянием. Оно возникает, когда все функциональные группы полимеров заняты связями катионов и комбинация кислотных условий со свободными ионами Ca^{+2} ведет к нуклеации карбоната кальция на матриксе экстраполимерной субстанции. Этот процесс характерен при образовании минералов на основе уже неживого органического субстрата, когда исчезает подавление осаждения карбоната бывшей живой экстраполимерной субстанцией. Процессы минерализации нередко проходят очень быстро, благодаря чему под электронным микроскопом мы можем наблюдать хорошо сохранившиеся минерализованные чехлы филаментов и структуру экстраполимерного матрикса с порами и каналами. Поэтому наличие таких структур в образцах ископаемого хардграунда должно уверенно свидетельствовать о его цианобактериальном происхождении.

ВОЛХОВСКИЕ ХАРДГРАУНДЫ ПОД СКАНИРУЮЩИМ ЭЛЕКТРОННЫМ МИКРОСКОПОМ

В исследованных хардграундах под сканирующим электронным микроскопом были обнаружена минерализованная субстанция, окутывающая и цементирующая кальцитовые зерна осадка (рис. 9, 10, 11). Эта субстанция трактуется как минерализованная экстраполимерная субстанция, обусловленная своим происхождением жизнедеятельностью цианобактерий (Рожнов, 2016; Rozhnov, 2016, 2017). В ней местами сохранились чехлы и нити цианобактерий. Иногда встречаются минерализованные остатки других бактерий – колонии коккоидных форм и оболочки вытянутых форм (Рожнов, 2016; Rozhnov, 2016, 2017). Преимущественно цианобактериальный состав микробного сообщества показывает присутствие характерных чехлов нитей, окруженных гликокаликсом или образующих переплетающуюся сеть филаменты. Минерализованная ЭПС, окутывающая мелкие зерна кальцита, размером обычно 5-15 микрон (рис. 9, 10, 11). Состав зерен кальцита без существенных примесей дополнительных элементов. В минерализованной ЭПС состав значительно более сложный. Помимо кальция, углерода и кислорода здесь имеются существенные примеси кремния, алюминия, железа, магния, калия и титана (рис. 9). Эти данные свидетель-

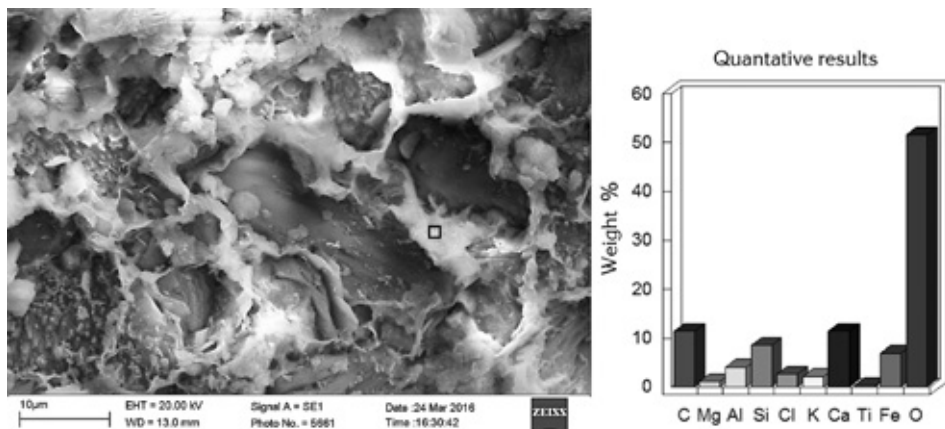


Рис. 9. Зерна кальцита, окутанные минерализованной экстраполимерной субстанцией и ее элементный состав.

ствуют о том, что зерна кальцита, попадавшие на дно, сразу же обрастали цианобактериальными пленками, выделявшими ЭПС, которая склеивала их в единую субстанцию. ЭПС адсорбировала многие элементы из окружающей среды, прежде всего кальций, магний, железо, кремний, которые при деградации органического вещества образовывали сначала сложные органо-минеральные соединения, а затем полностью минерализовались, цементируя зерна кальцита в хардграунд.

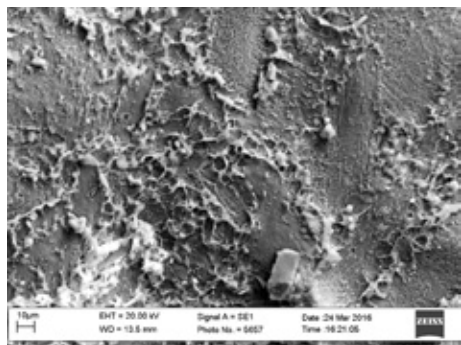


Рис. 10. Зерна кальцита, окутанные минерализованной экстраполимерной субстанцией.

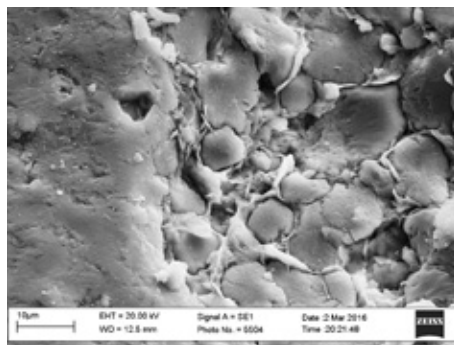


Рис. 11. Зерна кальцита, окутанные минерализованной экстраполимерной субстанцией.

ОБСУЖДЕНИЕ

Микритовый размер кальцитовых биокластов, окутанных кальцитовым карбонатным цементом со значительной примесью многих элементов при отсутствии микрослоистости и вертикальной биогеохимической зональности в изученных хардграундах указывает на их формирование в результате жизнедеятельности цианобактериальных сообществ. Результаты деятельности этих сообществ отличаются как от строматолитов, так и от структур, индуцируемых такими сообществами в терригенных отложениях. Строматолиты, как производные микробиальных матов, развиваются в тепловодных бассейнах с хорошо развитым хемогенным карбонатным осаждением и осадконакоплением. Микробиальные пленки и индуцируемые ими седиментологические структуры характерны для холодноводных морей с преимущественно терригенным осадконакоплением. В раннем ордовике и начале среднего ордовика балтийский палеобассейн был холодноводным (Dronov, Rozhnov, 2007). Со среднего ордовика для него было характерно развитие органогенно-обломочного карбонатного осадконакопления. Балтийский бассейн в среднем ордовике был холодноводным, но с карбонатным осадконакоплением. Это придавало микробиально индуцируемым седиментологическим структурам своеобразие, выраженное, прежде всего, в своеобразии волховских хардграундов.

Глубина затвердевающей био пленки на поверхности дна оценивается в первые миллиметры по толщине задранных краев вдоль прорывающих ее окон. Это свидетельствует о промежуточных особенностях этих цианобактериальных образований между бактериальными пленками и матами, с толщиной, достаточной для того, чтобы называть их матами, но без необходимой для этого вертикальной структурированности. Можно назвать их незрелыми, или зачаточными, матами (Rozhnov, 2017). В выделявшейся бактериями экстрацеллюлярной субстанции застревали и накапливались осаждавшиеся мелкие кальцитовые и редкие более крупные биокласты. Мы можем наблюдать такие биокласты не только внутри хардграунда, но и на его поверхности (рис. 3б). Низкая температура воды не позволяла осаждаться хемогенному карбонату из морской воды в большом количестве.

Мелкие кальцитовые зерна, формировавшие хардграунд, представляли собой, видимо, мельчайшие биокласты, находившиеся во взвешенном состоянии в воде и способные переноситься на большие расстояния перед их осаждением на цианобактериальный мат, где они консолидировались экстрацеллюлярной субстанцией. Поставщиком биокластов могли быть, прежде всего, иглокожие и мшанки, обитавшие в значительном количестве на хардграундах мелководных биогермных холмов.

Для появления обширного пространства морского грунта, покрытого био пленками, необходимы, по крайней мере, три условия: достаточное

количество света, длительная спокойная обстановка и отсутствие полной биотурбации. Поэтому можно предположить, что формирование обширных цианобактериальных матов на морском дне происходило при повышении уровня моря, в результате которого волнения штормов не достигали дна, но глубина не была препятствием для достаточного количества солнечного света. Такая обстановка могла быть на глубине 30-40 м. Возможно, в периоды широкого развития микробиальных матов в бассейне наблюдались длительные застойные явления, обусловленные низкой степенью перемешивания воды. Появление таких зачаточных матов мешало поселению личинок в этих местах и обусловило отсутствие там многих бентосных животных. Но биотурбация в подстилающем хардграунд слое была существенной и особенно яркой во время формирования хардграунда «буток». В результате разрушения цианобактериальной пленки биотурбаторами образовывались окна мягкого грунта, а хардграунд образовывался лишь в местах сохранившейся биопленки. Периоды широкого развития цианобактериальных пленок были, видимо, очень короткими, в несколько лет или меньше. Гибель микробиального сообщества этих зачаточных матов могла наступать при понижении уровня моря после значительного усиления в придонном слое гидродинамической активности. На сформировавшемся таким образом хардграунде поселялись сверлильщики *Tyranites*, мшанки и стебельчатые иглокожие. Небольшие окна неправильной формы, иногда с задранными вверх краями, в изученных хардграундах свидетельствуют о возможном накоплении под их затвердевающей поверхностью пузырьков газа, видимо, метана. Небольшие полости в подстилающем известняке могли быть тоже обусловлены газовыми пузырями.

На биогермах формирование бактериальных матов проходило сходным образом. Можно согласиться с Федоровым (1996, 2000, 2002), что глинистое ядро формировалось осаждением тонкой фракции вокруг поселений губок. Уже на склонах этого глинистого ядра вокруг поселений губок возникали, видимо, микробиальные маты, улавливавшие и консолидировавшие мелкие кальцитовые частицы, и местами значительное количество пеллитовых частиц. При усилении скорости осадконакопления в отдельных местах происходила гибель микробиального сообщества, что создавало мозаичность в распределении хардграундов вокруг биогермов и их переслаивание с мягкими грунтами. Это приводило к мозаичному распределению фауны, обильно селившейся на сформировавшихся после гибели зачаточных матов хардграундах, и избегавшей селиться из-за гибели личинок на живых матах. Поселения иглокожих и мшанок поставляли большое количество кальцитового детрита, частично измельчавшегося из-за повышенной гидродинамики близ биогермов. Эти мельчайшие кальцитовые биокласты быстро накапливались на поверхности биопленок как самого биогерма, так и на широких пространствах окружающего морского дна.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Небольшая толщина волховских хардграундов, микритовый размер слагающих их кальцитовых зерен, структура и состав скрепляющего цемента, наличие большого количества минерализованных остатков бактерий и следов их жизнедеятельности показывают ведущую роль цианобактериальных пленок в формировании и консолидации среднеордовикских хардграундов на востоке балтийского палеобассейна. Подстилающий хардграунды слой микрита представлял собой мягкий грунт, в котором обитала многочисленная фауна илоедов и зарывающихся животных. Благодаря их деятельности цианобактериальная пленка местами разрушалась, и в этих местах хардграунды не образовывались. Поэтому в хардграундах были окна мягкого грунта («стекло») или они даже чередовались с лабиринтами мягкого грунта, прделанных илоедами («буток»). В мягком грунте под хардграундами обитала особая фауна слепых трилобитов.

Развитие цианобактериальных пленок матов на обширных пространствах морского дна среднеордовикского балтийского палеобассейна и образование связанных с ними хардграундов происходило, видимо, на глубине 30-40 м при низкой придонной гидродинамической активности. Они формировались очень быстро и существовали короткое время. После минерализации и гибели цианобактериальных пленок образовавшиеся хардграунды быстро колонизировались разнообразными стебельчатыми иглокожими, мшанками и сверлильщиками, а в мягком грунте под хардграундами обитали многочисленные илоеды. Образование хардграундов на биогермах проходило в более мелководных условиях и носило мозаичный характер благодаря перемежению живых цианобактериальных матов с отмершими минерализующимися матами и сформировавшимися на их месте хардграундами. Поселенцы на биогермных хардграундах были поставщиками карбонатного детрита, в том числе и микритовой размерности на обширных пространствах окружающего биогермы морского дна. В балтийском палеобассейне многие характерные представители палеозойской эволюционной фауны формировались именно в биотопах хардграундов и биогермов с самого начала ордовикской радиации в среднем ордовике.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен за широкое обсуждение особенностей хардграундов А.Ю. Розанову, за помощь в полевых исследованиях Г.В. Миранцеву и С.В. Терентьеву. Особая признательность Л.В. Зайцевой за помощь в изучении хардграундов под сканирующим электронным микроскопом и М.К. Емельяновой за помощь в оформлении статьи. Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов», гранта РФФИ 15 04 08315 «Эволюция экологических адаптаций иглокожих в палеозое» и является вкладом в международную программу геологических наук, Проект 653 – «Начало события Великой ордовикской биодиверсификации».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вишняков С.Г., Геккер Р.Ф.* 1937. Следы размыва и внутрипластовые нарушения в глауконитовых известняках нижнего силура Ленинградской области // Сб. к 45-летию научной деятельности члена ЦНИГРИ доктора геологических наук Н.Ф. Погребова. Л.-М.: ОНТИ-НКТП, с. 30-35.
- Дронов А.В., Иванцов А.Ю.* 1994. Органогенные постройки в нижнеордовикских карбонатных отложениях окрестностей Санкт-Петербурга // Вестн. СПбГУ. Сер. 7: Геология, география. Вып. 1 (№ 7), с. 23-30.
- Дронов А.В., Савицкий Ю.В., Цыганова Е.А.* 1993. Карбонатный ордовик окрестностей С.-Петербурга: стратиграфия дикарей // Вестн. СПбГУ. Сер. 7: Геология, география. Вып. 3 (№ 21). С. 36-42.
- Дронов А.В., Федоров П.В.* 1995. Карбонатный ордовик окрестностей Санкт-Петербурга: стратиграфия желтяков и фризов // Вестн. СПбГУ. Сер. 7: Геология, география. Вып. 2 (№ 14). С. 9-16.
- Рожнов С.В.* 2016. Роль микробиальных сообществ в формировании хардгранулов волховского регионального яруса (средний ордовик, дапинский ярус) Ленинградской области // Палеонтология, стратиграфия, астробиология. Сб. к 80-летию академика А.Ю. Розанова. М.: ПИН РАН. С. 325-337.
- Рожнов С.В., Федоров П.В.* 2001. Новый род криптокринитид (Eocrinoidea, Echinodermata) из прибиогермных отложений волховского яруса (верхний аренинг, ордовик) Ленинградской области // Палеонтол. журн. № 6. С. 42-49.
- Федоров П.В.* 1996. Значения процесса осаждения терригенной взвеси бентосными биофильтраторами для образования раннеордовикских органогенных построек северо-запада Русской платформы // Вестн. СПбГУ. Сер. 7: Геология, география. Вып. 2 (№ 14). С. 143-151.
- Федоров П.В.* 2000. Раннеордовикские органогенные постройки северо-запада России. 2. Геккеревы горбы долины р. Тосна // Вестн. СПбГУ. Сер. 7: Геология, география. Вып. 2 (№ 15). С. 84-91.
- Федоров П.В.* 2002. Карбонатно-глиняные иловые холмы нижнего-среднего ордовика Балтоскандии // Диссертация на соискание ученой степени кандидата геолого-минералогических наук. Рукопись. 229 с.
- Федоров П.В., Дронов А.В.* 1998. Нижнеордовикские органогенные постройки северо-запада Русской платформы // Палеогеография венда – раннего палеозоя Северной Евразии / Ред. В.А. Коротеев и др. Екатеринбург: УрОРАН, с. 184-191.
- Dronov A.V., Rozhnov S.V.* 2007. Climatic changes in the Baltoscandian basin during the Ordovician: sedimentological and palaeontological aspects // Acta palaeontol. sin. 46 (suppl.): 108–113.
- Dupraz C., Pamela Reid R.P., Braissant O. et al.* 2009. Processes of carbonate precipitation in modern microbial mats. Earth-Science rev. V. 96. № 3. P. 1-22. DOI:10.1016/j.earscirev.2008.10.005
- Noffke N.* 2010. Geobiology: microbial mats in sandy deposits from the Archean Era to today. Springer-Verlag: Berlin, Heidelberg. 194 p.
- Palmer T.J., Wilson M.A.* 2004. Calcite precipitation and dissolution of biogenic aragonite in shallow Ordovician calcite seas // Lethaia. 37 (4): 417-427. doi:10.1080/00241160410002135

- Rozhnov S.V.* 2002. Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic // *Paleontol. j.* V. 36, suppl. 6. P. S525-S674.
- Rozhnov S.V.* 2016. Cyanobacterial origin and morphology of the Volchov hardgrounds (Dapingian, Middle Ordovician) of the St-Petersburg area (Russia) / *Reds A. Baucon, C. Neto de Carvalho, J. Rodrigues. Ichnia 2016: abstract book: UNESCO Geopark Naturtejo/International Ichnological Association, Castelo Branco.* P. 182-183.
- Rozhnov S.V.* 2017. Cyanobacterial origin and morphology of the Volkhov hardgrounds (Dapingian, Middle Ordovician) of the St. Petersburg region (Russia) // *Bol. della società paleontologica Italiana* (in press).
- Rozhnov S.V., Fedorov P.V.* 2001. A new cryptocrinid genus (Eocrinoidea, Echinodermata) of the bioherm-related facies of the Volkhov stage (Late Arenigian, Ordovician), Leningrad region // *Paleontol. j.* 6: 42-49.
- Bakterial'naia paleontologiya (Bacterial paleontology).* 2002 / Ed. A.Yu. Rozanov. 188 p. PIN RAS, Moscow (in Russian).
- Vinn O., Wilson M.A., Toom U.* 2015. Bioerosion of Inorganic Hard Substrates in the Ordovician of Estonia (Baltica). *PLOS ONE.* 10(7): e0134279. doi:10.1371/journal.pone.0134279
- Wilson M.A., Palmer T.J.* 1992. Hardgrounds and hardground faunas. *Univ. Wales, Aberystwyth, Institute of earth studies publ.* 9: 1–131.
- Wright V.P., Cherns L.* 2016. How far did feedback between biodiversity and early diagenesis affect the nature of Early Palaeozoic sea floors? // *Palaeontology.* 59 (6): 753-765.

HARDGROUNDS OF THE MIDDLE ORDOVICIAN BALTIC PALEOBASIN: ORIGIN, FEATURES, AND THEIR ROLE IN THE EVOLUTION OF BENTHIC COMMUNITIES

S.V. Rozhnov

The small thickness of the Volkhov hardgrounds, micritic size of their calcite grains, structure and composition of the cement, presence of abundant mineralized remains of bacteria and traces of their metabolism show a leading role of cyanobacterial films in the formation and consolidation of the Middle Ordovician hardgrounds in the east of the Baltic paleobasin. A micritic layer underlining hardgrounds represented a soft substrate inhabited by abundant burrowers and sprawlers. After mineralization and the death of cyanobacterial films, the hardgrounds were quickly colonized by various stalked echinoderms, bryozoans and boring animals, and the soft substrates beneath the hardgrounds were inhabited by abundant detritus feeders. Organisms inhabiting bioherm hardgrounds supplied carbonate detritus, including that of micritic size, over vast areas of seafloor around the bioherms. In the Baltic paleobasin, many characteristic representatives of the Paleozoic evolutionary fauna were formed in the biotopes of hardgrounds as bioherms, from the very beginning of the Ordovician radiation in the Middle Ordovician.

УДК 561.28:551.72(924.8)

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ У ЦИАНОБАКТЕРИЙ В ПОЗДНЕМ ДОКЕМБРИИ И ИХ ВОЗМОЖНАЯ СОВРЕМЕННАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ

В.Н. Сергеев

Геологический институт РАН, Москва
sergeev-micro@rambler.ru

Докембрийские цианобактерии демонстрируют беспрецедентный эволюционный консерватизм, практически не изменившись за последние два миллиарда лет, когда древние формы имеют современные аналоги на родовом или даже видовом уровне. При этом протерозойские цианобактерии и другие прокариоты образуют неповторимые во времени ассоциации ограниченного вертикального и широкого латерального распространения. Наиболее яркими представителями этих ассоциаций являются микробиоты ганфлинтского типа палеопротерозоя и Archaeoellipsoides-доминирующие ассоциации микрофоссилий котуйканского типа раннего рифея. Это таксономическое своеобразие и узкое вертикальное распространение отражают не эволюционные изменения, а необратимую смену глобальных условий обитания на поверхности планеты. Однако в течение протерозоя среди ископаемых сине-зеленых водорослей наблюдаются и эволюционные изменения: появление стебельковых цианобактерий *Polybessurus* в среднем рифее и спирально-цилиндрических цианобактерий *Obruchevela* в позднем рифее.

Ключевые слова: докембрий, микрофоссилии, прокариоты, эукариоты, цианобактерии.

ВВЕДЕНИЕ

Остатки докембрийских цианобактерии с первых этапов своего изучения демонстрировали беспрецедентный эволюционный консерватизм, характеризуя докембрийский этап развития жизни как резко отличный от фанерозойского с ярко выраженной эволюционной динамикой организмов. Причин для подобного консерватизма предполагается несколько, в том числе существования микробных сообществ цианобактериальных матов,

делавших практически невозможным изменением одного из компонентов без резко тормозящего эффекта со стороны других компонентов системы (Заварзин, 2003). При этом действительно начиная с момента репрезентативной палеонтологической летописи около 2 млрд. лет назад остатки встреченных цианобактерий мало отличаются от современных, имея аналоги на родовом или даже видовом уровне (Hofmann, 1976; Hofmann, Schopf, 1983; Golubic, Hofmann, 1976; Сергеев, 1992, 2006). Тем не менее, определенные второстепенные изменения среди цианобактерий, зафиксированные в морфологии некоторых форм, в течение протерозоя наблюдаются, и возможность этих изменений подтверждаются новейшими данными молекулярной биологии. Этот феномен делает возможным использование ряда остатков прокариот наряду с эвкариотами в биостратиграфии протерозоя для корреляции удаленных разрезов.

Вторым моментом, говорящим о возможном биостратиграфическом использовании цианобактерий, является парадокс ископаемых цианобактериальных сообществ рифея и венда, когда консервативные ассоциации прокариотных микроорганизмов, имеющих современные аналоги, образуют таксономически неповторимые во времени ассоциации узкого стратиграфического и широкого географического распространения, отражающие необратимую смену физико-химических обстановок обитания на поверхности планеты. При выделении серии неформальных биостратиграфических подразделений протерозоя (протерогоризонтов, биогоризонтов или units в англоязычном варианте) (см. Sergeev, 2006, 2009; Сергеев и др., 2010) подобные ассоциации цианобактерий и других прокариотных микроорганизмов нижнепротерозойских ассоциаций ганфлинтского типа или акинет-доминирующих микробиот котуйканского типа нижнего рифея стали ключевыми при выделении соответственно лабрадорской и анабарской единиц разработанной шкалы.

АРХЕЙ: ДРЕВНЕЙШИЙ ЭТАП СУЩЕСТВОВАНИЯ ЦИАНОБАКТЕРИЙ

Остатки докембрийских микроорганизмов и, в первую очередь, цианобактерий сохраняются либо как окремненные микрофоссилии в конкрециях кремней и окремненных разностях карбонатных пород, либо как органостенные мумифицированные микроостатки в сланцево-глинистых толщах. Фрагментарные микропалеоботанические данные, косвенные доказательства (биомаркеры) и состав изотопии углерода (подробный обзор см. Сергеев и др., 2007) позволяют полагать, что цианобактерии были представлены в позднем архее – 2.5 и, может быть, 2.8-3.0 и даже 3.5 млрд. лет назад. Несомненным доказательством присутствия цианобактерий (по крайней мере, цианобактерий s.l. в смысле Г.А. Заварзина, 2003) в позднеархейских отложениях является произошедшее в раннем протерозое в интервале 2.45-2.2 становление кислородной атмосферы современного типа, называемое «кислородной революцией (Great Oxidation Event)» (для подробного анализа см. Bekker et al., 2004; Schopf, 2014). По геохимическим данным определенное

наличие свободного кислорода в атмосфере проявлялось с уровня примерно в 3 млрд. лет, так называемые «дуновения кислорода», которые могли быть результатом как метаболической активности цианобактерий, так и флуктуациями неорганических процессов (Anbar et al., 2007). Но становление кислородной атмосферы с выделением колоссального количества свободного кислорода и поддержание его уровня в атмосфере где-то примерно 15 процентов от современного (Holland, 1994) может быть объяснено только глобальным распространением цианобактериальных матов. Здесь следует отметить интересные находки последних лет, говорящие о вероятно ранней колонизации суши сообществами цианобактерий во время упомянутой «кислородной революции» или даже ранее (Розанов и др., 2008; Розанов, Астафьева, 2013).

По мнению Г.А. Заварзина (1983, 2001; см. также Заварзин, Колотилова, 2001), около 2000 млн. лет назад произошла грандиозная перестройка всей гидробиосферной системы на основе создания кислородной атмосферы. С этим рубежом совпадают и резкие изменения в составе, количестве и сохранности окремненных микробиот, когда палеонтологическая летопись становится репрезентативной и адекватно отражает эволюционный уровень развития докембрийского микромира. Несомненно, становление кислородной атмосферы было одним из решающих факторов в развитии биосферы Земли, определившим ее дальнейшую эволюционную динамику и высокое биоразнообразие (Рожнов, 2013).

РАННЕПРОТЕРОЗОЙСКИЙ ЭТАП РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЦИАНОБАКТЕРИЙ И ДРУГИХ ПРОКАРИОТ

Распределение находок окремненных микрофоссилий в геологической летописи отражает, очевидно, не только эволюционные, но экологические и тафономические факторы. Именно влиянием последних, скорее всего, можно объяснить бедность ископаемых микробиот в отложениях, накопившихся 2.5–2.0 млрд. лет назад, возможно, связанных с геохимическими, тафономическими и экологическими особенностями переходного периода становления кислородной атмосферы.

Резкие изменения в составе, количестве и сохранности окремненных микробиот происходят в интервале 2.1–1.7 млрд. лет назад, когда палеонтологическая летопись становится репрезентативной, и адекватно отражает эволюционный уровень развития докембрийского микромира (Hofmann, Schopf, 1983; *The Proterozoic biosphere...*, 1992; Сергеев, 1992, 2006). Известные в этом возрастном интервале окремненные микробиоты можно разделить на два основных типа: белчерский и ганфлинтский, различающиеся как по таксономическому составу остатков микроорганизмов, так и по фациально-экологическому положению.

Экспансии цианобактериальных экосистем, по-видимому, предшествовало несколько существенных событий в геологической истории Земли. Если допустить, что цианобактерии еще в раннем архее реализовали возможность использовать воду в качестве донора электронов, выделяя как

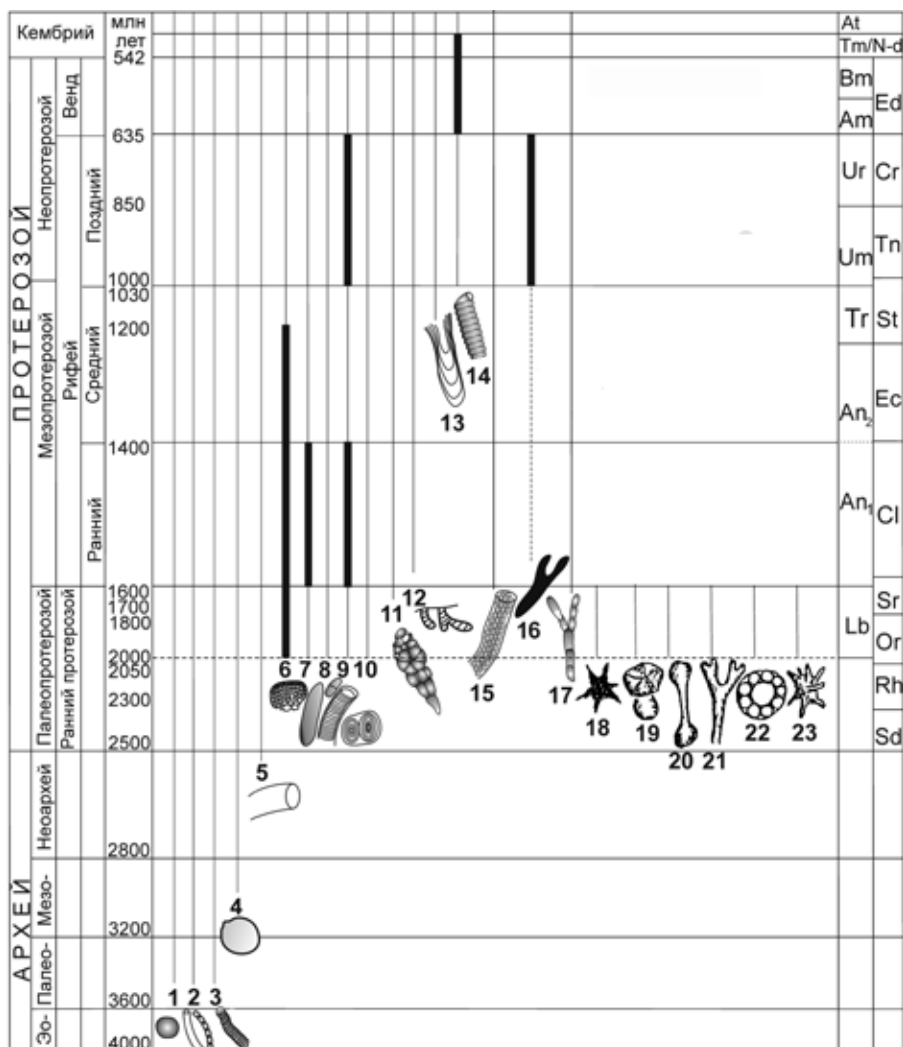


Рис. 1. Распространение основных видов синезеленых водорослей и других микрофоссилий в архее и протерозое: 1 – мелкие (диаметр < 10 мкм) одиночные сферические микрофоссилии; 2 – мелкие (диаметр < 10 мкм) нитчатые микрофоссилии; 3 – септированные нитчатые микрообъекты (трихомы?) диаметром > 10 мкм; 4 – коккоидные микрофоссилии, содержащие плотные тела или с отсутствием включений рода *Mucosocoides*, возможно, остатки хроококковых цианобактерий; 5 – большие (до 35 мкм в диаметре) несептированные нити, трубчатые чехлы предположительно осцилляториевых цианобактерий; 6 – остатки энтофизалесовых цианобактерий рода *Eoentophysalis*; 7 – акинеты цианобактерий рода *Archaeoellipsoides*; 8 – одноклеточными эллипсоидальной хроококковые цианобактерии рода *Eosynechococcus*; 9 – трихомы и нити цианобактерий; 10 – одноклеточные хроококковые цианобактерии рода *Gloeodiniopsis*; 11 – плеурокапсовые цианобактерии (*Palaeopleurocapsa* и другие рода); 12 – эндолитические цианобактерии (*Eohyella* и другие рода); 13 – стебельковые цианобактерии рода *Polybessurus*; 14 – спирально-цилиндрические цианобактерии рода *Obruchevella*; 15 – многорядные трихомы или талломы, возможно, стигонемовых цианобактерий или красных или зеленых водорослей рода *Polysphaeroides*; 16 – ветвящиеся нити

побочный продукт свободный кислород, то отдельные кислородные оазисы могли существовать уже в это время. Однако при постоянном поступлении эндогенного железа в гидросферу в закисной форме, весь выделяемый цианобактериальными матами кислород шел на его осаждение и, таким образом, не поступал в атмосферу. После прекращения поступления Fe в гидросферу выделяемый цианобактериями O₂ сначала должен был осадить находящееся в океанах железо в виде джеспилитовых руд, а потом свободный кислород начал поступать в атмосферу (Cloud, 1976). В течение архея и раннего протерозоя на фоне периодических флуктуаций происходило непрерывное снижение температуры внутри Земли (Добрецов, 2003). Поэтому, если в архее многие металлы, и прежде всего железо, были доступны для биохимических реакций, то уже в протерозое большая часть металлов была перемещена к центру планеты и к концу архея до 60% металлического ядра было сформировано (Федонкин, 2003).

МИКРОБИОТЫ БЕЛЧЕРСКОГО ТИПА

Микробиоты белчерского типа составляют микрофоссилии, типовое местонахождение которых приурочено к мелководным (верхняя сублитераль – литераль) карбонатным фациям формаций Мак-Лири и Касегалик надсерии Белчер Канады возрастом 2000–1960 млн. лет (Hofmann, 1976; Hofmann, Schopf, 1983). Наиболее характерным компонентом этой ассоциации являются энтофизалесовые цианобактерии *Eoentophysalis belcherensis* Hofmann, которые по морфологии и последовательности стадий развития не отличаются от современной энтофизалесовой цианобактерии *Entophysalis major* (Golubic, Hofmann, 1976). Кроме того, здесь присутствуют мелкие микрофоссилии эллипсоидальной и сферической формы родов *Eosynechococcus* Hofmann, *Muxococcoides* Schopf, сравнимые с остатками хроококковых цианобактерий, а также полые чехлы гормогониевых цианобактерий рода *Siphonophycus* Schopf, часто содержащие внутри сморщенные остатки трихомов (рис. 1).

предположительно ностоковых цианобактерий (рода *Pseudodendron*, *Ulophyton* и *Majaphyton*); 17 – нити сцитонемовых цианобактерий рода *Circumvaginalis*; 18-23 – остатки прокариотных микроорганизмов из микробиот ганфлинского типа: 18 – *Eoastrian*, 19 – *Kakabekia*, 20 – *Xenothrix*, 21 – *Archaeorestis*, 22 – *Eosphaera*, 23 – *Eomicrhystridium*.

Слева от схемы вертикального распределения таксонов приведены подразделения международной и российской стратиграфических шкал докембрия и кембрия, а справа – выделенные этапы развития докембрийской биоты (Sergeev, 2006, 2009; Сергеев и др., 2010): Lb – Лабрадорский, An – Анабарский (An1 – ранне/нижнеанабарский, An2 – поздне/верхнеанабарский, пунктирная линия показывает возможное положение границы подэтапов), Tr – Туруханский, Um – Учуромайский, Ur – Южноуральский, Am – Амадеусский, Bm – Беломорский. В крайней колонке справа показаны системы международной стратиграфической шкалы: Sd – сидерий, Rh – риасий, Or – орозирий, Sr – статерий, Cl – калиммий, Ec – эктазий, St – стений, Tp – тоний, Cr – криогений, Ed – эдиакарий; а также ярусы переходных подразделений венда и нижнего кембрия: N-d – немакит-далдынский, Tm – томмотский, At – атдабанский.

