

Светлой памяти Георгия Александровича Заварзина



Г.А. Заварзин
28.01.1933–06.09.2011

Гео-биологические системы в прошлом

Программа Президиума РАН
«Проблемы происхождения жизни и становления биосферы»

Научно-образовательный центр ПИН РАН
Научно-образовательный центр ИНМИ РАН

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ

Москва
ПИН РАН
2013

ISBN 978-5-903825-31-8

Проблемы эволюции биосферы. Отв. ред. С.В. Рожнов.
Серия «Гео-биологические процессы в прошлом».
Москва, ПИН РАН, 2013. 340 с. (77 ил., 22 текст. табл.,
4 фототабл.).
<http://www.paleo.ru/institute/files/biosphere.pdf>
ISBN 978-5-903825-31-8

Редакционный совет серии:
академик А.Ю. Розанов
академик Н.А. Колчанов
академик Н.Л. Добрецов
академик Н.П. Юшкин
академик А.М. Асхабов
чл.-корр. РАН А.В. Лопатин
д.б.н. Н.Д. Озернюк
д.б.н. Н.В. Пименов
д.б.н. А.Г. Пономаренко
чл.-корр. С.В. Рожнов

Ответственный редактор С.В. Рожнов

ISBN 978-5-903825-31-8

© Коллектив авторов
© ПИН РАН, 2013
© А.А. Ермаков (обложка)

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Рожнов С.В.</i> Г.А. Заварзин: сопоставление масштабов времени и процесса – основа изучения эволюции биосферы	6
<i>Астафьева М.М.</i> Бактериально-палеонтологическое изучение древнейших (архейско-протерозойских) пород	8
<i>Юшкин Н.П.</i> Минеральные истоки формирования протобиологических структур, биоминералы, биоминеральная коэволюция	36
<i>Инге-Вечтомов С.Г., Журавлёва Г.А., Бондарев С.А.</i> Пространственные матрицы в эволюции и эволюция пространственных матриц	48
<i>Обридко В.Н., Мирошниченко Л.И., Рагульская М.В., Хабарова О.В., Храмова Е.Г., Кацова М.М., Лившиц М.А.</i> Космические факторы эволюции биосферы: новые направления исследований	66
<i>Рожнов С.В.</i> На заре аэробной биосферы: влияние кислорода на развитие биоты в протерозое и раннем палеозое	95
<i>Жилина Т.Н., Заварзина Д.Г.</i> Ацетатная метабиотическая система в анаэробном микробном сообществе содовых озёр	119
<i>Заварзина А.Г.</i> Лишайники как ранние организмы-гумификаторы	143
<i>Гамалей Ю.В.</i> Реконструкция выхода на сушу и возврата в воду высших растений	153
<i>Кораблёв А.П., Нешатаева В.Ю.</i> Особенности формирования растительных сообществ на ювенильных вулканогенных субстратах центральной Камчатки	170
<i>Антошкина А.И.</i> Позднедевонские рифовые экосистемы: специфика сообществ и биогенных структур (на примере тимано-североуральского региона)	190
<i>Лебедев А.О.</i> Происхождение и эволюция тетраподных сообществ позвоночных (девон – ранний карбон)	206
<i>Ивахненко М.Ф.</i> Развитие наземных сообществ четвероногих в перми Восточной Европы	230
<i>Попов С.В., Ахметьев М.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б., Мазаев А.В., Сладковская М.Г.</i> Эволюционные последствия глобальных и региональных кризисов фанерозоя	245
<i>Алифанов В.М., Гугалинская Л.А.</i> Особенности эволюции почвообразования в последнем (позднеплейстоценовом) климатическом макроцикле на переходах между холодными и теплыми биосферами в центре Восточно-Европейской равнины	271
<i>Демкин В.А., Золотарева Б.Н., Демкина Т.С., Хомутова Т.Э., Ельцов М.В., Удальцов С.Н., Кузнецова Т.В., Каширская Н.Н.</i> Подкурганные палеопочвы как индикаторы динамики увлажненности климата нижне-волжских степей в сарматскую эпоху (IV в. до н.э. – IV в. н.э.)	288
<i>Лазарев С.С.</i> Принцип хаэссейтас Г.А. Заварзина: основа понимания биологической эволюции как части метафизики («теории») процесса	311

Проблемы эволюции биосферы.

Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2013. С. 6–7.

<http://www.paleo.ru/institute/files/biosphere.pdf>

Г.А. ЗАВАРЗИН: СОПОСТАВЛЕНИЕ МАСШТАБОВ ВРЕМЕНИ И ПРОЦЕССА – ОСНОВА ИЗУЧЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ

Этот пятый выпуск серии публикаций «Эволюция гео-биологических процессов» является первым, созданным без участия инициатора серии академика Георгия Александровича Заварзина, покинувшего нас 6 сентября 2011 года. В память об этой невозполнимой утрате публикуется настоящий сборник. В отличие от предыдущих сборников, его содержание и название «Происхождение жизни и эволюция гео-биологических систем» объединяют широкий диапазон проблем. Это отражает не только широту интересов Георгия Александровича, но и благодарную память исследователей, работающих под эгидой разносторонней программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Эволюция биосферы», очередной этап разработки которой он координировал до последних дней своей жизни. Сборник составлен по материалам одноименной конференции, также посвященной памяти Г.А. Заварзина.

Серия публикаций, которую представляет сборник, задумывалась им как конечный результат периодических конференций, посвященных актуальным вопросам эволюции биосферы. Важным условием для принятия статей в этот сборник было не только успешное выступление на конференции, но и научно-популярное изложение материала, доступное для понимания широкого круга исследователей, студентов последних курсов, аспирантов и молодых ученых.

Идея создания серии сборников под общим названием «Гео-биологические системы в прошлом» родилась из стремления Георгия Александровича охватить и понять широкий круг проблем, связанных с изучением происхождения жизни и эволюции биосферы. Она вытекала из его способности глубоко вникать в суть проблемы и умения четко и ясно сформулировать ее суть. Многие помнят, как в конце конференций он подводил итог и блестяще формулировал основные результаты докладов и дискуссии и ставил новые задачи перед участниками программы. Он был не только блестящим оратором, но и умел интересно и доходчиво писать статьи на самые

сложные темы. В этом ему помогала характерная черта – записывать мысли, формулировки и планы предстоящих работ в небольшие блокноты, которых, я думаю, немало сохранилось в его архиве. Из стремления доносить идеи, выдвигаемые в докладах конференций, до широкого круга ученых, студентов и аспирантов, увидеть широту проблемы при изучении конкретного материала и реализовалась организация многочисленных продуктивных конференций и следовавшая за ними серия сборников.

Георгий Александрович был одним из координаторов программы фундаментальных исследований Президиума РАН, посвященной изучению эволюции биосферы, и вместе с Н.Л. Добрецовым, А.Ю. Розановым, С.В. Шестаковым и некоторыми другими стоял у ее истоков. Он участвовал в самом первом совещании 2003 г. в Денисовой пещере на Алтае, на котором была оформлена идеология программы по изучению эволюции биосферы и очерчен примерный состав ее участников. С тех пор прошло почти десять лет. Программа развивалась, ее задачи и основные направления слегка менялись, как менялись ее названия и чередовались координаторы: в 2004–2008 гг. она называлась «Происхождение и эволюция биосферы». Ее координаторами были ак. М.Е. Виноградов, ак. Э.М. Галимов (подпрограмма 1), ак. Н.Л. Добрецов, ак. Г.А. Заварзин (подпрограмма 2). С 2009 по 2011 гг. эта программа продолжилась под названием «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем». В 2012 г. тяжелую ношу координатора программы «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы» вместо ушедшего от нас Г.А. Заварзина взял на себя ак. А.Ю. Розанов.

Известный историк и географ Л.Н. Гумилев для реконструкции исторических процессов в своей увлекательной книге «В поисках вымышленного царства» использовал метод рассмотрения события в трех приближениях, образно названных им «с высоты птичьего полета, с вершины холма, из мышиной норы». У Георгия Александровича Заварзина чувство масштаба было еще более обостренным: ему приходилось сводить воедино процессы, длящиеся доли секунды (скорость химических реакций), продолжительность жизни бактерии (часы и сутки), процессы в популяциях (месяцы и годы), круговорот элементов в биосфере (годы, столетия и тысячелетия) и необратимые процессы эволюции гео-биологических процессов (миллионы и первые миллиарды лет). Именно эта способность точно ощущать масштаб времени и процесса делала его одним из самых признанных лидеров в изучении эволюции биосферы. Величине охвата проблем эволюции биосферы соответствовал и масштаб личности Георгия Александровича Заварзина. Направления, заданные его исследованиями, надолго останутся надежной опорой в дальнейшем изучении эволюции биосферы.

С.В. Рожнов

БАКТЕРИАЛЬНО-ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ДРЕВНЕЙШИХ (АРХЕЙСКО-ПРОТЕРОЗОЙСКИХ) ПОРОД

М.М. Астафьева

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

Микроорганизмы, особенно прокариоты, обитают повсеместно. Они живут в водной толще и на суше, современная микробная жизнь обнаружена и в приповерхностных породах и глубоко под Землей. Микроорганизмы обнаружены во влажных трещинах вулканогенных пород, свидетельства их существования – отпечатки в породе и химические остатки их жизнедеятельности. Расширение наших знаний о становлении и эволюции гео-биологических систем в архее – раннем протерозое – одна из важнейших геолого-биологических задач, решение которых неразрывно связано с бактериально-палеонтологическими исследованиями.

Ключевые слова: архей, ранний протерозой, докембрий, эволюция биосферы, прокариоты, бактерии, микроорганизмы, эвкарियोты, коры выветривания, зеленокаменный пояс, пиллоу-лавы.

ВВЕДЕНИЕ

Микроорганизмы участвуют во многих геологических процессах – в образовании минералов и горных пород, в их разрушении (выветривании) и переносе. Поскольку на самых ранних этапах эволюции биосферы Земли в архее и раннем протерозое (AR-PR₁) жизнь была представлена исключительно микробами и прокариотная биосфера явилась основой дальнейшего развития жизни, то важность изучения древнейших ископаемых микроорганизмов очевидна. Кроме того бактериально-палеонтологическое изучение архейско-протерозойских пород дает ключ к выявлению характера окружающей среды на самых ранних этапах развития биосферы.

Фоссилизированные микроорганизмы известны практически во всех типах осадочных пород, кроме грубых песчаников и конгломератов, в течение почти всей геологической истории – от архея до голоцена (Walsh, 1992; Жмур и др., 1993; Розанов, Заварзин, 1997; Бактериальная палеонтология,

2002). Они достаточно широко распространены в древних осадочных и вулканогенных разрезах, а значит сообщества древнейших микроорганизмов можно считать важнейшим фактором осадкообразования на поверхности Земли, начиная с архея.

Самые древние, раннеархейские, ископаемые бактерии (археи и зубактерии, которые на ископаемом материале не различаются) обнаружены в зеленокаменных поясах Западной Гренландии, Южной Африки и в кратоне Пилбара (Австралия). Это одни из самых ранних свидетельств жизни на Земле (Бактериальная палеонтология, 2002). Анаэробные бактерии начали функционировать не позднее 3.5–3.8 млрд. лет назад (Schidlowski, 1988, 2001). Достаточно рано зафиксированы и аэробные бактерии. Цианобактерии известны из отложений возрастом около 3.5 млрд. лет (Knoll, Barghoorn, 1977; Walter, 1983; Schopf, 1983, 1993; Knoll, 1994; Весталл, Велш, 2002). Значительно ранее, чем считалось прежде (Schopf, 1983; Knoll, 1994; Сергеев, 2002), появились и одноклеточные эвкариоты – как минимум 2.7 млрд. лет назад (Тимофеев, 1982; Brocks et al., 1999; Розанов, 2003, 2004).

В раннем докембрии, как и ныне, бактериальная жизнь расцветала на поверхности остывающей лавы сразу после излияний. Поверхность раздела вулканогенный минерал – вода способна поддерживать разнообразные микробные сообщества, которые обитают вдоль поверхностей, трещин и разломов. На границе лава – вода развивались бактерии, включая цианобактерии, образовывались цианобактериальные сообщества и даже, вероятно, существовали некоторые одноклеточные эвкариоты. Нами рассмотрены морские сообщества, связанные с пиллоу-лавами, Южной Африки и Карелии, базальтовые покровы раннего протерозоя Карелии, а также пермо-триасовые трапповые формации Сибири.

Велико влияние бактерий на характер седиментации в эпиконтинентальных бассейнах прошлого. Они в той или иной степени участвовали в осаждении и диагенетических преобразованиях практически всех осадочных пород, за исключением грубообломочных (Вологдин, 1947; Розанов, Жегалло, 1989; Lowenstam, Weiner, 1989; Жмур и др., 1993; Banfield, Nealson, 1997; Розанов, 1999, 2003, 2004 и др.). Среди осадочных пород, происхождение которых связано с жизнедеятельностью микробов – фосфориты, высокоуглеродистые породы – такие как шунгиты и черные сланцы, глины, коры выветривания и ископаемые почвы. Бактериально-палеонтологические исследования этих пород показали, что с архея до голоцена, т. е. на протяжении практически всей истории Земли, механизм образования и разрушения горных пород по своей сути оставался неизменным (Lowenstam, Weiner, 1989; Жмур и др., 1993; Banfield, Nealson, 1997; Tazaki, 1997; Fortin et al., 1998; Розанов, Жегалло, 1989; Бактериальная палеонтология, 2002; Ветошкина, 2002; Rozanov, 2002, 2005; Розанов, 2003; Rozanov, Astafieva, 2009; Astafieva, Rozanov, 2012).