Сходные по составу окремненные микробиоты описаны из отложений нижнего протерозоя возрастом 2.1-1.7 млрд. лет формации Оджиг серии Эпуорт северо-западной Канады (Hofmann, Grotzinger, 1985; The Proterozoic biosphere..., 1992), формаций Амелия и Балбирини серии Мак-Артур (Muir, 1976; D. Oehler, 1978; Hofmann, Schopf, 1983) и формаций Бангл Бангл и Парадайз Крик Австралии (Hofmann, Schopf, 1983; The Proterozoic biosphere..., 1992).

МИКРОБИОТЫ ГАНФЛИНТСКОГО ТИПА И ЛАБРАДОРСКИЙ БИОГОРИЗОНТ

Второй тип ассоциаций окремненных микрофоссилий нижнего протерозоя, распространенный в интервале 1.7-2.1 млрд. лет и рассматриваемый как более глубоководный аналог белчерской микробиоты, составляют так называемые микробиоты ганфлинтского типа (рис. 1). Специфика микробиот определяется их тесной взаимосвязью с железорудными формациями, что, по-видимому, детерминировало таксономический набор микрофоссилий сложной морфологии, составляющих наиболее характерную черту этих ассоциаций. Типовая микробиота описана в районе оз. Верхнее из железорудных формаций Ганфлинт и Бивабик серии Анимики (Barghoorn, Tyler, 1965; Cloud, Licari, 1968; Awramik, Barghoorn, 1977; Knoll et al., 1978; Сергеев и др., 1998; и др.). В составе микробиоты формации Ганфлинт различаются две основные группировки микрофоссилий (Barghoorn, Tyler, 1965; Awramik, Barghoorn, 1977; Hofmann, Schopf, 1983). В одну из них входят морфологически простые трихомы и полые чехлы родов *Gunflintia* Barghoorn и *Animikia* Barghoorn, которые представляют собой остатки гормогониевых, возможно, ностоковых цианобактерий или железозоокисляющих бактерий (Knoll, 2005), коккоидные микрофоссилии рода *Huroniospora* Barghoorn – остатки клеток хроококковых цианобактерий или акинет (Cloud, 1976; Hofmann, Schopf, 1983), а также колониальные коккоиды родов *Leptoteichos* Knoll et al. и *Corumbococcus* Awramik et Barghoorn, сравниваемых с планктонными цианобактериями родов *Microcystis* и *Aphanocapsa* (Awramik, Barghoorn, 1977; Knoll et al., 1978). Вторую группировку составляют остатки морфологически более сложных микроорганизмов зонтиковидной, гантелевидной, звездчатой и прочей формы родов *Kakabekia* Barghoorn, *Xenothrix* Awramik et Barghoorn, *Archaeorestis* Barghoorn, *Eoastrion* Barghoorn, *Eosphaera* Barghoorn, *Eomicrhystridium* Deflandre, среди которых присутствуют вероятные остатки как цианобактерий, так и гетеротрофных бактерий, в том числе железобактерий (род *Eoastrion*), а возможно, даже низших одноклеточных эвкариот (*Eosphaera*, *Eomicrhystridium*) (табл. I, фиг. 1-11).

Ассоциации ганфлинтского типа, различающиеся в основном таксономическим набором микрофоссилий сложной формы, описаны в других толщах верхнего палеопротерозоя: в формации Оджиг (Hofmann, Grotzinger,

1985) и в формации Сокоман Канады (Knoll, Simonson, 1981), а также в формации Фрир (Walter et al., 1976; Hofmann, Schopf, 1983), формации Барни-Крик серии Мак-Артур (J.Oehler, 1977) и формации Дак Крик Австралии (Hofmann, Schopf, 1983; Knoll et al., 1988), находящиеся в возрастном интервале 2.1-1.7 млрд. лет. Сходный по составу комплекс микрофоссилий выделен путем мацерации из сланцев формации Чуанлиньгоу Китая (Zhang, 1984), возраст которой широко обсуждается в китайской литературе, но обычно оценивается в 2.0–1.8 млрд. лет (библиографию и детальные данные о возрасте отложений см.: Семихатов, Раабен, 1994; Семихатов и др., 1999; Сергеев и др., 2007, 2010).

Именно наличие сложно построенных прокариотных микроорганизмов и определило специфику раннепротерозойских толщ, что стало ранее основой для выделения лабрадорского биогоризонта (Sergeev, 2006, 2009). Хотя все ганфлинтские микрофоссилии имеют, по крайней мере, современные морфологические аналоги среди ныне живущих микроорганизмов, микробиоты ганфлинтского типа в целом неповторимы. Их распространение и исчезновение детерминировалось присутствием в раннем протерозое джеспилитовых железорудных толщ, и когда последние вымирают в геологической летописи, вместе с ними исчезают и ассоциации микроорганизмов ганфлинтского типа.

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СТАЗИС В РАННЕМ–СРЕДНЕМ РИФЕЕ

Таким образом, в палеопротерозое известны практически все типы цианобактерий, а также вероятные остатки низших эвкариот. Дальнейшие изменения в составе ассоциаций кремневых и органостенных микрофоссилий отмечаются на границе раннего протерозоя и рифея или палеопротерозоя и мезопротерозоя (рис. 1). На этом рубеже, во-первых, исчезают микробиоты ганфлинтского типа, что, как уже говорилось, связано с массовым вымиранием в геологической истории железорудных джеспилитовых толщ. Во-вторых, большинство остатков цианобактерий, известных в палеопротерозое в микробиотах белчерского типа, проходят рубеж раннего протерозоя и рифея практически без изменений. Тем не менее, основной спецификой части кремневых микробиот нижнего рифея становится преобладание в прибрежно-мелководных отложениях литорали и верхней сублиторали сообществ акинетообразующих цианобактерий, от которых в основном сохранились их фоссилизированные споры (Sergeev et al., 1995; Golubic et al., 1995; Knoll, Sergeev, 1995). Появление гетероцитных цианобактерий связывают со становлением кислородной атмосферы в интервале 2.45-2.2 млрд. лет назад, поскольку для синтеза нитрогеназы нужны анаэробные условия, для чего и понадобились эволюционировавшие специализированные клетки – гетероцисты (Knoll, 2007). Однако гетероцисты плохо сохраняются в ископаемой летописи или имеют неоднозначную ин-

терпретацию, поскольку увеличенные клетки на трихомах (табл. I, фиг. 3) могли возникнуть в результате пост-мортальных преобразований (Golubic, Barghoorn, 1977). Поэтому основным доказательством существования гетероцитных форм в докембрии является наличие в ископаемой летописи репродуктивных спор, или акинет. Эти данные подтверждаются всеми результатами применения секвентного анализа 16S и 23S рибосомальных РНК, согласно которым гетероцитные ностоковые и стигонемовые формы являются терминальными на всем филогенетическом древе цианобактерий (Giovannoni et al., 1988; Wilmotte, Golubic, 1991; Tomitani et al., 2006; Sanches-Barcalo et al., 2014; Shirmmeister et al., 2015). В целом в нижнем рифее можно говорить о распространении двух основных типов окремненных микробиот, где доминировали цианобактериальные сообщества: котуйканского и саткинского типов.

МИКРОБИОТЫ КОТУЙКАНСКОГО ТИПА И АНАБАРСКИЙ БИОГОРИЗОНТ

Древнейшие находки микрофоссилий рода *Archaeoellipsoides* Horodyski et Donaldson сделаны в отложениях нижнего протерозоя в серии Франсвилл возрастом 2.1 млрд. лет Африки (Amrad, Bertrand-Sarfati, 1997). Подобные эллипсовидные микрофоссилии, описанные как представители родов *Archaeoellipsoides*, *Brevitrichoides* Jankauskas и *Navifusa* Combaz et al., известны также в верхнерифейских и вендских отложениях (Сергеев, 1992, 2006), но ассоциации, в которых подобные эллипсовидные микрофоссилии являются доминантами, обнаружены лишь в нижнерифейских толщах. Наиболее представительные и разнообразные подобные комплексы остатков этих микроорганизмов встречены в нижнерифейских котуйканской и юсмастахской свитах Анабарского поднятия (табл. I, фиг. 12-23). Помимо акинет в раннерифейских толщах большим распространением отличаются сообщества энтофизалесовых цианобактерий *Eoentophysalis*, резко сокращающихся в неопротерозое в связи с изменением характера докембрийских морских грунтов (табл. II, фиг. 1-3).

В нижнем рифее можно отметить присутствие плеурокапсовых цианобактерий, прежде всего, эндолитических форм *Eohyella* Zhang et Golubic, известных из формации Гаюйчжуань Китая возрастом более 1.6 млрд. лет (Zhang, Golubic, 1987).

В котуйканской и юсмастахской микробиотах, кроме акинет *Archaeoellipsoides* (табл. I, фиг. 12-17) и коккоидных микрофоссилий *Mucrococcoides grandis* Horodyski et Donaldson (табл. I, фиг. 21), присутствуют остатки большинства тех же микроорганизмов, которые были известны в нижнем протерозое в составе ассоциаций белчерского типа. Это, прежде всего, широко распространенные энтофизалесовые и синехококкусковые цианобактерии,

а также хроококковые цианобактерии рода *Gloeodiniopsis* Schopf (табл. I, фиг. 22). К полым чехлам гормогониевых *Scytonema*-подобных цианобактерий относятся и своеобразные вложенные друг в друга удлиненные воронковидные сегменты с терминальными кольцевидными утолщениями рода *Circumvaginalis* Sergeev (табл. I, фиг. 23: Сергеев, 1993; Sergeev et al., 1995).

Одной из ключевых особенностей микробиот анабарского типа является широкое распространение в их составе коротких трихомов (табл. I, фиг. 18-20). Ассоциации трихомов гормогониевых цианобактерий описаны среди органостенных и окремненных микробиот как позднего рифея (Schopf, 1968; Янкаускас, 1982; Вейс, 1984; Янкаускас и др., 1989; и др.), так и нижнего протерозоя (J. Oehler, 1977; Hofmann, Schopf, 1983; Knoll et al., 1988). Тем не менее, статистическое доминирование коротких трихомов наблюдается только в окремненных микробиотах анабарского биогоризонта. Обилие здесь коротких септированных нитей генетически, по-видимому, связано с преобладанием в их составе акинет рода *Archaeoellipsoides* (рис. 1). Большинство коротких трихомов, очевидно, является герминировавшими разновидностями последних; часто между разными стадиями жизненного цикла этих предположительно одних и тех же микроорганизмов наблюдаются переходные формы. Микробиоты анабарского биогоризонта широко распространены в отложениях нижнего рифея. Они обнаружены в формациях Гаюйчжуань и Умишань Китая (Zhang, 1981, 1985; Zhang et al., 1989; Cao, 1992), в серии Дизмал Лейкс Канады (Horodyski, Donaldson, 1980), в кютюнгдинской (Якшин, 1990) и дебенгдинской (Сергеев и др., 1994) свитах Оленекского поднятия и в формации Кеньшуа Индии (McMenamin et al., 1983; Kumar, Srivastava, 1995) возрастом около 1600 млн. лет (Rasmussen et al., 2002) (возраст всех толщ составляет 1700-1400 млн. лет, см. Семихатов и др., 1999; Сергеев и др., 2007, 2010).

Объяснение господства *Archaeoellipsoides* в отложениях нижнего рифея, судя по всему, лежит не в эволюционной, а в эколого-фациальной сфере, так как анабеновые цианобактерии и их споры многочисленны в современных пресноводных и опресненных морских мелководных водоемах (Gibson, Smith, 1982). Видимо, главную роль в концентрации акинет *Archaeoellipsoides* в отложениях нижнего рифея сыграла глобальная эволюция условий обитания и геохимических обстановок, в частности, условий карбонатакопления. Статистическое изобилие *Archaeoellipsoides*, возможно, является результатом полной трансформации нитей в цепочки акинет при хемогенном осаждении карбонатов из пересыщенных растворов в прибрежно-мелководных обстановках. Изобилие акинет в раннерифейских бассейнах весьма вероятно связано с существованием в это время обширных литорально-сублиторальных мелководных областей с переменной соленостью, что вело к чередованию благоприятных и неблагоприятных условий.

гоприятных условий и, как следствие, к массовому спорообразованию у колонизирующих эти ниши анабеноподобных цианобит (Sergeev et al., 1995; Knoll, Sergeev, 1995; Bartley et al., 2000; Sharma, Sergeev, 2004). Распространение акинет достаточно характерно для микробиот именно нижнерифейского уровня и они хорошо узнаваемы на различных континентах, что послужило основой для выделения анабарского биогоризонта. Последние данные изотопной геохронологии сузили интервал распространения Archaeoellipsoides-доминирующих микробиот, что превратило их в ассоциации достаточно узкого стратиграфического распространения 1700-1400 млн. лет (Зайцева и др., 2016; Evans et al., 2016).

МИКРОБИОТЫ САТКИНСКОГО ТИПА

Во втором типе окремненных микробиот, распространенных в нижнем рифее, преобладают остатки иных морфологически простых нитчатых и коккоидных микроорганизмов, а эллипсоидные микрофоссилии Archaeoellipsoides и энтофизалесовые цианобактерии Eoentophysalis практически отсутствуют. Наиболее представительная микробиота данного типа описана из саткинской свиты стратотипа нижнего рифея на Южном Урале (Сергеев, 1992, 2006; Сергеев, Ли Сень-Джо, 2004). В составе саткинской микробиоты доминируют чехлы Siphonophucus, образующие протяженные дерновинки-маты, в которых обычно располагаются коккоидные микрофоссилии рода Gloeodiniopsis. В раннем рифее выделяются еще три фациально сопряженные с анабарским типом микробиот ассоциации микрофоссилий, в основном из сланцевых толщ, включающие и как подтип микробиоты саткинского типа (Vorob'eva et al., 2015; Sergeev et al., 2016).

ПОЯВЛЕНИЕ НОВЫХ МОРФОТИПОВ ЦИАНОБАКТЕРИЙ ВБЛИЗИ ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ СРЕДНЕГО РИФЕЯ

Появление стебельковых цианобактерий Polybessurus bipartitus Green et al. (табл. II, фиг. 4-7) отражает новую ступень в эволюции прокариотных микроорганизмов рифея, так как данный морфотип знаменовал несомненный прогресс в конкуренции за пищевой субстрат (Green et al., 1987) и/или в адаптации к обитанию на литорали при высокой скорости осадконакопления (Сергеев, 1992, 2006; Sergeev, 1994). Со стебельковыми цианобактериями ассоциируют чехлы Siphonophucus, энтофизалесовые цианобактерии Eoentophysalis, хроококковые цианобактерии родов Gloeodiniopsis, Eoaphanocapsa, Eosynechococcus и несколько прочих форм простой морфологии и широкого вертикального распространения. Остатки акинет рода Archaeoellipsoides здесь отсутствуют или встречаются как минорные, второстепенные компоненты. Кроме того, значительный процент ассоциаций составляют остатки эвкариотных фитопланктонных ор-

ганизмов без несомненных шипов и выростов, относящихся, в основном, к роду *Leiosphaeridia* Eisenack.

Подобные ассоциации микроорганизмов встречаются в катаскинской подсвите авзянской свиты Южного Урала (Sergeev, 1994), сухотунгусинской свите, завершающей разрез среднего рифея Туруханского поднятия (Mendelson, Schopf, 1982; Sergeev et al., 1997); в группе Улуксан Баффиновых островов Канады, имеющей возраст 1270–1240 млн. лет (Hofmann, Jackson, 1991) и в некоторых других толщах. К этому же типу микробиот можно отнести и микробиоту формации Хантинг Канады возрастом 1200 млн. лет, в которой присутствуют также остатки древнейших красных бангофитовых водорослей (Butterfield, 2000, 2001). Остатки *Polybessurus* Green et al. широко распространены и в позднем рифее: они описаны из известняково-доломитовых «серий» Гренландии (Green et al., 1987, 1989), формации Скилогалли Австралии (The Proterozoic biosphere..., 1992), формаций Сванбергфиллет (Butterfield et al., 1994), конгломератов Дракен Шпицбергена (Knoll et al., 1991), чичканской свиты Казахстана (Sergeev, Schopf, 2010). Появление стебельковых цианобактерий *Polybessurus* вместе с красными бангофитовыми водорослями является основным репером для выделения туруханского биогоризонта как терминального подразделения среднего рифея (Sergeev, 2006, 2009); в более древних толщах они пока не встречены.

ИЗМЕНЕНИЯ В СОСТАВЕ АССОЦИАЦИЙ МИКРООРГАНИЗМОВ НА ГРАНИЦЕ СРЕДНЕГО И ВЕРХНЕГО РИФЕЯ И «НЕОПРОТЕРОЗОЙСКАЯ РЕВОЛЮЦИЯ»

Основное событие, которое произошло вблизи границы среднего и верхнего рифея или мезо- и неопротерозоя, было взрывообразное увеличение разнообразия эвкариотных микроорганизмов (Knoll, 1992; Сергеев, 1992; Butterfield et al., 1994, и др.). Эти кардинальные преобразования в составе микробиот, имевшие колоссальное эволюционное и биостратиграфическое значение, были названы Г.А. Заварзиным (2003) «неопротерозойской революцией». Кроме взрывообразного увеличения разнообразия одноклеточных эукариот, вблизи границы среднего и позднего рифея происходят определенные изменения среди прокариотных микроорганизмов, выраженные в появлении спирально-цилиндрических форм рода *Obruchevella* Reitlinger (табл. II, фиг. 8-14). Древнейшие несомненные спирально-цилиндрические нити рода *Obruchevella* известны в позднем рифее: они встречаются в свите Серого ключа Енисейского кряжа (Наговицин, 2000, 2001) и в чичканской свите Южного Казахстана (Сергеев, 1992, 2006; Schopf et al., 2010; Sergeev, Schopf, 2010). Некоторые спирально-цилиндрические микрофоссилии могут представлять собой не первоначально цилиндрическую спираль ископаемых аналогов современного рода *Spirulina*, а посмертно

закрученные чехлы *Lyngbya*. Подобные остатки осцилляториевых цианобактерий ранее были описаны как различные виды родов *Heliconema* Schopf и *Avictospirulina* Strother et al. (Schopf, 1968; Golubic, Barghoorn, 1977; Strother et al., 1983). Подобные вторично закрученные нити известны даже в надгруппе Белчер Северной Америки (Сергеев В.Н., персональное сообщение на коллоквиуме по строматолитам в Бостоне в 1993 г.). Существуют и проблематичные находки несомненных *Obruchevella* или обрuchевелла-подобных микроостатков и в толщах, датированных допозднерифейским возрастом (Rai, Singh, 2004; Станевич и др., 2009). Но при проблеме корреляции отложений верхнего докембрия подобное стратиграфическое положение проблематичных остатков спирально-цилиндрических форм связано, вероятнее всего, с неверным датированием возраста содержащих их толщ. Появление прокариот *Obruchevella* наряду с многочисленными эвкариотами является одним из реперов для нижней границы южноуральского горизонта (Sergeev, 2006, 2009).

Распространение спирально-цилиндрических микрофоссилий рода *Obruchevella* можно считать и одной из характерных особенностей венда, причем в венде появляется несколько новых видов (например, *O. parva* Reitlinger и *O. delicata* Reitlinger), которые имеют более крупные размеры, чем позднерифейские таксоны. Спирально-цилиндрические микрофоссилии *Obruchevella* присутствуют в валюхтинской и тинновской свитах Патомского нагорья (Рейтлингер, 1959; Белова, Головенко, 1999); в серебрянской серии Среднего Урала, где они достигают наиболее крупных размеров (Головенко и др., 1989); в редкинском горизонте Восточно-Европейской платформы (Бурзин, 1990); в серии Джубейлах Саудовской Аравии (Cloud et al., 1979); в мартюхинской свите Кузнецкого Алатау (Якшин, Лучинина, 1981); в юдомской серии Учуро-Майского региона (Сергеев, 2006) и в ряде других толщ. *Obruchevella* – доминирующие ассоциации микрофоссилий характерны и для кремнисто-фосфатных отложений нижнего кембрия (табл. II, фиг. 9-14). Кроме спиралей *Obruchevella*, в кремнисто-фосфоритовых толщах нижнего кембрия присутствуют остатки хроококковых, в том числе и энтофизалесовых цианофит, родов *Eoentophysalis*, *Tetraphycus* Oehler, *Archaeophycus* Wang et al., *Eoaphanocapsa* и других, а также гормогониевых цианофит, представленных в основном чехлами рода *Siphonophycus* и трихомами рода *Oscillatorioopsis* (Song, 1984; Сергеев, 1992; Schopf et al., 2015).

В определенной степени данные молекулярной биологии объясняют и морфологические новации среди цианобактерий. Как уже ранее говорилось, по данным молекулярной биологии и палеонтологической летописи, эволюцию цианобактерий можно считать законченной, по крайней мере, в раннем протерозое. Но из существующей общей последовательности ну-

клеотидов в 16S рибосомальных РНК выбиваются спирально-цилиндрические осцилляториевые цианобактерии рода *Spirulina* (современный аналог рода *Obruchevella*) (Wilmotte, Golubic, 1991). Это несоответствие может отражать более позднее возникновение данного таксона, хотя возможна и альтернативная интерпретация этой аномалии.

Последние данные молекулярной биологии в общем согласуются с картиной распространения остатков цианобактерий в протерозое. Кроме подтверждения терминального положения на молекулярно-филогенетическом древе цианобактерий гетероцитных форм, они свидетельствуют о возможно многократном возникновении многоклеточных форм цианобактерий (Schirmeister et al., 2015). Кроме того, можно говорить о позднем появлении и распространении в позднем рифее ряда форм цианобактериального пикопланктона (Sanches-Barracado, 2014). Подобные изменения достаточно трудно диагностируются в ископаемой летописи, особенно появление мелких форм пикопланктона, но сами данные молекулярной биологии говорят в пользу некоторых возможных изменений среди консервативных цианобактерий, выраженных в определенных морфологических второстепенных изменениях, а не в появлении принципиально новых форм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проблематичные остатки цианобактерий в геологической летописи встречены, начиная с раннего архея, однако достоверные их находки известны только в позднем архее. По-настоящему многочисленными и разнообразными цианобактерии становятся только в середине раннего протерозоя примерно на уровне 2.0 млрд. лет, и входят в состав микробиот белчерского и ганфлинтского типов, приуроченных соответственно к крайне мелководным и более глубоководным фациям; последний тип генетически связан с железорудными джеспилитовыми толщами. Белчерский тип представлен морфологически простыми микроорганизмами, имеющими аналоги среди современных цианобактерий, прежде всего энтофизалесовых водорослей, при низком таксономическом разнообразии прочих хроококковых, а также гормогониевых цианобактерий. В ассоциациях ганфлинтского типа распространены микроорганизмы более сложной морфологии (зонтичной, гантелевидной, звездчатой и др.), также имеющие аналоги среди различных групп прокариот. Но эти формы в более поздних протерозойских тощах неизвестны, и именно они стали основой для выделения лабрадорского биогоризонта.

В нижнем рифее микробиоты ганфлинтского типа исчезают, что, по-видимому, связано с вымиранием железорудных формаций. В раннем протерозое известны уже основные типы цианобактерий, включая акинеты ностоковых цианофит, что позволяет считать эволюцию этой группы про-

кариот практически завершённой, но в нижнем рифее в мелководных кремнисто-карбонатных толщах получают широкое распространение ассоциации микрофоссилий, в которых доминируют эллипсоидные микрофоссилии рода *Archaeoellipsoides* и ассоциирующие с ними короткие трихомы, что составило основу выделения анабарского биогоризонта. В фациально сопряженных с ними органостенных микробиотах из глинисто-сланцевых толщ присутствуют относительно крупные и сложно построенные микрофоссилии, предполагая существование в раннерифейских бассейнах разнообразных эвкариотных фитопланктонных микроорганизмов.

Наиболее значительные изменения в составе рифейских микробиот, произошедшие в переходном интервале 1.0–1.2 млрд. лет назад от среднего к верхнему рифею (мезо-неопротерозоя) и объединяемые под названием «неопротерозойская революция», выражены во взрывообразном увеличении таксономического разнообразия одноклеточных эвкариотных микроорганизмов и появлении в более молодых отложениях сложнопостроенных форм. Кроме эвкариот, изменения затрагивают и прокариотные экосистемы. Только начиная с границы среднего и верхнего рифея известны первые находки стебельковых и спирально-цилиндрических цианобактерий, ставших биостратиграфическими реперами при выделении подошвы туруханского и южноуральского биогоризонтов. В прокариотных экосистемах, по видимому, происходила скрытая инкорпорация морфологически простых одноклеточных эвкариотных микроорганизмов, но цианобактериальные сообщества оставались широко распространенными и в нижнем кембрии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белова М.Ю., Головенко В.К.* 1999. Позднерифейские минерализованные микрофоссилии валухтинской свиты Байкало-Патомского нагорья // Стратигр. Геол. корреляция. Т. 7. № 2. С. 3-13.
- Бурзин М.Б.* 1990. Органикостенные микрофоссилии и события позднего венда Восточно-Европейской платформы // Стратиграфия верхнего протерозоя СССР: Рифей и венд. Уфа: Башкиргеологияю С. 37-39.
- Вейс А.Ф.* 1984. Микрофоссилии из верхнего рифея Туруханского района // Палеонтол. журн. № 2. С. 102-108.
- Головенко В.К., Белова М.Ю., Курбацкая Ф.А.* 1989. Первая находка обручевелл в вендских отложениях Среднего Урала // Докл. АН СССР. Т. 309. № 3. С. 701–705.
- Добрецов Н.Л.* 2003. Корреляция биологических и геологических событий в истории Земли и возможные механизмы биологической эволюции // Палеонтол. журн. № 6. С. 4-15.

- Наговицин К.Е.* 2000. Окремненные микробиоты верхнего рифея Енисейского кряжа // Новости палеонтологии и стратиграфии (приложение к журналу «Геология и Геофизика»). Т. 41. вып. 2/3. С. 7-31.
- Наговицин К.Е.* 2001. Новые сложные формы микрофоссилий среднего рифея (Енисейский кряж) // Палеонтол. журн. № 3. С. 5-13.
- Рейтлингер Е.А.* 1959. Атлас микроскопических органических остатков и проблематики древних толщ Сибири. М.: Изд-во АН СССР. 62 с.
- Рожнов С.В.* 2013. На заре аэробной биосферы: влияние кислорода на развитие биоты в протерозое и раннем палеозое // Проблемы эволюции биосферы. М.: ПИН РАН. С. 95-118.
- Розанов А.Ю., Астафьева М.М., Вревский А.Б.* и др. 2008. Микрофоссилии раннедокембрийских континентальных кор выветривания Фенноскандинавского щита // Отечественная геология. № 3. С. 83-90.
- Розанов А.Ю., Астафьева М.М.* 2013. Уникальная находка древнейших (2, 45 млрд. лет) многоклеточных водорослей // Доклады АН. Т. 449. № 3. С. 1-3.
- Семихатов М.А., Раабен М.Е.* 1994. Динамика глобального разнообразия строматолитов протерозоя. Ст. 1: Северная Евразия, Китай, Индия // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 2. № 6. С. 10-32.
- Семихатов М.А., Раабен М.Е., Сергеев В.Н.* и др. 1999. Биотические события и положительная изотопная аномалия карбонатного углерода 2.3–2.06 млрд. лет назад // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 7. № 5. С. 3-27.
- Сергеев В.Н.* 1992. Окремненные микрофоссилии докембрия и кембрия Урала и Средней Азии. М.: Наука. 139 с.
- Сергеев В.Н.* 1993. Окремненные микрофоссилии рифея Анабарского поднятия // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 1. № 3. С. 35-50.
- Сергеев В.Н.* 2006. Окремненные микрофоссилии докембрия: природа, классификация и биостратиграфическое значение. М.: ГЕОС. 280 С. (Тр. ГИН, вып. 567).
- Сергеев В.Н., Ли Сень-Джо.* 2004. Новые данные об окремненных микрофоссилиях саткинской свиты стратотипа нижнего рифея (Южный Урал) // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 12. № 1. С. 3-26.
- Сергеев В.Н., Семихатов М.А., Мудренко Л.М.* 1998. Микрофоссилии в микрофитолитах палеопротерозойской формации Ганфлинт Южной Канады // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 6. № 5. С. 38-46.
- Сергеев В.Н., Нолл Э.Х., Колосова С.П., Колосов П.Н.* 1994. Микрофоссилии в кремнях из мезопротерозойской (среднерифейской) дебенгдинской свиты Оленекского поднятия Северо-Восточной Сибири // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 2. № 1. С. 23-38.
- Сергеев В.Н., Семихатов М.А., Федонкин М.А.* и др. 2007. Основные этапы развития докембрийского органического мира: сообщение 1. Архей и ранний протерозой // Стратигр. Геол. корреляция. Т. 15. № 2. С. 25-46.

- Сергеев В.Н., Семихатов М.А., Федонкин М.А., Воробьева Н.Г.* 2010. Основные этапы развития докембрийского органического мира: сообщение 2. Поздний протерозой // Стратигр. Геол. корреляция. Т. 18. № 6. С. 3-33.
- Станевич А.М., Максимова Е.Н., Корнилова Т.А.* и др. 2009. Микрофоссилии арымасской и дебенгдинской свит рифея Оленекского поднятия: возраст и предполагаемая природа // Стратигр. Геол. корреляция. Т. 17. № 1. С. 23-40.
- Заварзин Г.А.* 1983. Бактерии и состав атмосферы. М.: Наука. 199 с.
- Заварзин Г.А.* 2001. Становление атмосферы // Вестн. РАН. Т. 71. № 11. С. 988-1001.
- Заварзин Г.А.* 2003. Становление системы биогеохимических циклов // Палеонтол. журн. № 6. С. 16-24.
- Заварзин Г.А., Колотилова Н.Н.* 2001. Введение в природоведческую микробиологию. М.: Кн. дом «Университет». 256 с.
- Зайцева Т.С., Семихатов М.А., Горохов И.М.* и др. 2016. Изотопная геохронология и биостратиграфия рифейских отложений Анабарского массива, Северная Сибирь // Стратигр. Геол. корреляция. Т. 24. № 6. С. 3-31.
- Федонкин М.А.* 2003. Сужение геохимического базиса жизни и эвкарриотизация биосферы: причинная связь // Палеонтол. журн. № 6. С. 33-40.
- Янкаускас Т.В.* 1982. Микрофоссилии рифея Южного Урала // Стратотип рифея: Палеонтология. Палеомагнетизм. М.: Наука. С. 84-120.
- Янкаускас Т.В., Михайлова Н.С., Герман Т.Н.* и др. 1989. Микрофоссилии докембрия СССР. Л.: Наука. 190 с.
- Якшин М.С.* 1990. К вопросу о природе микроструктур раннерифейских пластовых строматолитов // Ископаемые проблематики СССР. М.: Наука. С. 5-12.
- Якшин М.С., Лучинина В.А.* 1981. Новые данные по ископаемым водорослям семейства Oscillatoriaceae // Пограничные отложения докембрия и кембрия Сибирской платформ. Новосибирск: Наука. С. 28-34.
- Amrad B., Bertrand-Sarfati J.* 1997. Microfossils in 2000 Ma Old Cherty Stromatolites of Franceville Group, Gabon // Precambrian res. V. 81. P. 197-221.
- Anbar A.D., Duan Y., Lyons T.W.* et al. 2007. A whiff of oxygen before the great oxidation event? // Science. V. 317. P. 1903-1906.
- Awramik S.M., Barghoorn E.S.* 1977. The Gunflint microbiota // Precambrian res. V. 5. № 2. P. 121-142.
- Barghoorn B.S., Tyler S.A.* 1965. Microorganisms from the Gunflint chert // Science. V. 147. № 3658. P. 563-577.
- Bartley J.K., Knoll A.H., Grotzinger J.P., Sergeev V.N.* 2000. Lithification and fabric genesis in precipitated stromatolites and associated peritidal carbonates, Mesoproterozoic Billiakh Group, Siberia // SEPM Spec. pnbl. V. 67. P. 59--3.
- Bekker A., Holland H.D., Wang P.L.* et al. 2004. Dating the rise of atmospheric oxygen. Nature. V. 427. P. 117-120.

- Butterfield N.J.* 2000. *Bangiomorpha pubescens* n. gen., n. sp.: implications for the evolution of sex, multicellularity and the Mesoproterozoic-Neoproterozoic radiation of eukaryotes // *Paleobiology*. V. 26. P. 386-404.
- Butterfield N.J.* 2001. Paleobiology of the late Proterozoic (ca. 1200 Ma) Hunting Formation, Somersed Island, arctic Canada // *Precambrian res.* V. 111. P. 235-256.
- Butterfield N.J., Knoll A.H., Swett K.* 1994. Paleobiology of the Neoproterozoic Svanbergfiellet Formation, Spitsbergen // *Fossils and strata*. № 34. 84 p.
- Cao F.* 1992. Algal microfossils of the Middle Proterozoic Gaoyuzhuang Formation in Pinggu County, Beijing // *Geol. rev.* V. 38. P. 382–387 (in Chinese).
- Cloud P.E.* 1976. Beginnings of biospheric evolution and their biogeochemical consequences // *Paleobiology*. V. 2. № 3. P. 351-387.
- Cloud P.E., Licari G.R.* 1968. Microbiotas of the banded Iron Formations // *Proc. nat. acad. sci. USA*. V. 61. № 3. P. 779-786.
- Cloud P.E., Awramik S.M., Morrison K, Hadlog B.G.* 1979. Earliest Phanerozoic or Latest Proterozoic fossils from the Arabian shield // *Precambrian res.* V. 10. P. 73-93.
- Evans D.A.D., Veselovsky R.V., Petrov P.Yu.* et al. 2016. Paleomagnetism of Mesoproterozoic margins of the Anabar Shield: A hypothesized billion-year partnership of Siberia and northern Laurentia // *Precambrian res.* V. 281. P. 639-655
- Gibson C.E., Smith R.V.* 1982. Freshwater Plankton // *The biology of cyanobacteria: Botanical monographs* V. 19 / Eds N.G. Carr, B.A. Whitton. Berkeley, Los Angeles: University of California press. P. 463-489.
- Giovannoni S.J., Turner S., Olsen G.J.* et al. 1988. Evolutionary relationships among Cyanobacteria and green chloroplasts // *J. bacteriology*. V. 170. P. 3584-3592.
- Golubic S., Barghoorn E.S.* 1977. Interpretation of microbial fossils with special reference to the Precambrian // *Fossil algae / Ed. E. Flegel*. Berlin; Heidelberg; N.-Y.: Springer-Verlag, P. 1-14.
- Golubic S., Hofmann H.J.* 1976. Comparison of Holocene and mid-Precambrian Entophysalidaceae (Cyanophyta) in stromatolitic algal mats: cell division and degradation // *J. paleontol.* V. 50. P. 1074-1082.
- Golubic S., Sergeev V.N., Knoll A.H.* 1995. Mesoproterozoic Archaeoellipsoides: Akinetes of heterocystous cyanobacteria // *Lethaia*. V. 28. № 2. P. 285-298.
- Green J.W., Knoll A.H., Golubic S., Swett K.* 1987. Paleobiology of distinctive benthic microfossils from the Upper Proterozoic Limenstone – Dolomite ‘Series’, Central East Greenland // *Amer. j. bot.* V. 74. № 6. P. 928-940.
- Green J.W., Knoll A.H., Swett K.* 1989. Microfossils from silicified stromatolitic carbonates of the Upper Proterozoic Limestones – Dolomite ‘Series’, Central East Greenland // *Geol. mag.* V. 119. № 5. P. 567-585.
- Hofmann H.J.* 1976. Precambrian microflora, Belcher Island, Canada: significance and systematics // *J. paleontol.* V. 50. № 10. P. 1040-1073.

- Hofmann H.J., Grotzinger J.P.* 1985. Shelf-facies microbiota from the Odjick and Rocknest formations (Epworth Group, 1.89 Ga), NW Canada // *Canadian j. earth sci.* V. 22. № 12. P. 1781-1792.
- Hofmann H.J., Jackson C.D.* 1991. Shelf-facies microfossils from the Uluksan Group (Proterozoic Bylot Supergroup), Baffin Island, Canada // *J. paleontol.* V. 65. P. 361-382.
- Hofmann H.J., Schopf J.W.* 1983. Early Proterozoic microfossils // *Earth's earliest biosphere: Its origin and evolution* / Ed. J.W. Schopf. Princeton: Princeton univ. press. P. 321-360.
- Holland H.D.* 1994. Early Proterozoic atmospheric change // *Early life on Earth.* Nobel Symp. № 84. N.-Y.: Columbia univ. press. P. 237-244.
- Horodyski R.J., Donaldson J.A.* 1980. Microfossils from the Middle Proterozoic Dismal Lakes Group, Arctic Canada // *Precambrian res.* V. 11. P.125-159.
- Knoll A.H.* 1992. The early evolution of eukaryotes: A global perspective // *Science.* V. 256. P. 622-627.
- Knoll A.H.* 2005. *Life on a Young Planet. The first three billion years of Evolution on earth* / Princeton and Oxford: Princeton univ. press. 277 p.
- Knoll A.H.* 2007. Cyanobacteria and Earth history // *The Cyanobacteria: Molecular Biology, Genomics and Evolution* / Eds A. Herrero, E. Flores. Caister acad. press: Norfolk, UK. P. 1-19.
- Knoll A.H., Sergeev V.N.* 1995. Taphonomic and evolutionary changes across the Mesoproterozoic-Neoproterozoic transition // *N. jb. geol. paleontol. abh.* Bd. 195. Ht. 1/3. P. 289-302.
- Knoll A.H., Simonson B.* 1981. Early Proterozoic microfossils and penecontemporaneous quartz-cementation in the Sokoman Iron Formation, Canada // *Science.* V. 211. P. 478-480.
- Knoll A.H., Barghoorn B. S., Awramik S.M.* 1978. New microorganisms from the Aphebian Gunflint Iron formation, Ontario // *J. paleontol.* V. 52. № 5. P. 976-992.
- Knoll A.H., Strother P.K., Rossi S.* 1988. Distribution and diagenesis of microfossils from the Lower Proterozoic Duck Creek Dolomite, Western Australia // *Precambrian res.* V. 38. P. 257-279.
- Knoll A.H., Sweet K., Mark J.* 1991. Paleobiology of a Neoproterozoic tidal flat/lagoonae the Draken Conglomerate Formation, Spitsbergen // *J. paleontol.* V. 65. № 4. P. 531-570.
- Kumar S., Srivastava P.* 1995. Microfossils from the Kheinjua Formation, Mesoproterozoic Semri Group, Newari area, central India // *Precambrian res.* V. 74. P. 91-117.
- McMenamin D.S., Kumar S., Awramik S.M.* 1983. Microbial fossils from the Kheinjuo Formation, Middle Proterozoic Semri Group (Lower Vindhyan), Son Valley Area, Central India // *Precambrian res.* V. 21. № 1/2. P. 247-271.
- Mendelson C.V., Schopf J.W.* 1982. Proterozoic microfossils from the Sukhaya Tunguska, Shorikha, and Yudoma Formations of the Siberian platform, USSR // *J. paleontol.* V. 56. P. 42-83.

- Muir M.D.* 1976. Proterozoic microfossils from the Amelia Dolomite, McArthur Basin, Northern Territory // *Alcheringa*. V. 1. № 1. P. 143-158.
- The Proterozoic biosphere. 1992. Eds J.W. Schopf, C. Klein. Cambridge: Cambridge univ. press. 1348 p.
- Oehler D.Z.* 1978. Microflora of the Middle Proterozoic Balbirini Dolomite (McArthur Group) of Australia // *Alcheringa*. V. 2., № 3/4. P. 269-309.
- Oehler J.H.* 1977. Microflora of the H.Y.C. Pyritic Shale Member of the Barney Creek Formation (Mc Arthur Group), Middle Proterozoic of northern Australia // *Alcheringa*. V. 1. P. 315-349.
- Rai V., Singh V.K.* 2004. Discovery of *Obruchevella* Reitlinger, 1948 from the late Paleoproterozoic Lower Vindhyan succession and its significance // *J. palaeontol. soc. India*. V. 49. P. 189-196.
- Rasmussen B., Bose P.K., Sarkar S.* et al. 2002. 1.6 Ga U-Pb zircon age for Chorhat Sandstone, Lower Vindhyan, India: Possible implications for early evolution of animals // *Geology*. V. 30. P. 103-106.
- Sanchez-Baracaldo P., Ridgwell A., Raven J.* 2014. A Neoproterozoic transition in the marine Nitrogen Cycle // *Current biology*. V. 24. P. 652-657.
- Schirrmeister B.E., Gugger M., Donoghue C.J.* 2015. Cyanobacteria and the Great Oxidation Event: evidence from genes and fossils // *Palaeontology*. V. 58. Pt 5. P. 769-785.
- Schopf J.W.* 1968. Microflora of the Bitter Springs Formation, Late Precambrian, Central Australia // *J. paleontol.* V. 42. № 3. P. 651-688.
- Schopf J.W.* 2014. Geological Evidence of Oxygenic Photosynthesis and the Biotic Response to the 2400-2200 Ma “Great Oxidation Event” // *Biochemistry*. V. 79. № 3. P. 165-177.
- Schopf J.W., Kudryavtsev A.B., Sergeev V.N.* 2010. Confocal laser scanning microscopy and Raman imagery of the Late Neoproterozoic Chichkan microbiota of South Kazakhstan // *J. paleontology*. V. 83. № 3. P. 402-416.
- Schopf J.W., Sergeev V.N., Kudryavtsev A.B.* 2015. A new approach to ancient microorganisms: taxonomy, paleoecology, and biostratigraphy of the Lower Cambrian Berkuta and Chulaktau microbiotas of South Kazakhstan // *J. paleontology*. V. 89. № 5. P. 695-729.
- Sergeev V.N.* 1994. Microfossils in cherts from the Middle Riphean (Mesoproterozoic) Avzyan Formation, southern Ural Mountains, Russian Federation // *Precambrian res.* V. 1. № 2. P. 231-254.
- Sergeev V.N.* 2006. The Importance of Precambrian Microfossils for Modern Biostratigraphy // *Paleontol. j.* V. 40. Suppl. № 5. P. 664-673.
- Sergeev V.N.* 2009. The distribution of microfossil assemblages in Proterozoic rocks // *Precambrian res.* V. 173. P. 212-222.
- Sergeev V.N., Schopf J.W.* 2010. Taxonomy, paleoecology and biostratigraphy of the Late Neoproterozoic Chichkan microbiota of South Kazakhstan: the marine biosphere on the eve of Metazoan radiation // *J. paleontology*. V. 84. № 3. P. 363-401.

- Sergeev V.N., Knoll A.H., Grotzinger G.P.* 1995. Paleobiology of the Mesoproterozoic Billyakh Group, Anabar Uplift, Northern Siberia // *Paleontol. soc. mem.* 39. 37 p.
- Sergeev V.N., Knoll A.H., Petrov P.Yu.* 1997. Paleobiology of the Mesoproterozoic-Neoproterozoic Transition: The Sukhaya Tunguska Formation, Turukhansk Uplift, Siberia // *Precambrian res.* V. 85. P. 201-239.
- Sergeev V.N., Knoll, A.H., Vorob'eva N.G., Sergeeva N.D.* 2016. Microfossils from the lower Mesoproterozoic Kaltasy Formation, East European Platform // *Precambrian res.* V. 278. P. 87-107.
- Sharma M., Sergeev V.N.* 2004. Genesis of carbonate precipitate patterns and associated microfossils in Mesoproterozoic formation of India and Russia – a comparative study // *Precambrian res.* V. 134. P. 317-347.
- Song X.* 1984. Obruchevella from Cambrian Meishucun stage of the Meishucun section, Jinning, Yunnan, China // *Geol. mag.* V. 121. № 3. P. 179-183.
- Strother P.K., Knoll A.H., Barghoorn E.S.* 1983. Microorganisms from the Late Precambrian Narssorsuk Formation, North-Western Greenland // *Palaeontology.* V. 26. Pt 1. P. 1-32.
- Tomitani A., Knoll A.H., Cavanaugh C., Ohno T.* 2006. The evolution diversification of cyanobacteria: Molecular phylogenetic and paleontological perspectives // *PNAS.* V. 103. P. 5442-5447.
- Vorob'eva N.G., Sergeev V.N., Petrov P.Yu.* 2015. Kotuikan Formation assemblage: A diverse organic-walled microbiota in the Mesoproterozoic Anabar succession, northern Siberia // *Precambrian res.* V. 256. P. 201-222.
- Walter M.R., Good A.D.T., Hall W.D.M.* 1976. Microfossils from a newly discovered Precambrian stromatolite iron formation in western Australia // *Nature.* V. 261. № 5557. P. 221-223.
- Wilmotte A., Golubic S.* 1991. Morphological and genetic criteria in the taxonomy of Cyanophyta // *Cyanobacteria. Algological studies.* V. 64. № 1. P. 1-24.
- Zhang P., Zhu M., Song W.* 1989. Middle Proterozoic (1200–1400 Ma) microfossils from the Western Hills near Beijing, China // *Canad. j. earth sci.* V. 26. P. 322-328.
- Zhang Y., Golubic S.* 1987. Endolithic Microfossils (Cyanophyta) from Early Proterozoic stromatolites, Hebei, China // *Acta micropalaeontol. Sinica.* V. 4. P. 1-12 (in chinese)
- Zhang Y.* 1981. Proterozoic stromatolite microfloras of the Gaoyuzhuang Formation (Early Sinian: Riphean), Hebei, China // *J. paleontol.* V. 55. № 3. P. 485-506.
- Zhang Y.* 1984. A Gunflint type of microfossil assemblage from Early Proterozoic stromatolite cherts in China // *Nature.* V. 309. № 5968. P. 547-579.
- Zhang Y.* 1985. Stromatolitic microbiota from the Middle Proterozoic Wumishan Formation (Jixian Group) of the Ming Tombs, Beijing, China // *Precambrian res.* V. 30. P. 277-302.

**PALEONTOLOGICAL HISTORY OF MORPHOLOGICAL
TRANSFORMATIONS IN CYANOBACTERIA
IN THE LATE PRECAMBRIAN AND THEIR POSSIBLE INTERPRETATION**

V.N. Sergeev

Precambrian cyanobacteria show unprecedented evolutionary conservatism, as they remain virtually unchanged over the last 2 billion years, with ancient taxa having analogues among genera and even species. At the same time, Proterozoic cyanobacteria and other prokaryotes form distinct associations of limited vertical and broad lateral distribution. The most prominent members of these associations include microbiotas of the Gunflint type (Paleoproterozoic) and Archaeoellipsoides-dominant associations of Kotuilkan type (early Riphean). This taxonomic distinctiveness and narrow vertical distribution reflects irreversible changes of global conditions on the planet's surface, rather than evolutionary changes. However, during the Proterozoic, fossil cyanophyta also show evolutionary changes including the appearance of stalked cyanobacteria in the middle Riphean, and the spirally-cylindrical cyanobacteria *Obruchevella* in the Late Riphean.

Таблица I

Фиг. 1-11. Микрофоссилии из формации Ганфлинт нижнего протерозоя Северной Америки, обр. 4313-1043, шлиф 745; 1 – **остатки предположительно гормогониевых и хроококовых цианобактерий *Gunflintia minuta* Barghoorn** и *Eosynechococcus moorei* Hofmann, стрелка показывает делящиеся клетки, т. 23, экз. ГИН 1502; 2 – коккоидные микрофоссилии *Huroniospora macroreticulata* Barghoorn и *Gunflintia minuta* Barghoorn, т. 24, экз. ГИН 1503; 3 – **нити *Gunflintia minuta***, стрелка показывает **увеличенные фрагменты**, возможные гетероцисты, т. 1, экз. ГИН 1112; 4-6 – *Kakabekia umbellata* Barghoorn; 4 – т. 25, экз. ГИН 1504; 5 – т. 26, экз. ГИН 1505; 6 – т. 27, экз. ГИН 1506.

Фиг. 7, 11. *Animikeae septata* Barghoorn; 7 – т. 6, экз. ГИН 1118; 11 – т. 5, экз. ГИН 1117; 8 – проблематичный микроостаток причудливой формы, т. 30, обр. ГИН 1519; 9-10 – *Eoastrion simplex* Barghoorn; 9 – т. 21, экз. ГИН 1500; 10 – т. 22, ГИНРС 1501. Фиг. 11-23. Микрофоссилии из котуйканской свиты нижнего рифея Анабарского поднятия; 12 – *Archaeoellipsoides grandis* Horodyski et Donaldson, обр. 4689-48, шлиф 577, коор. EF K-38-0, т. 8, экз. ГИН 484; 13-15 – *A. major* (Golovenoc et Belova); 13 – обр. 4689-47a, шлиф 575, коор. EF U-51-1, т. 22, экз. ГИН 488; 14 – обр. 4689-48, шлиф 576, коор. EF S-29-3, т. 2, экз. ГИН 494; 15 – обр. № 4689-48, шлиф 576, коор. EF Q-31-0, т. 12, экз. ГИН № 495; 16 – *Archaeoellipsoides costatus* Sergeev et Knoll, обр. 4689-48, шлиф № 576, коор. EF F-39-3, т. 1, экз. ГИН № 465; 17 – *A. grandis* и *A. major*, обр. № 4689-115a, шлиф 959, т. 31, экз. ГИН 1510; 18 – *Filiconstrictosus magnus* Yakschin, обр. 4689-48, шлиф 576, коор. EF F-38-0, т. 26, экз. ГИН 478; 19 – *Orculiphycus* spp., 19, обр. 4689-53, шлиф 580, коор. EF L-50-4, т. 10, экз. ГИН 461; 20 – *Orculiphycus latus* Yakschin, обр. 4689-47b, шлиф 572, коор. EF N-37-2, т. 15, экз. ГИН 460; 21 – *Mухососоoides grandis* Horodyski et Donaldson, обр. 4689-7e, шлиф 478, т. 17, экз. ГИН 1512; 22 – *Gloeodiniopsis* sp., обр. 4689-23, шлиф 489, коор. EF X-38-0, экз. ГИН 476; 23 – *Circumvaginalis elongatus* Sergeev, шлиф 471, коор. EF L-33-2, т. 14, экз. ГИН 391.

Все микрофоссилии хранятся в палеонтологических коллекциях ГИН РАН, коллекции 4313 (формация ганфлинт Северной Америки) и 4689 (котуйканская свита Анабарского поднятия). Для всех изображенных микрообъектов на табл. I и II даются номер образца, шлифа, положение в шлифе при помощи точек на полоске бумаги, прикрепленной к краю шлифа или координат England Finder (EF) (или оба), и номер экземпляра в соответствующей коллекции ГИН РАН.

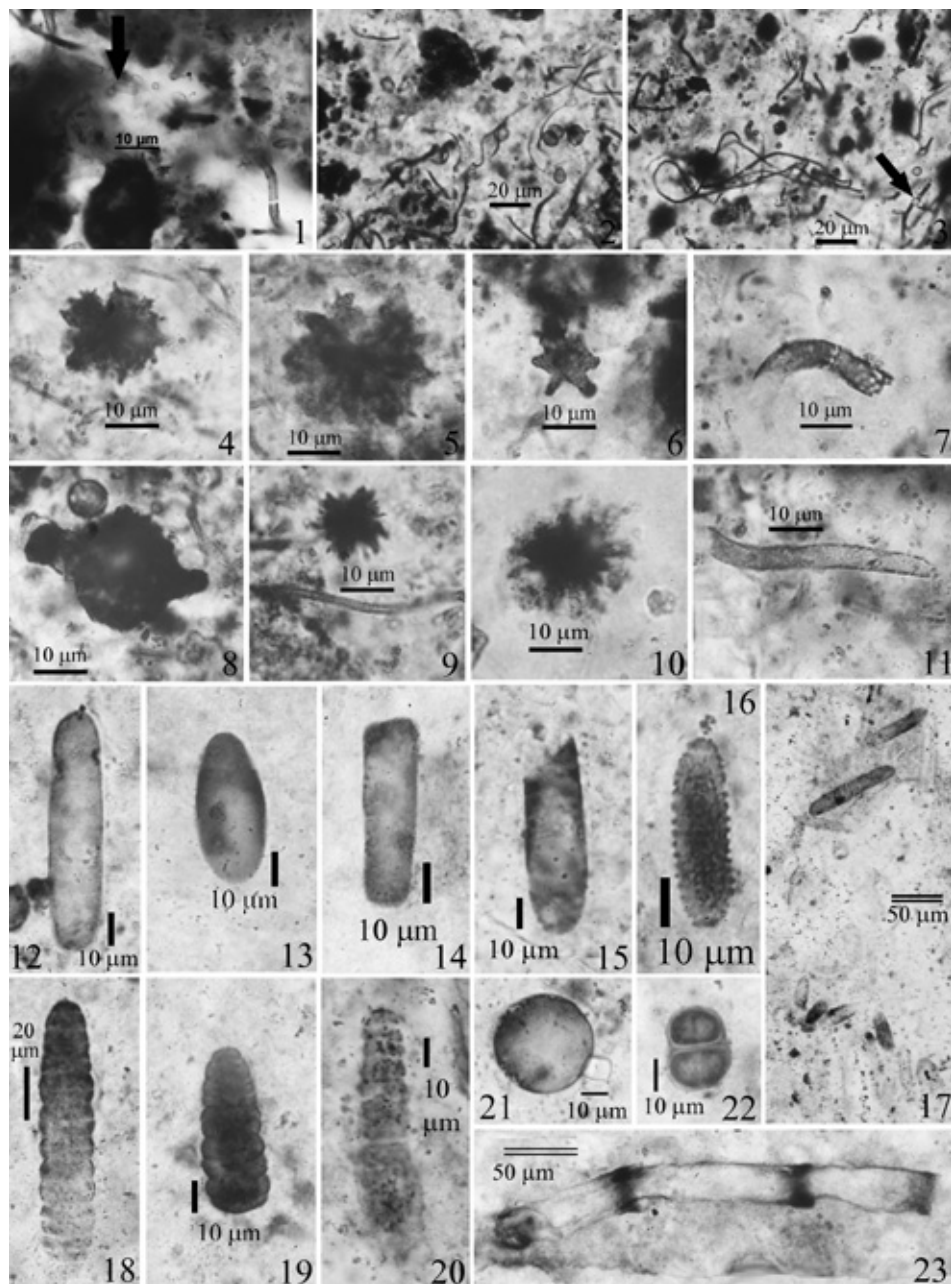


Таблица II

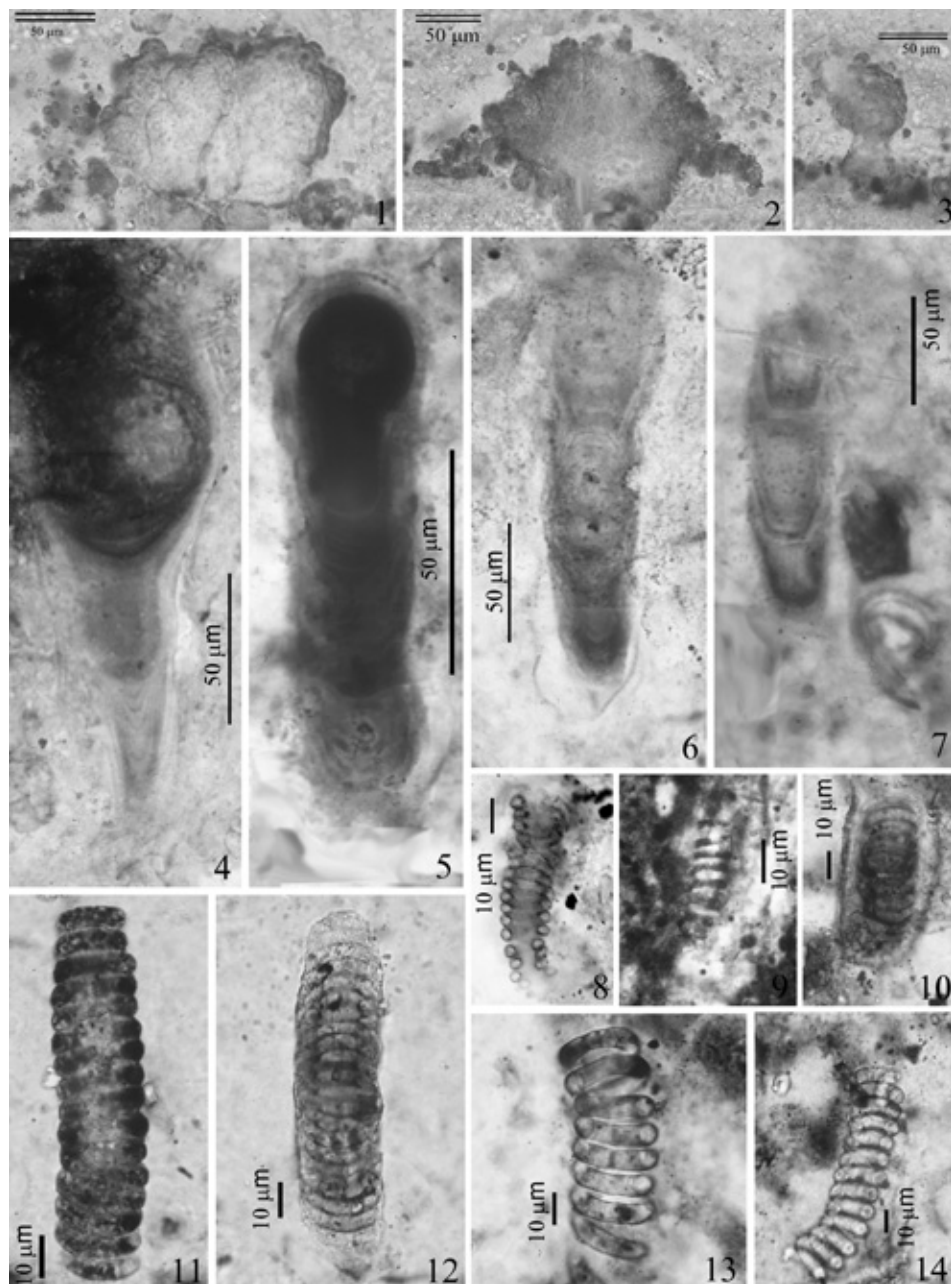
Фиг. 1-3. Микрофоссилии из юсмастахской свиты нижнего рифея Анабарского поднятия, *Eoentophysalis belcherensis*, обр. 4689-16, шлиф 485; 1 – коор. EF Н-38-2, т. 14, экз. ГИН 413; 2 – коор. EF Н-39-3, т. 14', экз. ГИН 414; 3 – коор. EF К-44-1, экз. ГИН 477.

Фиг. 4-7. *Polybessurus bipartitus* из авзянской (4-6) и сухотунгусинской свит (7) среднего рифея Южного Урала и Туруханского поднятия Сибири; 4-6 – обр. 4688-22; 4 – шлиф 421, т. 24, экз. ГИН 766; 5 – шлиф 908, т. 1, экз. ГИН 769; 6 – шлиф 421, т. 11, экз. ГИН 767; 7 – обр. 4694-38, шлиф 531, т. 1, экз. ГИН 554.

Фиг. 8. *Obruchevella exilis* Sergeev из чичканской свиты верхнего рифея Южного Казахстана, обр. 4681-26, шлиф 255, т. 13, экз. ГИН № 154.

Фиг. 9-14. Микрофоссилии из чулактауской свиты нижнего кембрия Южного Казахстана; 9 – *Obruchevella parvissima* Song, обр. 4681-116, шлиф 370-85, т. 2, коор. EF М-26-2, экз. ГИН 205; 10 – *Obruchevella* sp., обр. 4681-18, шлиф 366-85, т. 9, экз. ГИН 213; 11-14 – *Obruchevella parva*: 11 – обр. 4681-365, шлиф 365, т. 2, коор. EF Н-35-3, экз. ГИН 200; 12 – обр. 4681-102, шлиф. 365, экз. ГИН 1520, т. 2; 13 – обр. 4681-102, шлиф 369, т. 10, экз. ГИН 204; 14 – обр. 4681-18, шлиф 366, т. 7, коор. EF Н-47-2, ГИН 201.

Все микрофоссилии хранятся в палеонтологических коллекциях ГИН РАН, коллекции 4689 (юсмастахская свита) и 4681 (чичканская и чулактауская свиты).



Микробные сообщества в эволюции биосферы.

Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2017. С. 126–133.

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

УДК 561.232

ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ КЕМБРИЙСКИХ МОРСКИХ МЕЛКОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

В.А. Лучинина

*Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. Трофимука СО РАН,
Новосибирск*

Luchinina VA@ipgg.sbras.ru

Синтез знаний, полученный специалистами по бактериальной палеонтологии, позволил признать важную роль бактериальных сообществ в образовании морских пород, а фактический материал по результатам исследований современных океанов изменил представления о симбиотических связях фототрофных и хемотрофных бактерий с фауной.

Ключевые слова: Сибирская платформа, кембрий, гидротермальные источники, симбиозы, бактерии, цианобактерии, органогенные постройки, черные сланцы, хемофоссилии.

ВВЕДЕНИЕ

Сибирская платформа в кембрийском периоде была центром возникновения раковинных организмов с их быстрой диверсификацией по всему миру (Розанов и др., 2010). На эволюции экосистем отразилось благоприятное географическое положение платформы в тропических широтах и мелководность расположенного на ней эпиконтинентального бассейна, в котором карбонатные породы накапливались в различных фациальных обстановках – от областей мелководного лагунно-морского бассейна на юго-западе платформы через область органогенных построек в центре платформы и до области также мелководного полузамкнутого бассейна с придонной аноксией в восточной части платформы.

Применение сканирующих электронных микроскопов при изучении осадочных пород выявило большое разнообразие бактериальных сообщ-

ществ, обитавших в Сибирском мелководном море в фотической зоне (Розанов, Заварзин, 1997). Но, как показали последние исследования в Мировом океане, хемосинтез и симбиотические связи бактерий со всей биотой, населявшей акваторию, являлись, наряду с фотосинтезом, не менее важными компонентами в эволюции экосистем (The Vent and Seep Biota, 2010).

В соответствие с этим нами сделана попытка прослеживания вышеупомянутых процессов на двух территориях Сибирской платформы: области развития Сахайской органогенной полосы и граничащей с ней на востоке области образования высокоуглеродных пород – черных сланцев.

ОСОБЕННОСТИ КЕМБРИЙСКИХ ОРГАНОГЕННЫХ ПОСТРОЕК

Кембрийские органогенные постройки (иловые холмы) отличаются от классических рифов, появившихся в ордовике, слабой механической связью между эдификаторами (животные или растения, превалирующие в сложении структуры и функционировании органогенной постройки), захоронявшимися в разрозненном состоянии вне построек, что являлось одной из причин быстрого заиливания биогермов собственными отходами (Заварзин, Рожнов, 2011). Иловые холмы зависели от влияния тех же факторов, что и обычные рифы: от света, от обеспечения собственной первичной продукцией за счет эдификаторов, в первую очередь, красных известковых водорослей и археоциат, имеющих тесные симбиотические связи с фототрофными и хемотрофными бактериями и цианобактериями, поставлявшими органику, а взамен этого получавшими биогены, что отражалось на быстром планетарном распространении кембрийских органогенных построек.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗМЕЩЕНИЯ СОВРЕМЕННЫХ И КЕМБРИЙСКИХ МЕЛКОВОДНЫХ ГИДРОТЕРМАЛЬНЫХ ИСТОЧНИКОВ

Опубликованные данные по эволюции морской биоты (The Vent and Seep Biota, 2010) свидетельствуют о том, что все биологические экосистемы как на больших глубинах в областях распространения срединно-океанических хребтов и континентальных склонов в океанических бассейнах, так и на мелководных участках мирового океана вблизи активных прибрежных/островных или подводных вулканов, вдоль трещин и разломов, в большинстве случаев фильтровали и обогащали окружающую среду микроэлементами. В настоящее время такими местами являются Срединно-Атлантический хребет в районе Исландии, территория медленно растущего рифта вблизи Азорских островов и др. В непосредственной близости с этими структурами размещаются многочисленные флюидные источники. Их самые мелкие жерла фиксировались над погружавшейся плитой, особенно вдоль вулканических дуг, например, на Курильских островах, в дуге Марианских островов и в других местах. Часть источников встречалась в



Рис. 1. Схема местонахождения ископаемых флюидных источников и фильтраторов (Vent, Seep Biota, 2010).

континентальной части – в местах тектонической активности: вдоль восточного побережья Тихого океана и залива Калифорния, а также у берегов Мексики.

Вскоре после открытий современных мелководных гидротермальных источников и связанных с ними организмов геологи и палеонтологи обнаружили многочисленные ископаемые аналоги подобных экосистем в офиолитах мела вблизи Галапагосского хребта (Corliss et al., 1979), на юге Франции в позднем мелу (Gaillard, Rolin, 1986), на склонах п-ва Флориды в поздней юре (Paull et al., 1984), а также в других местах (рис. 1).

Опираясь на опубликованные данные, можно предположить, что в кембрии на Сибирской платформе также могли существовать аналоги подобных гидротермальных источников, приуроченных к кембрийским положительным мегаструктурам: Непско- Ботуобинской, Байкитской, Анабарской, Алданской антеклизам, а также и к отрицательным: Курейская синеклиза, Присяяно-Енисейская, Вилюйская гемисинеклиза, Предпатомский региональный прогиб и промежуточными: Ангаро-Ленская ступень и Мархино-Чуньская мегамоноклиналь (Конторович и др., 2009).

Классическим примером органогенной гряды на платформе, связанной с некоторыми из перечисленных тектонических структур, является Сахайская органогенная полоса, выделенная И.Т. Журавлёвой (1979), состоящая

из построек различных рангов и протягивающаяся с северо-запада на юго-восток платформы на расстояние до 2000 км. Кстати, именно на этой территории находятся стратотипические разрезы ярусов нижнего кембрия, хорошо охарактеризованные фауной, неоднократно посещаемые специалистами всего мира (Кембрий Сибирской платформы, 2008; Розанов и др., 2010).

На площадях распространения Сахайской полосы существовал широкий спектр первичных кембрийских микробиальных продуцентов, приуроченных к местам распространения мелководных флюидных источников, вблизи которых хемосинтез и фотосинтез стимулировались повышенной температурой и избытком питательных веществ. Микробный мир состоял из хемоавтотрофных бактерий, архей, цианобактерий, фотосинтезирующих бактерий серы, необызвествленных водорослей и различных планктонных фотосинтетиков (Астафьева и др., 2011; Luchinina, Zhegallo, 2016). Филогенетически и метаболически разнообразные бактериальные сообщества, так называемые «гости», образовывали симбиотические связи с эдификаторами органогенных построек (хозяевами) и организмами, обитавшими вблизи – трилобитами, брахиоподами, мелкораковинной фауной.

Автотрофы снабжали своего более крупного партнера избытком образующегося в ходе фотосинтеза органического углерода, азота и фосфора, а хемотрофные симбионты, способные усваивать сероводород и метан, доставляли из диффузных потоков «хозяевам» неорганические питательные вещества: сульфиды железа, меди, никеля, метан. В таких обстановках формировались основные кембрийские продуктивные экосистемы, включавшие, помимо археоциат и известковых красных водорослей, всю кембрийскую фауну, в том числе и рифолюбов: трилобитов, брахиопод, хиолитов, SSF и зеленые (сифоновые) известковые водоросли (Лучинина и др., 2013).

КЕМБРИЙСКАЯ БИОТА И ХЕМОФОССИЛИИ

К востоку от Сахайской органогенной полосы располагался мелководный полузамкнутый бассейн с придонной аноксией, в котором накапливались черносланцевые породы с высоким содержанием углерода и с обедненным составом органических остатков (рис. 2). Образование этих пород также было связано с флюидными источниками и с жизнедеятельностью обитавших в них микробов: бактерий, цианобактерий, необызвествленных водорослей и беспозвоночных организмов, таких как брахиоподы, редкие хиолиты и др. (Бактериальная палеонтология, 2002; Лучинина и др., 2013). В черносланцевых породах синской свиты в среднем течении р. Лены был установлен большой комплекс микроорганизмов, представленный биоморфными структурами, трубочками, кокками и тонкими нитями, а также фрамбоидами пирита, образование которых было результатом деятельности сульфатредуцирующих бактерий (Бактериальная палеонтология, 2002). К этому списку нами был добавлен материал из пробуренных рядом

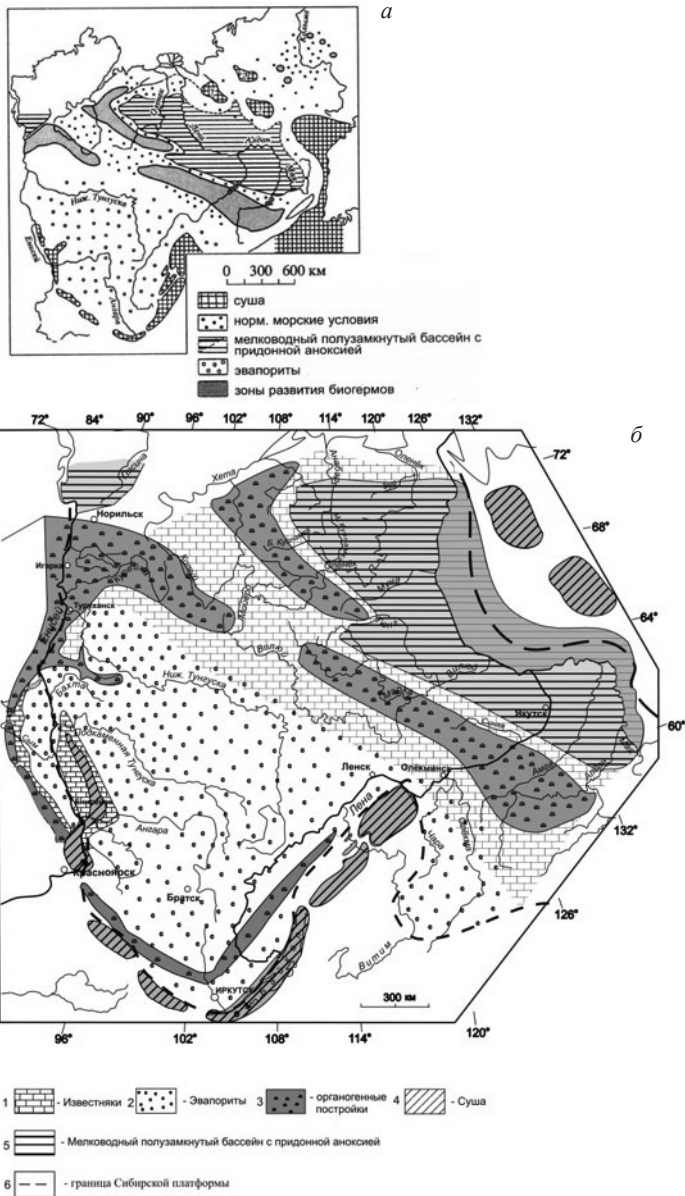


Рис. 2. Палеогеография Сибирской платформы в раннем кембрии: *a* – по А.Ю. Розанову, Г.А. Заварзину (1997); *б* – по А.Э. Конторовичу и др., (1999), В.А. Лучининой и др., (2013).