МИКРООРГАНИЗМЫ НА ГРАНИЦЕ ВУЛКАНОГЕННАЯ ПОРОДА – ВОДА

Некоторые из самых нижних ветвей древа жизни представлены термофильными микробами и существует доказательство того, что ранняя жизнь могла быть приурочена к вулканическим условиям, таким как глубоководные гидротермальные источники (Russel, Hall, 1997; Furnes et al., 2004). Нитчатые микрофоссилии, описанные из массивных сульфидных отложений (возраст 3.235 млрд. лет) интерпретируются как образовавшиеся практически в условиях современных черных курильщиков (Rasmussen, 2000). Это соответствует оптимальным температурам роста термофильных бактерий (около 70 °C).

Больше того, было предположено, что вскоре после извержения, когда температура пород падает ниже 113 °C, жизнь уже может существовать (Stetter et al., 1990; Stetter, 2006), причем колонизация стекловидного обрамления пиллоу-лав происходит одновременно везде, куда может проникнуть морская вода (Thorseth et al., 2001). Важна и интересна проблема заселения микроорганизмами породы и прилегающего осадка на границе изверженная порода – вода (Fisk et al., 2006; Astafieva et al., 2008; Rozanov et al., 2008; Астафьева и др., 2008; и др.). При таком сценарии происходит микробная колонизация и поверхности субстрата и самой толщи породы.

Микробная колонизация в пиллоу-лавах чаще всего наблюдается вдоль трещин, оставляя фоссилизированные микроорганизмы и их следы. Наиболее обычны микроскопические изменения. Это пустые или заполненные минералами ямки и каналы, размеры и формы, которых сравнимы с современными микробами (Furnes et al., 2007). Процесс изменения микробами океанической коры носит отнюдь не поверхностный характер, он может быть прослежен до глубины около 350 м вглубь породы (Furnes, Staudigel, 1999). Таким образом, достаточно убедительно продемонстрировано, что верхняя вулканическая часть океанической коры пригодна для жизни микробов. Мало того, биологические изменения стекла пиллоу-лав процесс настолько обычный и широко распространенный, что может влиять на химические реакции и продукты взаимодействия между морской водой и породой (Staudigel, Furnes, 2004; Staudigel et al., 2004; Furnes et al., 2007, и др.).

Вулканические породы раннего докембрия в основном сильно изменены наложенными процессами и сохраняют свой первичный состав и структурные особенности только в исключительных случаях. Такими исключительными случаями и являются выбранные для изучения проблемы развития древнейшей жизни на границе вулканогенная порода-вода (осадок) модельные объекты: нижнепротерозойские пиллоу-лавы Южной Африки (Астафьева и др., 2008, Astafieva et al., 2008), протерозойские прослои осадочного материала между базальтовыми потоками Карелии (Rozanov, Astafieva, 2009) и пермо-триасовые траппы Сибири (Rozanov et al., 2008; Astafieva et al., 2009).

1. Нижнепротерозойские пиллоу-лавы

Южная Африка. Были изучены образцы лав Онгелюк, собранные Д. Корнеллом. Эти лавы являются частью супракристаллического разреза кратона Каапвал на юге Ботсваны в Южной Африке. Они образуют мощный мелководный вулканический разрез пиллоу-лав, массивных потоков и гиллоклазитов (Cornell et al., 1996). Возраст лав Онгелюк 2.2 млрд. лет.

Карелия. Бактериально-палеонтологическому исследованию подверглись пиллоу-лавы двух местонахождений (сборы сотрудников ИГЕМ РАН: М.М. Богоиной, А.В. Чистякова, Е.В. Шаркова).

1. Уникальные для раннего докембрия свежие вулканисты, которые входят в состав раннепалеопротерозойской свиты Ветреного пояса (Куликов, 1988; Шарков и др., 2005). Возраст вулканических пород свиты, определенный различными изотопными методами (Sm-Nd, Re-Os и U-Pb по циркону), составил 2.45 млрд. лет в нижних частях разреза свиты и 2.41 млрд. лет – в верхних частях (Puchtel et al., 1997, 2001).

Разрез самой верхней части грабенообразной структуры Ветреного Пояса в районе горы Мяндуха на ее юго-восточном окончании представлен пологозалегающими лавовыми потоками. Судя по находкам пиллоу-лав и гиалоклазитов, их излияние происходило в подводных условиях.

2. Породы суйсарской свиты (стратотипа для людиковийского горизонта карельского комплекса) нижнего протерозоя Онежской мульды Центральной Карелии. Свиту образуют пикриты и пикробазальты, базальты, трахибазальты и их туфы, а также терригенные осадки. Возраст изученных пород 2.0 млрд. лет (Решение..., 2001). Были исследованы пиллоу-лавы (краевая и центральная части, а также межподушечный материал).

В результате бактериально-палеонтологических исследований раннепротерозойских пиллоу-лав были обнаружены довольно разнообразные и многочисленные остатки микроорганизмов, среди которых преобладают разнообразные нитевидные формы. Элементный химический состав фосцилий и вмещающих пород обычно идентичен и представлен преобладающим кремнием, кальцием и железом, а также алюминием и магнием.

Нитевидные формы представлены как фоссилизированными микроорганизмами, обитавшими на поверхности субстрата, так и фоссилизированными эндолитами. Проводить четкую грань между поверхностными и эндолитными формами трудно. С одной стороны, скол породы часто происходит по трещинам, к которым и приурочено распространение эндолитов. С другой стороны, излияния происходили в течение длительного времени непостоянно, (неравномерно, периодически) и на поверхности излившегося и в должной мере охладившегося слоя лавы развивалась микробная жизнь, которая неизбежно оказывалась захороненной под следующим слоем. Обнаружены нитевидные формы нескольких типов.

В пиллоу-лавах нити (диаметр около 3 мкм) часто сливаются с породой, встречаются расплюснутые бактериальные чехлы. О природе этих микрофоссилий судить трудно, это могут быть не только бактерии, но и цианобактерии, хотя бактериальный чехол (табл. I, фиг. 1), скорее всего, принадлежал именно им. Все эти формы могут относиться как к микроорганизмам, заселявшим поверхность субстрата, так и к эндолитам.

К остаткам эндолитных протерозойских бактерий можно отнести и «срез» полой нити, слегка выступающей из породы, которая частично заполнена породой (табл. I, фиг. 2). Кроме того, в этом случае можно быть уверенными, что это прижизненное захоронение.

Кокки встречаются реже, чем нитевидные формы. В основном это одиночные кокки (табл. I, фиг. 3) с шероховатой поверхностью, диаметр их, как правило, около 3–6 мкм. Колонии кокков встречаются реже, чем одиночные формы (табл. I, фиг. 4).

В протерозойских пиллоу-лавах встречены и овальные микрофоссилии (табл. I, фиг. 5). Большой диаметр до 10–15 мкм, меньший – 5–10 мкм. Судя по тому, что эти формы являются частью самой породы, местами сливаясь с ней, можно говорить об их образовании *in situ*. Широко распространены биопленки и обрывки биопленок.

Обнаруженные более крупные (диаметр порядка 20 мкм) шарообразные формы (табл. I, фиг. 6), образуют скопления. Нельзя исключить, что это планктонные формы, осевшие на дно. Морфологически они сходны с празинофитами, но данные для более точного определения пока отсутствуют. Поскольку шарообразные формы, как правило, слагают фрагменты породы, то, вероятнее всего, предположить, что их захоронение происходило одновременно с осадконакоплением.

Особо следует остановиться на фрамбоидах диаметром около 10 мкм. Обычно фрамбоиды сложены пиритом. Однако в этом случае химическом составе фрамбоида сера отсутствует. Это не должно вызывать удивления, поскольку фрамбоиды, лишенные серы, распространены довольно широко (Астафьева, 2005). Фрамбоидальные структуры изредка бывают сложены магнетитом (Devouagard, 1998; Zhang et al., 1998). В этом случае можно говорить о достаточно высоком содержании кислорода уже в раннем протерозое. Во-вторых, известно, что многие сульфиды железа, такие как пирит (FeS_2), макинавит (FeS_{1-x}) и аморфное FeS устойчивы по отношению к слабым внешним воздействиям, но при значительном воздействии способны в типично окислительных земных условиях к реакциям и поэтому редко встречаются вне микробных анаэробных условий (Boston et al., 2001). Поскольку известны прекрасные псевдоморфозы гематита по пириту (Lougheed, Mancuso, 1973; Годовиков, 1975), можно предположить, что в результате окисления фрамбоидного пирита гематит (окисное железо) образовал псевдоморфозы по фрамбоидам пирита (Астафьева, 2005). Второй вариант кажется более

вероятным. Причем время образования псевдоморфоз не столь важно, важен сам факт образования фрамбоидальной структуры.

Образование фрамбоидов сульфидов металлов обычно связывают с жизнедеятельностью анаэробных сульфатредуцирующих бактерий, преобразующих сульфаты, содержащиеся в водах, в сероводород, который, в свою очередь, связывается в сульфиды металлов (чаще всего железа). Фрамбоидальный пирит характерен для нижнего анаэробного слоя цианобактериального мата. Форма встреченных фрамбоидов из-за недостаточно хорошей сохранности выражена недостаточно четко. Интересно, что фрамбоид окружен псевдоморфозами по бактериям, скорее всего, пурпурным.

В исследованных образованиях можно увидеть и минерализованный гликокаликс – фоссилизированное внеклеточное полимерное органическое вещество (полисахаридная слизь), которое удерживает клетки вместе. Гликокаликс нередко возникает вокруг клеток бактерий. Выделение гликокаликса – это естественный процесс жизнедеятельности бактерий, необходимый для их движения, к тому же слизь несет защитную функцию (Герасименко, Ушатинская, 2002, с. 46)

В результате бактериально-палеонтологических исследований различных участков пиллоу-лав: пород из межподушечного пространства, из краевых и центральных зон были выявлены существенные различия в распределении микрофоссилий. Оказалось, что комплекс микрофоссилий межподушечного пространства и краевых частей подушек намного обильнее и разнообразнее, чем центральных частей.

Итак, можно предположить, что мы имеем в пиллоу-лавах все составляющие классического цианобактериального мата: ископаемые осцилляториевые цианобактерии (подвижные нитчатые организмы) – представители форм, напоминающих современные цианобактерии, пурпурные бактерии и фрамбоидальные структуры, связанные с процессом сульфатредукции (Заварзин, 1993, 2003а).

В пиллоу-лавах встречены также формы, во-видимому, не связанные с циано-бактериальными матами. Размеры и сложное строение дают возможность предположить, что они имели эвкариотную природу.

Это крупные округлые структуры диаметром ~25 мкм (табл. I, фиг. 6) с неровной поверхностью и мелкими (диаметр 1–2 мкм) кратероподобными углублениями, обрамленными тонким валиком. По сложности своей организации они, вероятно, приближаются к эвкариотам. Но нельзя исключить и их прокариотную природу.

Обнаружены и расплюснутые формы (длина ~25 мкм, ширина до 10 мкм) (рис. 1). Они морфологически несколько напоминают некоторых представителей (?) Chitinzoa, описанных Б.В. Тимофеевым (1959, с. 25), но имеют меньшие размеры (раз в 7–8). Однако можно предположить, что это пустые чехлы цианобактерий

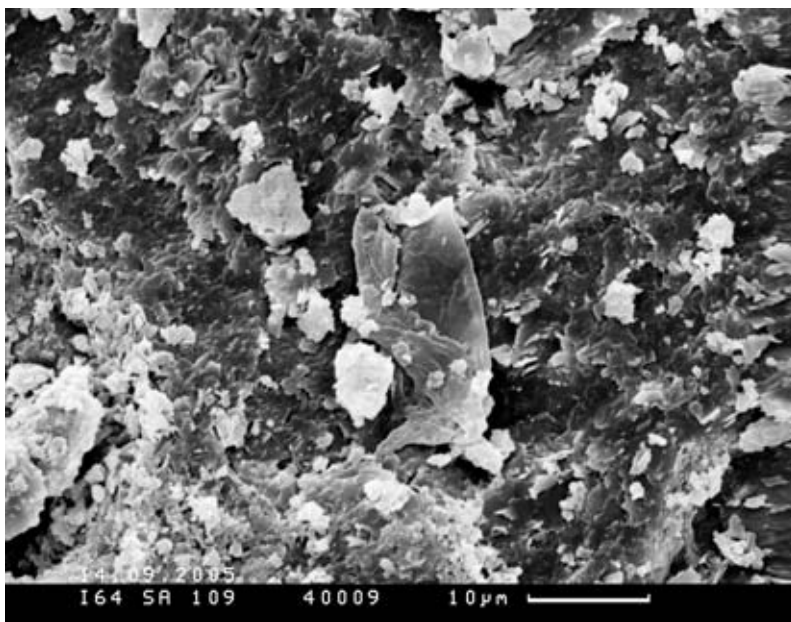


Рис. 1. Расплющенное биогенное образование из пиллоу-лав (экструзия Онгелюк-Хекпурт) нижнего протерозоя (2.22 млрд. лет) кратона Каапвал, Южная Африка.

Таким образом показано, что застывающая базальтовая лава, контактируя с водой, могла создавать достаточно благоприятные условия для развития многослойных цианобактериальных матов, причем воды должны были содержать достаточное количество сульфатов для бактериальной сульфатредукции.