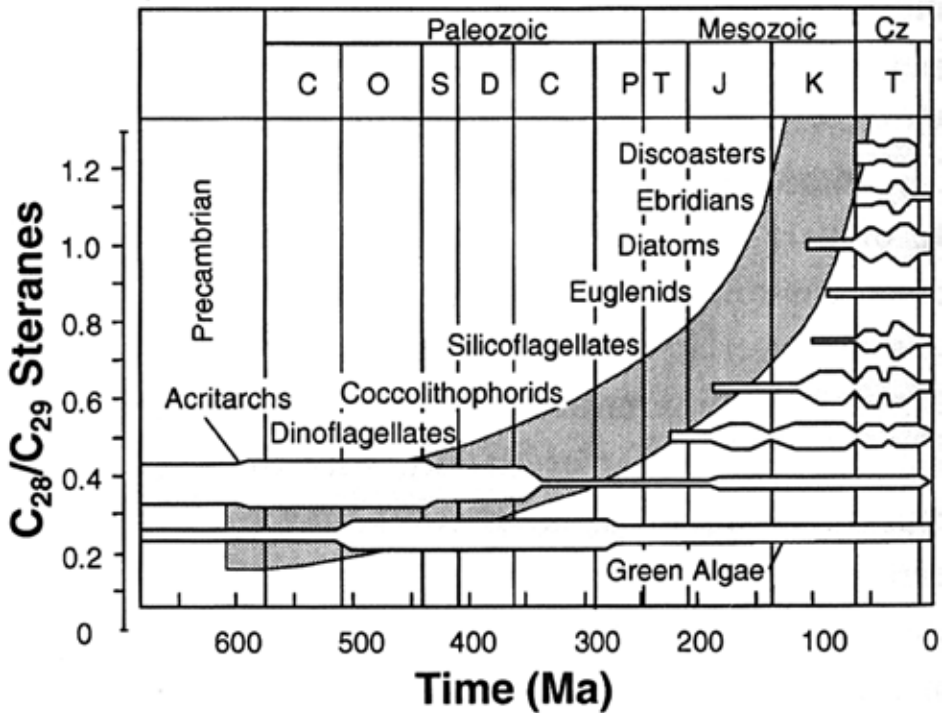


Рис. 3. Соотношение стеранов C_{28}/C_{29} , выделенных из нефти морского происхождения и образованных без привноса терригенного материала с органическим веществом (Peters et al., 2005).

скважин, содержащий ранее неизвестные многочисленные скопления известковых бактериально-цианобактериальных колоний, имеющих округлую, чаще всего концентрическую форму (Лучинина, 2013).

Отличие биоты из черносланцевых толщ от биоты Сахайской органической полосы заключалось лишь в отсутствии археоциат и известковых водорослей *Eriphyton* sp., т. е. основных каркасообразующих фотосинтезирующих организмов. Этот факт позволяет сделать вывод, что в областях формирования черносланцевых пород процессы хемосинтеза преобладали над фотосинтезом. «Хозяевами» являлась вся бентосная фауна, обитавшая в бассейне, что подтверждает выводы Розанова и Заварзина (1997) о том, что источником органического вещества в нефтематеринских породах является не только планктон, как считалось ранее (рис. 3), но и любое органическое вещество.

Несмотря на это, многие геохимики при расшифровке генезиса нефтематеринских пород предпочитают иметь дело с хемофоссилиями, непосредственно обнаруженными в обнажениях и кернах скважин, пробу-

ренных на крупных месторождениях нефти и газа Сибирской платформы. Хемофоссилии состоят из молекул, разбившихся с помощью бактерий на отдельные фрагменты, позволявшие определять состав органических соединений, который обычно связывают с микропланктоном (для кембрия им были акритархи) (Каширцев, 1988, 2003).

ВЫВОДЫ

Одной из причин «взрыва» в развитии раковинной фауны на рубеже венда и кембрия, произошедшего на Сибирской платформе, помимо благоприятных палеогеографических условий, можно считать симбиотические связи между микробами и фауной, в основе которых лежали процессы хемосинтеза и фотосинтеза.

Выражаю искреннюю благодарность члену-корреспонденту РАН Владимиру Аркадьевичу Каширцеву, терпеливо консультировавшего меня по вопросу генезиса нефтематеринских пород и поддерживавшему идею о хемосинтезе и кембрийских симбиозах.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект 16-05-00196), проекта НИР VIII.68.1.2 и Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астафьева М.М., Герасименко Л.М., Гептнер А.Л.* и др. 2011. Ископаемые бактерии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах / Ред. А.Ю. Розанов, Г.Т. Ушатинская. М: ПИН РАН. 170 с.
- Бактериальная палеонтология. 2002 / Ред. А.Ю. Розанов. ПИН РАН. 188 с.
- Варламов А.И., Розанов А.Ю., Хоментовский В.В.* и др. 2008. Кембрий Сибирской платформы. Книга 1. Алдано-Ленский регион / Отв. ред. А.Ю. Розанов, А.И. Варламов. М. – Новосибирск. ПИН РАН. 300 с.
- Розанов А.Ю., Пархаев П.Ю., Демиденко Ю.Е.* и др. 2010. Ископаемые стратотипов ярусов нижнего кембрия / Ред. П.Ю. Пархаев. М.: ПИН РАН. 228 с.
- Заварзин Г.А., Рожнов С.В.* 2011. Рифы в эволюции гео-биологических систем. Постановка проблемы // Рифогенные формации и рифы в эволюции биосферы / Ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН. С. 4-25.
- Журавлёва И.Т.* 1979. Сахайская органогенная полоса. Среда и жизнь в геологическом прошлом // Вопросы экостратиграфии. Новосибирск: Наука. С. 128-154.
- Каширцев В.А.* 2003. Органическая геохимия нафтидов востока Сибирской платформы. Якутск, Изд-во ЯФ СО РАН. 160 с.
- Лучинина В.А.* 2011. Палеоальгология при переходе от циано-бактериальной (строматолитовой) к водорослевой экосистеме на примере кембрийских отложений Сибирской платформы // Рифогенные формации и рифы в эволюции биосферы / Ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН. С. 24-29.

- Лучинина В.А.* 2013. Кембрийская альгофлора – ассоциация различных групп микроорганизмов // Палеонтол. журн. Т. 47. № 9. С. 26-37.
- Лучинина В.А., Коровников И.В., Новожилова Н.В., Токарев Д.А.* 2013. Биофации раннего кембрия Сибирской платформы по бентосу (хиолиты, мелкораковинная проблематика, археоциаты, трилобиты и известковые водоросли) // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 21. № 2. С. 3-21.
- Конторович А.Э., Беляев С.Ю., Конторович А.А.* и др. 2009. Тектоническая карта венд-палеозойского структурного яруса Лено-Тунгусской провинции Сибирской платформы // Геол. и геоф. Т. 50. № 8. С. 851-862.
- Розанов А.Ю., Заварзин Г.А.* 1997. Бактериальная палеонтология // Вестник РАН. Т. 67. № 3. С. 241-245.
- Corliss J.B., Dymond J., Gordon L.I.* et al. 1979. Submarine thermal springs on the Galápagos Rift // Science. Mar.16; 203:1073-1083.
- Gaillard C., Rolin Y.* 1986. Paléobiocoenoses susceptibles d'être liées à des sources sous-marines en milieu sédimentaire. L'exemple des pseudobiohermes des Terres Noires (S. E. France) et des tepee buttes de la Pierre Shale Formation (Colorado, U.S.A.) // CR Acad. sci. Paris. 303. P. 1503-1508.
- Luchinina V.A., Zhegallo E.A.* 2016. Bacteria, Cyanobacteria, and Calcareous Algae in Cambrian Biotic Associations of the Khubsugul Phosphate Deposit in Western Mongolia // Paleontol. j. V. 50. № 12. P. 1339-1347.
- Paull C.K., Hecker B., Commeau R.* et al. 1984. Biological communities at the Florida Escarpment resemble hydrothermal vent taxa // Science. 226. P. 965–967.
- Peters K.E., Walters C.C., Moldowan J.M.* 2005. Biomarkers and Izotops in Petroltum Systems and Earth History // The Biomarker Guide. 2 ed. Cambridge univ. press. V. 2. 767 p.
- The Vent and Seep Biota. Aspect from Microbes to Ecosystems. 2010. V. 33 of Topics in Geobiology // Ed. S. Kiel. Springer Science&Business Media. 490 p.

EVOLUTION OF CAMBRIAN MARINE SHALLOW-WATER SYSTEMS

V.A. Luchinina

A synthesis of data obtained by specialists in bacterial paleontology demonstrates the important role of bacterial communities in the formation of marine sedimentary rocks, whereas results of the studies of modern oceans has changed the perception of symbiotic links of phototrophic and chemotrophic bacteria and fauna.

Микробные сообщества в эволюции биосферы.

Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2017. С. 134–148.

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

УДК 551.735.1; 631.48

БИОКОСНЫЕ СИСТЕМЫ ДЕВОНА – ПАЛЕОПОЧВЫ И КОРЫ ВЫВЕТРИВАНИЯ (МИХАЙЛОВСКИЙ КАРЬЕР КМА)

А.О. Алексеев, Т.В. Алексеева, П.Б. Кабанов, П.И. Калинин

*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пушкино
alekseev@issp.serpukhov.su*

Представлены результаты исследования девонских отложений в карьере Михайловского ГОКа, включающего коры выветривания и палеопочвы. Сравнительный анализ морфологических, геохимических и минералогических свойств палеопочв и кор выветривания позволяет выделить различия, обусловленные в первую очередь биотическими процессами в почвах, определяемые жизнедеятельностью растительности и микроорганизмов. Для палеопочв отмечаются следующие ключевые характеристики, на основании которых объекты исследования отнесены нами к палеопочвам: наличие корневых систем, отпечатков растений, разнообразие миоспор; горизонтное строение профиля, проявляющееся в формировании гумусо-аккумулятивного горизонта, профильной дифференциации глинистых минералов, профильном распределении величин геохимических индексов и отношений.

Ключевые слова: Центральное Девонское Поле, палеопочвы, геохимические индексы выветривания, минералогия, органическое вещество почв.

ВВЕДЕНИЕ

Биокосные системы Земли разных уровней организации (почвы, коры выветривания, др.) формировались в конкретной геохимической обстановке при участии живого вещества в процессе развития биосферы. Возможность детализации накопленных на данный момент представлений об эволюции биосферы Земли в масштабе геологического времени может быть осуществлена благодаря исследованиям, направленным на обнаружение древнейших палеопочв и их детальное изучение. Почва и почвенный по-

кров являются природными феноменами, фиксирующими в своем составе и свойствах этапы развития и эволюции жизни на Земле. Важнейшие компоненты древних наземных экосистем – палеопочвы – являются в связи с этим надежными носителями информации о палеоклимате и палеоэкологии в целом. Коры выветривания, демонстрирующие отдельные признаки почвенного строения, распознаются начиная с архея (Retallack, 2001; Астафьева, Розанов, 2010). Следует особо подчеркнуть, что почва – «фокус» экосистемы, формируемая и живущая под действием наиболее интенсивных биотических, биогеохимических и, одновременно, наиболее интенсивных процессов выветривания, трансформации и миграции вещества. Это область наивысшей геохимической энергии живого вещества. Как отмечал Б.Б. Полынов, «в почвах наиболее сосредоточена геологическая работа живого вещества; именно в почвах готовится тот материал континентальных и морских отложений, из которого в дальнейшем образуются новые породы». Геохимическая сущность почвообразования заключается в разложении органических веществ микроорганизмами, в результате деятельности которых в почвенные растворы поступают органические кислоты и химически высокоактивные соединения, способствующие интенсивному выветриванию минералов и выщелачиванию подвижных соединений. Биокосная природа коры выветривания выражена менее отчетливо, чем в почвах. Как отмечал В.И. Вернадский: «Процессы выветривания, в частности, резко выраженные в биосфере, всегда биогенны и биокосны. Микроскопическая жизнь в них играет ведущую роль». Для почвы характерна биогенная аккумуляция химических элементов под влиянием растительности, которая отсутствует в коре выветривания (Перельман, 1977). Одним из отличительных признаков почв от коры выветривания можно рассматривать также присутствие на минеральных частицах характерной для почв органо-минеральной пленки, представленной гумусовыми веществами. Деятельность почвенных микроорганизмов играет большую роль в формировании почвы и формировании гумусовых веществ.

Почвенное органическое вещество создается в субэдральных условиях, образуясь в результате деструкции мортмассы первичных продуцентов в экосистеме. Органические вещества, попадающие в почву в виде остатков растений и животных, постепенно минерализуются. Микрофлора почвы представлена разнообразными видами бактерий, актиномицетов, грибов, водорослей и простейших животных. К постоянным обитателям почвы относятся различные аэробные и анаэробные бактерии, а также бактерии, разлагающие клетчатку, нитрифицирующие, денитрифицирующие, азотфиксирующие, серо- и железобактерии. Почвообразование и почвенные процессы на разных уровнях, от микро- к макроуровню включают почвенную микробиологию и биогеохимию (Paul, 2015). Указанные процессы в конечном итоге во многом определяют формирование твердофазных оста-

точных продуктов, сохраняющих информацию о процессах формирования почв и природной среде – «память почв».

Колонизация суши сосудистыми растениями в позднем силуре (около 420 млн. лет назад), по-видимому, дает начало почвам в нашем понимании этого природного феномена, а именно как среде обитания высших растений. Постепенное развитие почвенно-растительного покрова в раннем палеозое после мощных вендских оледенений могло подготовить возможность взрывного освоения суши растениями в девоне (415-359 млн. лет назад) (Заварзин, Рожнов, 2010). Находки палеопочвенных объектов такого возраста – величайшая удача для исследователей. Редкости уровней субаэрального перерыва и палеопочв данного возраста по сравнению с отложениями второй половины карбона (Алексеева и др., 2010; Kabanov et al., 2010; **Alekseeva et al., 2016a) объясняется, прежде всего, малой амплитудой высокочастотных колебаний уровня мирового океана в условиях девонской безледниковой Земли. Как следствие, находки палеопочв девона на территории России единичны (Шумилов, Мингалев, 2009; Alekseeva et al., 2016b).**

В литературе отсутствуют прямые упоминания о развитии палеопочв в разрезах девона Центрального девонского поля (ЦДП), хотя наличие перерывов в накоплении осадка и признаков субаэрального выветривания на определенных стратиграфических уровнях и в определенных тектонических зонах не составляет секрета (Родионова и др., 1995; Тихомиров, 1995). ЦДП – историческое название площади выходов девонских отложений на дневную поверхность и под мезо-кайнозойские отложения на моноклинали, располагающейся в основном в пределах Воронежской антеклизы (Шевырев и др., 2004), административно в южной части Центрального федерального округа РФ.

Просмотр обнажений евлановско-ливленского и елецкого горизонтов в пределах ЦДП и керна средне-верхнедевонских отложений Бузулукской впадины (Волго-Уральская нефтегазоносная провинция) свидетельствует о редкости палеопочв и отсутствии четкой трансгрессивно-регрессивной цикличности метрового масштаба, по крайней мере, до нижнего фамена включительно. На фоне незначительных высокочастотных колебаний уровня моря, производивших ациклические в метровом масштабе разрезы, в девоне выделяются события действительно значительных регрессий. По крайней мере четыре крупные регрессии позднего девона, прослеживающиеся в разных бассейнах Восточно-Европейской платформы (ВЕП), по-видимому, имеют соответствия в общей кривой колебания уровня моря девона (Sandberg et al., 2002). Это перерывы в среднем фране между семилукским (доманиковым) и воронежским горизонтами, на границе франского и фаменского ярусов, в кровле нижнего фамена между елецким и лебедянским горизонтами, а также в кровле фаменского яруса на границе девона и карбона (Alekseev et al., 1996; Фокин, Никишин, 1999; Меннер,

Шувалова, 2007). Именно на этих уровнях наиболее высока вероятность нахождения палеопочв.

Вторым важнейшим фактором вывода осадков в среду почвообразования был тектонический. Начиная со второй половины среднего девона, ВЕП находилась в состоянии крупной тектонической перестройки в режиме растяжения. Для ЦДП решающим фактором распространения субэаральных обстановок явилось воздымание Воронежского массива начиная с живетского времени в результате термального поднятия над горячим мантийным плюмом (Фокин, Никишин, 1999). С последним связаны импульсы эксплозивного вулканизма (ястребовские вулканиты) и трапповые базальты позднего франа – раннего фамена (Шевырев и др., 2004).

Нашим коллективом за последние годы (2010-2015) на территории Центрального девонского поля обнаружены и изучены несколько палеопочвенных комплексов в разрезах среднего и верхнего девона. Уникальные палеопочвенные объекты были исследованы в живетском ярусе (Шкурлатовский карьер гранитов, г. Павловск, Воронежская обл. (Alekseeva et al., 2016b) и в районе г. Железногорск (Михайловский ГОК, Курская обл.), а также в подошве задонского горизонта на границе франского и фаменского ярусов верхнего девона (уровень F-F) в районе г. Ливны (Орловская область).

В настоящей работе представлены результаты исследования девонских отложений в карьере Михайловского ГОКа, включающего коры выветривания и палеопочвы. Выполнен сравнительный анализ морфологических, геохимических и минералогических данных для палеопочв и кор выветривания.

ОБЪЕКТЫ

Объектами данного исследования являются отложения девона живетского яруса, г. Железногорск, Михайловский ГОК. Отложения девонской системы здесь представлены карбонатными, карбонатно-глинистыми и глинистыми образованиями. Живетский ярус (D2qv) представлен песками и песчаниками с прослоями глин. Они приурочены к понижениям поверхности кристаллического фундамента, представленного протерозойскими породами (амфиболитам, кварцитам и метапесчаникам). Выполнено исследование палеорельефа, включающего коры выветривания в элювиальной позиции рельефа (профиль МГОК-4 и МГОК-2) и на контакте с протерозойскими отложениями (профиль МГОК-6) и палеопочвы, приуроченные к понижению, занимающие аккумулятивные позиции палеорельефа (МГОК 5) (рис. 1).

МЕТОДЫ

Обозначенные объекты были изучены в деталях с применением комплекса минералого-геохимических методов. Базовые почвенные характеристики: гранулометрический состав бескарбонатных образцов, содержа-

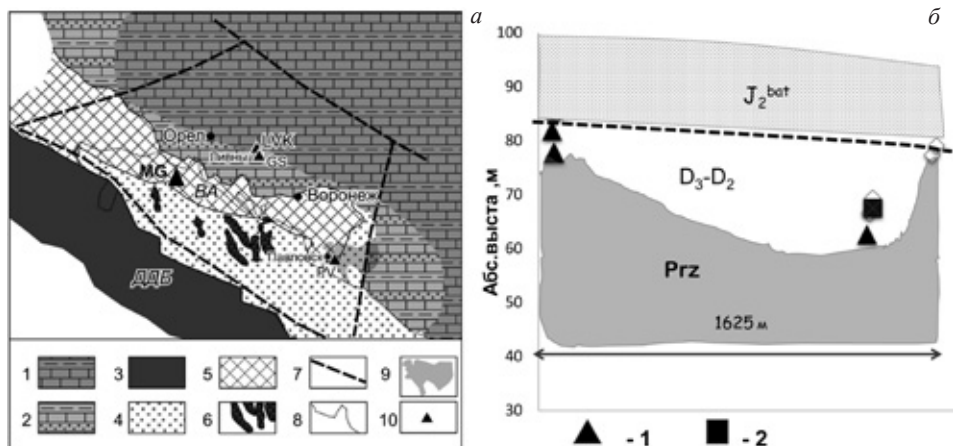
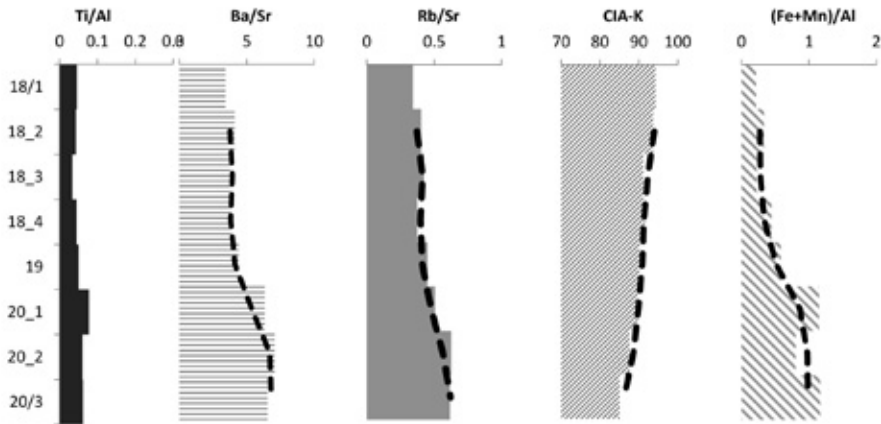


Рис. 1. *а*: литолого-палеогеографическая карта Воронежской антеклизы (ВА) петинско-ливенского (позднефанского) времени с элементами палеогеографии ястребовского времени (поздний живет), с упрощениями и изменениями по (Шевырев и др., 2004) (условные обозначения: 1 – известняки с подчиненными терригенными интервалами, зона мелководного шельфа; 2 – переслаивание известняков, песчаных и глинистых пород, прибрежная зона, периодически заливаемая морем; 3 – осадочный комплекс Днепровско-Донецкого рифтового бассейна (ДДВ); 4 – осадочный комплекс аллювиальной равнины; 5 – область денудации для позднего франа; 6 – поля трапповых базальтов; 7 – глубинные разломы как естественные границы ВА; 8 – область денудации для позднепашийского времени; 9 – площадь развития вулканитов ястребовской свиты; 10 – изученные разрезы (PV – Шкурлатовский (Павловский) карьер, LVK – Ливенка, GS – Горностаевка), MG – Михайловский ГОК, Железнодорожск); *б*: схема отбора образцов в карьере Михайловского ГОК: 1 – коры выветривания; 2 – палеопочвенный комплекс.

ние и свойства органического вещества, содержание карбонатов получены с использованием общепринятых в почвоведении методик (van Reeuwijk, 2002). Минеральный состав валовых образцов, илистой (<2 мкм) и крупной (>2 мкм) фракций был изучен методом рентгеновской дифрактометрии на дифрактометрах ДРОН-3 и Bruker – Phaser (CuK α излучение, с шагом 0.1° и временем сканирования 10 сек). Рентгеновская диагностика глинистых минералов базировалась на результатах следующих тестов: Mg⁺² – форма в воздушно-сухом состоянии; Mg⁺² – форма, насыщенная этиленгликолем в течение 24 часов; Mg⁺² – форма, прокаленная до Mg 350 °C в течение 2 час; Mg⁺² – форма, прокаленная до 550 °C в течение 2 час; K⁺ – форма в воздушно-сухом состоянии; K⁺ – форма, насыщенная этиленгликолем в течение 24 час; Li – тест (прокаленный до 250 °C в течение 24 час с последующим насыщением этиленгликолем). Химический состав образцов изучен методом рентген-флюоресценции (SPECTROSCAN МАКС-GV). Полученную информацию использовали для оценки обстановок осадконакопления и интенсивности процессов выветривания/почвообразования (Retallack, 2001;

a



б

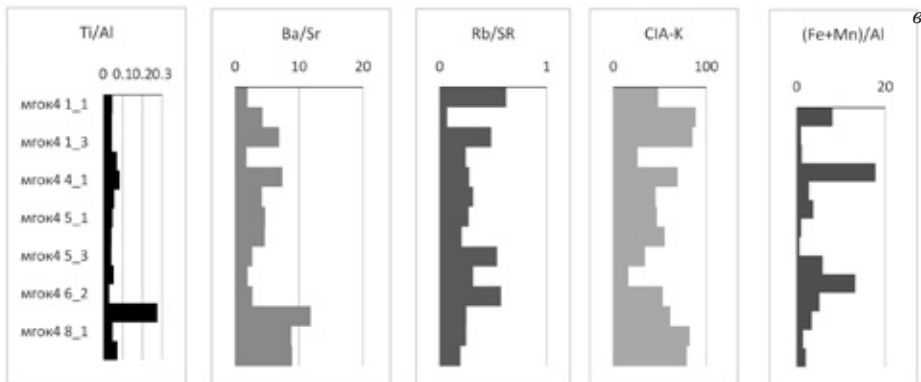
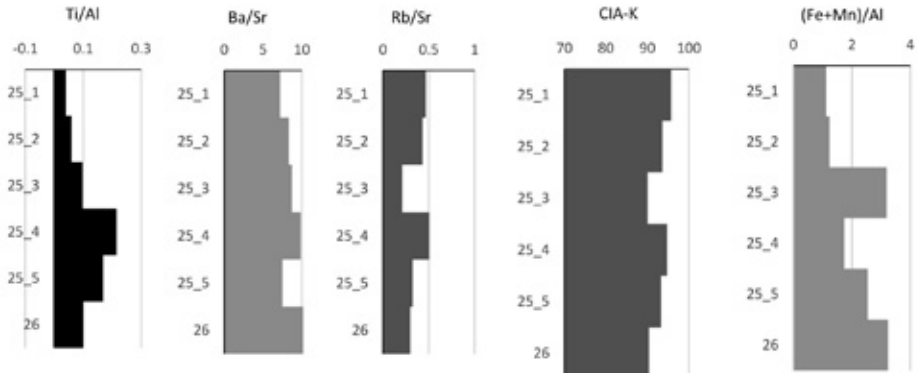
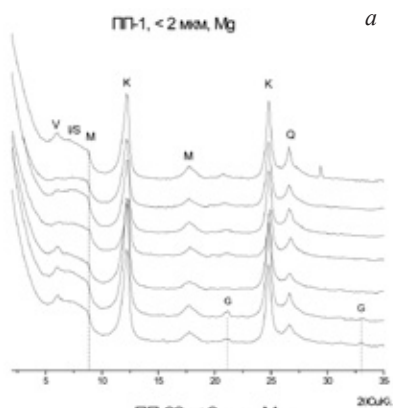
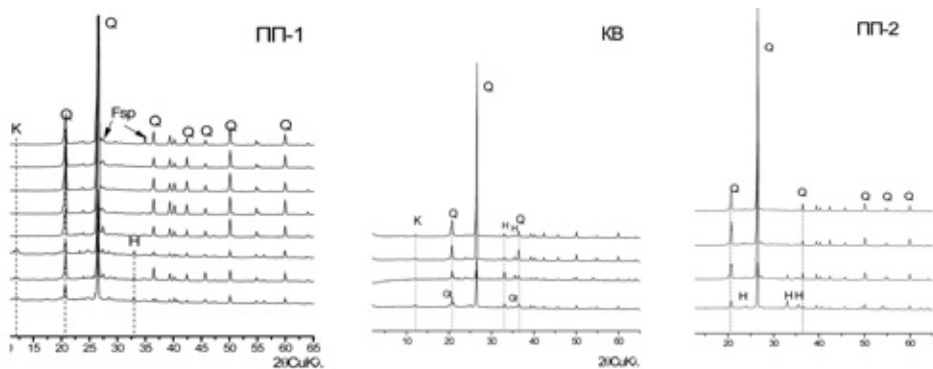
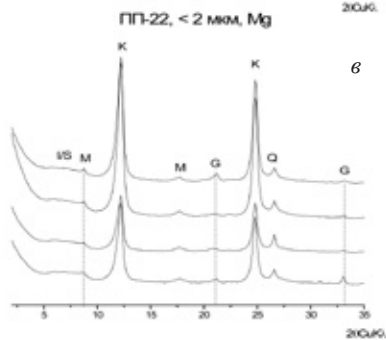
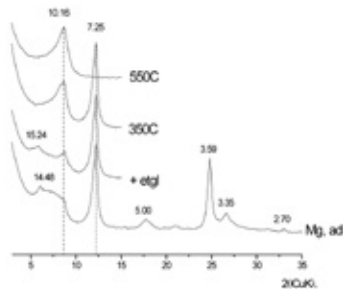


Рис. 2. Примеры профильных распределений геохимических индексов: *a* – палеопочва ПП-1, *б* – кора выветривания МГОК-6 на контакте с протерозоем; *в* – кора выветривания на контакте с юрой.

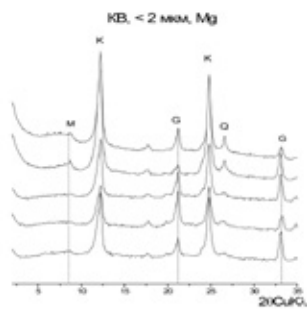


a

б



в



г

Рис 3. Минеральный состав педокомплекса в карьере Михайловский ГОК (данные рентгеновской дифрактометрии). I: валовые образцы палеочув и коры выветривания; II: *a* – илистая фракция ПП1 (по профилю), образцы насыщены Mg²⁺, воздушно-сухие; *б* – разрез ПП-1, илистая фракция ПП1 (слой 18), тесты; *в* – разрез ПП-2 (по профилю), илистая фракция, образцы насыщены Mg²⁺, воздушно-сухие; *г* – разрез KB МГОК-6 на контакте с протерозоем, илистая фракция, образцы насыщены Mg²⁺, воздушно-сухие. Обозначения на спектрах: I/Sm – иллит-сметтит, V – вермикулит, K – каолинит, Q – кварц, FSP – полевой шпат, G – гетит, H – гематит, M – слюда.

Alekseev et al., 2015). Дополнительно изучены микроморфологические особенности отложений – методом сканирующей электронной микроскопии с микроанализатором (TESCAN Vega 3). В качестве дополнительной характеристики для минералогического состава и характеристики захороненного органического вещества почв (ОВ) использовалась FTIR спектроскопия (Фурье – ИК спектрометр Nicolet-6700, Thermo Sci.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В толще вскрытых девонских отложений выделяется палеорельеф, представленный корами выветривания и палеопочвами. Профили кор выветривания сложены красноцветными песчаниками и глинами. Палеопочвы в понижении палеорельефа сформированы на песках, в верхней части профиля хорошо просматриваются вертикальные и субвертикальные углистые корнеподобные пленки (рис. 4). Встречаются также мелкие углистые растительные остатки. Изученный объект в понижении представляет собой комплекс, состоящий из двух палеопочв сходного облика, который подстилается переотложенной протерозойской корой выветривания. Палеопочвы разделены материалом с принципиально отличными от обеих ПП характеристиками. Верхняя палеопочва – ПП1 – имеет мощность около 70 см и характеризуется хорошей сохранностью профиля. Верхние 10-15 см представляют собой элювиальный горизонт E, материал которого заметно осветлен (отбелен) по сравнению с нижней частью, которая имеет оттенки серого цвета. Нижняя граница этого горизонта неровная. Верхние 20 см ПП густо пронизаны корневыми системами. Максимально они приурочены к гор. E, но местами опускаются и ниже его. Профиль нижней палеопочвы – ПП2 – имеет мощность около 40 см. Ее кровля, скорее всего, эродирована. Верхняя граница профиля палеопочвы резкая, выделяется, прежде всего, по цвету. Верхние 25 см профиля ПП2 также осветлены и частично ожелезнены. Нижняя часть профиля окрашена в цвета серого. Она постепенно переходит в кору выветривания. По Maggiott, Wright (1993), такой тип палеопочвенного профиля следует отнести к составному (compound), который формируется в нестационарных условиях при быстром захоронении нижележащей почвы и большой скорости накопления осадка.

Материал всего палеопочвенного комплекса слабокарбонатен. Верхняя ПП1 бескарбонатна. Отмечается незначительный рост в содержании карбонатов с глубиной. Максимальное содержание карбонатов (1.5%) отмечается в пределах коры выветривания.

Материал коры выветривания на контакте с протерозойскими отложениями неравномерно оглинен, содержание фракции ила находится в пределах 18-36%. Профили палеопочв текстурно дифференцированы: верхние части профиля опесчанены, здесь преобладает фракция среднего и мелкого песка (0.25-0.05 мм), содержание которого достигает 87%. Содержание ила нахо-

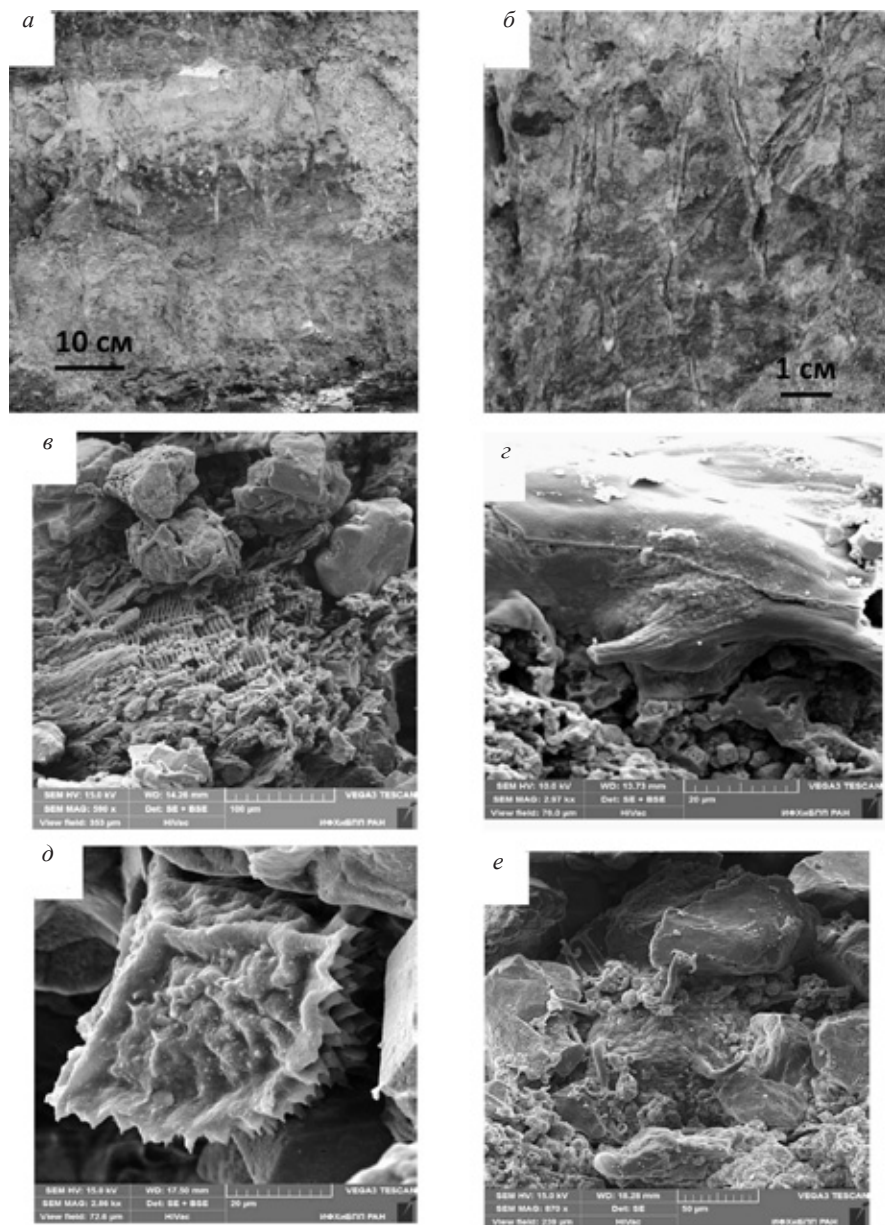


Рис. 4. Ископаемые палеопочвы живетского яруса среднего девона Михайловский ГОК (Курская область г. Железногорск): *а* – палеопочвенный профиль ПП-1, *б* – горизонт с ризокрециями ПП. Примеры СЭМ анализа образцов палеопочв и спорового материала палеопочвы: *в*, *з* – растительные остатки; *д* – миоспора рода *Geminospora extensa*, *е* – миоспора рода *Ancyrospora*.

дится в пределах 8-13%. Нижние части профилей относительно оглинены. В хорошо сохранившемся профиле ППП начиная с глубины 50 см содержание ила возрастает до 39%. Профиль нижней палеопочвы менее дифференцирован. Здесь максимальное содержание ила составляет 18% в подошве профиля.

Образование почв – не только биологическое и физическое преобразование пород, но и медленное химическое преобразование, сопровождающееся несколькими типами реакций, которые редко достигают химического равновесия. Во многих почвах наиболее важной из этих реакций является гидролиз: инконгруэнтное растворение минералов, таких как полевые шпаты, приводящее в конечном итоге к формированию глин и выносу щелочных и щелочноземельных катионов в раствор. Одним из информативных показателей протекания этой реакции в почвах и палеопочвах является молярное отношение оксида алюминия (алюмосиликаты) к сумме кальция, магния, натрия, и калия (основные катионы, выносимые в почвенный раствор) – $Al_2O_3/(CaO+MgO+K_2O+Na_2O)$. Другие молярные коэффициенты выветривания отражают выщелачивание (Ba/Sr), окисление (Fe^{2+}/Fe^k), окарбоначивание – $(CaO+MgO)/Al_2O_3$ и засоление (Na_2O/K_2O). Первый из этих коэффициентов связан с различием в растворимости химически сравнимых элементов, барий (Ba) находится в ассоциации с калиевыми полевыми шпатами и выносится из почв слабее Sr, который ассоциирует с карбонатами (Перельман, 1989). Коэффициент может характеризовать гидротермические условия осадконакопления, в частности, процесс выщелачивания (Retallack, 2001). Отношение железа в различной валентности характеризует соотношение реакций восстановления и окисления. Предложены и другие молярные коэффициенты, отражающие направленность геохимических и почвенных процессов. Отношение Rb/Sr связано с интенсивностью выветривания и базируется на разнице в устойчивости минералов к выветриванию, а именно слюд и калиевых полевых шпатов, с которыми в ассоциации находится Rb, и карбонатов, с которыми ассоциирует стронций (Sr) (Gallet et al., 1996). $(Fe_2O_3+MnO)/Al_2O_3$ – характеризует степень окисления почвенного материала (Retallack, 2001). При выделении геохимических зон наряду с концентрациями элементов используются геохимические индексы, среди которых особое место занимают индексы выветривания пород. В работе анализировались индекс химического изменения (CIA) – $[Al_2O_3/(Al_2O_3+CaO+NaO+K_2O)] \times 100$ (Nesbitt, Young, 1982), индекс выветривания (CIW) – $[Al_2O_3/(Al_2O_3+CaO+NaO)] \times 100$ (Harnois, 1988). CIW=«CIA-K» – химический индекс преобразованности без учета эффекта от биологического круговорота калия. Основанием для использования этих соотношений является потеря горными породами при химическом выветривании мобильных элементов. В этих индексах мобильными элементами являются Ca, Na и K, а немобильным – Al. Как правило, чем выше степень выветривания, тем выше значения приведенных индексов.

Зрелость пород теснейшим образом связана с климатической обстановкой их формирования. К числу наиболее часто используемых модулей для реконструкции палеоклимата относится индекс химического изменения (CIA) (Sheldon, Tabor, 2009; Alekseev et al., 2015; Alekseeva et al., 2016a). Данный коэффициент может рассматриваться как показатель преобладающего типа климата в области формирования осадка. Используя в качестве критерия для разграничения отложений, формировавшихся в обстановках холодного и теплого климата, величину коэффициента $CIA=70$ (выше этой величины климат считается гумидным, в интервале значений 60-70 – переходным, менее 60 – относительно аридным). Для изученных палеопочв CIA находится в интервале значений 75-80, что позволяет предположить, формирование почв в обстановке гумидного климата. Для переотложенной протерозойской корой выветривания значения CIA изменяются в пределах 88-95, что свидетельствует о максимальной выветрелости материала в изученном ряду с накоплением остаточных продуктов выветривания в виде оксидов железа и каолинита, в то время как для коры выветривания на границе с юрскими отложениями отмечается большой разброс этого показателя (50-85), демонстрируя частую смену условий и неоднородность пород. Реталлак (Retallack, 2001) и Шелдон и Табор (Sheldon, Tabor, 2009) активно используют отношение Ba/Sr для оценки интенсивности выноса химических элементов. Величина данного отношения, превышающая 2, по данным этих авторов отвечает кислым (выщелоченным) обстановкам. В палеопочве отмечается распределение Ba/Sr в пределах 3.4-7.1 по профилю с увеличением с глубиной значения отношения. Для кор выветривания значения этого показателя значительно выше –7.1-12.2 и не имеют дифференцированного распределения. Существенного различия в поведении отношения Rb/Sr не отмечается. Fe_2O_3+MnO/Al_2O_3 характеризует степень окисления материала и в разы возрастает в корках выветривания по сравнению с палеопочвами, где имеет, как и другие геохимические индексы, профильное распределение. Дифференцированное профильное поведения показателей молярных коэффициентов выветривания характерны для палеопочв, тогда как для кор выветривания в связи с неоднородностью материала демонстрирует не закономерные изменения (рис. 2).

Минеральный состав как валовых образцов, так и илистой фракции коры выветривания не дифференцирован по глубине. В минеральном составе всех валовых образцов абсолютно преобладает кварц. Дополнительно все изученные образцы содержат оксиды железа – гематит и гетит, а также каолинит в следовых количествах. Илестая фракция сложена преимущественно каолинитом и гетитом. В верхней части дополнительно к каолиниту в следовых количествах появляется слюда с признаками смешанослойности со смектитом.

В минеральном составе валовых образцов палеопочв также абсолютно преобладает кварц. Дополнительно образцы из ПП1 содержат полевые

шпаты в следовых количествах. Нижние оглиненные горизонты ПП1 содержат каолинит и гематит в следовых количествах. В минеральном составе ПП2 полевые шпаты не отмечены. В подошве ПП2, так же как и в профиле ПП1, присутствует гематит.

В составе илистой фракции обеих ПП абсолютно преобладает каолинит. Дополнительно присутствует слюда, неупорядоченно-смешаннослойная набухающая фаза иллит-сметтит и тонкодисперсный кварц. Содержание смешанослойной фазы возрастает вверх по профилям обеих ПП. Дополнительно в верхней ПП отмечается появление ненабухающей 14 Å фазы вермикулитового типа. Нижние оглиненные горизонты обеих ПП содержат гетит в следовых количествах.

Таким образом, материал коры выветривания относительно равномерно оглинен, минералогически не дифференцирован, не содержит полевых шпатов или других легко выветривающихся минералов, напротив, обогащен каолинитом и оксидами железа.

Профили обеих ПП текстурно дифференцированы. Только нижние оглиненные горизонты содержат оксиды железа в следовых по сравнению с КВ количествах. Верхние горизонты ПП более выветрелые. Здесь отсутствуют оксиды железа, но отмечается рост в содержании набухающей (сметтитовой) фазы в составе неупорядоченного иллит-сметтита. Дополнительно все горизонты ПП1 содержат вермикулитовую фазу. Отмечается некоторый рост ее содержания в верхней части профиля ПП1.

Микроскопическое исследование образцов палеопочв фиксирует обилие остатков сосудистых растений и миоспор, анализ углистых растительных остатков и микроскопический анализ спорового материала почвенных горизонтов продемонстрировал широкое биоразнообразие (рис. 4). Причина хорошей сохранности корнеподобных структур и растительных остатков в рассматриваемых отложениях, вероятно, связана с катастрофическим характером захоронения палеопочв, способствовавшем полной изоляции органического вещества от кислорода атмосферы. Изучение миоспор показало массовое присутствие видов рода *Geminospora*, встречены также *Ancyospora* и др. Такой состав комплекса миоспор характерен для средней-верхней части палинологической зоны *Geminospora extensa*, сопоставляемой с живетским ярусом Восточно-Европейской платформы (Раскатова, 2004).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нами получены результаты сравнительного анализа геохимических и минералогических данных для палеопочв и кор выветривания девонских отложений в карьере Михайловского ГОКа, демонстрирующие различия, обусловленные биокостными взаимодействиями в почвах, где мы наблюдаем интенсивные биотические процессы, определяемые жизнедеятельностью растительности и микроорганизмов.

Древние погребенные коры выветривания железистых кварцитов и переложенных продуктов их преобразования в значительном количестве содержат железо (до 30-60%) с примесью каолинита (латеритный профиль), формировалась в условиях жаркого гумидного климата и представляют собой остаточные элювиальные коры выветривания, весьма обедненные элементами, необходимыми для произрастания и продуктивности растений и формирования почв. Геохимические индексы демонстрируют максимальные значения выветривания и выщелачивания, в элювиальной коре выветривания происходил долговременный геохимический вынос всех более или менее подвижных продуктов выветривания. Так и в современных условиях железистый латерит – пример крайнего биологического бесплодия почвы.

Обнаруженные палеопочвы находятся в понижении рельефа, в областях формирования аккумулятивных и транзитно-аккумулятивных типов коры выветривания, где направленность геохимических процессов и первичных процессов почвообразования при появлении растительности суммируется и сочетается, ведя к формированию относительно богатых питательными веществами осадочных пород, что, вероятно, и способствовало развитию почв. В первую очередь здесь наблюдаются ключевые характеристики, на основании которых объекты исследования отнесены нами к палеопочвам: наличие корневых систем, отпечатков растений, разнообразие миоспор; горизонтное строение профиля, проявляющееся в формировании гумусо-аккумулятивного горизонта. В почвах наблюдаются биогеохимические и, одновременно, интенсивные процессы трансформации и миграции вещества, что приводит к профильной дифференциации глинистых минералов и профильному распределению величин геохимических индексов и отношений. В ходе почвообразования происходит дифференциация элементов, порода превращается в неоднородный зональный почвенный профиль с выраженными горизонтами. С геохимической точки зрения при почвообразовании, в отличие от коры выветривания, формируется зональность, обусловленная процессами разложения органических веществ. Коры выветривания формируются при минимальном участии биоты и в этом их отличие от почвы, для которой проявление биологического воздействия представляется доминирующим фактором

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов». Авторы благодарны руководству и геологической службе Михайловского ГОК за предоставленную возможность и содействие в сборе полевого материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Т.В., Алексеев А.О., Кабанов П.Б.* и др. 2010. Палеопочвы карбона Московской синеклизы: гуминовые вещества, минералогические и геохимические свойства / Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. Ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН. С. 76-94.
- Астафьева М.М., Розанов А.Ю.* 2010. Древнейшие коры выветривания (на примере Карелии) и микрофоссилии / Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. Ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН. С. 10-22.
- Заварзин Г.А., Рожнов С.В.* 2010. Выветривание и палеопочвы / Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. Ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН. С. 4-9.
- Меннер В.Вл., Шувалова Г.А.* 2007. О совершенствовании региональной стратиграфической схемы продуктивного комплекса верхнего девона Тимано-Печерской провинции: методика, результаты, проблемы / Ред. М.Д. Белонин. Стратиграфия и ее роль в развитии нефтегазового комплекса России. Санкт-Петербург: ВНИГНИ. С. 79-100.
- Перельман А.И.* 1977. Биокосные системы Земли. М: Наука.
- Полынов Б.Б.* 1934. Коры выветривания. Л.: Изд. АН СССР. 210 с.
- Родионова Г.Д., Умнова В.Т., Кононова Л.И.* и др. 1995. Девон Воронежской антеклизы и Московской синеклизы. М. 265 с.
- Раскатова М.Г.* 2004. Миоспоровая зональность средне-верхнедевонских отложений юго-восточной части Воронежской антеклизы (Павловский карьер) // Вестн. Воронежского ун-та. Сер. геол. № 2. С. 89-98.
- Тихомиров С.В.* 1995. Этапы осадконакопления девона Русской платформы и общие вопросы развития и строения стратисферы. М.: Недра. 445 с.
- Фокин П.А., Никишин А.М.* 1999. Тектоническое развитие Восточно-Европейской платформы в девоне – начале карбона // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. № 6. С. 9-19.
- Шевырев Л.Т., Савко А.Д., Шишов А.В.* 2004. Эволюция тектонической структуры Воронежской антеклизы и ее эндогенный рудогенез // Воронежский гос. ун-т. Труды. Вып. 25. 191 с.
- Шумилов И.Х., Мингалев А.Н.* 2009. Первая находка палеопочв в красноцветных девонских отложениях Среднего Тимана // Докл. АН. Т. 428. № 2. С. 225-227.
- Alekseev A.O., Kabanov P.B., Alekseeva T.V., Kalinin P.E.* 2015. Magnetic susceptibility and geochemical characterization of an upper Mississippian cyclothemic section Polotnyanyi Zavod, (Moscow Basin, Russia) / Magnetic susceptibility application: a window onto ancient environments and climatic variations // Geol. soc. London. Spec. publ. 414. P. 181-198.
- Alekseeva T.V., Alekseev A.O., Gubin S.V.* et al. 2016a. Palaeoenvironments of the Middle-Late Mississippian Moscow Basin (Russia) from multiproxy study of palaeosols and palaeokarsts // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 450. P. 1-16.
- Alekseeva T., Kabanov P., Alekseev A., Kalinin P.* et al. 2016b. Characteristics of early earth's critical zone based on middle-late devonian palaeosols properties (Voronezh high, Russia) // Clays and clay minerals. V. 64. № 5. P. 677-694.

- Alekseev A.S., Kononova L.I., Nikishin A.N.* 1996. The Devonian and Carboniferous of the Moscow Syncline (Russian Platform): stratigraphy and sea-level changes // *Tectonophysics*. V. 268. P. 149-168.
- Harnois L.* 1988. The CIW index: A new chemical index of weathering // *Sedimentary geology*. V. 55. P. 319-322.
- Kabanov P., Alekseeva T., Alekseev A.* et al. 2010. Paleosols in Late Moscovian (Carboniferous) marine carbonates of East European Craton revealing “Great Calcimagnesian Plain” paleolandscapes // *J. sediment. res.* V. 80. P. 195-215.
- Marriott S.B., Wright V.P.* 1993. Palaeosols as indicators of geomorphic stability in two Old Red Sandstone alluvial suites, South Wales // *J. geol. soc. London*. 150:110.
- Nesbitt H.W., Young G.M.* 1982. Early Proterozoic climates and plate motions inferred from major element chemistry of lutites // *Nature*. V. 299. P. 1523-1534.
- Paul A.* 2015. Soil microbiology, ecology and biochemistry: an exciting present and great future built on basic knowledge and unifying concepts // *Soil microbiology, ecology and biochemistry*. 4 edit. Elsevier. P. 1-14.
- Procedures for soil analysis (6 ed.). 2002 / Ed. L.P. Reeuwijk. ISRIC Techn. pap. 9. Wageningen.
- Retallack G.J.* 2001. Soils of the past: an introduction to paleopedology. 2 edit. // Blackwell sci. Malden, USA. 404 p.
- Sandberg C.A., Morrow J.R., Ziegler W.* 2002. Late Devonian sea-level changes, catastrophic events, and mass extinctions / Eds C. Koeberl, K.G. MacLeod. Catastrophic events and mass extinctions: impacts and beyond // *Geol. soc. amer. spec. pap.* 356. P. 473-487.
- Sheldon N.D., Tabor N.J.* 2009. Quantitative paleoenvironmental and paleoclimatic reconstruction using paleosols // *Earth-sci. rev.* 95. P. 1-52.
- Thorez J.* 1976. **Practical identification of clay minerals (a handbook for teachers and students in clay mineralogy)** // Belgium: institute of mineralogy. Liege state univ. 90 p.

DEVONIAN BIO-INANIMATE SYSTEM – PALEOSOLS AND WEATHERING CRUSTS (MIKHAILOVSKY QUARRY OF KURSK MAGNETIC ANOMALY)

A.O. Alekseev, T.V. Alekseeva, P.B. Kabanov, P.I. Kalinin

The Devonian deposits in a quarry of the Mikhailovsky Ore Enrichment Factory, including weathering crusts and paleosols, provided interesting results. A comparative analysis of the morphological, geochemical and mineralogical properties of paleosols and weathering crusts allows the recognition of differences resulting primarily from the metabolism of plants and microorganisms. The following indicative characteristics are recognized for paleosols: presence of root systems, plant imprints, diversity of microspores, stratified structure of the profile manifested by the accumulation of the humus-accumulative horizon, profile differentiation of clay minerals, profile distribution of geochemical indices and ratios.

УДК 631.46

ИССЛЕДОВАНИЯ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ ПОЧВ И ПОЧВОПОДОБНЫХ ТЕЛ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ АНТАРКТИДЫ

**В.С. Соина¹, Н.С. Мергелов², А.Г. Кудинова¹, Л.В. Лысак¹,
Е.В. Демкина³, Е.А. Воробьева¹, А.В. Долгих², И.Г. Шоркунов²**

¹ *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова*

² *Институт географии РАН*

³ *Федеральный исследовательский центр биотехнологии РАН*
soina@yandex.ru

Обобщаются результаты комплексного исследования микробных сообществ антарктических почв разного генезиса и территориального расположения, роль климатических факторов, влияющих на структуру микробных сообществ антарктических почв. Приводятся результаты исследований почв оазисов Восточной Антарктиды и их микробиологического изучения. Рассматриваются данные о специфике заселения микроорганизмами формирующихся горизонтов, их биомассе, потенциальной биологической активности, высокой жизнеспособности и устойчивости к экстремальным условиям среды. Обсуждаются дальнейшие перспективы микробиологических исследований, позволяющие определить их функциональную роль в образовании почв в экстремальных климатических условиях.

Ключевые слова: микробные сообщества, почвы, биомасса.

АНТАРКТИЧЕСКИЕ ПОЧВЫ КАК ЭКСТРЕМАЛЬНОЕ МЕСТООБИТАНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ

В настоящее время общепризнанным является тот факт, что исследование микробных сообществ антарктических почв и вечномерзлых осадков позволяет создавать модели для решения ряда фундаментальных вопро-

сов почвоведения, биологии и астробиологии, таких, как участие микроорганизмов в почвообразовательных процессах в экстремально холодных условиях, определение пределов жизнеспособности микробных клеток и непрерывности жизни на Земле, возможности существования земных форм жизни в условиях космоса или в составе космических тел. До последнего времени в исследованиях микробной составляющей антарктической экосистемы не делалось различий между условиями сохранения жизнеспособных микроорганизмов в поверхностных и глубоких слоях вечной мерзлоты с постоянно отрицательными температурами. Проведенные ранее исследования мерзлых арктических осадков (Vorobyova et al., 2001) позволяют заключить, что длительное влияние отрицательных температур в вечномёрзлых подповерхностных отложениях рассматривается не как экстремальное, а как стабилизирующее воздействие, сохраняющее жизнеспособность клеток в таких условиях. Данное предположение в полной мере можно отнести и к антарктическим мерзлым осадкам.

Изучение мерзлых грунтов в Антарктиде, которое преимущественно проводилось в районе Сухих долин, свидетельствует о том, что микробные сообщества в таких условиях полноценны и разнообразны (Cameron, Morelli, 1974; Blanco et al., 2012; Gilichinsky et al., 2001; Tamppari et al., 2012; Goordial, Whyte, 2014). Таким образом, микробные сообщества в данных биотопах сохраняют жизнеспособность и обнаруживают высокую устойчивость в условиях стабильно отрицательных температур. Вместе с тем, антарктические почвы, формирующиеся в поверхностных слоях, по-видимому, можно рассматривать как более экстремальные местообитания по сравнению с нижележащими мерзлыми осадками, так как они отличаются нестабильностью воздействия экстремальных факторов. Это обусловлено различиями во временной и пространственной составляющих радиационного баланса поверхности, среднемесячных температурах поверхности и их амплитудах, в гидрологических показателях и источниках влаги в целом, в воздействии ветра, ландшафтных условиях. Данные факторы могут влиять на специфику заселения микроорганизмами приповерхностных и нижележащих слоев, их функциональные свойства и сохранение жизнеспособности. Таким образом, физико-химические условия и процессы формирования почв и мерзлых осадков могут иметь различия, определяющие структуру микробных сообществ, механизмы адаптации, а также уровень сохранения их жизнеспособности и скорости реверсии к активному состоянию. Следует отметить, что интерес к микробиологическому изучению антарктических почв может быть обусловлен также тем, что они формируются в условиях минимального антропогенного воздействия (на существенном удалении от исследовательских станций и баз), а значит, в них могут быть сохранены природные механизмы адаптации микроорганизмов к экстремальным условиям.

Современные представления о почвах Антарктиды сложились преимущественно на основе почвенно-генетических работ, выполненных зарубежными учеными в районе Сухих долин, станции Мак-Мёрдо и Транс-антарктических гор, а также на Антарктическом полуострове и прилегающих островах. Были выявлены и систематизированы ведущие почвообразовательные процессы, рассмотрены основные тренды изменений почв (Tamppari et al., 2012; Terauds et al., 2012; Bottos et al., 2014). По распространению почв и микробной жизни континент был разделен на 15 географических регионов (Terauds et al., 2012). Отмечалось, что почвы разных регионов Антарктиды крайне гетерогенны, что обуславливается специфическим влиянием ряда факторов. К наиболее важным из них, определяющим типы формирующихся почв, были отнесены время протекания почвообразовательных процессов, нестабильные климатические условия, топография, тип материнской породы и присутствие биоты – организмов, отнесенных к резидентам подобных местообитаний.

Данные по микробиологическому разнообразию и общей численности микроорганизмов в антарктических почвах, полученные традиционными культуральными и микроскопическими методами, обобщены в работах многих авторов (Friedmann et al., 1982, 1996; Vishniac, 1993; Heatwole et al., 1989; Gilichinsky et al., 2007). Использование молекулярно-биологических методов существенно расширили представления о биоразнообразии микроорганизмов, заселяющих антарктические почвы (Aislabie et al., 2006, 2009; Saul et al., 2005; Yergeau et al., 2007, 2009; Zeng et al., 2010; Stomeo et al., 2012; Bottos et al., 2014). Во многих работах отмечается, что бактериальные сообщества крайне гетерогенны в разных географических районах Антарктиды, а их биоразнообразие существенно зависит от локальных климатических условий (микророзн), запасов питательных веществ, наличия растворимых солей, рН, и изменяется с глубиной, как в органогенных почвах маритимной Антарктики, так и в аридных почвах континентальной части в районе Сухих долин (Heatwole et al., 1989; Cary et al., 2010; Stomeo et al., 2012; Bottos et al., 2014). Таким образом, авторы предлагают для понимания биотических факторов, определяющих распространение и разнообразие микробных комплексов в формирующихся почвах, выбирать в качестве моделей сообщества, на которые влияет один из них, или ограниченное число факторов. Например, изучать структуру микробных сообществ и их функциональные характеристики в локусах, где определены режимы температуры, рН, доступность влаги, химические показатели (Cary et al., 2010). Несмотря на значительную гетерогенность бактериальных сообществ, некоторые представители бактериальных филумов встречаются практически во всех исследованных почвах, хотя и отличаются по количественным показателям в почвах разных районов континента (*Actinibacteria*, *Proteobacteria*, *Bacteroides*, *Acidobacteria*, *Gemmainnadetes*,

Deinococcus-Thermus, *Cyanobacteria*). Космополитами в экосистеме исследованных антарктических почв являются цианобактерии, как активный биологический компонент и источник питания для заселяющих почвы гетеротрофных бактерий (Brambilla et al., 2001; McCay et al., 2003; Rojas et al., 2009; Cary et al., 2010; Stomeo et al., 2012; Bottos et al., 2014). Следует отметить, что молекулярно-биологические методы выявили значительное число филотипов, которые могут быть отнесены к неизвестным и не классифицируемым штаммам бактерий, и, видимо, представляют уникальную часть антарктического бактериального сообщества, приуроченную именно к подобным экстремальным местообитаниям.

Одной из исследованных особенностей антарктических почв является неравномерность распределения микробной биомассы и разнообразия микроорганизмов по числу культивируемых клеток вблизи поверхности активного слоя и с глубиной у мерзлого слоя, что, по мнению ряда авторов (Stomeo et al., 2012), может объясняться как несовершенством методов культивирования (учитываются лишь быстро растущие штаммы), так и более стабильными условиями в нижележащих горизонтах, способствующими лучшему сохранению жизнеспособных клеток.

ПОЧВЫ И ПОЧВОПОДОБНЫЕ ТЕЛА ВЛАЖНЫХ ДОЛИН ОАЗИСОВ ХОЛМЫ ЛАРСЕМАНН И ХОЛМЫ ТАЛА (ВОСТОЧНАЯ АНТАРКТИДА)

В последнее время ведутся интенсивные исследования почв оазисов Восточной Антарктиды, которые характеризуются полным отсутствием таких важных почвообразователей и источников гумуса, как сосудистые растения с развитой корневой системой (Долгих и др., 2014; Мергелов, 2014; *The Soils of Antarctica*, 2015; Zazovskaya et al., 2016). Согласно современным представлениям, большая часть исследуемой территории представляет собой снежниковую криптогамную пустошь, где среди первичных продуцентов органического вещества преобладают цианобактерии, реже хлорофиты и лишайники, либо пустошь, в которой практически отсутствуют современные первичные продуценты и развиваются гетеротрофные бактериальные комплексы, реже грибы, питающиеся древним органическим веществом, которое содержится в субстрате. Органическое вещество часто является переотложенным и может иметь озерный или эндолитный (цианобактериальный) генезис. Сообщества бриофитов имеют очень ограниченное распространение в оазисах. Микробиологическая характеристика почв холодных биотопов с низким почвообразующим потенциалом важна не только для понимания процессов минерализации органического вещества и образования почв, но может также представлять интерес для изучения современных аналогов почвенных тел, сформировавшихся до появления сосудистых растений.

Исследования оазисов Восточной Антарктиды показали, что экстремальность условий почвообразования определяет специфику органо-минеральных взаимодействий биотических комплексов с минеральным субстратом. Так, было показано, что для формирования почв в данном регионе важны не абсолютные значения температуры, а частота и амплитуда колебаний, что снижает биоразнообразие, но не угнетает рост организмов. В таких условиях возможно блокирование первичной продукции органического вещества на поверхности. На формирование устойчивых биотических комплексов может оказывать критическое влияние ветер. Однако основным лимитирующим фактором для развития биоты и почвообразования является недостаток увлажнения. В связи с отсутствием жидких осадков определяющим параметром в почвах оазисов Восточной Антарктиды выступает наличие источника влаги - снежника или эфемерного снежного покрова на скалах (Мергелов, 2014). От наличия источника влаги, позиции в ландшафте, аккумулирующей тепло и освещенность зависит, какую нишу займут сообщества: эпиздафическую (на поверхности почвы, образуются классические мохово-лишайниковые подстилки) или гиполитную (в мелкозем под внешней защитой каменной мостовой). Соответственно на скалах от тех же факторов зависит, займут ли организмы эпилитную или эндолитную нишу.

Под криптогамными и микробными комплексами в климатически экстремальных условиях Восточной Антарктики реализуются три основных модели почвообразования: (I) на рыхлых отложениях без мохообразных; (II) на рыхлых отложениях с доминированием мохообразных; (III) на плотных породах под эндолитными сообществами. Это наиболее распространенные модели, работающие в условиях без снижения экстремальности субстрата за счет поступления органического вещества из внешних источников – озер, океана (посредством птиц) и др. В связи с экстремальными условиями среды функционирование криптогамных и микробных фотоавтотрофов в оазисах Восточной Антарктики происходит в основном в эндолитной (внутри трещинной сети плотных пород) и гиполитной (под каменными мостовыми на рыхлых субстратах) нишах. Взаимодействуя с минералами рыхлой или плотной породы, они образуют эндолитные и гиполитные биокосные системы, которые можно отнести к почвоподобным телам (Mergelov et al., 2016). В таких системах первичная продукция, последующее накопление органического вещества, а также наиболее интенсивные биоминеральные взаимодействия происходят не на поверхности, а внутри минерального каркаса. Важным параметром, контролирующим образование и структуру эндолитных и гиполитных почвоподобных тел, является литогенный фактор. Наличие в породе полупрозрачных минералов, таких как кварц и полевые шпаты, обеспечивает проникновение света на существенную глубину до 2 см. Их содержание регулирует расстояние

от дневной поверхности, на котором фотосинтез остается эффективным – в большинстве случаев 0,5-1 см. Именно в этой зоне отмечается самое высокое содержание органического вещества, синтезированного первичными продуцентами *in situ*, тогда как первичная продукция на поверхности пород полностью запрещена или сильно замедлена (за счет недостатка влаги, сильного воздействия ультрафиолетового излучения или коррадирующего ветра). В гиполитных системах оазисов Восточной Антарктики формируются протяженные гиполитные органогенные горизонты со значительным преобладанием сообществ цианобактерий и зеленых водорослей над мохово-лишайниковыми ассоциациями. Доминирование гипо/эндолитных образований в покрове почв и почвоподобных тел отмечается при локальных условиях с ветрами более 20 м/с, жидкими осадками или их эквивалентом <150 мм. Огромное значение имеет длительность вегетационного сезона и освобождение поверхности от снега и льда, хотя бы на 1-14 дней в сезон, а также пойкилогидрические свойства организмов. Микробные фотоавтотрофы с коротким жизненным циклом от одного дня имеют преимущество в гиполитных и эндолитных нишах Антарктики. Это отличает их от аналогов в Арктике, даже высокоширотной, где в гиполитных нишах выше доля криптогамных организмов с продолжительностью жизненного цикла от двух недель и более (мхи, лишайники, водоросли).

Биопленки – это основная форма существования криптогамных и микробных комплексов в оазисах Антарктики. Они выявляются на мезо-, микро- и субмикроруровне и состоят из клеток, погруженных во внеклеточный полимерный матрикс. В органогенных горизонтах эндолитных и гиполитных систем практически каждое зерно кварца, полевого шпата, граната или биотита покрыто микроркосистемой пленочного типа (цианобактерии, хлорофиты, микромицеты и др.). Часто наблюдается результат деградации идиоморфных зерен кварца в «зализанные» пластинчатые формы под воздействием цианобактериальной биопленки. Ее потенциал по преобразованию минеральной поверхности крайне велик, например, при фотосинтезе цианобактерий pH локально поднимается до 9,0 и выше, что способствует деградации кварца (рис. 1,а).

При взаимодействии биопленок с минеральной поверхностью часто образуется новый продукт – органо-минеральные пленки (рис. 1б). Они являются инситуными микропродуктами биохимического выветривания/почвообразования и выявляются преимущественно тонкими методами сканирующей или трансмиссионной микроскопии, микротомографии, рентгеновского микроанализа и т. д. Отдельные клетки в гипо/эндолитных системах частично фоссилизированы, минерализации подвергается и внеклеточный матрикс; основными минеральными элементами, входящими в состав органо-минеральных пленок, являются кремний и алюминий. В эндолитных системах обнаружены мелкокристаллические формы карбо-

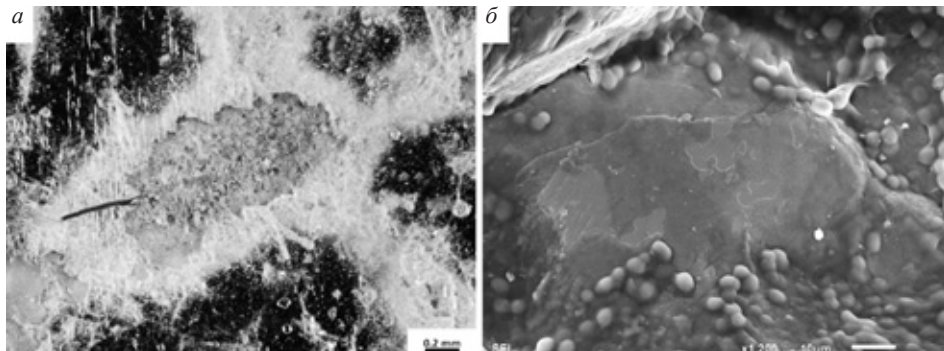


Рис. 1. Взаимодействие цианобактериальных биопленок и минералов в эндолитном почвоподобном теле (гранито-гнейс, оазис Холмы Тала, Восточная Антарктика): *а* – «ореол выветривания» вокруг цианобактериальной биопленки на кварце и полевых шпатах; фотография сделана в оптическом микроскопе в отраженном свете, темное поле; светлый оттенок «ореола» связан с высокой удельной поверхностью в выветрелой зоне и повышенным отражением падающего света; *б* – интерпретация изображения в сканирующем электронном микроскопе; зеленым цветом показана свежая цианобактериальная биопленка в эндолитном горизонте, фиолетовым – аморфная органо-минеральная пленка, которая является продуктом взаимодействия биопленок и кварц-полевошпатовой минеральной основы.