2. Нижнепротерозойские прослои вулканогенно-осадочного материала между базальтовыми потоками

Был исследован также вулканогенно-осадочный материал, обнаруженный между базальтовыми покровами в раннепротерозойских (около 2.0 млрд. лет) вулканитах Сортавальского поднятия (Северное Приладожье, близ пос. Харлу) (сборы сотрудников ИГГД РАН: Н.А. Алфимовой, В.А. Матреничева). Несмотря на высокую степень регионального метаморфизма, отвечающего амфиболитовой фации, вулканогенно-осадочные породы данного участка, как правило, сохраняют первичные литологические признаки. Изучение ископаемых микрофоссилий, которые были обнаружены в изученном осадочном материале, позволило выделить довольно разнообразные биологические объекты: нити, кокки и т. д., а также формы, которые, вполне вероятно, можно отнести к эвкарриотам.

Довольно многочисленны нитевидные структуры. Длина их обычно превышает 40 мкм, ширина порядка 2 мкм. Иногда создается впечатление,

что фрагменты пород представлены многочисленными длинными, практически параллельными, плавно изгибающимися нитями (табл. II, фиг. 1).

Коккоидные формы встречаются реже. Диаметр их, как правило, около 3 мкм, но может достигать и 10 мкм. Изредка представляется, что порода состоит из кокков, которые могут быть соединены в цепочки.

Интересны крупные (диаметр >30–40 мкм) сферические формы, встреченные в скоплениях (табл. II, фиг. 2). Внешне они довольно близки празинофитам. Иногда кажется, что они были столь обильны, что слагали всю породу.

Найдены крупные (длина >50 мкм, ширина около 15 мкм) каплевидные формы довольно сложной организации (табл. II, фиг. 3). Судя по сложности строения их многослойной оболочки и размерам, по-видимому, это эвкарियोты.

Таким образом, достаточно очевидно, что в области контакта изверженного вещества и воды создавались условия, весьма благоприятные для развития жизни и, соответственно, все вулканогенно-осадочные породы насыщены ископаемыми микроорганизмами.

3. Пермо-триасовые трапповые формации Сибири

Исследовались траппы Сибири, которые одними считаются триасовыми (Решения третьего..., 1981), другими – пермскими (Садовников, Орлова, 1997; Sadovnikov, Orlova, 1994) (сборы Г.Н. Садовникова). Они занимали огромные площади центральной и северной части Западной и Средней Сибири. Были исследованы микрофоссилии двух местонахождений – правобережья р. Илимпея (Тунгусская синеклиза) и южного склона Хатангского хребта (Прианабарье). Комплексы микрофоссилий из туфогенных пород тунгусской синеклизы и из включений в базальтах Прианабарья отличаются друг от друга.

Породы правобережья р. Илимпея (Тунгусская синеклиза) – кирпично-красные гематит-карбонатные со сложной волнисто-слоистой текстурой. В их химическом составе преобладают кальций и железо (в различных соотношениях), довольно часто присутствуют кремний и алюминий. Породы представлены чередованием своеобразных циклов (табл. II, фиг. 4–6). Каждый цикл – чередование отдельных прослоев, состоящих из нитевидных биоморфных микроструктур, отделенных друг от друга прослоями глинистых частиц. Мощность прослоев нитевидных микроструктур превышает мощность глинистых прослоев. Нитевидные микроструктуры покрыты, как правило, гликокаликсом (табл. II, фиг. 3–6).

Поверхность каждого цикла покрыта коркой, сложенной, по всей видимости, глинистыми частицами. Иногда «глинистая» поверхность покрыта предположительно фоссилизированной биопленкой, или гликокаликсом.

Ранее (Astafieva et al., 2009) было показано, что наличие фоссилизированного гликокаликса, выраженная слоистость изученных пород, их общий облик позволяют предположить, что изученные «строматолитоподобные» 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.

Ископаемые бактериальные сообщества урочища Капчан Прианбарья 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 этом местонахождения обнаружены акритархоподобные формы – небольшие сферические образования диаметром от 3 до 15 мкм с неровной поверхностью, покрытые предположительно гликокаликсом (табл. III, фиг. 1). Встречены также коккоидные формы, диаметром около 3 мкм, погруженные в гликокаликс. Они покрыты толстым слоем вероятно окремненной биопленки (табл. III, фиг. 2).

Проведенные исследования показывают, что контакт туфов (лав) и воды создает очень благоприятную обстановку для развития бактериальных сообществ и для сохранения фоссилизированных бактериальных структур в ископаемом состоянии. Причем характер микробиальных сообществ вулканических областей различается в зависимости от условий.

В случае пермо-триасовых траппов данные химических анализов отрицают наличие в породе соединений серы, а значит и сульфидов. Также не обнаружены и фрамбоидальные структуры. Соответственно рассматривать эти структуры как циано-бактериальные 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 фоссилизированного гликокаликса, иногда наблюдаемая слоистость изученных структур, их общий облик позволяют предположить, что изученные «строматолитоподобные» 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 циано-бактериальной пленкой. Поэтому можно предположить, что в областях траппового вулканизма и в связанных с ними континентальных водоемах условия для образования циано-бактериальных матов были, вероятно, несколько менее благоприятны для жизни микроорганизмов (Astafieva et al., 2009).

ИСКОПАЕМЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ РАННЕПРОТЕРОЗОЙСКИХ ФОСФОРИТОВ

Микроорганизмы, в том числе и древнейшие, встречаются не только в вулканогенно-осадочных породах. Они часто стимулируют и осаждение различных минералов. И если около 20 лет назад было известно 20 минералов (Lowenstam, Weiner, 1989), образующихся при активном участии

бактерий, то сейчас описано уже более 100 минералов, образование которых может быть связано с деятельностью бактерий (Tazaki, 1997; Banfield, Nealson, 1997; American Mineralogist, 1998; Fortin et al., 1998; Герасименко и др., 1999; Rozanov, Astafieva, 2009; Астафьева и др., 2011).

Механизм образования горных пород и минералов на протяжении всей истории Земли с архея до голоцена не претерпел существенных изменений. Наиболее очевидно это можно показать на примере фосфоритообразования. Исключительная роль микробиальных остатков в фосфатогенезе сейчас признается практически всеми. О биогенном происхождении фосфоритов писали многие авторы, а древние микрофоссилии в фосфоритах сравнивались с микроорганизмами современных цианобактериальных матов (Lucas, Prevot, 1984; Розанов, Жегалло, 1989; Жмур, 1993; Жмур и др., 1993; Briggs et al., 1993; Герасименко и др., 1994; Goncharova et al., 1993; Жмур и др., 1995; Розанов, Заварзин, 1997; Jones et al., 1998; McKay et al., 1998; Школьник и др., 1999; Zhegallo et al., 2000). Это представление о происхождении фосфоритов подтверждалось лабораторными экспериментами (Лука, Прево, 1984; Орлеанский и др., 1994; Герасименко и др., 1996 и др.).

Даже одни из самых древних фосфоритов – фосфориты Печенгского бассейна с возрастом 2.04 млрд. лет – своим происхождением обязаны деятельности микроорганизмов (Rozanov et al., 2007; Rozanov, Astafieva, 2009). Фосфориты Печенгского зеленокаменного пояса встречаются в виде многочисленных округлых, слегка деформированных обломков в тонкогалечниковых внутрiformационных конгломератах, входящих в состав формации Пилгуярви в Печенгском зеленокаменном поясе (Кольский п-ов, Северо-Запад России). Органическое вещество, фрамбоидальный и микронодулярный пирит, также как включения кварца и хлорита, являются дополнительными компонентами (Melezhik et al., 2006).

Показано, что в случае древнейших раннепротерозойских (Печенга) фосфоритов мы имеем, по всей видимости, все составляющие цианобактериального мата – прокариотного бентосного сообщества, объединенного в физическую структуру гликокаликсом как формообразующим средством, превращающим сообщество в морфологически единое образование (Rozanov, Astafieva, 2009).

Микробиальные остатки представлены нитчатыми (табл. III, фиг. 3), коккоидными, овальными, палочковидными и т. д. формами. Они встречаются не только в одиночном положении, но часто образуют скопления-колонии (табл. III, фиг. 4–5). Все эти формы погружены в материал, напоминающий фоссилизированный бактериальный гликокаликс с отдельными коккоидными формами. Отмечаются и редкие фрамбоиды, состоящие предположительно из пирита. Диаметр фрамбоидов около 15 мкм, они имеют округлую форму и состоят из кристаллитов со сглаженными углами. Образование фрамбоидальных структур связано с бактериальной переработкой и после-

дующей минерализацией органического вещества. По крайней мере, в морских условиях осаждение фрамбоидальных структур связано с жизнедеятельностью сульфатредуцирующих бактерий (СРБ) (Kohn et al., 1998; Taylor, 1983; Герасименко, Заварзин, 1993; Заварзин, Колотилова, 2001; Astafieva et al., 2004; Астафьева, 2005; Астафьева и др., 2005) при образовании тонких прослоев циано-бактериального мата, слагающих изученные породы.

Наибольший интерес среди ископаемых микроорганизмов древнейших фосфоритов представляют *Pechengia melezhiki* Rozanov et Astafieva, 2008 – крупные (до 130–140 мкм в диаметре) бобообразные или чечевицеподобные формы с двухслойной сравнительно толстой стенкой с порами (каналами), отнесенные к эвкариотному фитопланктону Prasinophyceae – классу зеленых водорослей (Розанов, Астафьева, 2008а) (табл. III, фиг. 6). Эта находка влечет за собой и признание наличия эвкариот в древних бассейнах, что имеет огромное значение для понимания истории развития органического мира на ранних этапах развития Земли и оценки условий, существовавших тогда на ее поверхности и в атмосфере.

Почти все известные минеральные соединения фосфора в земной коре являются солями ортофосфорной кислоты H_3PO_4 , для образования которой необходимо наличие кислорода и таким образом происходит образование фосфоритов Печенги в условиях хорошо прогретого мелководного бассейна с водами, обогащенными кислородом. Находка представителей зеленых водорослей – заведомых эвкариот, подтверждает мнение о наличии в то время атмосферы с достаточно высоким содержанием кислорода.

ИСКОПАЕМЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ ДРЕВНЕЙШИХ (АРХЕЙСКО-ПРОТЕРОЗОЙСКИХ) КОР ВЫВЕТРИВАНИЯ

Микроорганизмы играют определенную роль не только в образовании пород и минералов, но и в их преобразовании. Осадочные породы, подукты выветривания, известны уже на самых ранних этапах геологической истории Земли (Головенко, 1975; Алфимова, Матреничев, 2006; Розанов и др., 2008б). Как в фанерозое, так и в докембрии, коры выветривания являются единственными достоверными свидетельствами существования континентальных обстановок и зачастую становятся единственными источниками информации об условиях экзогенных процессов, а значит и условиях, в которых происходило развитие биосферы.

Были изучены разнообразные архейско-раннепротерозойские коры выветривания Карелии и раннепротерозойские коры выветривания Кольского п-ова. Трудно переоценить значение находки ископаемых эвкариотных организмов в раннепротерозойской коре выветривания Кольского п-ова (Имандра-Варзугского рифтогенного пояса) с возрастом 2.448 ± 8 млрд. лет (Astafieva et al., 2011; Astafieva, Rozanov, 2012). Это очень высокоорганизованные для того времени формы, судя по морфологии, они, по всей види-

мости, относятся к эвкариотам, причем к многоклеточным эвкариотам, вероятно, к красным или зеленым водорослям. Это предположение сделано на основании того, что характеристики изображенных ископаемых форм близко напоминают некоторых представителей рода *Draparnaldia* (зеленые водоросли) (Курсанов, 1953; Мошкова, 1986). Микрофоссилии местами сливаются с породой, местами погружаются в породу, а иногда создается впечатление, что вся вмещающая порода буквально пронизана подобными формами, поэтому можно считать, что в этом случае мы имеем дело с прижизненным захоронением (табл. IV, фиг. 1–2). Столь высокий уровень организации форм, имеющих возраст более 2.4 млрд. лет, говорит о том, что в это время уровень оксигенизации атмосферы, был гораздо выше, чем предполагалось ранее (причем даже наиболее поздняя реконструкция нуждается в изменении) и что средние поверхностные температуры не могли отличаться от современных более чем на 15–20 °С.

Но наиболее обильны в раннедокембрийских корах выветривания нитчатые формы. Большой частью это длинные нити диаметром, как правило, от 1 до 3 мкм, иногда до 5–6 мкм. Обычно нити представляют единое целое с породой или слагают ее целиком (табл. IV, фиг. 3). Некоторые экземпляры напоминают смятые чехлы цианобактерий *Microcoleus* (табл. IV, фиг. 4).

Коккоидные формы не столь многочисленны. Диаметр обнаруженных кокков порядка 2 мкм. Встречены как скопления кокков, так и одиночные кокки. Поверхность кокков часто неровная, шероховатая. Иногда наблюдаются многочисленные следы кокков, по-видимому, порода буквально состоит коккоидными структурами (табл. IV, фиг. 5).

Интересны довольно крупные шаровидные формы. Они полуразрушены и видно, что они были неоднородными. Среди них встречены шарообразные формы диаметром 15–30 мкм (табл. IV, фиг. 6). Другие шарообразные формы диаметром 20–30 мкм имеют неровную бугристую шероховатую поверхность (табл. I, фиг. 4). Возможно, это эвкариотный организм, имеющий довольно сложное строение. Однако есть вероятность того, что это колонии мелких коккоидных бактерий, объединенных единым чехлом.