натов (Mergelov et al., 2016). Мы предполагаем, что они могли образоваться *in situ* при взаимодействии цианобактериальных пленок с содержащими Ca и Mg минералами породы (Mergelov et al., 2016). Также отмечены мелкокристаллические формы оксалатов, сформировавшиеся под воздействием эксудатов эндолитных и гиполитных (прото)лишайников.

Гиполитные почвоподобные тела, сформированные при участии сообществ зеленых водорослей и цианобактерий, существуют в контрастных условиях иссушения/увлажнения: в их органогенных горизонтах может быстро увеличиваться содержание живой биомассы (за сезон 14-40 дней), но также быстро оно может и уменьшаться. Как показано Zazovskaya et al. (2016), устойчивая многолетняя аккумуляция органического вещества происходит не всегда. Однако в ряде случаев в наиболее стабильных позициях на глубине в пределах 5 см формируются органогенные горизонты с повышенным содержанием фоссиллизированных биопленок. Их 14С возраст достигает 1100 лет ВР, органическое вещество имеет темно-бурый цвет и хорошо сохраняет филаментную морфологию, присущую нитчатым цианобактериям или зеленым водорослям (рис. 2).

Эндолитные и гиполитные системы часто не осознаются как почвоподобные образования. Однако они являются предшественниками более развитых почвенных тел или равновесными с внешними факторами почвоподобными системами в некоторых районах планеты с экстремальными условиями, например, в криптогамных пустошах Восточной Антарктики.

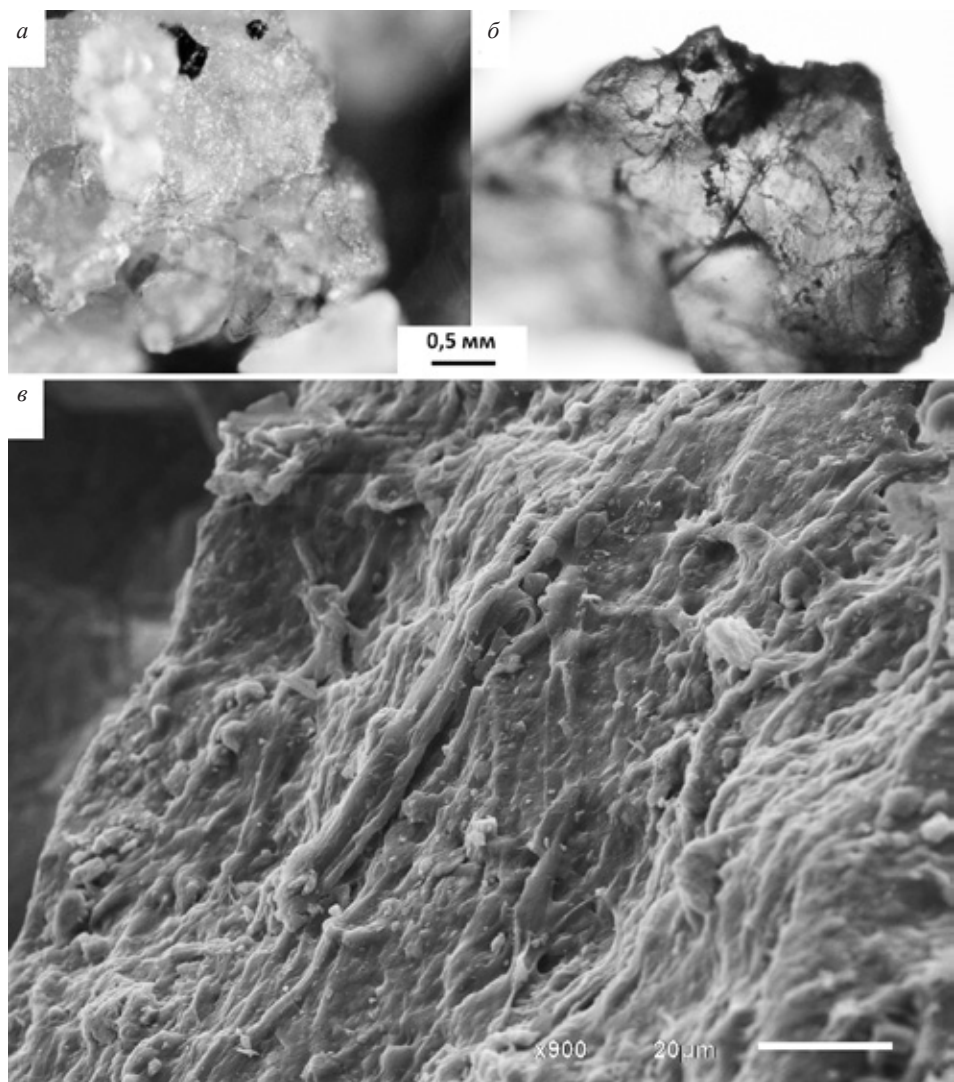


Рис. 2. Гиполитные почвоподобные тела (оазис Холмы Ларсеманн, Восточная Антарктика): филаментные формы органического вещества цианобактериального генезиса сохраняются в гиполитном органогенном горизонте, погребенном на глубине 3-5 см, более 1000 лет: *а* – свежая биопленка в гиполитном органогенном горизонте; *б* – стабилизированное органическое вещество в виде органо-минеральной пленки в оптическом микроскопе, комбинация проходящего и отраженного света; *в* – стабилизированное органическое вещество в виде органо-минеральной пленки в сканирующем электронном микроскопе.

Изучение современных эндолитных и гиполитных систем имеет фундаментальное значение, так как они, возможно, являются ближайшими современными аналогами протопочвенных тел, существовавших на планете до появления высших сосудистых растений.

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПОЧВ И ПОЧВОПОДОБНЫХ ТЕЛ ОАЗИСОВ ВОСТОЧНОЙ АНТАРКТИДЫ

Микробиологические исследования почв оазисов Холмы Ларсеманн и Холмы Тала ведутся с 2010 г. Основное внимание в работе уделяется образцам почв межгорных влажных долин, где отмечается максимальное развитие биоты, высокое биоразнообразие, а на мелкоземисто-щепнистых субстратах формируются моховые, лишайниковые, водорослевые покровы. Перечисленная биота вместе с бактериями и микромицетами участвует в образовании органо-минеральных почв и почвоподобных тел с микропрофилями, мощностью в пределах 10-20 см.

Для микробиологических исследований использовали три группы объектов. Почвы с гиполитными органогенными горизонтами, в которых первичными продуцентами являются цианобактерии и зеленые водоросли. Почвы с поверхностными (эпиздафическими) органогенными горизонтами – моховыми и лишайниковыми подстилками, под которыми возможно формирование торфянистых горизонтов, а также эндолитные почвоподобные тела. Особенностью выбранных для наших исследований объектов является их формирование под защитой каменной мостовой или десквамационных плиток. Возникает уникальная ситуация, когда основной «очаг» биоминеральных взаимодействий – органогенный горизонт – находится не на поверхности рыхлой или плотной породы, а внутри нее, а микропрофили могут формироваться по обе стороны (в двух направлениях) от органогенного горизонта. Такие особенности вместе с иными физико-химическими факторами, прежде всего температурными и наличием доступной влаги, могут влиять на распределение бактериальных клеток в микропрофилях формирующихся почв.

Данное предположение подтверждается полученными нами данными по определению общей численности бактерий методом эпифлюоресцентной микроскопии с использованием красителя акридин оранжевого (АО) и показателям числа культивируемых клеток (КОЕ на 1 г почвы) гетеротрофных бактерий (Соина и др., 2012; Кудинова и др. 2015; Kudinova et al., 2015). Показатели числа культивируемых клеток гетеротрофных бактерий в изученных антарктических почвах были сходны с опубликованными ранее для антарктических почв и мерзлых отложений (Cowan et al., 2002; Cowan, Casanueva, 2007), достигая максимальных значений в органогенных горизонтах под каменной мостовой или в торфянистых горизонтах.

Изучение почв методом прямого микроскопического счета потенциально жизнеспособных клеток показало, что общая численность бактерий в исследованных образцах не превышала 10^8 клеток в 1 г почвы, что на порядок ниже значений, обычно регистрируемых в почвах умеренных широт, и превышала показатели, выявляемые по числу культивируемых

клеток на 3-5 порядков. Следует отметить, что показатели общего числа потенциально жизнеспособных клеток, определяемых прямым счетом, на 1-2 порядка превышали показатели численности микроорганизмов в активном поверхностном слое Сухих долин, определенные ранее (Gilichinsky et al., 2007). Разница, возможно, объясняется тем, что применялись разные красители. Не исключено, что более высокая численность потенциально жизнеспособных бактерий в исследованных нами органогенных горизонтах оазисов Восточной Антарктиды объясняется более благоприятными климатическими условиями, что позволяет микроорганизмам активно заселять приповерхностные слои и участвовать в разложении минерального субстрата во время периода оттаивания, сохраняясь в образуемых ими биопленках. Общая численность бактерий не обнаруживала тесной связи с содержанием углерода, в то время как численность гетеротрофных бактерий по числу КОЕ, напротив, такую связь имела. Это указывает на то, что значимая часть органического вещества слабо связана с материальной матрицей и находится в лабильной форме, доступной для гетеротрофных бактерий (Соина и др., 2012). Известно, что степень гумификации в изучаемых почвах очень низкая, а органическое вещество представлено в основном мертвой биомассой водорослей, лишайников или мхов.

Максимальная общая численность бактерий (290-1500 млн. кл/г) была зафиксирована в гиполитных горизонтах под каменной мостовой, обильно пронизанных мертвой и живой биомассой одноклеточных зеленых водорослей и цианобактерий, а также в поверхностных горизонтах эндолитных почвоподобных тел (Соина и др., 2012; Кудинова и др., 2015). В большинстве образцов наблюдалось снижение численности бактерий с глубиной минеральных горизонтов.

Таким образом, подтвердилась важная особенность почв исследованных оазисов, что большая часть живой и мертвой биомассы сосредоточена под дневной минеральной поверхностью почвы, а стресс иссушением, сильный ветер и УФ-излучение в большинстве случаев препятствует развитию организмов на поверхности и заставляют их искать убежище в мелкоземле или под каменной мостовой. Отмечалось, что для горизонтов без макропризнаков биоты, была характерна невысокая численность бактерий по сравнению с горизонтами, где визуально обнаруживался рост цианобактерий. В оазисе Холмы Тала максимальная численность бактерий была зарегистрирована в верхних органогенных горизонтах разрезов (мохово-лишайниковая подстилка, водорослевые горизонты) и составляла 230-730 млн. клеток в 1 г, что сравнимо с показателями численности бактерий в образцах, отобранных на территории оазиса Холмы Ларсеманн, включая снижение общей численности бактерий вниз по профилю (Кудинова и др., 2015). Вместе с тем, снижение численности микроорганизмов вниз по профилю, определяемое как культуральными, так и микроскопическими

методами, выявлялось не во всех изученных образцах почв. Более высокие показатели могли определяться и в нижележащих горизонтах, часто вблизи мерзлотного слоя.

В ряде случаев не удавалось выделить культивируемые формы, что позволяло определить такие горизонты как «стерильные», несмотря на высокие показатели численности, определяемые методом прямого счета. Данное явление является характерной особенностью местообитаний с устойчивыми и чередующимися отрицательными температурами, что может объясняться неравномерной миграцией клеток в процессе промораживания почв и подстилающих отложений, а также гетерогенностью микробных популяций по глубине покоя в таких местообитаниях. Вместе с тем, уникальный тип формирования микропрофилей исследованных почв может также влиять на неравномерное их заселение бактериями. Присутствие «стерильных» образцов при высокой численности клеток, определяемых методом прямого счета, свидетельствует о необходимости подбора способов реактивации бактерий из исследуемых образцов. Препятствием для десорбции и реактивации клеток из антарктических почв могут служить биопленки.

Как отмечалось выше, единственными продуктами почвообразования в случае отсутствия «классических» почвенных горизонтов в исследованных антарктических оазисах могут быть органо-минеральные пленки (Мергелов и др., 2014). Такие пленки могут обеспечивать не только защиту клеткам от неблагоприятных внешних воздействий. В них может осуществляться регуляция физиологического состояния микроорганизмов, за счет коммуникативных связей внутри сообщества, погруженного в матрикс биопленки, вплоть до некультивируемого. Биопленки, в силу противостояния экстремальным условиям, возможно, труднее поддаются разрушению в процессе десорбции клеток при применении стандартных методов выделения бактерий из таких субстратов. Это необходимо учитывать в дальнейших исследованиях по выделению жизнеспособных бактерий из подобных местообитаний. Так, использованный нами метод повторяющихся циклов замораживания – оттаивания (15 циклов) почвенных образцов, позволил повысить число культивируемых клеток при выделении из «стерильных» образцов почв до показателя 10^4 кл/г почвы, что может объясняться частичным разрушением образуемых биопленок в процессе таких циклов.

Однако одним из важных факторов, объясняющих наличие некультивируемых форм в антарктических почвах, являются особенности физиологического состояния микроорганизмов внутри биопленок. Микробная популяция – это сложное, дифференцированное сообщество, требующее развитой системы коммуникаций для координации деятельности его членов. Для того, чтобы выжить в экстремальных условиях, им необходимо совершать сложные координированные «действия», что невозможно без факто-

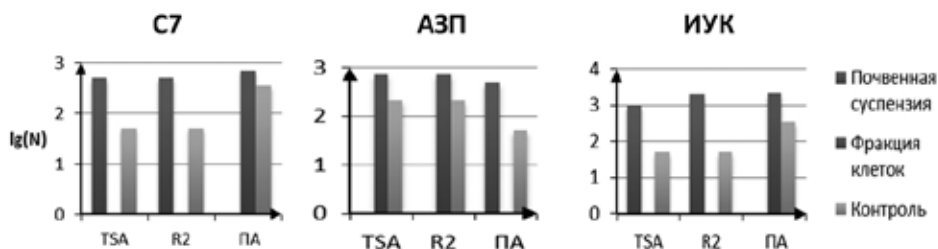


Рис. 3. Показатели числа культивируемых клеток гетеротрофных бактерий (КОЕ на 1 г почвы) при использовании в питательных средах стимуляторов роста; обозначения питательных сред: TSA – триптиказо-соевая агаризованная среда, R2 – агаризованная среда для выделения гетеротрофных бактерий, ПА – почвенный агар.

ров коммуникации (Олескин и др., 2000). Проведенные в последние годы исследования привели к обнаружению целого ряда «коммуникационных» секретируемых в среду молекул, которые способны вызывать специфические изменения в метаболизме бактерий при достижении определенной критической концентрации в среде (Волошин, Капрельянц, 2004). Среди различных химических соединений были идентифицированы низкомолекулярные вещества – продукты вторичного метаболизма, многие из которых характеризуются видонеспецифичностью своего действия и способны в разных концентрациях либо переводить клетки в покоящееся состояние, либо их реактивировать в благоприятных условиях.

В опытах по реактивации роста антарктических микроорганизмов нами были использовали образцы минерального горизонта гиполитной почвы с низким числом КОЕ (10^2 кл/г). Применяли разные регуляторные метаболиты, которые, как известно, имеют видонеспецифический и дозозависимый характер и действуют на уровне сообществ (Кряжевских и др., 2012, 2013): регулятор роста растительного и микробного происхождения – индолилуксусная кислота (ИУК) в концентрации 10^{-4} М; регулятор роста из группы фитолектинов-агглютинин зародышей пшеницы (АЗП) в концентрации 2,5 мкг/мл; химический аналог аутоиндуктора анабиоза (алкилоксибензола) – C_7 -АОБ в концентрации 50 мкг/мл, обладающий высокой антиоксидантной активностью и свойствами адаптогена. Для реактивации клеток водную суспензию нативного образца и полученную из него фракцию клеток (оба варианта) инкубировали 1,5 часа в физрастворе (в соотношении 1:100) с добавлением активаторов роста с последующим определением числа культивируемых клеток на питательных средах.

Как видно на рис. 3, число культивируемых клеток (КОЕ) на всех применяемых средах увеличивается по сравнению с контролем (без применения активаторов роста) в целом на 1- 2 порядка.

Сравнение полученных данных с опубликованными ранее Н.А. Кряжевской с соавторами (2012, 2013) подтверждает видонеспецифичность и эффективность действия регуляторов роста растительного и микробного происхождения при выделении бактерий из различных природных местообитаний, в том числе из таких экстремальных как антарктические почвы. Интересно отметить, что исследуемые нами почвы формируются в суровых условиях Антарктиды без влияния сообществ высших сосудистых растений, что не исключает стимулирующего воздействия метаболитов растительного происхождения на реверсию роста антарктических гетеротрофных бактерий. Полученные нами результаты по реактивации роста могут быть использованы для дальнейших исследований по разработке приемов наиболее полного выделения жизнеспособных бактерий из образцов антарктических почв.

Развитие альго-бактериальных матов, мхов и лишайников на поверхности почвы оказывало существенное влияние на величину бактериальной биомассы. Так, в гиполитных почвах величина бактериальной биомассы варьировала 0.5-15.4 мкг С/г почвы, была максимальна в верхних органогенных горизонтах, покрытых мхами и альго-бактериальными матами, и снижалась с глубиной в подповерхностных горизонтах от 3-15 до 1-2 мкг С/г соответственно. Схожая тенденция по уменьшению микробной биомассы была выявлена и в образцах гиполитной почвы оазиса Холмы Тала. Распределение бактериальной биомассы в профилях почв оазиса Холмы Ларсеманн оказалось сходным с распределением грибной биомассы в этих же горизонтах (Marfenina et al., 2016). В исследованных почвах биомасса грибов была невысока (в среднем 0,3 мг/почвы), а ее наибольшее содержание было отмечено в гиполитных горизонтах под «каменными мостовыми».

Изучение потенциальной жизнеспособности микробных клеток в почвах оазиса Холмы Ларсеманн с использованием красителя L7012 (LIVE/DEAD, позволяющего дифференцировать клетки с неповрежденной мембраной (потенциально жизнеспособные) от клеток с поврежденной мембраной, выявило высокую долю жизнеспособных клеток – от 60% и выше (Кудинова и др., 2015б). Это свидетельствует о высокой потенциальной жизнеспособности бактериальных сообществ в исследованных образцах почв. Полученные показатели были близки к ранее опубликованным данным по содержанию потенциально жизнеспособных клеток бактерий в некоторых зональных почвах (Лысак и др., 2010). Характерной особенностью исследованных почв было также высокое содержание фильтрующихся форм бактерий (ФФБ), доля которых от общего числа выявляемых клеток составляла в некоторых горизонтах 70-80% (Кудинова и др., 2015а,б). Такие формы по своим размерам могут быть отнесены к нанноформам, а по числу превышали данные показатели в образцах зональных почв, где они составляют 5-7% от общего числа клеток (Лысак и др., 2010).

В результате проведенного филогенетического анализа методом FISH в исследованных образцах были выявлены представители двух доменов прокариот: Bacteria и Archaea (Кудинова и др., 2015a). Следует отметить, что во всех образцах доминировал домен Bacteria (81-87%), ниже была доля домена Archaea – 13-19% от числа всех выявленных прокариот. Среди домена Bacteria, при помощи специфичных зондов были выявлены представители филумов *Proteobacteria* (альфа-, бета- и гамма- протеобактерии), *Actinobacteria*, *Planctomycetes*, *Acidobacteria*. В большинстве исследованных образцов содержание протеобактерий составило более половины от числа идентифицированных клеток бактерий, ниже было содержание филумов *Actinobacteria* (7-24%), *Planctomycetes* (7-17%) и *Acidobacteria* (3-22%). Сравнение полученных нами данных по изучению филогенетического разнообразия прокариотных комплексов с результатами, опубликованными другими исследователями, обнаруживает сходство в присутствии представителей филумов, перечисленных выше, в большинстве исследованных антарктических почв (...). Сопоставление данных о жизнеспособности клеток бактерий (50-72%) с высокой долей неидентифицированных методом FISH клеток (48-68%) и высоким содержанием ФФБ в исследованных почвах позволяет предположить, что значительная часть прокариот представляет собой мелкие жизнеспособные клетки. Тот факт, что среди бактерий обычного размера и ФФБ обнаруживались одни и те же филогенетические группы (Кудинова и др., 2015), позволяет предположить, что нанотрансформация клеток может рассматриваться как вариант покоящегося состояния, позволяющего переживать бактериям неблагоприятные условия среды.

Важным показателем интенсивности микробиологических процессов, протекающих в почвах, является определение газохроматографическими методами биологической активности почв. Участие микроорганизмов в трансформации углерода и азота в исследованных почвах оазисов Восточной Антарктиды остается пока не изученным. Проведенные нами исследования по дыхательной активности почв, интенсивности азотфиксации и денитрификации с использованием стандартных газохроматографических методов (Степанов, Лысак, 2003) показало, что максимальные показатели продуцирования CO_2 варьировали от 1.44 до 2.34 мкг $\text{CO}_2/\text{г}$ сут. и были зафиксированы в верхних горизонтах «каменных мостовых» с гиполитными альго-бактериальными сообществами, что соответствовало наибольшему содержанию микробной биомассы, а минимальные – в нижних минеральных горизонтах почв этой группы (таблица 1). Интенсивность азотфиксации в изученных образцах была низкой (0.08-55.85 нг $\text{C}_2\text{H}_4/\text{г}$ сут.) с максимальными показателями в горизонте V_1 гиполитной почвы, где отмечалось и высокое содержание бактериальной биомассы – 4.4 ± 0.21 мкг $\text{C}/\text{г}$ почвы. Интенсивность денитрификации была низкой и достигала максимальных

Таблица 1. Показатели потенциальной биологической активности почв оазиса Холмы Ларсеманн.

№ раз-реза (образ-ца)	Горизонт, глубина, см	Биомасса прокариот, мкг С/г почвы	Интенсивность азотфиксации (нг С ₂ Н ₄ /г сут.)	Интенсивность денитрификации (мкг N-N ₂ O/г сут.)	Продуцирование СО ₂ (мкг С-СО ₂ /г сут.)
I. Почвы с гиполитными органогенными горизонтами GP/Balgaе					
10-15L1	GP/Balgaе, 0-1	6.7±0.30	0.51±0.05	12.94±3.73	1.66±0.44
	B1, 1-3	4.4±0.21	55.85±3.17	4.7±1.29	1.50±0.61
	B2, 3-10	1.1±0.10	10.60±0.40	1.77±0.06	1.30±0.01
10-06	GP/Balgaе, 0-2	3.2±0.2	0.36±0.03	6.26±3.29	2.34±0.72
	T/Ah, 2-4	2.8±0.21	1.85±0.02	19.28±2.81	1.44±0.52
	B, 4-10	0.5±0.02	1.10±0.04	8.04±0.19	0.48±0.05
	B, 10-20	1.0±0.10	0.62±0.04	7.47±0.83	0.47±0.28
M1	GP/Balgaе, 0-1	14.6±0.73	0.52±0.13	13.87±1.73	1.82±0.11
10-15P1	GP, 0-2	4.1±0.22	0.08±0.01	2.73±1.19	0.74±0.15
	B1, 2-10	2.1±0.21	11.80±1.75	1.39±0.06	1.58±0.32
M2	GP/Balgaе, 0-1 см	0.5±0.1	0.01±0.0002	0.03±0.0004	0.77±0.11
II. Почвы с поверхностными органогенными горизонтами O (подстилки)					
M3	O, 0-1	3.4±0.10	3.75±1.85	0.09±0.01	0.71±0.36
	B, 1-2	3.2±0.01	0.35±0.01	3.25±1.78	0.77±0.14

значений в оторфованном горизонте 19.28 мкг N₂O/г·сут. В целом показатели потенциальной активности азотфиксации, денитрификации и продуцирования углекислого газа в исследованных почвах Восточной Антарктиды были ниже, чем в почвах бореального пояса (Егорова и др., 1987). Однако они сходны со значениями, полученными ранее по антарктическим почвам других районов Антарктиды (Hopkins et al., 2006). Полученные данные свидетельствуют о том, что микроорганизмы, несмотря на выявляемый низкий уровень биологической активности, вовлечены в почвообразовательные процессы, которые протекают в относительно короткие периоды, благоприятные для метаболизма.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Жизнь в Антарктиде представляется как цепь эволюционных адаптаций организмов к экстремальным условиям, однако, каждый организм может проявлять себя специфически своим поведением, которое определяется особым структурным и генетическим уровнем, физиологическим состоянием, особенностями метаболизма. В формировании антарктических почв ведущую роль играют микроорганизмы, которые проявляют высокую степень устойчивости не только к климатическим факторам, но также к условиям недостатка влаги и питательных веществ. Наиболее важную роль в сохранении микробной жизни в условиях Антарктиды, по-видимому, играют альго-бактериальные биопленки, которые одновременно осуществляют защиту клеток от внешних воздействий и, реагируя с минеральными поверхностями, способствуют образованию нового продукта – органо-минеральных пленок, формирующих органогенные горизонты. В биопленках большую роль могут играть коммуникативные связи между клетками, которые должны обеспечиваться наличием сигнальных молекул внутри матрикса пленки, способных регулировать активное и покоящееся состояние организмов в зависимости от изменяющихся внешних условий, плотности клеток и концентрации сигнальных веществ внутри матрикса. Остаются не изученными координирующие механизмы по секреции полимерного матрикса в качестве реакции на экстремальные внешние воздействия.

Полученные нами и зарубежными авторами данные свидетельствуют о том, что субэдральные приповерхностные горизонты почв и грунтов функционируют в более благоприятных условиях, чем приповерхностные слои воздуха. Высокая степень гетерогенности по числу клеток и биоразнообразию ожидаемо выявляется не только в разных районах Антарктиды, но также может проявляться в профилях формирующихся почв на небольших глубинах, что свидетельствует о значительном влиянии локальных условий на активность заселяемых микроорганизмов. Таким образом, микробные сообщества способны быстро реагировать на изменяющиеся условия внешней среды, изменяя структуру сообщества и его активность. Можно согласиться с некоторыми авторами (Bottos et al., 2012), что при изучении влияния изменений климата на жизнь в Антарктиде, микробные сообщества могут быть индикаторами ранних периодов потепления.

Несмотря на различия в биоразнообразии бактериальных сообществ в приповерхностных слоях и более глубоких органогенных горизонтах, как уже отмечалось нами и другими авторами, некоторые филумы были типичны для антарктических почв, и могут быть наиболее приспособленными к экстремальным условиям среды. Выявление разными методами высоких показателей неидентифицированных организмов и некультивируемых на стандартных питательных средах, может свидетельствовать о присут-

ствии специфически адаптированных антарктических микроорганизмов. В связи с этим возникает вопрос о возможном эндогенном происхождении антарктических микробных популяций, который может быть разрешен изучением генетической близости антарктических цианобактерий с таковыми, выделенными из других почв, сформированных до последнего оледенения (Stomeo et al., 2012).

К важным перспективным направлениям микробиологических исследований в Антарктиде можно отнести, также, исследование влияния условий формирования антарктических почв на распространение по горизонтам и активность микроорганизмов, заселяющих эти субстраты; выявление лимитирующих факторов для развития жизнеспособных микроорганизмов в антарктических почвах, формирующихся в районах с разными климатическими условиями; изучение физиологического состояния микроорганизмов *in situ*, их активности в ответ на изменения внешних условий в микроресторобитаниях; усовершенствование методов выделения культивируемых форм микроорганизмов.

Микробная экология антарктических почв и грунтов последнего, не затронутого активной антропогенной деятельностью континента остается в фокусе пристального внимания исследователей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (ПРАН I.22П), а также гранта Российского научного фонда №14-50-00029 «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем» (в части выделения культур микроорганизмов, их идентификации и хранения), а также при поддержке проекта РФФИ №16-04-01776а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волошин С.А., Капрельянец А.С. 2004. Межклеточные взаимодействия в бактериальных популяциях // Биохимия. Т. 69. № 1. С. 1555-1564.
- Долгих А.В., Мергелов Н.С., Лупачев А.В., Горячкин С.В. 2014. Разнообразие почв и почвоподобных тел в оазисе Холмы Тала (Восточная Антарктида) // Мат-лы I Междунар. научно-практ. конф. Мониторинг состояния природной среды Антарктики и обеспечение деятельности национальных экспедиций. Минск. Экоперспектива. С. 78-82.

- Егорова С.В., Лаврова В.А., Петров-Спирidonов А.А., Калининская Т.А. 1987. Биологическая фиксация азота в лесных биогеоценозах // Азотфиксация в лесных биогеоценозах. АН СССР. М.: Наука. С. 5-43.
- Кряжевских Н.А., Демкина Е.В., Манучарова Н.А. и др. 2012. Реактивация покоящихся и некультивируемых форм бактерий из древних почв и мерзлых подпочвенных отложений // Микробиология. Т. 81. С. 474-485.
- Кряжевских Н.А., Демкина Е.В., Лойко Н.Г. и др. 2013. Сравнение адаптационного потенциала изолятов из вечномерзлых осадочных пород ARTHROBACTER OXYDANS и ACINETOBACTER LWOFFII и их коллекционных аналогов // Микробиология. Т. 82. С. 1-15.
- Кудинова А.Г., Лысак Л.В., Лапыгина Е.В. и др. 2015. Разнообразие и жизнеспособность прокариот в примитивных почвах оазиса Ларсеманн (Восточная Антарктида) // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 1-7.
- Лысак Л.В., Лапыгина Е.В., Конова И.А., Звягинцев Д.Г. 2010. Численность и таксономический состав ультрамикробактерий в почвах // Микробиология. Т. 79. № 3. С. 428-432.
- Мергелов Н.С., Горячкин С.В., Шоркунов И.Г. и др. 2012. Эנדолитное почвообразование и скальный «загар» на массивно-кристаллических породах в Восточной Антарктике // Почвоведение. № 10. С. 1027-1044.
- Мергелов Н.С. 2014. Почвы влажных долин в оазисах Ларсеманн и Вестфолль (Земля Принцессы Елизаветы, Восточная Антарктида) // Почвоведение. № 9. С. 1027-1045.
- Мергелов Н.С., Долгих А.В., Зазовская Э.П. и др. 2016. Почвы и почвоподобные тела оазисов и нунатаков Восточной Антарктиды // Вопр. географии. Сб. 142: География полярных регионов / Ред. В.М. Котляков. М.: Кодекс. С. 593-628.
- Олескин А.В., Ботвинко И.В., Цавкелова Е.А. 2000. Колониальная организация и межклеточная коммуникация у микроорганизмов // Микробиология. Т. 69. С. 309-327.
- Степанов А.Л., Лысак Л.В. 2003. Методы газовой хроматографии в почвенной микробиологии. М.: Макс-Пресс. 151 с.
- Aislabie J., Jordan S., Ayton J. et al. 2009. Bacterial diversity associated with ornithogenic soil of the Ross Sea region, Antarctica // Can. j. microbiol. 55:21-36.
- Brambilla E., Hippe H., Hagemstein A. et al. 2001. 16S rDNA diversity of cultured and uncultured prokaryotes of a mat sample from Lake Fryxell, McMurdo Dry Valleys, Antarctica // Extremophiles. 5:23-33.
- Bottos E., Scarrow J., Archer S. et al. 2014. Bacterial community structures of Antarctic Soils // Antarctic terrestrial microbiology. Physical and microbiological properties of Antarctic soils. Ed. Don Van Cowan. Springer. P. 9-33.
- The Soils of Antarctica. 2015 / Ed. J.G. Bockheim. Springer.
- Cameron R.E., Hanson R.B., Lacy G.N., Morelli F.A. 1970. Soil microbial and ecological investigations in the Antarctic interior // Antarctic j. United States. V. 5. P. 87-88.

- Cary S., McDonald I., Barrett J., Cowan D.* 2002. On the rocks: the microbiology of Antarctic Dry Valley soils // *Nat. rev. microbiol.* V.8. P. 129-138.
- Friedmann E.I.* 1982. Endolithic microorganisms in the Antarctic cold desert // *Science.* V. 215. P. 1045-1053.
- Friedmann E.I.* 1986. The Antarctic cold desert and the search for traces of life on Mars // *Adv. space res.* 6. P. 265-268.
- 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.* Mary Ann Liebert Inc. United States. V. 7. P. 275-311.
- Goordial J., Whyte L.* 2014. Microbial life in Antarctic permafrost environments / Antarctic terrestrial microbiology. Physical and microbiological properties of Antarctic soils. Ed. Don Van Cowan. Springer. P. 219-232.
- Heatwole H., Saenger P., Spain A.* et al. 1989. Biotic and chemical characteristics of some soils from Wilkes land, Antarctica // *Antarctic Science.* V.1(3). P 225-234.
- Hopkins D.W., Sparrow A.D., Elberling B.* et al. 2006. Carbon, nitrogen and temperature controls on microbial activity in soils from an Antarctic dry valley // *Soil biology and biochemistry.* V. 10. № 38. P. 3130-3140.
- Kudinova A.G., Lysak L.V., Soina V.S.* et al. 2015. Bacterial communities in the soils of cryptogamic barrens of East Antarctica (the Larsemann Hills and Thala Hills oases) // *Eurasian Soil Science.* V. 48. P. 276-287.
- McKay C., Friedmann E., Gomez-Silva B.* et al. 2003. Temperature and moisture conditions for life in the extreme arid region of the Atacama Desert: four years of observations including the EL Nino of 1997-1998 // *Astrobiology.* V. 3. P. 393-406.
- Mergelov N.S., Shorkunov I.G., Targulian V.O.* et al. 2016. Soil-like patterns inside the rocks: structure, genesis, and research techniques / Biogenic-abiogetic interactions in natural and anthropogenic systems. Springer international publ. P. 205-222.
- Marfenina O.E., Nikitin D.A., Ivanova A.E.* 2016. The structure of fungal biomass and diversity of cultivated micromycetes in Antarctic Soils (Progress and Russkaya Stations) // *Eurasian Soil Science.* V. 49. P. 934-941.
- Rojas J.L., Martín J., Tormo J.R.* et al. 2009. Bacterial diversity from benthic mats of Antarctic lakes as a source of new bioactive metabolites // *Mar genom.* V. 2. P. 33-41.
- Saul D.J., Aislabie J.M., Brown C.E.* et al. 2005. Hydrocarbon contamination changes the bacterial diversity of soil from around Scott Base, Antarctica // *FEMS Microbiol. ecol.* V. 53. P. 141-155.
- Tamppari L., Anderson R., Archer J.R.P.* et al. 2012. Effects of extreme cold and aridity on soils and habitability: McMurdo Dry Valleys as an analogue for the Mars Phoenix landing site // *Antarctic sci.* V. 24(3). P. 211-228.
- Terauds A., Chown S.L., Morgan F.* et al. 2012. Conservation biogeography of the Antarctic // *Div. distrib.* V. 18. P. 726-741.
- Vishniac H.S.* 1993. The microbiology of Antarctic soils / Ed. E.J. Friedmann. Antarctic Microbiology. Wiley-Liss, Inc. P. 297.