Вероятно, присутствуют биопленки. Биопленки образуются обычно, когда бактерии испытывают недостаток питательных веществ. Поскольку твердые поверхности обладают свойством собирать и концентрировать растворенные питательные вещества, бактерии часто прикрепляются к твердым поверхностям. Прикрепленные к подобным поверхностям бактерии растут и делятся по мере питания, причем биомасса часто увеличивается настолько, что образуются видимые пленки, или биопленки, состоящие из слоев бактерий (Fortin et al., 1998). Интересна каплевидная форма (длина 10–12 мкм, ширина порядка 6–7 мкм), зауженный конец которой переходит в узкую (диаметр 1–2 мкм) нить (табл. I, фиг. 5). Поверхность формы гладкая. Нить погружается в породу, сливаясь с ней.

Обнаружены участки породы, которые сложены структурами, напоминающими дырки от кокков или, что менее вероятно, срезы пустых чехлов бактерий. Встречены также фрагменты пород, состоящие практически полностью из разрушенных кокков, гантелевидных форм и обрывков нитей.

Химический состав микрофоссилий в корях выветривания во всех случаях идентичен составу вмещающих пород. Это служит косвенным подтверждением того, что микробиологический комплекс одновозрастен с вмещающими породами. Вероятнее всего, зафиксированные в породах микроорганизмы играли роль катализатора – при их участии происходило разложение минералов, слагающих породы, и преобразование их в глинистые минералы коры выветривания.

Таким образом, уже в раннем докембрии микроорганизмы, бактерии, возможно цианобактерии и даже возможно одноклеточные эвкариоты сопровождали и способствовали образованию кор выветривания, т. е. коры выветривания изначально формируются при участии бактерий. Можно думать, что существует непрерывный ряд от кор выветривания к примитивным почвам и к настоящим почвам. Нахождение ископаемых микроорганизмов древних кор выветривания принципиально важно, поскольку позволяет сделать вывод о том, что уже в столь отдаленное время суша была заселена микробами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Микроорганизмы и биопленки превосходно сохраняются в ископаемом состоянии, они присутствуют во всех осадочных и вулканогенно-осадочных породах. Они важны для реконструкции условий окружающей среды в те отдаленные времена (AR-PR₁) и воссоздания палеоклиматических обстановок. Прокариоты, бактерии, а это уже очень высокоорганизованная форма жизни (материи), существовали на протяжении практически всей геологической летописи. Они принимали участие в образовании пород и минералов, в их разрушении и преобразовании. Они обитали и в море, и на суше. Жизнь вездесуща.

Автор благодарен всем коллегам, которые предоставили материалы, принимали участие в обсуждении и давали ценные советы: академику А.Ю. Розанову, Н.А. Алфимовой, М.М. Богиней, А.Б. Вревскому, Л.М. Герасименко, Е.А. Жегалло, Д. Корнеллу, А. Лепланду, В.А. Матреничеву, В. Мележику, Е.Б. Наймарк, Е.Г. Раевской, Г.Н. Садовникову, Г.Т. Ушатинской, А. Чистякову, Е.В. Шаркову, а также А.В. Кравцеву и Л.Т. Протасевичу за помощь при работе на электронном сканирующем микроскопе CamScan-4; А.В. Пахневичу – на рентгеновском микротомографе (SkyScan-1172); Л.В. Зайцевой – на сканирующем электронном микроскопе системы Zeiss EVO 50 с рентгеновским микроанализатором Inca Oxford (350).

Работа выполнена по Программе Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы» (подпрограмма II) и поддержана грантами РФФИ, №№ 11-04-00129 и 12-04-00102 и научной школой НШ-65493.2010.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алфимова Н.А., Матреничев В.А.* 2006. Особенности строения профилей химического выветривания раннего докембрия Карелии // Мат-лы 17 молодежной конференции, посвященной памяти К.О. Кратца. Петрозаводск. С. 127–129.
- Астафьева М.М.* 2005. Фрамбоидальные структуры черных сланцев кембрия Сибирской платформы и перми шельфа Баренцева моря // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–8.
- Астафьева М.М., Розанов А.Ю., Хувер Р.* 2005. Фрамбоиды: их структура и происхождение // Палеонтол. журн. № 5. С. 1–7.
- Астафьева М.М., Розанов А.Ю., Корнелл Д.* 2008. Раннепротерозойские (2.2 Ga) пиллоу-лавы Южной Африки и ископаемые микроорганизмы // Тезисы докладов 53 сессии Палеонтол. о-ва, СПб. С. 6–7.
- Астафьева М.М., Герасименко Л.М., Гентнер А.Р.* и др. 2011. Ископаемые бактерии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах / А.Ю. Розанов, Г.Т. Ушатинская (ред.). М.: ПИН РАН. 172 с.
- Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН, 2002. 188 с.
- Весталл Ф., Велли М.* 2002. Раннеархейские ископаемые бактерии // Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН. С. 84–90.
- Ветошкина О.С.* 2002. Бактериальная природа сидерита и апатита в конкрециях Вятско-Камской котловины // Бактериальная палеонтология. Инструменты, методы и задачи астробиологии V. Тезисы. М.: ПИН РАН. С. 23–24.
- Вологдин А.Г.* 1947. Геологическая деятельность микроорганизмов. Изв. АН СССР. Сер. геол. № 3. С. 19–36.
- Герасименко Л.М., Гончарова И.В., Заварзин Г.А.* и др. 1994. Динамика высвобождения и поглощения фосфора цианобактериями // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, Вып. 1. С. 348–353.
- Герасименко Л.М., Гончарова И.В., Жегалло Е.А.* и др. 1996. Процесс минерализации (фосфатизации) нитчатых цианобактерий // Литология и полезные ископаемые. № 2. С. 208–214.
- Герасименко Л.М., Жегалло Е.А., Жмур С.И.* и др. 1999. Бактериальная палеонтология и исследования углистых хондритов // Палеонтол. журн. № 4. С. 103–125.
- Герасименко Л.М., Заварзин Г.А.* 1993. Реликтовые цианобактериальные сообщества // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука. С. 222–253.
- Герасименко Л.М., Ушатинская Г.Т.* 2002. Цианобактерии, циано-бактериальные сообщества, маты, биопленки // Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН. С. 36–46.

- Годовиков А.А. 1975. Минералогия. М.: Недра. 520 с.
- Головенко В.К. 1975. Докембрийские коры выветривания, их особенности и методика литолого-геохимического изучения // Докембрийские коры выветривания. М.: Наука. С. 16–27.
- Жмур С.И. 1993. Цианобактериальное бентосное сообщество – основной продуцент органического вещества морских высокоуглеродистых биолитогенных пород // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука. С. 294–303.
- Жмур С.И., Бурзин М.Б., Горленко В.М. 1995. Цианобактериальные маты и формирование углеродистых пород докембрия // Литология и полезные ископаемые. № 2. С. 206–214.
- Жмур С.И., Горленко В.М., Розанов А.Ю. и др. 1993. Цианобактериальная бентосная система-продуцент углеродистого вещества шунгитов нижнего протерозоя Карелии // Литология и полезные ископаемые. № 2. С. 122–124.
- Заварзин Г.А. 1993. Развитие микробных сообществ в истории Земли // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука. С. 212–221.
- Заварзин Г.А. 2003а. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука. 348 с.
- Заварзин Г.А., Колотилова Н.Н. 2001. Введение в природоведческую микробиологию. М.: Кн. дом Ун-т. 256 с.
- Куликов В.С. Высокомагнезиальный вулканизм раннего протерозоя (Карелия) / Коматииты и высокомагнезиальные вулканы раннего докембрия Балтийского щита. О.А. Богатиков (ред.). Л.: Наука. 1988. С. 20–88.
- Лука Ж., Прево Л. 1984. Синтез апатита. К вопросу о новой модели генезиса осадочных фосфоритов // Докл. 27 МГК. Т. 15. Неметаллические полезн. ископ. С. 211–215.
- Курсанов Л.И., Забелина М.М., Мейер К.И. и др. 1953. Определитель низших растений. Т. 1. Водоросли. М.: Советская наука. 396 с.
- Мошкова Н.А., Голлербах М.М. 1986. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 10. Зеленые водоросли. Л.: Наука. 360 с.
- Орлеанский В.К., Пауль Р.К., Жегалло Е.А., Мудренко Л.М. 1994. Лабораторное моделирование фосфатных онколитоподобных образований // Литол. и полезн. ископ. № 4. С. 127–131.
- Решения 3 межведомственного регионального стратиграфического совещания по мезозою и кайнозою Средней Сибири. 1981 // Новосибирск. 91 с.
- Решение 3 всероссийского совещания «Общие вопросы расчленения докембрия». 2001 // Стратигр. Геол. корреляция. Т. 9. № 3. С. 101–106.
- Розанов А.Ю. 1999. Ископаемые бактерии и новый взгляд на процессы осадкообразования // Соросовский образоват. журн. Т. 10. № 47. С. 63–67.
- Розанов А.Ю. 2003. Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Палеонтол. журн. № 6. С. 41–49.
- Розанов А.Ю. 2004. Бактериальная палеонтология, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Современные проблемы геологии. Тр. Геол. ин-та. М.: Наука. С. 448–462.

- Розанов А.Ю., Астафьева М.М.* 2008а. Празинофиты (зеленые водоросли) из нижнего протерозоя Кольского полуострова // Палеонтол. журн. № 4. С. 90–93.
- Розанов А.Ю., Астафьева М.М., Вревский А.Б.* и др. 2008б. Микрофоссилии раннедокембрийских континентальных кор выветривания Фенноскандинавского щита // Отечеств. геол. № 3. С. 83–90.
- Розанов А.Ю., Жегалло Е.А.* 1989. К проблеме генезиса древних фосфоритов Азии. Литология и полезные ископаемые. № 3. С. 67–82.
- Розанов А.Ю., Заварзин Г.А.* 1997. Бактериальная палеонтология // Вестн. РАН. Т. 67. № 2. С. 109–113.
- 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.
- Сергеев В.Н.* 2002. Окременные микрофоссилии // Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН. С. 91–96.
- Тимофеев Б.В.* 1959. Древнейшая флора Прибалтики. Гостоптехиздат. 320 с.
- Тимофеев Б.В.* 1982. Микрофитофоссилии раннего докембрия. Л.: Наука. 128 с.
- Шарков Е.В., Евсеева К.А., Красивская И.С., Чистяков А.В.* 2005. Магматические системы раннепалеопротерозойской Балтийской крупной изверженной провинции кремнеземистой высокомагнезиальной (бонинитоподобной) серии // Геология и геофизика. № 9. С. 968–980.
- Школьник Э.Л., Тан Тяньфу, Еганов Э.А.* и др. 1999. Природа фосфатных зерен и фосфоритов крупнейших бассейнов мира. Дальнаука. 207 с.
- American Mineralogist.* 1998. V. 83. №№ 11–12(2). P. 1378–1607.
- Astafieva M.M., Hoover R., Rozanov A.Yu.* 2004. Framboidal structures in Earth rocks and in astromaterials // Instruments, Methods, and Missions for Astrobiology VII. R.B. Hoover, A.Yu. Rozanov (eds). Proc. SPIE. V. 5163. P. 36–47.
- Astafieva M.M., Hoover R.B., Rozanov A.Yu., Vrevskiy A.B.* 2006. Fossil microorganisms in Archaean // Instruments, Methods, and Missions for Astrobiology IX / R.B. Hoover, G.V. Levin, A.Yu. Rozanov (eds). Proc. SPIE. V. 6309. P. 630904-1 – 630904-10.
- Astafieva M.M., Rozanov A.Yu., Cornell D.H., Hoover R.B.* 2008. Life development on the boundary lava-water (on the example of Palaeoproterozoic Ongeluk lavas of South Africa) // Proc. SPIE. V. 7097. 709703-1 – 709703-13. doi:10.1117/12.791901
- Astafieva M.M., Rozanov A.Yu., Sadovnikov G.N., Sapova E.V.* 2009. Fossil Bacteria from the Permian Triassic Trappean Strata of Siberia // Paleontol. Journ. V. 43. № 8. P. 896-904. doi:10.1134/S0031030109080085 Key: citeulike:6448918
- Astafieva M.M., Rozanov A.Yu., Hoover R.B.* 2011. Multicellular algae from Lower Proterozoic (2.45 Ga) weathering crusts of Kola Peninsular // Proc. SPIE, V. 8152. 815204-1 – 815204-10. doi:10.1117/12.892453
- Astafieva M.M., Rozanov A.Yu.* 2012. Bacterial-paleontological study of Early Precambrian weathering crusts // Earth Science Research. V. 1. № 2. P. 163–170. DOI: 10.5539/esr.v1n2p163

- Banfield J.F., Nealson K.H.* (eds). 1997. Geomicrobiology: Interactions between microbes and minerals. *Rev. Mineralogy*. V. 35. 448 p.
- Boston P.J., Spilde M.N., Northup D.E.* et al. 2001. Cave biosignature suites: Microbes, Minerals, and Mars // *Astrobiol.* V. 1. № 1. P. 25–55.
- Briggs D.E.G., Kear A.J., Martill D.M., Wilby P.R.* 1993. Phosphatization of soft-tissue in experiments and fossils // *Journ. Geol. Soc. London*. V. 150. № 6. P. 1035–1038.
- Brocks J.J., Logan G.A., Buick R., Summons R.E.* 1999. Archean Molecular Fossils and the Early Rise of Eukaryotes // *Science*. V. 285. № 5430. P. 1033–1036.
- Cornell D.H., Schütte S.S., Eglington B.L.* 1996. The Ongeluk basaltic andesite formation in Griqualand West, South Africa: submarine alteration in a 2222 Ma Proterozoic sea // *Precambrian Research*. V. 79. P. 101–123.
- Devouagard B., Posfai M., Xin Hua* et al. 1998. Magnetite from magnetotactic bacteria: size distributions and twinning // *Amer. Mineralogist*. V. 83. P. 1387–1398.
- Fisk M.R., Storrie-Lombardi M.C., Josef J.* 2006a. The water-igneous rock interface: potential microbial habitats on Mars // *Technical Abstract Summary Digest. Part of Proc. SPIE*. V. 6309. 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* / R.B. Hoover, G.V. Levin, A.Yu. Rozanov (eds). *Proc. SPIE*. V. 6309. P. 630903-1 – 630903-9.
- Fortin D., Ferris F.G., Beveridge F.G.* 1998. Surface-mediated Mineral Development by Bacteria // *Reviews in Mineralogy*. V. 35. *Geomicrobiology: Interactions between Microbes and Minerals* / J.F. Banfield, K.H. Nealson (eds). P. 161–180.
- Furnes H., Banerjee N.R., Muehlenbachs K.* et al. 2004. Early life recorded in Archaean pillow lavas // *Science*. V. 304. P. 578–581.
- Furnes H., Banerjee N.R., Staudigel H.* et al. 2007. Comparing petrographic signatures of bioalteration in recent to Mesoarchean pillow lavas: Tracing subsurface life in oceanic igneous rocks // *Precamb. Res.* V. 158. P. 156–176.
- Furnes H., Staudigel H.* 1999. Biological mediation in ocean crust alteration: how deep is the deep biosphere? // *Earth Planet Sci. Lett.* V. 166. P. 97–103.
- Goncharova I.V., Gerasimenko L.M., Zavarzin G.A., Ushatinskaya G.T.* 1993. Formation of mineral phosphate microtubes in the presence of galophilic cyanobacterium *Microcoleus chthonoplastes* // *Current Microbiology*. V. 27. P. 187–190.
- Jones B., Renaut R.W., Rosen M.R.* 1998. Microbial biofacies in hot-spring sinters: a model based on Ohaaki Pool, North Island, New Zealand // *J. Sedimentary Research*. V. 68. № 3. P. 413–434.
- Kirshvink J.L., Jones D.S., MacFadden B.J.* (eds). 1985. Magnetite biomineralization and magnetoreception in organisms. N.Y.- L.: Plenum 2.
- Knoll A.H.* 1994. Neozoic evolution and end nomenal change // *Early life on Earth*. N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 439–449.

- Knoll A.H., Barghoorn E.S.* 1977. Archaean microfossils showing cell division from the Swaziland System of South Africa // *Science*. V. 198. P. 396–398.
- Kohn M.J., Riciputi L.R., Orange D.L.* 1998. Sulfur isotope variability in biogenic pyrite: reflections of heterogeneous bacterial colonization? // *Amer. Mineralogist*. V. 83. № 11–12. Pt 2. P. 1454–1468.
- Lougheed M.S., Mancuso J.J.* 1973. Hematite framboids in the Nagaunee Iron formation, Michigan: Evidence for their biogenic origin // *Econom. Geol.* V. 68. P. 202–209.
- Lowenstam H.A., Weiner S.* 1989. On biomineralization. Oxford: Oxford Univ. Press. 324 p.
- Lucas J., Prevot L.* 1984. Synthèse de l'apatite par voie bactérienne à partir, de matière organique phosphatée et de divers carbonates de calcium dans des eaux douces et marines naturelles // *Chemical Geol.* № 42. P. 101–118.
- McKay D.S., Rozanov A.Yu., Hoover R.B., Westall F.* 1998. Phosphate biomineralization of Cambrian microorganisms // *Proc. SPIE*. V. 3441. P. 170–176.
- Melezhik V.A., Lepland I., Rozanov A.Yu., Astafieva M.M.* 2000. Ma phosphorites in the context of evolution of Palaeoproterozoic ocean chemistry // *Abstr. 2 Int. Paleont. Congress. Univ. Sci. Techn. China Press*. 2006. P. 45–46.
- Puchtel I.S., Haase K.M., Hofmann A.W.* et al. 1997. Petrology and geochemistry of crustally contaminated komatiitic basalts from the Vetreny Belt, southeastern Baltic Shield: Evidence for an early Proterozoic mantle plume beneath rifted Archaean continental lithosphere // *Geochim. Cosmochim. Acta*. V. 61. № 6. P. 1205–1222.
- Puchtel I.S., Brugmann G.E., Hofmann A.W.* et al. 2001. On isotope systematics of komatiitic basalts from the Vetreny belt, Baltic Shield: evidence for a chondritic source of the 2.45 Ga plume // *Contrib. Miner. Petrol.* V. 140. P. 588–599.
- Rasmussen B.* Filamentous microfossils in a 3.235-million-year-old volcanogenic massive sulfide deposit // *Nature*. 2000. V. 405. P. 676–679.
- Rozanov A.Yu.* 2002. Some problems of bacterial mineralization and sedimentation // *Proc. SPIE*. V. 4939. P. 83–87.
- Rozanov A.Yu.* 2005. Geological events in the Precambrian Era // *Proc. SPIE*. V. 5906. P. 59060N-1 – 59060N-9.
- Rozanov A.Yu., Astafieva M.M., Hoover R.B.* 2008. The Early Earth and its environments // *Proc. SPIE*. V. 7097. 709707-1 – 709707-15. doi:10.1117/12.791902
- Rozanov A.Yu., Astafieva M.M.* 2009. The Evolution of the Early Precambrian Geobiological Systems // *Paleontol. Journ.* V. 43. № 8. P. 911–927. doi:10.1134/S0031030109080103 Key: citeulike:6448911
- Russell M.J., Hall A.J.* 1997. The emergence of life from iron monosulfide bubbles at a submarine hydrothermal redox and pH front // *Journ. Geol. Soc. London*. V. 154. P. 377–402.
- Sadovnikov G.N., Orlova E.F.* 1994. The Taimyr stage – **the terminal stage of the continental Permian** // *Transcriptions (Doklady) of the Russian Academy of Sciences, earth science section*. V. 341 A (3). P. 149–153. Scripta Technica.

- Schidlowski M.* 1988. A 3.800-million-year isotopic record of life from Carbon in sedimentary rocks // *Nature*. № 333. P. 313–318.
- Schidlowski M.* 2001. Carbon isotopes as biogeochemical recorder of life over 3.8 Ga of Earth history: evolution of a concept // *Precambrian Research*. V. 106. P. 117–134.
- Schopf J.W.* (ed.). 1983. *Earth's Earliest Biosphere, its Origin and Evolution*. Princeton: Prinseton 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.
- Staudigel H., Furnes H.* 2004. Microbial mediation of oceanic crust alteration // *Hydrogeology of the oceanic crust / E.E. Davis, H. Elderfield* (eds). Cambridge Univ. Press. P. 606–624.
- Staudigel H., Furnes H., Kelley K.* et al. 2004. The oceanic crust as bioreactor // *The Subseafloor Biosphere at Mid-Ocean Ridges / W. Wilcock, E. Delong, D. Kelley et al.* (eds). Geophys. Monogr. Ser. 144. Am. Geophys. Union. P. 325–341.
- 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.
- Taylor G.R.* 1983. A mechanism for frambooid formation – **the role of bacteria**. A reply to Dr. S.I. Kalogeropoulos and a further contribution // *Miner. Deposita*. V. 18. P. 129–130.
- Tazaki K.* 1997. Biomineralization of layer silicates and hydrated Fe/Mn oxides in microbial mats: an electron microscopical study // *Clays and Clay Minerals*. V. 45. № 2. P. 203–212.
- Thorseth I.H., Furnes H., Heldal M.* 1992. The importance of microbiological activity in the alteration of natural basaltic glass // *Geochim. Cosmochim. Acta*. V. 56. P. 845–850.
- Thorseth I.H., Torsvik T., Torsvik V.* et al. 2001. Keldysh-98 Scientific party, 2001. Diversity of life in ocean floor basalts // *Earth Planet Sci. Lett.* V. 194. P. 31–37.
- Walsh M.M.* 1992. Microfossils and possible microfossils from the Early Archean Onverwacht Group, Barberton Mountain Land, South Africa // *Precambrian Res.* V. 54. P. 271–293.
- Walter M.R.* 1983. Archean stromatolites: evidence of the Earth's earliest benthos. Earth's earliest biosphere: its origin and evolution // Princeton Univ. Press. P. 187–213.
- Zhang Chuanlun, Vali H., Romanek Ch.H.* et al. 1998. Formation of single-domain magnetite by a thermophilic bacterium // *Amer. Mineralogist*. V. 83. №№ 11-12(2). P. 1409–1418.
- Zhegallo E.A., Rozanov A.Yu., Ushatinskaya G.T.* et al. 2000. Atlas of microorganisms from ancient phosphorites of Khubsugul (Mongolia). Huntsville, Alabama, USA. 168 p.

Bacterial-paleontological studies of the ancient (Archean-Proterozoic) rocks

M.M. Astafieva

Microorganisms, especially prokaryotes, dwell everywhere. They inhabit water and land, in surface rocks, and deep inside the Earth. Microorganisms are found in wet crevices of volcanic rocks. Imprints in the rocks and metabolic remains are the evidences for their existence in the past. Increase of knowledge on the origin and evolution of geo-biological systems in the Archean-Early Proterozoic is one of the most important geological and biological problem. The progress in this field is tightly connected with the bacterial-paleontological studies.

Key words: Archean, Early Proterozoic, Precambrian, biosphere evolution, prokaryotes, bacteria, microorganisms, eukaryotes, weathering crusts, greenstone belt, pillow lava.

Объяснение к таблице I

Изображения на фиг. 1 происходят из вулканических стекол пиллоу-лав нижнего протерозоя (2.41 млрд. лет) Мяндухи (Карелия); на фиг. 2 – из краевых частей подушек пиллоу-лав с межподушечным материалом нижнего протерозоя (около 2.0 млрд. лет) Онежской мульды (Карелия); фиг. 3–6 – из пиллоу-лав (экструзия Онгелюк-Хекпурт) нижнего протерозоя (2.22 млрд. лет) кратона Каапвал, Южная Африка.

Фиг. 1. Расплющенный чехол от бактериальной нити.

Фиг. 2. «Срез» полой нити, слегка выступающей из породы. Чехол нити частично заполнен породой.

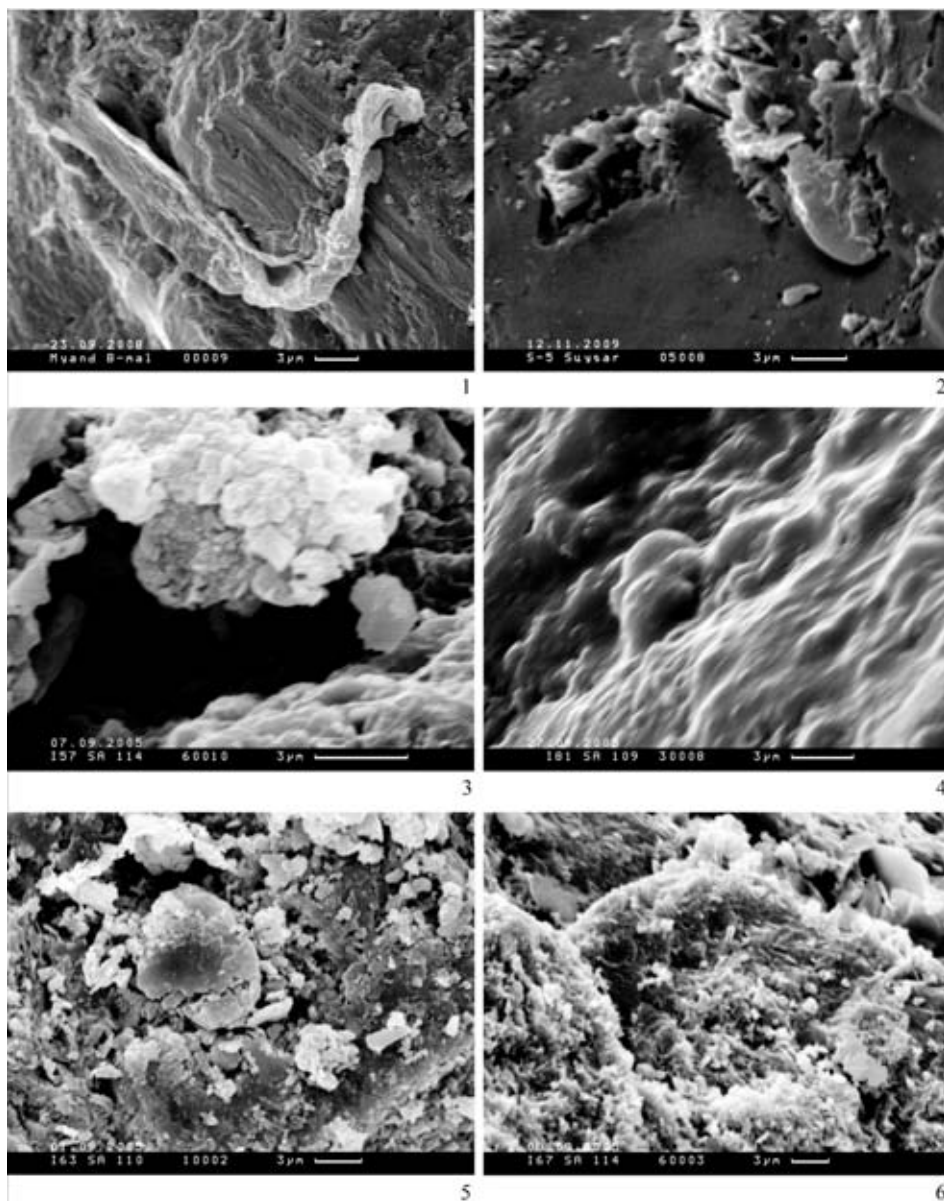
Фиг. 3. Одиночные коккоидные формы диаметром около 3 мкм, с грубой шероховатой поверхностью, погруженные в породу. Эти кокки сходны с кокками, встреченными в архее Карелии (Астафьева, 2006).