Vorobyova E.A., Minkovsky N., Mamukelashvili A. et al. 2001. Microorganisms and biomarkers in permafrost / Permafrost response on economic development, environmental security and natural resources // Eds R. Paepe, V. Melnikov. Kluwer acad. publ. Netherlands. P. 527-541.

Zazovskaya E., Mergelov N., Shishkov V. et al. 2016. Radiocarbon age of soils in oases of East Antarctica // Radiocarbon. P. 1-15.

A STUDY OF MICROBIAL COMMUNITIES IN SOIL AND SOIL-LIKE BODIES IN THE EXTREME ENVIRONMENTS OF THE ANTARCTIC

**V.S. Soina, N.S. Mergelov, A.G. Kudinova, L.V. Lysak, E.V. Demkina,
E.A. Vorobyeva, A.V. Dolgikh, I.G. Shorkunov**

The results of a comprehensive study of microbial communities of Antarctic soils of various origins and territorial positions, and the role of climatic factors affecting the microbial communities of the Antarctic soils are summarized. The results of the study of soils in the east Antarctic oases and their microbiological study are discussed. The papers discusses data on the specifics of the colonization of developing horizons by microorganisms, the potential biological activity of their biomass, the high viability and resilience of the microorganisms to extreme environmental conditions. Further prospects of microbiological studies allowing the evaluation of their functional role in soil formation in extreme climatic conditions are considered.

УДК 631.48:930.26

ИНФОРМАЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ ПОЧВ АРХЕОЛОГИЧЕСКИХ ПАМЯТНИКОВ

**А.В. Борисов, Т.С. Демкина, М.В. Ельцов, Н.Н. Каширская,
Т.В. Кузнецова, Т.Э. Хомутова, Е.В. Чернышева**

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

Представлены результаты изучения погребенных почв археологических памятников второй половины голоцена в степной зоне. Показано, что в палеопочвах, погребенных под курганными насыпями и в культурными слоях археологических памятников до настоящего времени сохраняются многие признаки и свойства, характеризующие условия почвообразования и особенности антропогенной деятельности в прошлые эпохи. Предложено рассматривать погребенные почвы курганов и культурные слои древних поселений выступают в качестве носителей информации о климатических условиях прошлых эпох и особенностях антропогенной деятельности

Ключевые слова: почвы, микробные сообщества, археологические памятники, климат, антропогенная деятельность.

Значительный прогресс в изучении истории развития почв степной зоны Евразии и особенностей взаимодействия человека и природной среды в голоцене достигнут во многом благодаря комплексным почвенно-археологическим исследованиям курганов и поселений эпохи энеолита, бронзы, раннего железа и средневековья (Демкин и др., 2004, 2006, 2008, 2009, 2010, 2012; Демкина и др., 2000, 2004, 2010; Борисов и др., 2006; Каширская и др., 2010; Плеханова, Демкин, 2008; Плеханова и др., 2007; Хомутова и др., 2004, 2011; *Khomutova et al., 2007*). **Установлено, что в палеопочвах, погребенных под курганными насыпями и в культурными слоях археологических памятников, до настоящего времени сохраняются многие признаки**

и свойства, характеризующие условия почвообразования и особенности антропогенной деятельности в прошлые эпохи. В этом случае погребенные почвы курганов и культурные слои древних поселений выступают в качестве носителей информации о климатических условиях прошлых эпох и особенностях антропогенной деятельности.

На основе сравнительного изучения морфологических, химических, магнитных, микробиологических свойств разновозрастных подкурганых палеопочв в степной зоне юга России выявлены основные диагностические показатели, отражающие состояние и вековую динамику природных условий во второй половине голоцена. К их числу 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; величина магнитной восприимчивости и состояние почвенных микробных сообществ. 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.). Наименее сенсорными являются морфологические параметры почвенного профиля в целом, набор и мощность генетических горизонтов, степень выраженности солонцового процесса и эрозивно-аккумулятивных явлений. Развитие исследований в этом направлении привело к формированию научного направления, известного как археологическое почвоведение (Демкин, 1997).

На первых этапах развития археологического почвоведения внимание исследователей было сосредоточено на сравнительном изучении морфологических и химических свойств разновозрастных подкурганых палеопочв в степной зоне юга России. Лишь в последние десятилетия в рамках археологического почвоведения начали активно развиваться микробиологические исследования. В настоящей статье мы кратко рассмотрим информационный потенциал микробных сообществ почв археологических памятников. Микроорганизмы являются уникальными индикаторами состояния природной среды благодаря их разнообразию, сенсорности и быстрому отклику сообществ на внешние воздействия, а также разнообразным механизмам адаптации к неблагоприятным условиям.

В погребенных почвах археологических памятников голоценового возраста до настоящего времени сохраняются микробные сообщества, структура и свойства которых, в целом, соответствуют таковым, существовав-



Рис. 1. Динамика атмосферной увлажненности в южнорусских степях во второй половине голоцена.

шим во время сооружения памятников. Это проявляется в особенностях распределения численности микроорганизмов различных трофических групп в курганных насыпях, погребенных и современных почвах, а также подтверждено данными определения возраста микробной фракции с использованием метода атомной масс-спектрометрии (Демкина и др., 2004).

Сохранению микроорганизмов прошлых эпох способствовали их адаптационные механизмы выживания (анабиоз, переход бактерий в наноформы и др.) в неблагоприятных экологических условиях (Бухарин и др., 2005; Vainshtein, Kudryashova, 2000). С применением электронной микроскопии установлено, что в горизонте A1 подкурганных каштановых палеопочвах 80% клеток относятся к наноформам (их объемы не превышают 0,09 мкм³), а в современном аналоге – 60% (Kashirskaia et al., 2010) (рис. 1). Цитологические исследования искусственно образованных наноклеток позволили предполагать, что их формирование представляет универсальную ответную реакцию организма на неблагоприятные условия и стресс-факторы (Vainshtein, Kudryashova, 2000). Изложенные доказательства консервации в подкурганных палеопочвах микробных сообществ прошлых исторических эпох дают основания использовать различные микробиологические параметры в качестве индикаторов динамики климата, в частности, степени его увлажненности.

Следует отметить, что информационные возможности микробных сообществ почв различаются в зависимости от типа археологического объекта. Погребальные памятники (курганы) дают возможность исследовать хронологические ряды разновозрастных палеопочв и реконструировать динамику климатических условий на протяжении данного хроноинтервала. Исследования в этом направлении образуют палеоэкологический блок информации.

Почвы и культурные слои поселений несут в себе информацию об особенностях антропогенной трансформации почв и природной среды в древности, а также о бытовой и производственной деятельности древнего населения. Эти исследования объединяются в культурно-исторический блок информации. Рассмотрим информационные возможности каждого блока и особенности сохранения в почвенном микробном сообществе сведений об условиях почвообразования и антропогенной деятельности в различные исторические эпохи.

Будучи наиболее сенсорными по отношению к изменению внешних факторов, микробные сообщества погребенных почв курганов и фортификационных сооружений древности несут в себе информацию о климатических условиях, сложившихся на момент создания памятника. Нами установлены микробиологические параметры, дающие контрастную характеристику биологической активности степных палеопочв в аридные и гумидные климатические периоды (Демкина и др., 2010). Таковыми, в частности, являются: активная биомасса микроорганизмов; ее доля от $C_{орг}$ почвы; эколого-трофическая структура микробного сообщества, характеризующаяся соотношением микроорганизмов, растущих на почвенном агаре и использующих элементы питания из рассеянного состояния, на нитритном агаре и потребляющие гумус, на богатой органической среде и разлагающие растительные остатки; соотношение численности микроорганизмов, использующих легкодоступное органическое вещество – растительные остатки и труднодоступное – гумус; индекс олиготрофности.

Установлена тесная взаимосвязь между состоянием почвенного микробного сообщества и динамикой климата. В гумидные и аридные периоды в палеопочвах фиксируются изменения как в морфологии и физико-химических свойствах, так и изменения в состоянии микробных сообществ. Так, в гумидные периоды: увеличивается содержание живой и активной микробной биомассы, увеличивается доля микроорганизмов, растущих на богатой среде, снижается индекс олиготрофности микробного сообщества. Микробиологические параметры откликаются на изменение палеоэкологической обстановки более отчетливо, чем физико-химические свойства. В аридные периоды эти показатели имеют обратную направленность. Указанные закономерности изменения физико-химических и микробиологических свойств прослежены для большого ряда археологических памятников южнорусских степей. Исследованные хроноряды палеопочв охватывали различные временные точки Энеолита, эпохи Бронзы, раннежелезного века и Средневековья. Накопленные многолетние физико-химические и микробиологические данные позволили составить схему динамики атмосферной увлажненности климата на протяжении второй половины голоцена (рис. 1) (Демкин и др., 2010, 2012).

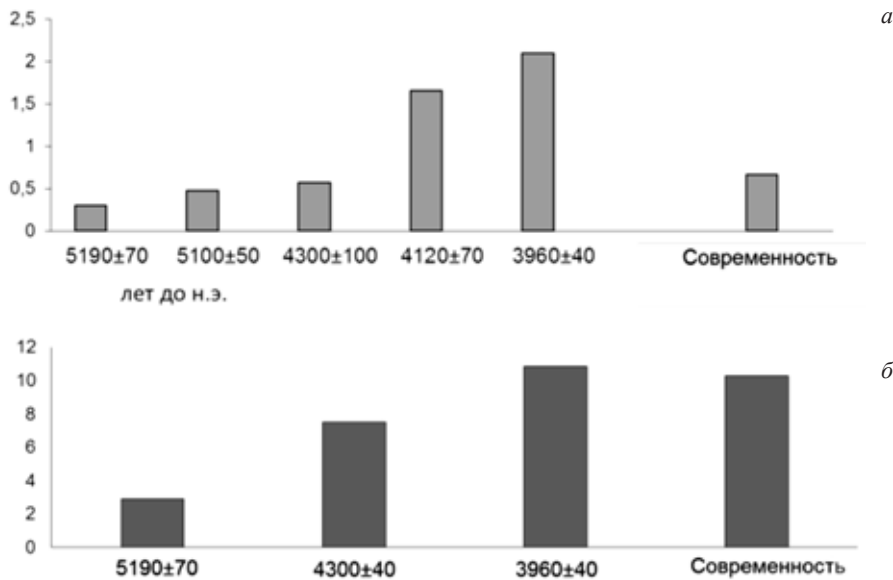


Рис. 2. *а* – содержание легкорастворимых солей и гипса; *б* – доля микроорганизмов, разлагающих легкодоступные органические субстраты в разновозрастных почвах пустынно-степной зоны.

Использованием методов почвенной микробиологии при изучении погребенных почв дает возможность реконструировать изменения годового хода осадков в палеоэкологических реконструкциях. Так, в частности, при анализе палеопочв, погребенных под курганами в середине III тыс. до н.э. в пустынно-степной зоне были реконструированы резко выраженные аридные условия: в палеопочвах зафиксировано накопление легкорастворимых солей, гипса и карбонатов (рис. 2,*а*). Однако при этом биомасса живых микроорганизмов была сопоставима с фоновым уровнем, а в структуре микробных сообществ доля микроорганизмов, разлагающих легкодоступное органическое вещество (растительные остатки), была сопоставима или превышала уровень современных аналогов (рис. 2,*б*). Причиной этого является изменение внутригодового хода атмосферных осадков: уменьшение нормы осадков в холодное время года и увеличение влагообеспеченности теплого времени года. В пустынно-степной зоне летние осадки не влияют на химические свойства почв, но заметно повышают продуктивность фитоценозов. В пользу этой гипотезы свидетельствует то, что археологи отмечают многочисленные и разнообразные памятники и высокую численность населения в этом регионе во второй половине III тыс. до н.э.

В последние годы активно изучаются микробные сообщества почв и культурных слоев поселенческих археологических памятников (Гак и др., 2014; Чернышева и др., 2014; Peters et al., 2014; Борисов и др., 2013; Бори-

сов, Коробов, 2013; Chernysheva et al., 2015). На селитебных памятниках состояние и структура микробных сообществ позволяют фиксировать поступление в почву органических субстратов антропогенной природы. Поступление таких субстратов приводит к увеличению численности микроорганизмов, специализирующихся на их утилизации; при этом возрастает интенсивность продуцирования микроорганизмами соответствующих ферментов. После того, как субстрат полностью утилизирован, в микробном сообществе почвы остается высокая доля микроорганизмов, которые участвовали в процессе разложения. Часть из них может сохранять способность образовывать колонии при посеве на питательные среды, что открывает возможность их таксономического определения.

При выявлении факта возрастания численности определенных групп микроорганизмов, можно установить, поступление какого субстрата стало причиной всплеска их численности. При этом изменяются не только количественные показатели почвенного микробоценозов, но и ферментативная активность почв. Известно, что в почве ферменты могут накапливаться, сорбируясь в минеральном матриксе, и пребывать без потери активности длительное время. Культурные слои и почвы археологических памятников в данном случае выступают в качестве уникального почвенного тела, в которое на протяжении точно известного времени в прошлом поступали определенные органические субстраты. В результате в почвах и культурных слоях фиксируются изменения ферментативного пула, сохранившиеся до наших дней. Этот аспект почвенной памяти практически не исследован, хотя потенциал его представляется весьма перспективным.

В качестве ключевых участков для изучения антропогенного преобразования микробного сообщества почв в древности нами исследованы культурные слои и древние земледельческие угодья поселений аланской культуры, датируемые в пределах II-IV и V-VIII вв. н.э. Ни до, ни после этого территории данных участков не осваивалась, и использовались лишь в качестве нерегулярных отгонных пастбищ. Это обусловило исключительно высокую сохранность как собственно археологических памятников, так и прилегающих к ним почв, которые в данном случае можно рассматривать как залежь возрастом около полутора тысяч лет.

В качестве объекта для изучения изменений почвенных свойств при селитебной нагрузке в древности были выбраны культурные слои поселения аланской культуры (II-V вв. н.э.) Подкумское-2 в Кисловодской котловине

Установлено, что селитебная нагрузка вызвала достоверное снижение суммарной и активной микробной биомассы (рис. 3). В культурном слое жилой зоны в верхнем горизонте активная микробная биомасса была на уровне фона, и снижалась более чем в 6 раз уже на глубине 10 см. Хозяйственная деятельность, связанная с содержанием скота, напротив, обусловила стабильно высокие значения этого показателя по всей толще, а в

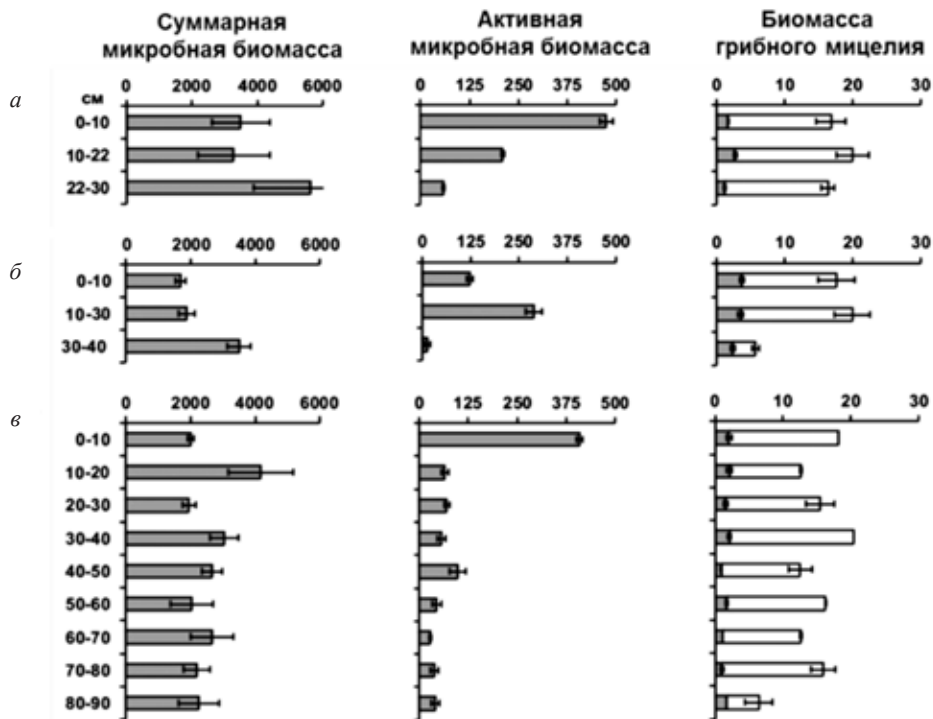


Рис. 3. Микробная биомасса (мкг/г почвы) культурного слоя поселений в зависимости от типа использования территории (*а* – фоновый участок, *б* – загоны для скота, *в* – жилая зона).

отдельных случаях даже превышала содержание в верхнем горизонте. Биомасса микроскопических грибов в культурных слоях поселения и фоновой почве различалась незначительно. Можно отметить, что в культурном слое жилой зоны, в отличие от мест содержания скота, не отмечено уменьшения этого показателя с глубиной.

Антропогенная нагрузка привела к увеличению численности сапротрофных бактерий и ферментативной активности, в большей степени это было характерно для культурного слоя в местах содержания скота. Наиболее контрастные различия были выявлены в уреазной активности. В местах содержания скота уреазная активность была довольно высокой по всей толще культурного слоя, тогда как в культурном слое жилой зоны ее значения резко уменьшались с глубиной. Кроме того, в культурном слое жилой зоны наблюдалось возрастание целлюлазной активности с глубины 60 см, что связано с поступлением большого количества целлюлозосодержащих материалов.

Для изучения трансформации микробных сообществ почв при сельскохозяйственном воздействии на почвы в древности были выбраны почвы

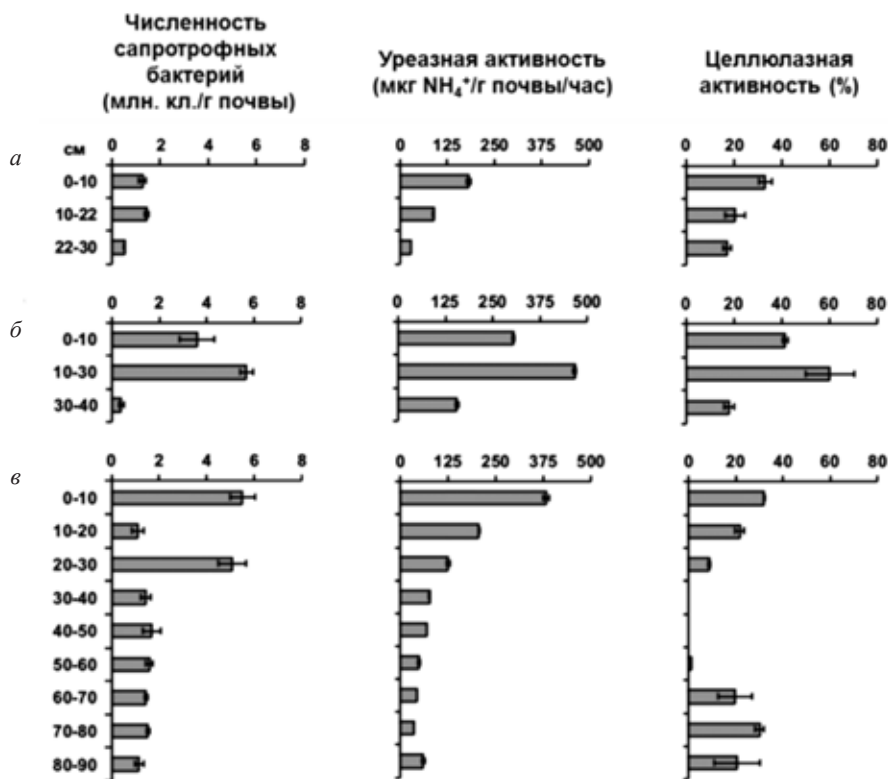


Рис. 4. Численность сапротрофных микроорганизмов, уреазная и целлюлазная активность в культурном слое поселения Подкумское-2: *а* – фондовый участок, *б* – загоны для скота, *в* – жилая зона).

земледельческих угодий вблизи поселения Подкумское-3, которое датируется пятым-восьмым веком.

Установлено, что сельскохозяйственное освоение территории в 5-8 вв. привело к значительному изменению биологической активности почв, которая сохранилась до сегодняшнего времени. Использование органических удобрений в древности привело к увеличению активной микробной биомассы и биомассы грибного мицелия. Кроме того, активное сельскохозяйственное освоение привело к увеличению численности сапротрофных и термофильных бактерий (рис. 5), а также уреазной активности в почвах исследуемого участка Подкумское-3. Увеличение численности термофильных микроорганизмов и активности уреазы связано непосредственно с внесением навоза. Причем численность термофилов в почвах, используемых в аграрной практике в аланское время, и сейчас – соответствует таковой для современных длительно унаваживаемых почв.

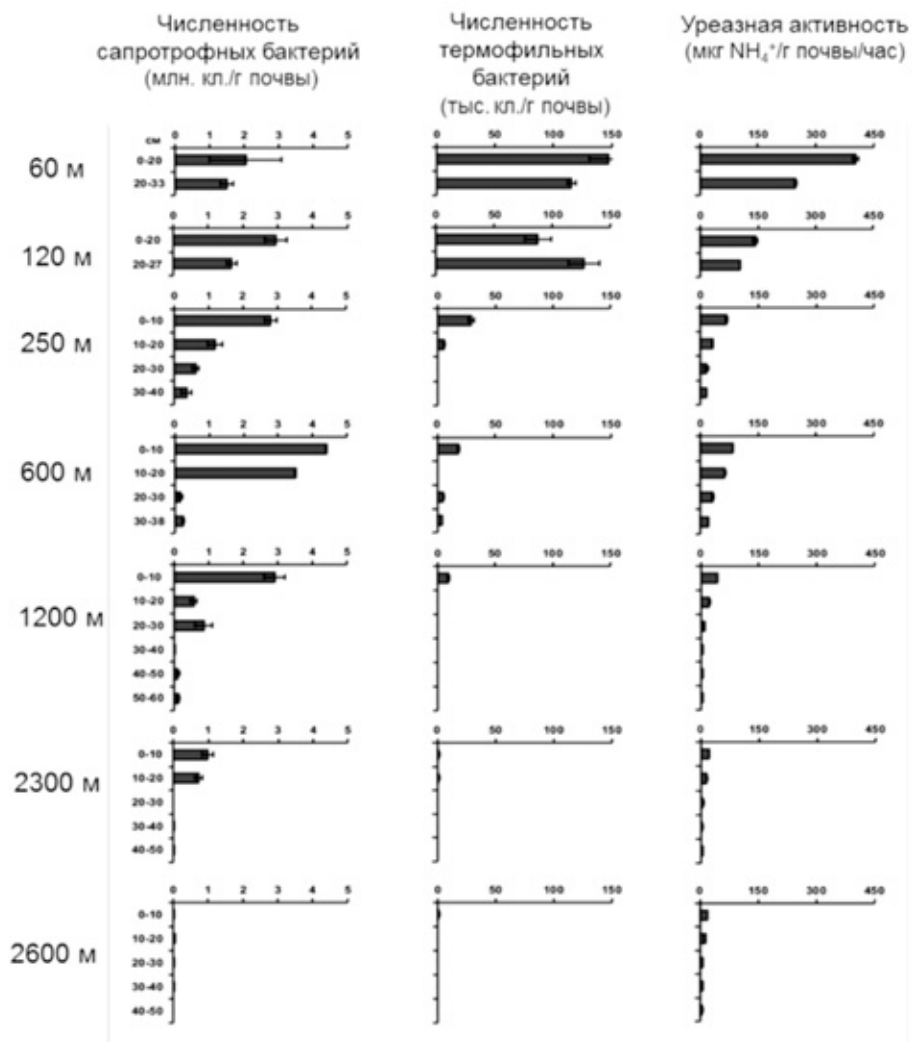


Рис. 5. Микробиологические показатели почв в окрестностях средневековых поселений на удалении 60 м, 120 м, 250 м, 600 м, 1200 м, 2300 м, 2600 м от поселения.

Таким образом, антропогенная нагрузка в древности привела к существенному изменению биологической активности почв и эти изменения сохранились до наших дней. В антропогенно-преобразованных почвах наблюдалось значительное возрастание уреазной активности, активной микробной биомассы и численности сапротрофных и термофильных бактерий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В почвах и культурных слоях археологических памятников сохраняется информация о природных условиях и антропогенной деятельности в древности благодаря способности микробного сообщества изменять свою структуру и биологическую активность в результате изменения климатических условий и поступления в почву дополнительных органических субстратов антропогенной природы. Качественные и количественные изменения микробного сообщества, связанные с изменением условий почвообразования, могут сохраняться в почве неопределенно долгое время.

Носители биологической памяти почв и культурных слоев археологических памятников могут быть весьма разнообразными и включают различные количественные и качественные показатели микробного сообщества почвы. На данный момент наиболее исследованными индикаторами антропогенного изменения почв в древности являются такие показатели, как суммарная и активная микробная биомасса, биомасса живых клеток, эколого-трофическая структура почвенного микробного сообщества, активность ферментов уреазы и целлюлазы, численность термофильных и сапротрофных микроорганизмов.

Информационная емкость этих показателей и их способность сохранять информацию о поступлениях в почву органических материалов антропогенной природы, различны. Наименее информативным индикаторам антропогенного влияния на почву является суммарная микробная биомасса; несколько более информативным представляется биомасса грибного мицелия. Еще более сенсорным показателем является активная микробная биомасса. Что касается активности уреазы и численности термофильных и сапротрофных микроорганизмов, то эти показатели являются не только наиболее сенсорными, но и селективными носителями биологической памяти почв по отношению к разным типам антропогенного воздействия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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., Коробов Д.С.* 2013. Древнее и средневековое земледелие в Кисловодской котловине: итоги почвенно-археологических исследований. М.: Тауз. 272 с.
- Борисов А.В., Петерс С., Чернышева Е.В.* и др. 2013. Химические и микробиологические свойства культурных слоев поселений кобанской культуры (XIII-IX вв. до н.э.) в окрестностях г. Кисловодска // Вестн. археологии, антропологии и этнографии. Тюмень. Изд-во ИПОС СО РАН. № 4 (23). С. 142-154.

- Бухарин О.В., Гинцбург А.Л., Романова Ю.М., Эль-Регистан Г.И.* 2005. Механизмы выживания бактерий. М.: Медицина. 367 с.
- Гак Е.И., Чернышева Е.В., Ходжаева А.К., Борисов А.В.* 2014. Опыт выявления и систематизации инфраструктурных признаков поселения Рыкань-3 в лесостепном Подонье // *Российская археология.* № 4. С. 19-28.
- Демкин В.А.* 1997. Палеопочвоведение и археология: интеграция в изучении истории природы и общества. Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН. 213 с.
- 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., Демкина Т.С., Алексеев А.О.* и др. 2009. Палеопочвы и климат степей Нижнего Поволжья в I-IV вв. н.э. Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН. 96 с.
- Демкин В.А., Ельцов М.В., Алексеев А.О.* 2004. Развитие почв Нижнего Поволжья за историческое время // *Почвоведение.* № 12. С. 1486-1497.
- Демкин В.А., Золотарева Б.Н., Демкина Т.С.* и др. 2012. Динамика свойств степных палеопочв сарматского времени (II в. до н.э. – IV в. н.э.) в связи с вековой изменчивостью увлажненности климата // *Почвоведение.* № 2. С. 142-155.
- Демкин В.А., Каширская Н.Н., Демкина Т.С.* и др. 2008. Палеопочвенные исследования курганов в долине р. Иловля (Приволжская возвышенность) // *Почвоведение.* № 2. С. 133-145.
- Демкин В.А., Якимов А.С., Алексеев А.О.* и др. 2006. Палеопочвы и природные условия степей Нижнего Поволжья в золотоордынское время // *Почвоведение.* № 2. С. 133-144.
- Демкина Т.С., Борисов А.В., Демкин В.А.* 2004. Микробиологические исследования подкурганых палеопочв пустынно-степной зоны Волго-Донского междуречья // *Почвоведение.* № 7. С. 853-859.
- Демкина Т.С., Борисов А.В., Демкин В.А.* 2000. Микробные сообщества палеопочв археологических памятников пустынно-степной зоны // *Почвоведение.* № 9. С. 1117-1126.
- Демкина Т.С., Хомутова Т.Э., Борисов А.В.* и др. 2004. Микробиологические исследования подкурганых палеопочв в долине реки Иловли // *Мат-лы по археологии Волго-Донских степей.* Волгоград: Изд-во ВолГУ. Вып. 2. С. 87-95.
- Демкина Т.С., Хомутова Т.Э., Каширская Н.Н.* и др. 2010. Микробиологические исследования палеопочв археологических памятников степной зоны // *Почвоведение.* № 2. С. 213-220.
- Каширская Н.Н., Хомутова Т.Э., Демкина Т.С.* и др. 2009. Микробная биомасса подкурганых и современных почв степной зоны Нижнего Поволжья // *Почвоведение.* № 5. С. 581-587.
- Каширская Н.Н., Хомутова Т.Э., Дмитриев В.В.* и др. 2010. Морфология и биомасса микробных клеток подкурганых и современных степных почв Нижнего Поволжья // *Почвоведение.* № 10. С. 1229-1238.

- Плеханова Л.Н., Демкин В.А.* 2008. Палеопочвы курганов раннего железного века степного Зауралья // Почвоведение. № 1. С. 5-16.
- Плеханова Л.Н., Демкин В.А., Зданович Г.Б.* 2007. Эволюция почв речных долин степного Зауралья во второй половине голоцена. М.: Наука. 236 с.
- Хомутова Т.Э., Демкина Т.С., Демкин В.А.* 2004. Оценка суммарной и активной микробной биомассы разновозрастных подкурганых палеопочв // Микробиология. Т. 73. № 2. С. 241-247.
- Хомутова Т.Э., Каширская Н.Н., Демкин В.А.* 2011. Оценка живой и суммарной биомассы микробных сообществ современной каштановой почвы и подкурганых палеопочв // Почвоведение. № 12. С. 1496-1503.
- Чернышева Е.В., Каширская Н.Н., Коробов Д.С., Борисов А.В.* 2014. Изменение биологической активности дерново-карбонатных почв Кисловодской котловины под влиянием древнего и современного антропогенного воздействия // Почвоведение. № 9. С. 1068-1076.
- Chernysheva E.V., Korobov D.S., Khomutova T.E., Borisov A.V.* Urease activity in cultural layers at archaeological sites // J. archaeolog. sci. 2015. V. 57. P. 24-31.
- Kashirskaya N.N., Khomutova T.E., Demkin V.A.* et al. 2010. The morphology of cells and the biomass of microorganisms in the buried paleosols and modern steppe soils of the Lower Volga region // Eurasian soil sci. V. 43. N 10. P. 1140-1149.
- Khomutova T.E., Demkina T.S., Borisov A.V.* et al. 2007. An assessment of changes in properties of steppe kurgan paleosols in relation to prevailing climates over recent millennia // Quaternary res. V. 67. № 3. P. 328-336.
- Peters S., Borisov A.V., Reinhold S.* et al. 2014. Microbial characteristics of soils depending on the human impact on archaeological sites in the Northern Caucasus // Quaternary intern. V. 324. 4 March 2014. P. 162-171.
- Vainshtein M.B., Kudryashova E.B.* 2000. Nannobacteria // Microbiology. V. 69. N 2. P. 129-138.

INFORMATIONAL POTENTIAL OF MICROBIAL COMMUNITIES OF SOILS OF ARCHAEOLOGICAL MONUMENTS

**A.V. Borisov, T.S. Demkina, M.V. Eltsov, N.N. Kashirskaya,
T.V. Kuznetsova, T.E. Khomutova, E.V. Chernysheva**

The results of the study of buried soils from archaeological monuments in the steppe, from the second half of the Holocene are considered. It is shown that paleosols buried beneath burial mounds and in cultural layers of archaeological monuments have retained many characters and properties characterizing the conditions of soil formation and anthropogenic activity of past epochs. It is suggested that the buried soils of mounds and cultural layers of ancient settlements should be considered as data storage media containing information on the climatic conditions of the past epochs and past anthropogenic activity.

УДК 573.5:579:574.47

УСТОЙЧИВОСТЬ ПОЧВЕННОГО МИКРОБНОГО СООБЩЕСТВА К ВОЗДЕЙСТВИЮ ФИЗИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ ПОВЕРХНОСТНОГО СЛОЯ МАРСИАНСКОГО РЕГОЛИТА

**В.С. Чепцов³, Е.А. Воробьева³, М.В. Горленко¹, Н.А. Манучарова¹,
А.К. Павлов³, В.Н. Ломасов⁴**

¹ *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва*
cheptcov.vladimir@gmail.com

² *Институт космических исследований РАН, Москва*

³ *Физико-технический институт им. А.Ф. Иоффе РАН, Санкт-Петербург*

⁴ *Санкт-Петербургский политехнический университет Петра Великого,
Санкт-Петербург*

В ближайшие годы планируется ряд космических миссий (имеющих астробиологические задачи) к Марсу, и для их планирования (выбора потенциально обитаемых регионов, перспективных биомаркеров и методов их обнаружения) большое значение имеют исследования устойчивости микроорганизмов и биомолекул во взеземных условиях. Предполагается, что на раннем Марсе был довольно мягкий климат, и в это время на планете могла сформироваться биосфера, сохраняющаяся до наших дней в анабиотическом состоянии. При этом длительность её сохранения ограничивается воздействием ионизирующей радиации. Нами изучена жизнеспособность почвенного микробного сообщества, облученного гамма-излучением (100 кГр) в условиях, моделирующих основные физические параметры (низкие температура и давление) поверхностного слоя марсианского реголита с целью оценки возможной длительности сохранения потенциальной биосферы Марса после формирования на планете климата, близкого к современному. Указанное воздействие не привело к гибели почвенного прокариотного комплекса: сохранилась высокая численность живых клеток, метаболическая активность и функциональное разнообразие. Полученные данные позволяют предполагать возможность сохранения потенциальных микробных сообществ в поверхностном слое реголита в течение не менее 1.3 млн. лет и в целом расширяют существующие представления о радиорезистентности земной формы жизни.