Фиг. 4. Многочисленные коккоидные формы, погруженные в гликокаликс.

Фиг. 5. Овальная форма, размером около 10 мкм.

Фиг. 6. Крупные шаровидные формы с диаметром более 20 мкм.

Таблица I



Объяснение к таблице II

Изображения на фиг. 1–3 происходят из осадочного материала между базальтовыми покровами в вулканитах нижнего протерозоя (около 2.0 млрд. лет) Сортавальского поднятия, Сев. Приладожье, близ пос. Харлу; фиг. 4–6 – из пермотриасовых трапповых формаций Сибири (Тунгусская синеклиза, правобережье р. Илимпея).

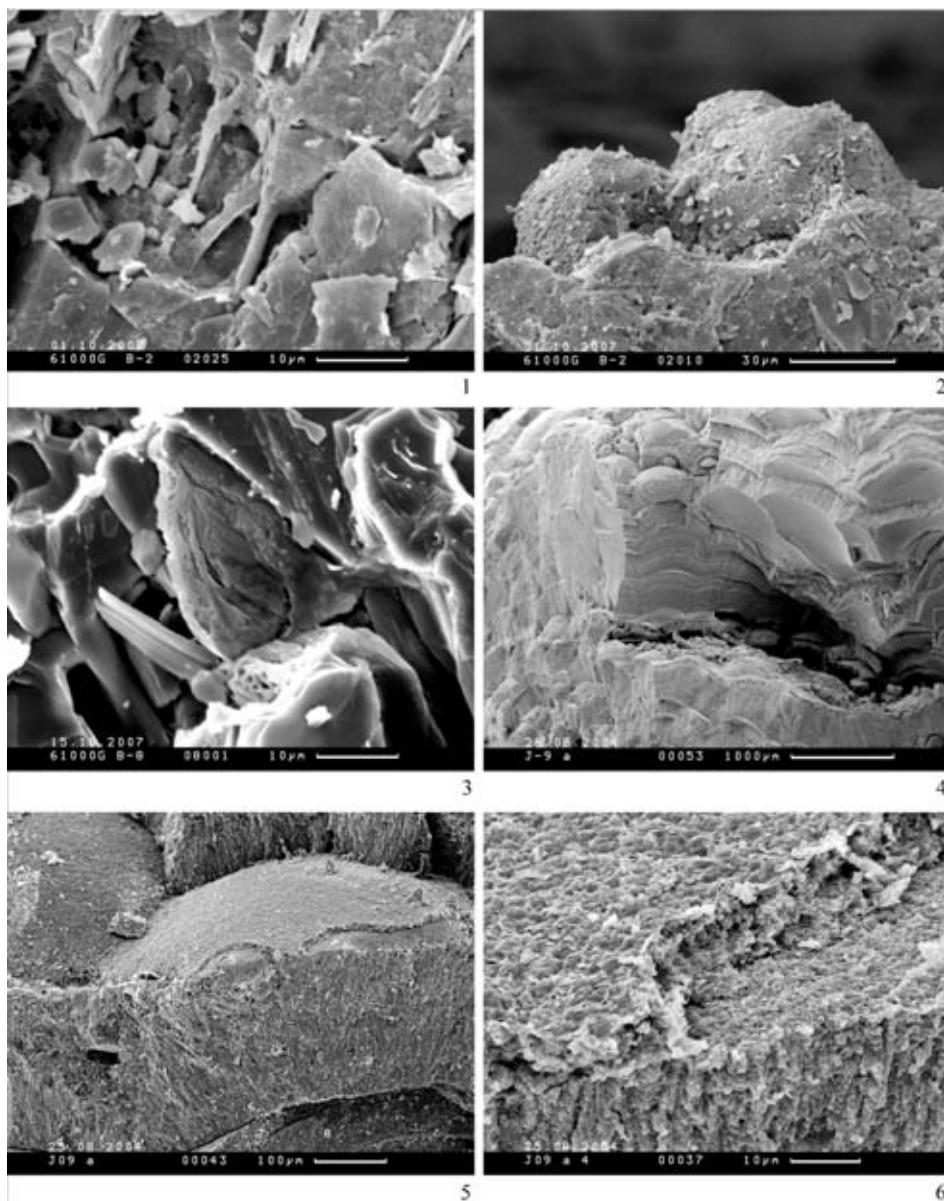
Фиг. 1. Многочисленные нитевидные формы. Видны фрагменты нитей длиной около 10 мкм и диаметром 2–3 мкм.

Фиг. 2. Крупные (диаметр >30–40 мкм) сферические формы. Внешне они близки акритархам, описанным Б.В. Тимофеевым (1982).

Фиг. 3. Крупная каплевидная форма (длина >50 мкм, ширина около 15 мкм) со сложной внутренней структурой. Можно предположить ее эвкариотную природу.

Фиг. 4–6. Своеобразные циклы, представленные чередованием отдельных прослоев, состоящих из нитевидных биоморфных микроструктур, отделенных друг от друга прослоями глинистых частиц. Нитевидные микроструктуры покрыты, как правило, гликокаликсом. Различные увеличения одного и того же фрагмента.

Таблица II



Объяснение к таблице III

Изображения на фиг. 1–2 происходят из пермо-триасовых трапповых формаций Сибири (Прианабарье, урочище Капчан); фиг. 3–6 – из галек нижнепротерозойских фосфоритов (2.04 млрд. лет) Печенгского зеленокаменного пояса (Кольский п-ов).

Фиг. 1. Акритархоподобные формы с неровной поверхностью, покрытые гликокаликсом.

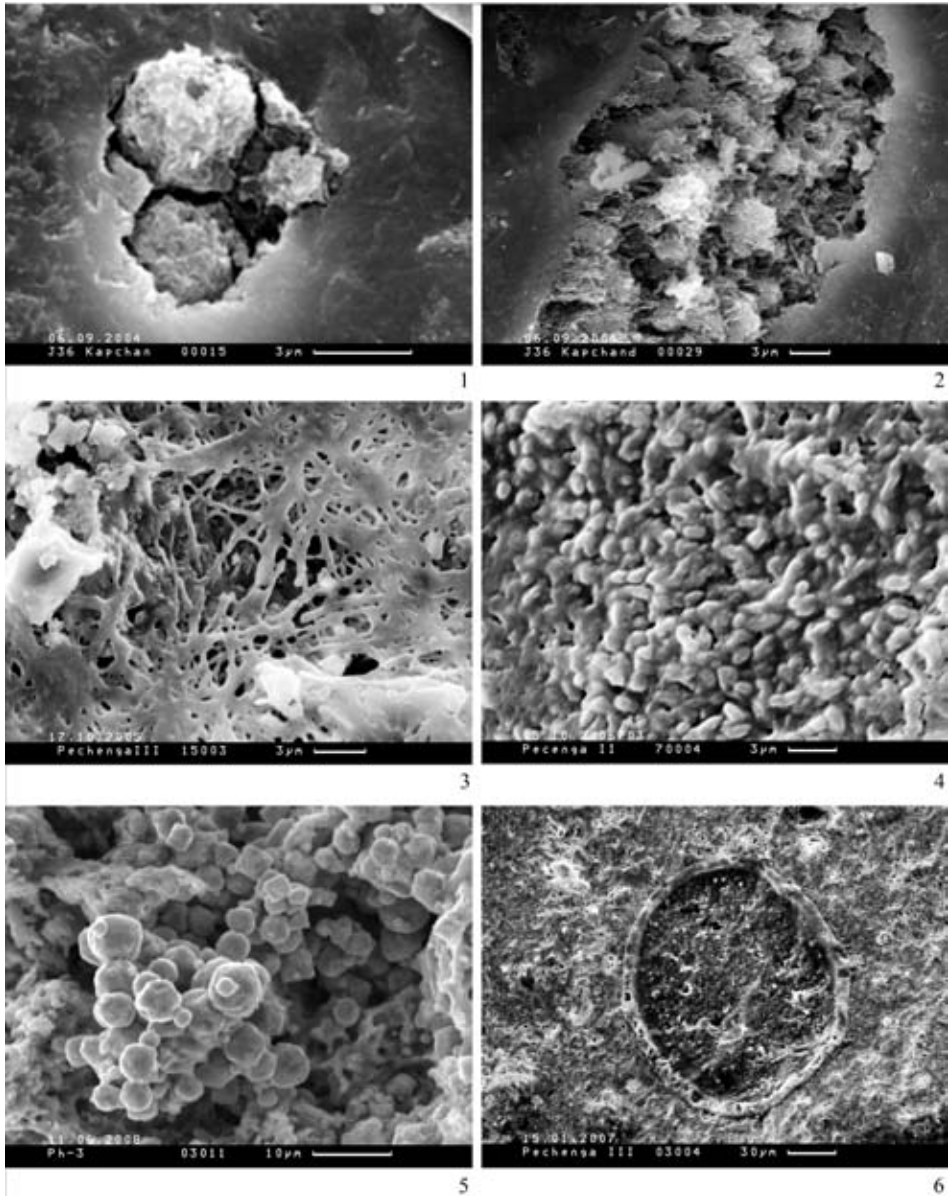
Фиг. 2. Коккоидные формы, погруженные в гликокаликс, и покрытые толстым слоем вероятно окремнелой биопленки.

Фиг. 3. Фосфатизированные переплетающиеся нити бактерий в гликокаликсе.

Фиг. 4–5. Скопления коккоидных, овальных, палочковидных, гантелевидных форм.

Фиг. 6. Фосфатизированная зеленая водоросль *Pechengia melezhiki* Rozanov et Astafieva, 2008.

Таблица III



Объяснение к таблице IV

Изображения на фиг. 1–2 происходят из нижнепротерозойской (2.448 ± 8 млрд. лет) коры выветривания Имандра-Варзугского пояса (Кольский п-ов); фиг. 3, 5 – из архейской (лопийской) коры выветривания (~2.8 млрд.лет) оз. Вороньего (Лехтинская структура, Карелия); фиг. 4 – из нижнепротерозойской (~2.4 млрд. лет) коры выветривания оз. Паанаярви (Сев. Карелия); фиг. 6 – из предьятулийской коры выветривания (~2.3 млрд. лет; нижний протерозой) Сев. Приладожья.

Фиг. 1–2. Ископаемые эвкариотные организмы.

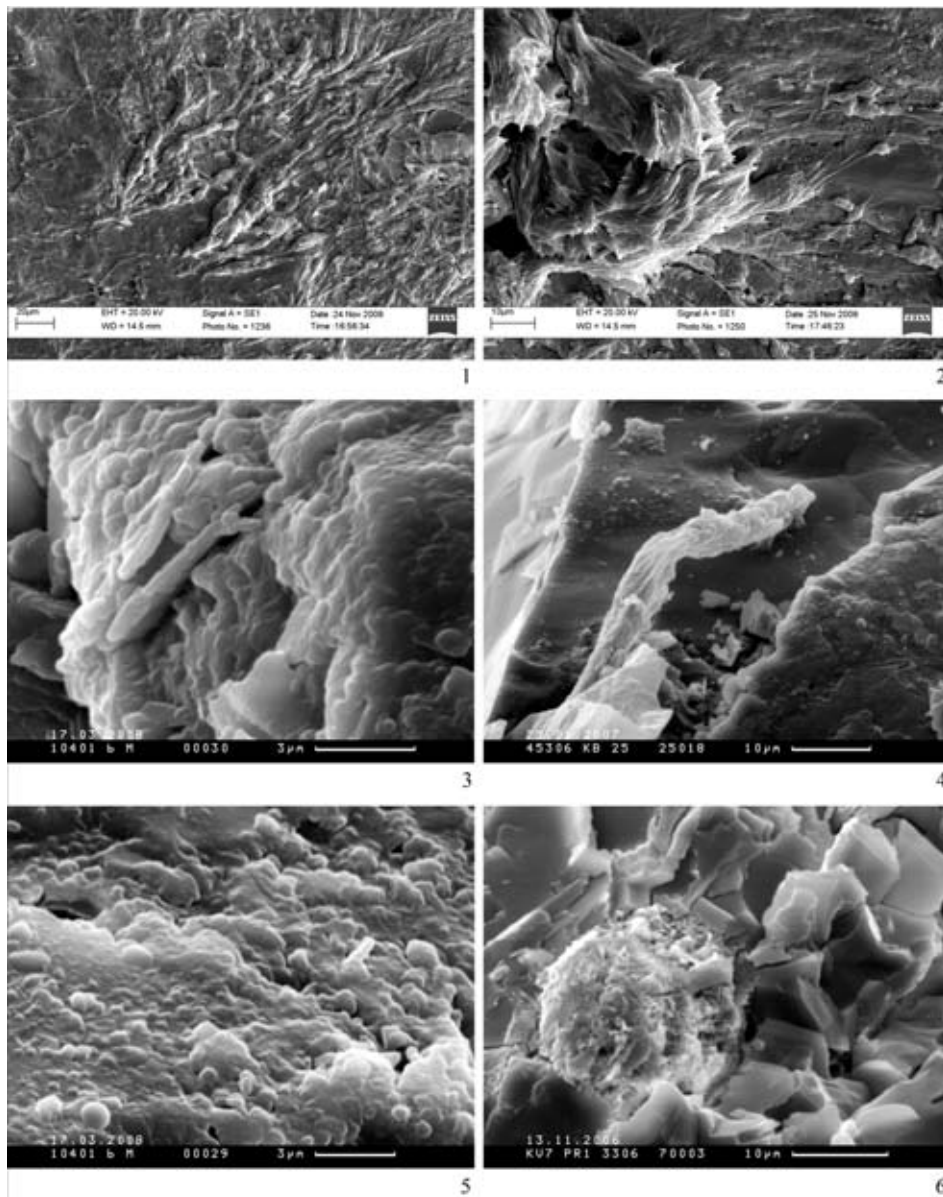
Фиг. 3. Фрагмент породы, состоящей из фоссилизированной биопленки с нитевидными и коккоидными формами.

Фиг. 4. Фрагмент нитевидной формы диаметром около 5 мкм, напоминающий смятый чехол цианобактерий.

Фиг. 5. Фрагмент породы, состоящий из разрушенных кокков, гантелевидных форм и обрывков нитей, покрытый биопленкой.

Фиг. 6. Крупная шаровидная форма диаметром до 20 мкм с неровной бугристой поверхностью. Форма полуразрушена, однако видно, что она была неоднородной.

Таблица IV



Проблемы эволюции биосферы.

Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2013. С. 36–47.

<http://www.paleo.ru/institute/files/biosphere.pdf>

МИНЕРАЛЬНЫЕ ИСТОКИ ФОРМИРОВАНИЯ ПРОТОБИОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР, БИОМИНЕРАЛЫ, БИОМИНЕРАЛЬНАЯ КОЭВОЛЮЦИЯ

Н.П. Юшкин

Институт геологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар

yushkin@geo.komisv.ru

Приводятся результаты исследования природных биоморфных углеводородных структур, рассматриваются их гомологичность с простейшими биологическими структурами, рассматриваются природа и свойства биоминералов, их вклад в биоминеральную коэволюцию.

Ключевые слова: твердые углеродистые вещества, абиогенез, биосфера, протоорганизмы, биоминеральные взаимодействия, биоминералы.

Биоминеральные взаимодействия, развивающиеся с истоков формирования биосферы, и коэволюция минеральных и биогеологических структур привели к кардинальным изменениям минерального мира литосферы, выразившихся в резком увеличении минерального разнообразия его структуры, снижении структурной плотности и суммарной симметрии (эволюции «кубического» минерального мира» в «моноклинный»), ускорении темпов биоминералогенетических явлений и накоплении усложнений в верхних частях литосферы.

Биоминеральные взаимодействия изучаются, начиная с зарождения естествознания, и привлекают внимание широкого круга естествоиспытателей. Однако многие ключевые проблемы далеки от решения, и целостной современной концепции еще не существует.

Углерод – главный элемент живого вещества, и именно его свойства определяют углеродный тип земной жизни. По мнению химиков и биохимиков, никакая другая основа биологической жизни невозможна. С начала 90-х годов прошлого века в Институте геологии разрабатывается теория углеводородной кристаллизации жизни (минеральный организмобиоз) суть которой заключается в структурно-функциональном развитии упорядоченных углеводородных систем – протоорганизмов в биологические организмы. В рамках разработки данного концепта проведены детальные исследования состава, молекулярной и надмолекулярной структуры

первичном предпланетном хондритовом материале и до 250 – в первичном в коровом. Минералообразующие процессы небиологической природы обеспечили минеральное разнообразие примерно в 1 500 минеральных видов и около 1 000 из них генерированы гранитоидным магматизмом и связанными с ними гидротермальными процессами. Со времен зарождения жизни 3.8 млрд. лет и до начала формирования биосферы благодаря биологическому фактору, число минеральных видов увеличилось в 3 раза до 4 500 ныне известных. Большую роль в этом играли окислительные процессы.

Следует отметить, что биоминеральная эволюция характеризуется строго направленным «разрыхлением» минерального вещества, выраженным через уменьшение суммарной плотности размещения атомов в минералах (P_A) от 0.50 в предпланетном хондритовом материале до 0.44 – в минералах базальтового этапа и 0.38 – в современном минеральном мире. В этом же направлении снижается суммарный индекс симметричности: 33.58→29.00→21.95.

Высокоструктурированные твердые углеродистые вещества и углеводородные молекулярные кристаллы, которые обладают функциональными и элементами протоклетки, протогена, содержат строительные компоненты протобелка и могут рассматриваться как наиболее подходящие предбиологические системы, как для создания информационного генетического аппарата, так и для развития в простейшие организмы. Многие из них характеризуются аналогичным составу белка химическим составом, присутствием всех главных структурных элементов жизни и элементов-катализаторов, наличием белковых аминокислот, включая L-формы так называемых «биомолекул».

Нами исследованы типичные нафтиды, то есть продукты природного изменения нефти из различных месторождений нефти и газа (озокерит, асфальтит, гильсонит), гидротермальные асфальтиты из полиметаллических, урановых, медноколчеданных и других месторождений, в том числе и из древних «черных курильщиков» ордовикско-среднедевонского возраста (керит, антраксолит), керит из пегматитов в виде фиброкристаллов, сформировавшихся в условиях высоких давлений и температур ($T = 500\text{--}280\text{ }^\circ\text{C}$, $P = 50\text{--}20\text{ МПа}$) в парово-газовой среде из углеродных газов по ПЖК (пар-жидкость-кристалл) механизму. Также проанализированы различные типы непрозрачного твердого углерода: шунгиты Карелии и Якутии; синтетические углеродистые волокна, используемые для тепловой изоляции в российских космических кораблях. Изучены различные экзотические образования: фульгуриты, образующиеся в результате удара молнии в сухие горные породы, и киришиты, сформировавшиеся при взрывном характере поступления обломков углеродистых шлаков и шунгитов на дневную поверхность в ходе голоценовой эксплозивной деятельности. На рис. 2 показаны поля исследованных природных твердых углеводородов, нанесенных на диаграмму Ван Клеверена. Биоморфные структуры некоторых из вышеперечисленных твердых углеводородов представлены на рис. 3.

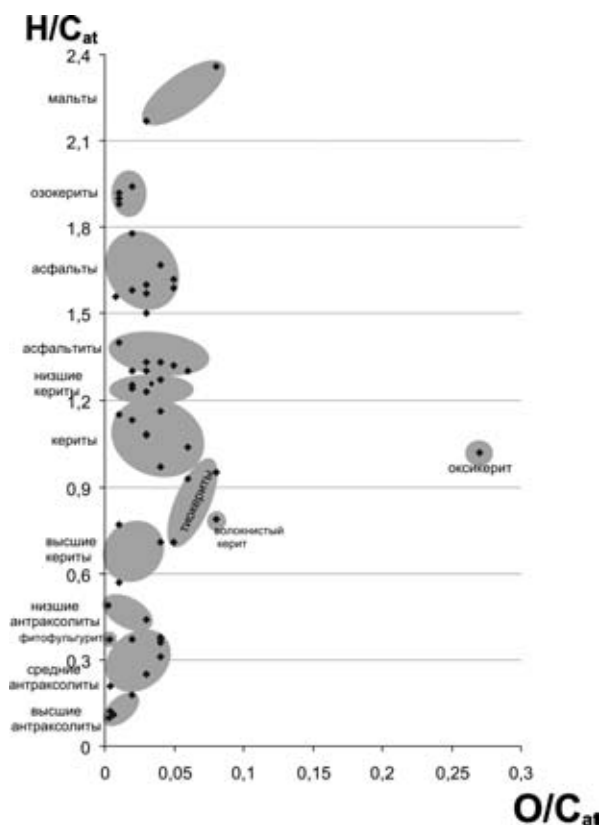


Рис. 2. Природные углеродные субстанции в координатах атомных отношений O/C_{at} – N/C_{at} .

Исследование структурных особенностей природных твердых битумов ряда карбонизации от асфальтитов до высших антраксолитов методом сканирующей зондовой микроскопии позволило определить характерные для каждого подкласса типы надмолекулярных структур и размеры первичных частиц. Выявлены качественные закономерности надструктурной эволюции твердых битумов в термально-метаморфическом ряду карбонизации (Голубев, Мартиросян, 2010). В целом, в ряду карбонизации в твердых битумах элементы надмолекулярной структуры уменьшаются от асфальтитов к средним антраксолитам. Размеры частиц составляют 400–500 нм. Хотя иногда встречаются до 200 нм в асфальгитах, 200–300 нм в низших керитах, 50–100 нм в высших керитах и 30–40 нм в среднем антраксолите. Волокна в асфальгитах хаотично переплетены, для низших керитов характерно взаимно ориентированное расположение удлиненных волокон. В высших керитах ориентированное расположение волокон сохраняется, однако они заметно укорачиваются, и в общей волокнистой массе появляются глобулярные образования. В антраксолитах глобулярная доля в надмолекулярной структуре возрастает, полностью доминируя в высших.

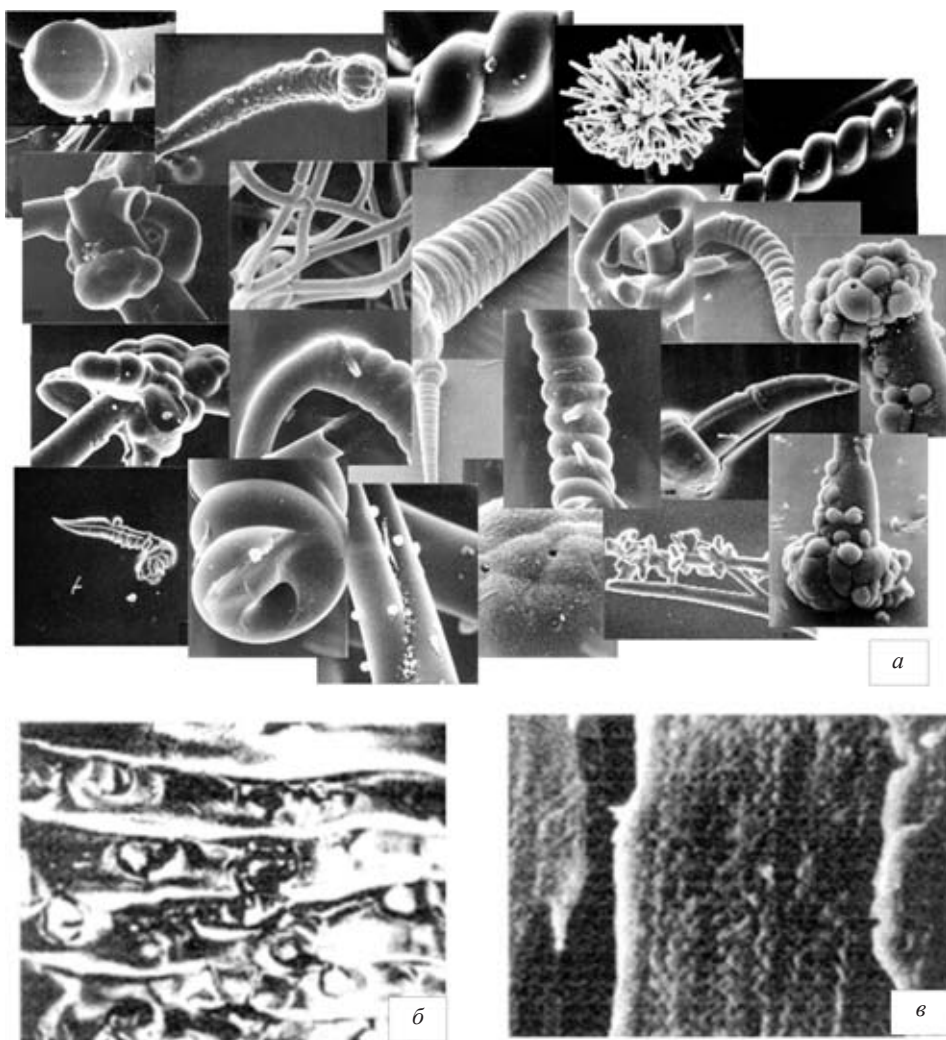
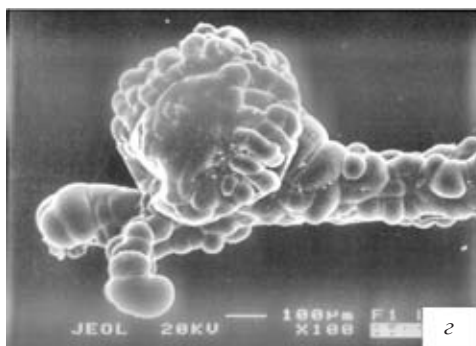
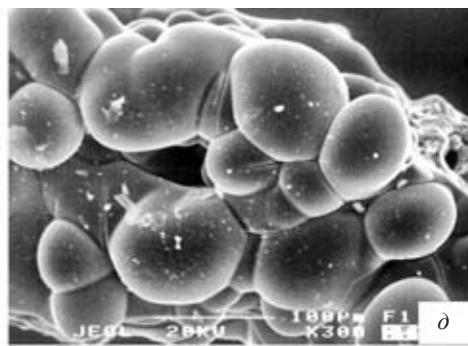


Рис. 3. Биоморфные структуры твердых углеводов: а – фиброкерит (Волянь, Украина); б – высший антраколит – шунгит (Карелия, Россия); в – антраколит (р. Лена, Россия); г–ж – фитофульгурит, средний антраколит (Трансбайкал, Россия); з – волокна киришита на апошунгите (р. Волхов, Россия); и – тонкий срез волокнистого киришита.