Ключевые слова: астробиология, Марс, микроорганизмы, гамма-излучение, почва.

ВВЕДЕНИЕ

Планируемые в настоящее время космические миссии ориентированы, прежде всего, на решение астробиологических задач. Для подготовки таких миссий имеют большое значение исследования по изучению пределов устойчивости микроорганизмов и биомаркеров во взвешенных условиях. Результаты подобных работ позволяют оценивать возможность сохранения живых организмов и биомолекул на различных объектах Солнечной системы, выбирать потенциально обитаемые (в настоящее время или в прошлом) регионы, а также совершенствовать астробиологические методы, которые затем применяются в планетных исследованиях и при изучении природных экосистем.

Одним из наиболее активно исследуемых астробиологических объектов является Марс. Современные физико-химические условия на поверхности планеты неблагоприятны для организмов и ионизирующего излучения, низкое давление, отрицательные температуры, присутствие сильных окислителей, дефицит жидкой воды. Однако предполагается, что на Марсе был довольно мягкий климат в первые 700-900 млн. лет (Carr, 1996; Fairén et al., 2010). На планете были постоянные водные потоки (Carr, 1995; Irwin et al., 2005; Hynek et al., 2010), озера (Fassett et al., 2008), океаны (Dohm et al., 2009; Ivanov et al., 2014), существовали гидротермальные системы (Maarry et al., 2012; Osinski et al., 2013). **Если в этот период на Марсе сформировалась биосфера, то существует вероятность, что она сохраняется до наших дней в анабиотическом состоянии, подобно земным экосистемам вечномерзлых пород Арктики и Антарктики (Vorobyova et al., 1997; Beatty et al., 2005; Gilichinsky et al., 2007).** При этом фактором, лимитирующим длительность сохранения потенциальной биосферы, будет являться ионизирующее излучение в связи со снижением скорости (или полным отсутствием) репарации повреждений микробными клетками и накоплением ими радиационных повреждений в течение длительной криоконсервации (Pavlov et al., 2002).

Возможную длительность сохранения потенциальной марсианской биосферы можно оценить на основании данных об интенсивности ионизирующего излучения на Марсе и о пределах устойчивости земных микроорганизмов к воздействию радиации (Baumstark-Khan, Facius, 2002; Dartnell et al., 2010; Fairén et al., 2010). **Однако данные о радиорезистентности микроорганизмов довольно противоречивы.** Показано, что наиболее радиорезистентные виды прокариот в чистой культуре способны выдерживать воздействие доз радиации около 20-25 кГр (Battista et al., 1999; Ferreira et al., 1999; Cox, Battista, 2005; Musilova et al., 2015; Verseux et al., 2017). Для прокариот в составе микробных сообществ стерилизующие дозы варьируют от 15 до более 50 кГр (Skyring, Thompson, 1966; Sheremata et al., 1997; Yardin

et al., 2000; McNamara et al., 2003; Rainey et al., 2005), грибы же более радиочувствительны и полностью элиминируются дозами 1-10 кГр (Brown, 1981; Thompson, 1990; Sheremata et al., 1997; McNamara et al., 2003). Однако недавно было показано, что грибы вида *Cryomyces antarcticus* выдерживают воздействие гамма-излучения в дозах до 117 кГр (Pacelli et al., 2017), что подтверждает необходимость дальнейших работ по уточнению пределов радиорезистентности микроорганизмов.

Также следует отметить, что радиационные эффекты могут изменяться в зависимости от условий проведения облучения. Факторами, модифицирующими эффекты воздействия излучений, могут быть температура, давление, концентрации кислорода и воды и др. (Baumstark-Khan, Facius, 2002; Dartnell et al., 2010). В частности, показано значительное увеличение устойчивости *Deinococcus radiodurans* к воздействию гамма-излучения при облучении в условиях низких температур (Dartnell et al., 2010) и в высушенном состоянии (Bauermeister et al., 2011). В связи с этим очевидно, что для более точной оценки возможности и длительности сохранения потенциальной биосферы на Марсе (и на других телах Солнечной системы) требуется изучение совокупного воздействия на микроорганизмы как можно более полного комплекса факторов среды, характерных для целевого астробиологического объекта. При этом перспективно исследование экосистем экстремальных местообитаний, являющихся земными аналогами различных объектов Солнечной системы (Fairén et al., 2010). Для Марса такими аналогами являются вечномёрзлые породы Арктики и Антарктики, пустынные и засоленные почвы и др. (Smith, McKay, 2005; Fairén et al., 2010; Parro et al., 2011; DiRuggiero et al., 2013; Wierzechos et al., 2013).

Нами была изучена жизнеспособность микробного сообщества горной серо-коричневой почвы после облучения гамма-излучением (100 кГр) в условиях, моделирующих основные физические параметры (низкие температуры и давление) поверхностного защищенного от УФ-излучения (поглощающегося первыми миллиметрами грунта (Pavlov et al., 2002)) слоя марсианского реголита с целью оценки возможной длительности сохранения потенциальной биосферы Марса после изменения климата на планете.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 13-04-01982), Программы РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма 2) и Российского научного фонда (грант № 14-50-00029) (в части культивирования бактерий).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для проведения исследования использован образец горной серо-коричневой почвы с неполноразвитым профилем (образец S1). Образец отобран в горной пустыне у подножия Атласа, Марокко. В этом регионе Центром Ибн Батута (Европейское космическое агентство) проводились испытания

посадочного модуля и научной аппаратуры для миссии EхоMars, имеющей астробиологические задачи. Район рассматривается как земной естественный аналог Марса (Groemer et al., 2014; Imrey, Henry, 2016). Образец отобран из горизонта А с глубины 5-10 см. рН образца 8.61, содержание ионов NO_3^- , NH_4^+ , Cl^- , CO_3^{2-} , Na^+ , Mn^{2+} , Mg^{2+} , K^+ и суммарное содержание ионов Fe^{2+} и Fe^{3+} в водной вытяжке составляло 1.06, 4.5, 51.92, 129.29, 297.8, 161.1, 720.8, 376.7 и 1.41 мг/кг соответственно. Содержание $\text{C}_{\text{орг}}$ равно 0.04%.

Перед облучением образец увлажняли стерильной водой и инкубировали в термостате при температуре 28 °С в течение 10 суток с целью активации микробного сообщества, затем высушивали до воздушно-сухого состояния в течение суток при той же температуре. Затем навеску образца помещали в ранее описанную климатическую камеру (Pavlov et al., 2010), позволяющую поддерживать давление 1 торр и температуру -50 °С в течение всего времени облучения. Облучение проводили на гамма-установке К-120000 с источниками ^{60}Co при интенсивности излучения 5 кГр/ч. Контролем служил активированный необлученный образец. После облучения до проведения анализов образцы хранили при -18 °С.

Определение численности культивируемых гетеротрофных бактерий проводили методом посева на плотные питательные среды: глюкозо-пептоно-дрожжевую (ГПД) (пептон – 2 г/л; глюкоза – 1 г/л; дрожжевой экстракт – 1 г/л; гидролизат казеина – 1 г/л; CaCO_3 – 1 г/л, агар-агар – 20 г/л) и ½ R2A (R2A агар («Difco», США) – 9.1 г/л, агар-агар – 15 г/л). Перед посевом проводили десорбцию микроорганизмов на вортексе Heidolph Multi Reax в течение 30 минут при 2000 об./мин. Суспензии образцов в различных разведениях рассеивали в трехкратной повторности с одновременным контролем стерильности среды и контролем присутствия воздушной микрофлоры. Культивирование проводили при температуре +28 °С.

Общую численность клеток прокариот в образцах определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии (ЭФМ) с акридином оранжевым. Клетки десорбировали с помощью ультразвука (22 кГц, 0.4 А, 2 мин.). Препараты готовили в шестикратной повторности и фиксировали нагреванием, затем окрашивали и просматривали на микроскопе Биомед-6 ПР ЛЮМ (Россия) при увеличении $\times 700$ по 20 полей зрения для каждой повторности. Учитывали клетки с зеленым свечением. Численность прокариот рассчитывали по формуле $N = (S_1 \times a \times n) / (V \times S_2 \times c)$, где N – число клеток в 1 г почвы; S_1 – площадь препарата (мкм^2); а – количество клеток в поле зрения; n – показатель разведения; V – объем капли, наносимой на стекло (мл); S_2 – площадь поля зрения микроскопа (мкм^2); c – навеска образца (г).

Оценку численности метаболически активных клеток бактерий и архей проводили с помощью метода флуоресценции *in situ* гибридизации (FISH) с рНК-специфичными флуоресцентно мечеными олигонуклеотидными зондами. В настоящей работе был применен зонд ARCH915 и смесь зондов

Таблица 1. Набор субстратов, примененных для проведения мульти-субстратного тестирования.

Пентозы	Арабиноза, рибоза, ксилоза
Гексозы	Глюкоза, фруктоза, рамноза
Олигосахариды	Целлобиоза, лактоза, мальтоза, сахароза
Соли органических кислот	Ацетат, аспартат, цитрат, сукцинат, малеинат, пропионат, октаноат, лактат
Аминокислоты	Глицин, пролин, лейцин, норлейцин, гистидин, норвалин, треонин, аланин, аспарагин, валин, серин, фенилаланин, глутамин, аргинин, лизин, цистеин
Спирты	Дульцит, глицерин, инозит, сорбит, маннит
Полимеры	Растворимый крахмал, Декстран-500, Твин 80, пептон, пуллулан
Амиды, амины, нуклеозиды	Креатин, тимидин, мочеви́на

EUB338+EUB338I («Синтол», Россия), специфичные для представителей доменов *Archaea* и *Bacteria* соответственно (Manucharova, 2011). Анализ проводили по методике, описанной ранее (Manucharova, 2011). Препараты, приготовленные в двукратной повторности, просматривали на люминесцентном микроскопе ZEISS Mikroskop Axioskop 2 plus (Германия) со светофильтрами Filter set15 по 32 поля зрения для каждой повторности. Учитывали клетки с красным свечением. Численность клеток рассчитывали по формуле $N=(S_1 \times a \times n)/(V \times S_2 \times c)$, где N – число клеток в 1 г почвы; S_1 – площадь препарата (мкм²); a – количество клеток в поле зрения; n – показатель разведения; V – объем капли, наносимой на стекло (мл); S_2 – площадь поля зрения микроскопа (мкм²); c – навеска образца (г).

Потенциальную метаболическую активность и функциональное разнообразие микробных сообществ исследовали методом мультисубстратного тестирования (Garland, Mills, 1991, 1994; Gorlenko, Kozhevina, 1994). Навески почвы массой 0.3 г помещали в центрифужные стаканчики, заливали дистиллированной водой (1:100), десорбировали клетки с помощью ультразвука (22 кГц, 0.4 А, 2 мин.), затем осаждали минеральные частицы центрифугированием (2000 об/мин, 2 мин). К супернатанту добавляли индикатор потребления субстратов (трифенилтетразолия бромид), перемешивали и вносили по 200 мкл в каждую лунку 96-луночного планшета для иммунологических тестов, содержащего набор из 47 тест-субстратов (таблица 1) в двух повторностях и минеральные соли (минеральная основа среды Чапека (Atlas, 2010)). Планшеты инкубировали в термостате при +28 °С в течение 72 ч. Затем фотометрически измеряли оптическую плотность ячеек

при длине волны 510 нм и на основании полученных данных с помощью программного обеспечения «Эко-Лог» вычисляли массив коэффициентов функционального биоразнообразия исследуемого микробного сообщества, являющихся характеристическими признаками его состояния (Горленко, Кожевин, 2005; Manaeva et al., 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Численность культивируемых гетеротрофных бактерий после облучения снизилась почти на два порядка, однако при этом сохранилась на высоком уровне – миллионы колониеобразующих единиц (КОЕ) на грамм почвы (рис. 1). Общая численность прокариот, определенная методом ЭФМ, а также число метаболически активных клеток бактерий и архей сохранились на уровне контроля после воздействия модельных условий Марса (рис. 1, 2). При снижении числа культивируемых клеток данный результат позволяет предполагать переход части микробных популяций в некультивируемое (но метаболически активное) состояние в связи со стрессовым воздействием (Mulyukin et al., 2001; El-Registan et al., 2006). Подобный эффект наблюдался ранее при облучении почвенных микробных сообществ гамма-излучением (Pitonzio et al., 1999a, b). При этом можно ожидать обратный переход бактерий в культивируемое состояние в благоприятных условиях (Pitonzio et al., 1999a, b). Следует отметить, что различий в устойчивости к воздействию модельных условий между бактериями и археями не наблюдалось (рис. 2).

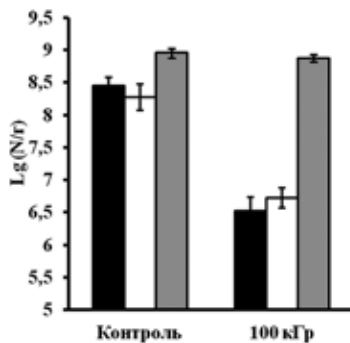


Рис. 1. Влияние гамма-излучения (100 кГр), низкой температуры (-50 °С) и низкого давления (1 торр) на численность прокариот в образце серо-коричневой почвы. Черные столбцы – число КОЕ при посеве на среду ГПД; белые столбцы – число КОЕ при посеве на среду ½ R2A; серые столбцы – общая численность прокариот, определенная методом ЭФМ; значение погрешности соответствует стандартному отклонению.

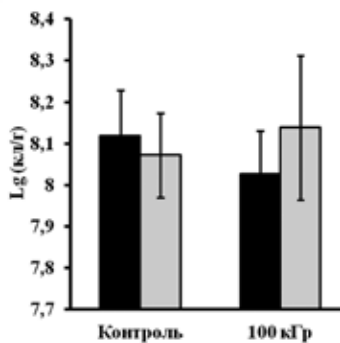


Рис. 2. Влияние гамма-излучения (100 кГр), низкой температуры (-50 °С) и низкого давления (1 торр) на численность метаболически активных клеток бактерий и архей в образце серо-коричневой почвы. Черные столбцы – число клеток архей; серые столбцы – число клеток бактерий. Значение погрешности соответствует стандартному отклонению.

Таблица 2. Параметры функционального разнообразия почвенного микробного сообщества до и после воздействия модельных условий поверхностного слоя марсианского реголита.

Параметр функционального состояния микробного сообщества	Образец	
	Контрольный	Облученный
Коэффициент рангового распределения спектров потребления субстратов, d	1.142	0.895
Количество потребляемых субстратов, N	29	29
Удельная метаболическая работа, W	962	587
Выравненность, E	0.97	0.98
Индекс Шеннона, H	4.73	4.75

После облучения микробное сообщество сохранило высокое функциональное разнообразие – число потребляемых субстратов, индексы био-разнообразия и выравненности не изменились (таблица 2, рис. 3). При этом удельная метаболическая работа снизилась почти в два раза и сократилось потребление субстратов всех номинальных групп, что может являться следствием как гибели части микробных популяций, так и изменения их физиологического состояния (таблица 2, рис. 3). Однако в целом «метаболический образ» микробного сообщества изменился незначительно.

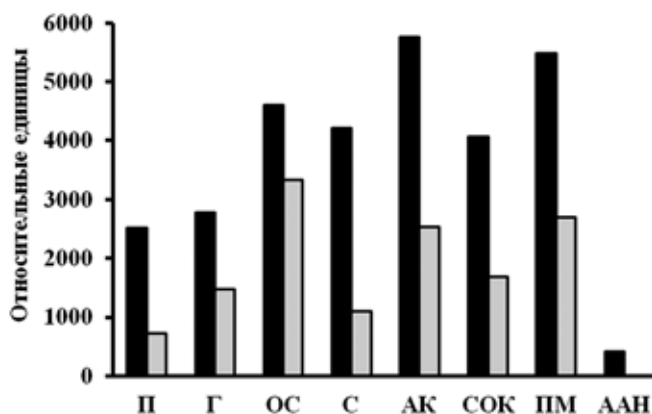


Рис. 3. Потребление номинальных групп субстратов почвенным микробным сообществом до и после воздействия гамма-излучения (100 кГр), низкого давления (1 торр) и низкой температуры (-50 °С). П – пентозы, Г – гексозы, ОС – олигосахариды, С – спирты, АК – аминокислоты, СОК – соли органических кислот, ПМ – полимеры, ААН – амины, амиды, нуклеозиды. Черные столбцы – контрольный образец; серые столбцы – облученный образец.

На основании полученных данных можно заключить, что совокупное воздействие гамма-излучения в дозе 100 кГр, низкой температуры и низкого давления не привело к гибели прокариотного комплекса серо-коричневой почвы, но вызывало изменение его репродуктивной и метаболической активности. При воздействии модельных условий реголита Марса отдельные популяции перешли в некультивируемое состояние, однако микробное сообщество сохранило высокую численность живых клеток, метаболическую активность и функциональное разнообразие.

Устойчивость к воздействию гамма-излучения, продемонстрированная микробным сообществом серо-коричневой почвы, значительно превосходит существующие представления о радиорезистентности почвенных прокариотных комплексов (McNamara et al., 2003; Rainey et al., 2005; Musilova et al., 2015). Столь высокая устойчивость может объясняться модификацией радиационных эффектов в связи с условиями проведения облучения (низкие температура и давление). В частности, понижение температуры при облучении снижает активность свободных радикалов, являющихся причиной около 80% повреждений при воздействии гамма-излучения (Halliwell, Gutteridge 1999; Baumstark-Khan, Facius, 2002). Кроме того понижение давления при облучении привело к уменьшению концентрации кислорода и высушиванию образца (и, возможно, микробных клеток), в то время как вода и кислород являются основными источниками образования свободных радикалов (Halliwell, Gutteridge 1999; Baumstark-Khan, Facius, 2002). Ранее было показано, что выживаемость микроорганизмов при облучении в высушенном состоянии возрастает (Bauermeister et al., 2011; Verseux et al., 2017). Кроме того, радиорезистентность связана с устойчивостью к воздействию ряда других стрессовых факторов, таких как высушивание, воздействие УФ-излучения и др., и, вероятно, обусловлена способностью к репарации ДНК (Mattimore, Battista, 1996; Romanovskaya et al., 1999; Wassmann et al., 2010; Musilova et al., 2015). Бактерии же, обитающие в экстремальных экотопах, вероятно, должны обладать повышенным адаптационным потенциалом и достаточно развитыми механизмами устойчивости к воздействию различных факторов среды (Kryazhevskikh et al., 2013), и, следовательно, иметь повышенную радиорезистентность. Также есть сведения о влиянии физико-химических свойств почв на радиорезистентность микробных сообществ, однако данные противоречивы и вопрос изучен недостаточно подробно (Stotzky, Mortensen, 1959; McNamara et al., 2003; El-Sayed, Ghanem, 2009). Но можно предполагать, что это также могло явиться одним из факторов, повлиявших на устойчивость бактерий к воздействию ионизирующей радиации. Таким образом, столь высокая радиорезистентность, продемонстрированная почвенным микробным сообществом, может быть обусловлена совокупным воздействием ряда вышеперечисленных факторов.

На основании данных об интенсивности ионизирующего излучения на поверхности Марса 0.076 Гр/год (Hassler et al., 2014) полученные результаты позволяют предполагать возможность сохранения потенциальных микробных сообществ в поверхностном слое реголита (защищенном от УФ-излучения) в течение не менее 1.3 млн. лет после изменения климата на планете. С увеличением глубины и снижением интенсивности излучения этот срок может быть увеличен. Согласно расчетным данным, на глубине 30 см интенсивность излучения составляет 65 мГр/год (Dartnell et al., 2010). В этом случае доза излучения 100 кГр аккумулируется в течение 1.5 млн. лет. Такая возможная длительность сохранения потенциальной биосферы Марса несколько превышает оценки, дававшиеся ранее (до 1.2 млн. лет на глубине 30 см) (Baumstark-Khan, Facius, 2002; Dartnell et al., 2010).

Полученные данные в целом расширяют существующие представления о пределах устойчивости биосистем к воздействию ионизирующих излучений и подтверждают возможность длительного выживания микроорганизмов в приповерхностном слое марсианского реголита в случае формирования на раннем Марсе биосферы земного типа. Результаты исследования могут быть применены при планировании астробиологических миссий (выбор мест высадки посадочных модулей), при разработке приборов для автоматических космических аппаратов и для развития карантинных мер в планетных исследованиях с учетом диапазона устойчивости микробных сообществ земного типа к экстремальным воздействиям.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горленко М.В., Кожевин П.А. 2005. Мультисубстратное тестирование природных микробных сообществ. М.: МАКС Пресс. 88 с.
- Atlas R.M. 2010. Handbook of microbiological media. CRC press. 2036 p.
- Battista J.R., Earl A.M., Park M.J. 1999. Why is *Deinococcus radiodurans* so resistant to ionizing radiation? // Trends in microbiology. V. 7. № 9. P. 362-365.
- Bauermeister A., Moeller R., Reitz G. et al. 2011. Effect of relative humidity on *Deinococcus radiodurans*' resistance to prolonged desiccation, heat, ionizing, germicidal, and environmentally relevant UV radiation // Microbial ecology. V. 61. № 3. P. 715-722.
- Baumstark-Khan C., Facius R. 2002. Life under conditions of ionizing radiation / Eds G. Horneck, C. Baumstark-Khan. Astrobiology: The quest for the conditions of life astrobiology. Springer Berlin Heidelberg. P. 261-284.
- Beatty D.W., Clifford S.M., Borg L.E. et al. 2005. Key science questions from the second conference on early Mars: geologic, hydrologic, and climatic evolution and the implications for life // Astrobiology. V. 5. № 6. P. 663-689.
- Brown K.A. 1981. Biochemical activities in peat sterilized by gamma-irradiation // Soil biol. biochem. V. 13. № 6. P. 469-474.

- Carr M.H. 1995. The Martian drainage system and the origin of valley networks and fretted channels // J. geophys. res.: planets. V. 100. № E4. P. 7479-7507.
- Carr M.H. 1996. Water on Mars. Oxford univ. press. N-Y. 229 p.
- Cox M.M., Battista J.R. 2005. *Deinococcus radiodurans* – the consummate survivor // Nat. rev. microbiol. V. 3. № 11. P. 882-892.
- Dartnell L.R., Hunter S.J., Lovell K.V. et al. 2010. Low-temperature ionizing radiation resistance of *Deinococcus radiodurans* and Antarctic Dry Valley bacteria // Astrobiology. V. 10. № 7. P. 717-732.
- DiRuggiero J., Wierzbos J., Robinson C.K. et al. 2013. Microbial colonisation of chamoendolithic habitats in the hyper-arid zone of the Atacama Desert // Biogeosciences. V. 10. № 4. P. 2439.
- Dohm J.M., Baker V.R., Boynton W.V. et al. 2009. GRS evidence and the possibility of paleooceans on Mars // Planetary and space sci. V. 57. № 5. P. 664-684.
- El Maarry M.R., Dohm J.M., Marzo G.A. et al. 2012. Searching for evidence of hydrothermal activity at Apollinaris Mons, Mars // Icarus. V. 217. № 1. P. 297-314.
- El-Registan G.I., Mulyukin A.L., Nikolaev Y.A. et al. 2006. Adaptogenic functions of extracellular autoregulators of microorganisms // Microbiology. V. 75. № 4. P. 380-389.
- El-Sayed W.S., Ghanem S. 2009. Bacterial community structure change induced by gamma irradiation in hydrocarbon contaminated and uncontaminated soils revealed by PCR-denaturing gradient gel electrophoresis // Biotechnology. V. 8. № 1. P. 78-85.
- Fairén A.G., Davila A.F., Lim D. et al. 2010. Astrobiology through the ages of Mars: the study of terrestrial analogues to understand the habitability of Mars // Astrobiology. V. 10. № 8. P. 821-843.
- Fassett C.I., Head J.W. 2008. Valley network-fed, open-basin lakes on Mars: Distribution and implications for Noachian surface and subsurface hydrology // Icarus. V. 198. № 1. P. 37-56.
- Ferreira A.C., Nobre M.F., Moore E. et al. 1999. Characterization and radiation resistance of new isolates of *Rubrobacter radiotolerans* and *Rubrobacter xylanophilus* // Extremophiles. V. 3. № 4. P. 235-238.
- Garland J.L., Mills A.L. 1994. A community-level physiological approach for studying microbial communities / Eds K. Ritz, J. Dighton, K.E. Giller. Beyond the biomass: compositional and functional analysis of soil microbial communities. John Wiley and sons Ltd, P. 77-83.
- Garland J.L., Mills A.L. 1991. Classification and characterization of heterotrophic microbial communities on the basis of patterns of community-level sole-carbon-source utilization // Applied and environment. microbiol. V. 57. № 8. P. 2351-2359.
- 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.
- Gorlenko M.V., Kozhevnikov P.A. 1994. Differentiation of soil microbial communities by multisubstrate testing // Microbiology. V. 63. № 2. P. 158-161.

- Groemer G., Soucek A., Frischauf N. et al. 2014. The MARS2013 Mars analog mission // *Astrobiology*. V. 14. № 5. P. 360-376.
- Halliwell B., Gutteridge J.M.C. 2015. Free radicals in biology and medicine. Oxford univ. press. USA. 905 p.
- Hassler D.M., Zeitlin C., Wimmer-Schweingruber R.F. et al. 2014. Mars' surface radiation environment measured with the Mars Science Laboratory's Curiosity rover // *Science*. V. 343. № 6169. P. 1244797.
- Hynek B.M., Beach M., Hoke M.R.T. Updated global map of Martian valley networks and implications for climate and hydrologic processes // *J. geophys. res.: Planets*. 2010. V. 115. № E9.
- Impey C., Henry H. 2016. Dreams of other worlds: the amazing story of unmanned space exploration. Princeton univ. press. 449 p.
- Irwin R.P., Howard A.D., Craddock R.A., Moore J.M. 2005. An intense terminal epoch of widespread fluvial activity on early Mars: 2. Increased runoff and paleolake development // *J. geophys. res.: Planets*. V. 110. № E12.
- Ivanov M.A., Hiesinger H., Erkeling G., Reiss D. 2014. Mud volcanism and morphology of impact craters in Utopia Planitia on Mars: Evidence for the ancient ocean // *Icarus*. V. 228. P. 121-140.
- Kryazhevskikh N.A., Demkina E.V., Loiko N.G. et al. 2013. Comparison of the adaptive potential of the *Arthrobacter oxydans* and *Acinetobacter lwoffii* isolates from permafrost sedimentary rock and the analogous collection strains // *Microbiology*. V. 82. № 1. P. 29-42.
- Manaeva E.S., Lomovtseva N.O., Kostina N.V. et al. 2014. Biological activity of soils in the settlements of Southern (*Microtus rossiaemeridionalis*) and Bank (*Clethrionomys glareolus*) voles // *Biology bull.* V. 41. № 1. P. 80-88.
- Manucharova N.A. 2009. The microbial destruction of chitin, pectin, and cellulose in soils // *Eurasian soil sci.* V. 42. № 13. P. 1526.
- Mattimore V., Battista J.R. 1996. Radioresistance of *Deinococcus radiodurans*: functions necessary to survive ionizing radiation are also necessary to survive prolonged desiccation // *J. bacteriol.* V. 178. № 3. P. 633-637.
- McNamara N.P., Black H.I.J., Beresford N.A., Parekh N.R. 2003. Effects of acute gamma irradiation on chemical, physical and biological properties of soils // *Applied soil ecology*. V. 24. № 2. P. 117-132.
- Mulyukin A.L., Demkina E.V., Kozlova A.N., Soina V.S. 2001. Synthesis of anabiosis autoinducers by non-spore-forming bacteria as a mechanism regulating their activity in soil and subsoil sedimentary rocks // *Microbiology*. V. 70. № 5. P. 535-541.
- Musilova M., Wright G., Ward J.M., Dartnell L.R. 2015. Isolation of radiation-resistant bacteria from Mars analog Antarctic Dry Valleys by preselection, and the correlation between radiation and desiccation resistance // *Astrobiology*. V. 15. № 12. P. 1076-1090.
- Osinski G.R., Tornabene L.L., Banerjee N.R. et al. 2013. Impact-generated hydrothermal systems on Earth and Mars // *Icarus*. V. 224. № 2. P. 347-363.

- Pacelli C., Selbmann L., Zucconi L. et al.* 2017. Survival, DNA integrity, and ultrastructural damage in Antarctic cryptoendolithic eukaryotic microorganisms exposed to ionizing radiation // *Astrobiology*. V. 17. № 2. P. 126-135.
- Parro V., de Diego-Castilla G., Moreno-Paz M. et al.* 2011. A microbial oasis in the hypersaline Atacama subsurface discovered by a life detector chip: implications for the search for life on Mars // *Astrobiology*. V. 11. № 10. P. 969-996.
- Pavlov A.K., Shelegedin V.N., Vdovina M.A., Pavlov A.A.* 2010. Growth of microorganisms in martian-like shallow subsurface conditions: laboratory modeling // *Intern. j. astrobiol.* V. 9. № 01. P. 51-58.
- Pavlov A.K., Blinov A.V., Konstantinov A.N.* 2002. Sterilization of Martian surface by cosmic radiation // *Planetary and space sci.* V. 50. № 7. P. 669-673.
- Pitonzio B.J., Amy P.S., Rudin M.* 1999a. Effect of gamma radiation on native endolithic microorganisms from a radioactive waste deposit site // *Radiation res.* V. 152. № 1. P. 64-70.
- Pitonzio B.J., Amy P.S., Rudin M.* 1999b. Resuscitation of microorganisms after gamma irradiation // *Radiation res.* V. 152. № 1. P. 71-75.
- Rainey F.A., Ray K., Ferreira M. et al.* 2005. Extensive diversity of ionizing-radiation-resistant bacteria recovered from Sonoran Desert soil and description of nine new species of the genus *Deinococcus* obtained from a single soil sample // *Applied and environment. microbiol.* V. 71. № 9. P. 5225-5235.
- Romanovskaya V.A., Rokitko P.V., Malashenko I. et al.* 1999. Sensitivity of soil bacteria isolated from the alienated zone around the Chernobyl Nuclear Power Plant to various stress factors // *Microbiology*. V. 68. № 4. P. 465-469.
- Sheremata T.W., Yong R.N., Guiot S.R.* 1997. Simulation and sterilization of a surrogate soil organic matter for the study of the fate of trichloroethylene in soil // *Communications in soil science & plant analysis*. V. 28. № 13-14. P. 1177-1190.
- Skyring G.W., Thompson J.P.* 1966. The availability of organic matter in dried and undried soil, estimated by an anaerobic respiration technique // *Plant and soil*. V. 24. № 2. P. 289-298.
- Smith H.D., McKay C.P.* 2005. Drilling in ancient permafrost on Mars for evidence of a second genesis of life // *Planetary and space sci.* V. 53. № 12. P. 1302-1308.
- Stotzky G., Mortensen J.L.* 1959. Effect of gamma radiation on growth and metabolism of microorganisms in an organic soil // *Soil sci. soc. amer. j.* V. 23. № 2. P. 125-127.
- Thompson J.P.* 1990. Soil sterilization methods to show VA-mycorrhizae aid P and Zn nutrition of wheat in vertisols // *Soil biol. biochem.* V. 22. № 2. P. 229-240.
- Verseux C., Baqué M., Cifariello R. et al.* 2017. Evaluation of the resistance of *Chroococcidiopsis* spp. to sparsely and densely ionizing irradiation // *Astrobiology*. V. 17. № 2. P. 118-125.
- Vorobyova E., Soina V., Gorlenko M. et al.* 1997. The deep cold biosphere: facts and hypothesis // *FEMS microbiol. rev.* V. 20. № 3-4. P. 277-290.

- Wassmann M., Moeller R., Reitz G., Rettberg P.* 2010. Adaptation of *Bacillus subtilis* cells to Archean-like UV climate: relevant hints of microbial evolution to remarkably increased radiation resistance // *Astrobiology*. V. 10. № 6. P. 605-615.
- Wierzchos J., de los Ríos A., Ascaso C.* 2013. Microorganisms in desert rocks: the edge of life on Earth // *Intern. microbiol.* V. 15. № 4. P. 172-182.
- Yardin M.R., Kennedy I.R., Thies J.E.* 2000. Development of high quality carrier materials for field delivery of key microorganisms used as bio-fertilisers and bio-pesticides // *Radiation physics and chem.* V. 57. № 3. P. 565-568.

**THE RESISTANCE OF THE SOIL MICROBIAL COMMUNITY
TO THE EFFECTS OF PHYSICAL FACTORS
OF THE SURFACE LAYER OF THE MARTIAN REGOLITH**

**V.S. Cheptsov, E.A. Vorobyeva, M.V. Gorlenko, N.A. Manucharova,
A.K. Pavlov, V.N. Lomasov**

A series of Martian space missions with astrobiological tasks are planned to be launched in the near future. Their effective planning (choice of potentially inhabitable regions, prospective biomarkers, and the methods of their discovery) requires the study of the resilience of microorganisms and biomolecules in extra-terrestrial environments. It is suggested that in the early stages of the planet's evolution, Mars had a mild climate, and at that time a biosphere could have developed on Mars, which could be preserved until now in an anabiotic state. The duration of its preservation is limited by the effect of ionizing radiation. We studied the viability of the soil microbial community irradiated by gamma-radiation (100 kGr) in conditions simulating major physical parameters (low temperature and pressure) of the surface layer of the Martian regolith to evaluate the possible duration of the preservation of a potential Martian biosphere after the climate changed to its present state. The irradiation did not kill the prokaryotic assemblage, which retained a high number of living cells, metabolic activity and functional diversity. The data obtained suggest the possibility of retention of potential microbial communities in the surface layer of the regolith for at least 1.3 Myr, and generally expand the existing knowledge on radioresistance of terrestrial lifeforms.

Научное издание

Микробные сообщества в эволюции биосферы с древнейших времен до наших дней

Серия «Гео-биологические системы в прошлом»

ПИН РАН, 2017 г.

Ответственный редактор: С.В. Рожнов

Компьютерная верстка: М.К. Емельянова
Обложка: А.А. Ермаков

Издание подготовлено при поддержке программы Президиума РАН
«Эволюция органического мира и планетарных процессов»
и научно-образовательного центра
Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН
(руководитель А.Ю. Розанов)

Подписано в печать 7 сентября 2017 г.
Формат 60x90/16. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Бумага офсетная.
Уч.-изд. л. 12. Усл. п. л. 13. Тираж 300 экз.
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН)
Москва, Профсоюзная, 123

Отпечатано в «Типографии офсетной печати»
Москва, ул. Дербеневская, д. 20, стр. 8

Заказ № 586

ISBN 978-5-903825-40-0



9

785903

825400