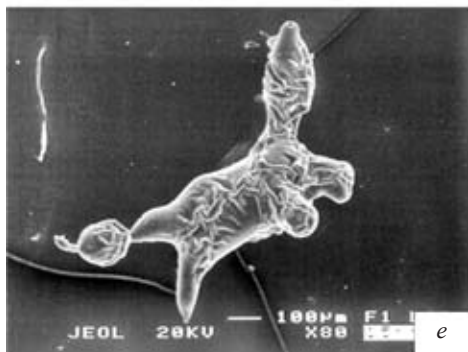
Наноразмерные структуры в асфальтитах и керитах можно интерпретировать как надмолекулы, сложенные асфальтеновыми ассоциатами. Смолы и масла являются вмещающей надмолекулы средой, различной на АСМ-изображениях асфальтитов и низших керитов. Форма надмолекулярных элементов определяется агрегированием исходных асфальтеновых частиц в смолисто-масляной среде в различных физико-химических условиях, приводящих к формированию разнообразных агрегатов. При этом, чем выше содержание смол, как дисперсионной среды, тем больше возможностей у ас-



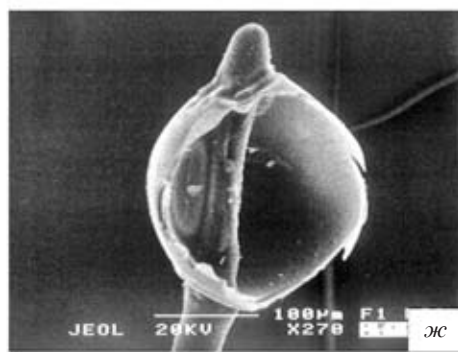
2



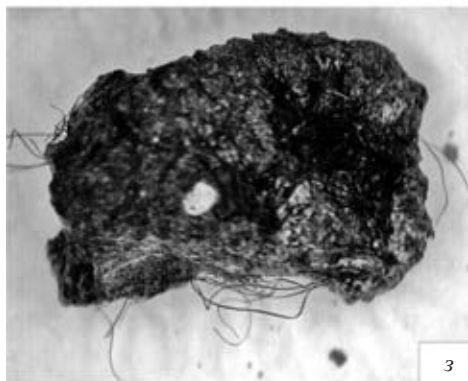
д



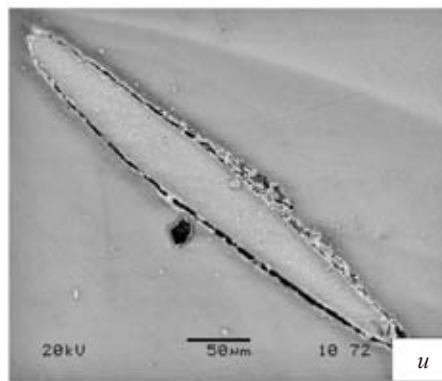
е



ж



3



и

фальтенов создавать крупные надмолекулярные частицы. Высшие кериты являются уже компактно структурированными на надмолекулярном уровне веществами, а разнообразие типов структурных элементов отражает разнообразие молекулярного состава – асфальтеновые ассоциаты при значительном содержании графеновых структурных элементов. Асфальтеновые агрегаты в лабораторном эксперименте, как правило, образуют частицы сферической формы. Однако в геологических условиях возможны различные воздействия на процессы агрегации, способствующие разнообразию форм и размеров надмолекул, что и наблюдается в природных твердых битумах.

Более двухсот образцов твердых углеводов различного состава, структуры и происхождения были проанализированы на содержание аминокислот (Yushkin, Lysiuk, 2011). В результате проведенных нами исследований было установлено, что аминокислоты присутствуют во всех генетических и структурных типах природных твердых углеводородных веществ. Их содержание варьирует от 4.5 до 19.5 мг на 100 г сухого вещества. Выявлен типоморфизм состава аминокислот в различных их типах, показано закономерное увеличение содержания аминокислот с увеличением температуры и структурной упорядоченности углеродистых веществ. В общем содержание аминокислот закономерно повышается от нафтидов к высокотемпературным углеводородам и к шунгитам, т. е. в естественном ряду термально-метаморфической эволюции битумов. В этом же направлении идет уменьшение содержания водорода вплоть до почти полного его исчезновения и повышение структурной и надмолекулярной упорядоченности, прослеживается тенденция облегчения изотопного состава углерода от -22 до -41 $\delta^{13}\text{C} \text{ ‰ PDB}$. Спектры аминокислот в различных типах битумов и высокоуглеродистых веществ, хотя и имеют определенную специфику, в общем близки между собой и характеризуются преобладанием глутаминовой кислоты, глицина, аспарагиновой кислоты, серина, аргинина, треонина, валина, лизина, лейцина. Обращают на себя внимание заметные отличия нафтидов от гидротермальных битумов и от шунгита и в тоже время близость состава аминокислот фиброкристаллического керита. Рекордно высокие концентрации аминокислот преимущественно левых конфигураций, обнаружены в киришитах, причем их общее содержание оказалось абсолютно рекордным для природных битумов, превышающим на порядок самые высокие концентрации аминокислот, установленных в волокнистых высокоструктурированных кристаллах керита из пегматитов Волыни и в фитофульгуритах Забайкалья (см. табл. 1). В киришитах, как и в фитофульгуритах и фиброкеритах, аминокислоты являются абиогенными, представлены преимущественно левыми конфигурациями, что противоречит установившемуся мнению об исключительно биологической природе левых аминокислот. Киришиты можно рассматривать как наиболее подходящие модели предбиологических структур, предшественников простейших живых организмов (Марин, Скублов, Юшкин, 2010). Реализации абиогенеза могли способствовать экстремальные условия с резкими колебаниями температур и давлений.

Проведенный анализ на содержание аминокислот различных типов битумов и высокоуглеродистых веществ дал возможность получить информацию для решения проблемы генезиса аминокислот. Несмотря на распространенное мнение, что существенное господство L-форм аминокислот в древних породах связано исключительно с загрязнением образцов современными организмами, сравнительный анализ распределения аминокислот в шунгитах и в современных бактериях, не подтверждает этого (Шанина, Голубев, 2010). Бактериальные объекты, как правило, содержат аспарагиновую и глутами-

Таблица 1. Аминокислоты в битумах (Yushkin, Lyshuk, 2011), мг/г

Аминокислоты	Уголь р. Кожим, Респ. Коми, Россия	Тиокерит скв. Бадзель, Респ. Коми, Россия	Антракосолит р. Лена, Сибирь, Россия	Антракосолит (шунгит) Респ. Карелия, Россия	Фиброкерит Волынь, Украина	Антракосолит (фитофульгурит) Забайкалье	Киришит Волхов, Россия
D-аланин	н.о.	0.001	0.003	0.006	0.031	0.010	0.022
L-аланин	0.039	0.006	0.003	0.002	0.060	0.039	0.451
D-треонин	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	0.004	н.о.
L-треонин	0.026	0.005	0.002	0.005	0.035	0.033	н.о.
D-валин	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	0.002	0.047
L-валин	0.020	0.005	0.002	0.004	0.034	0.030	1.764
Глицин	0.030	0.019	0.008	0.014	0.237	0.085	6.714
D-аллоизолейцин	н.о.	н.о.	0.006	н.о.	н.о.	0.015	0.005
L-изолейцин	0.012	0.005	0.0128	0.003	0.232	0.081	0.024
D-серин	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	0.118
L-серин	0.036	0.016	н.о.	0.019	н.о.	0.072	1.029
D-лейцин	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	0.001	0.142
L-лейцин	0.040	0.013	0.025	0.008	0.272	0.083	1.172
D-пролин	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.
L-пролин	0.029	0.006	н.о.	0.021	н.о.	0.043	0.679
L-аспарагиновая кислота	0.062	0.008	0.037	0.017	1.215	0.353	4.556
D-метионин	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.
L-метионин	0.095	0.016	0.096	0.039	0.464	0.984	н.о.
D-глутаминовая кислота	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	0.097
L-глутаминовая кислота	0.035	0.018	0.011	0.015	0.227	0.143	2.400
D-фенилаланин	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	0.007	0.012
L-фенилаланин	0.025	0.012	0.005	0.006	0.237	0.067	0.135
D-тирозин	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	0.123
L-тирозин	0.060	0.007	0.029	н.о.	0.093	0.287	0.574
D-лизин	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	0.031
L-лизин	0.021	0.002	н.о.	0.003	0.030	0.017	0.560
Всего	0.530	0.131	0.239	0.168	3.167	2.359	20.665

новую кислоты, в то время как в шунгитах содержатся главным образом алифатические и гидроксильные аминокислоты. Это указывает на незначительный вклад современных бактерий в состав аминокислот шунгитов. Основная часть аминокислот в шунгитах образовалась при трансформации исходных аминокислот, а также за счет синтеза из газообразных продуктов в условиях повышенных температур формирования пород.

Кроме того, основываясь только на анализе энантиомеров аминокислот в древних объектах нельзя сделать однозначного вывода о биогенном либо абиогенном происхождении исходного органического вещества. Аминокислоты, как и другие хемофоссилии, являются не очень надежными биомаркерами вследствие процессов небιологического синтеза почти всех так называемых биоструктур и отсутствия критериев для отличия от первично биологических образований.

Познание природных твердых углеводов, подвергшихся радиоактивному воздействию, представляет большой научный интерес. Радиационной обработке подверглись образцы различной степени структурированных твердых битумов. Так, на гамма-установке «Гамматон – 100 М» в ФЯЦ «Челябинск-40» проведено гамма-излучение полимерных фиброкристаллов керита (рассматриваемых нами как одна из моделей предбиологических минеральных систем) интегральными дозами 10 и 100 Мрад. Анализ исходных и облученных образцов, проведенный в Sarkeys Energy Center университета Оклахомы, США, показал присутствие первичных аминов и почти всех белковых аминокислот (Yushkin, Lysiuk, 2011). В процессе облучения происходит радиосинтез Gly, β Ala, L-Ala, L-Ile, L-Val, L-Leu, L-Pro, L-Ser, другие аминокислоты остаются на исходном уровне или деструктурируются. Исследования показали, что радиосинтез продуцирует аминокислоты преимущественно L-конфигурации, которые рассматривались ранее как, безусловно, биологические. Они, как и многие другие «биомолекулы», синтезируются физико-химическими механизмами в процессе кристаллизации высокоструктурированных углеводородных систем, которые можно рассматривать как предбиологические.

Биоминералы – это минералы, сформированные живыми организмами, а также образующиеся при участии организмов или органического вещества. Изучение биоминералов, непосредственно смыкающих мир минералов и живых систем может дать определенную информацию о генерации жизни абиогенными минералами. На сегодняшний день в литосфере Земли известно около двухсот биоминералов, т. е. минералов, охватываемых приведенным выше определением. Вероятно, их существенно больше. В том числе более 70 в живых организмах, 30 – в простейших, 9 – в растениях, 29 – в животных, 30 – в человеке. Мир биоминералов довольно специфичен по составу, и это в первую очередь связано с химическим составом самого живого вещества. Живое вещество, как известно, за вычетом воды на 99 % состоит из соединений углерода с водородом, кислородом, серы, фосфора, азота. Именно эти элементы являются ведущими и в

составе наиболее распространенных биоминералов, представленных преимущественно фосфатами, окислами, сульфидами, карбонатами.

Биогенные минералы отличаются от абигенных аналогов и конституцией и свойствами. Среди них особо выделяются три подтипа биоминералов сформированных в биоорганизмах (физиоминералы): физиологически необходимые, патогенные и выделяемые в среду как продукты жизнедеятельности биорганов. Эти минералы выражают прямые связи живого и неживого, являются прямым минералогенетическим следствием жизнедеятельности организмов. Биоминералы, физиологически необходимые организму, являются составными, функциональными компонентами ряда органов человека и животных. Они входят в состав раковин, костей, зубов, а возможно и многих других органов, обычно имеющих композиционно-органо-минеральное строение. Наиболее типичные патологические биоминералы – это минералы, входящие в состав мочевых, желчных и т. п. камней. Они представляют своего рода не выведенные из организма «сверхлимитные отходы», химически заблокированные путем их организации в устойчивые кристаллические (биоминеральные) структуры. Этим достигается нейтрализация токсичности «отходов», но возникает физическое несоответствие чужеродных минеральных систем системам биогенным, главным образом за счет дефицита пространства. Биоминералы замещают, вытесняют ткани, заполняют функциональное пространство почек, легких, желчного пузыря, протоки желез и т. п., затрудняя работу органов и вызывая физическое их раздражение. С этих позиций они являются вредными, болезнетворными, хотя в целом формирование патологических минералов – защитная функция организма.

Существенны особенности и видового состава биоминералов. В результате биоминералогенезиса образуются не только те минеральные виды, которые известны в неорганической природе, но и являются специфическими продуктами деятельности живых организмов. Они не включаются в минералогическую систематику, официально пока не признаются минералами, хотя оснований для неприятия их как объектов минералогии нет. Это, прежде всего органические кристаллические вещества, а также некоторые неорганические соединения, не имеющие неброгенных аналогов. К ним относятся, например, холестерол, ураты, фосфат-оксалаты.

Проведенные исследования аминокислотного состава разных генетических типов патогенных твердых образований (уролитов, холелитов, риолита) показали, что различные минералы формируются в условиях повышенного содержания одного и того же набора аминокислот (Каткова и др., 2008). На примере уролитов показан один из возможных вариантов матричной минерализации, реализуемый в уролитах. Формирование патогенных биоминеральных агрегатов представляется как следствие защитной реакции иммунной системы организма в ответ на микробиальный и (или) химический ($H_2C_2O_4$, $N_5H_4C_4O_3$) характер воздействия на ткани мочевых органов (Каткова, 2011).

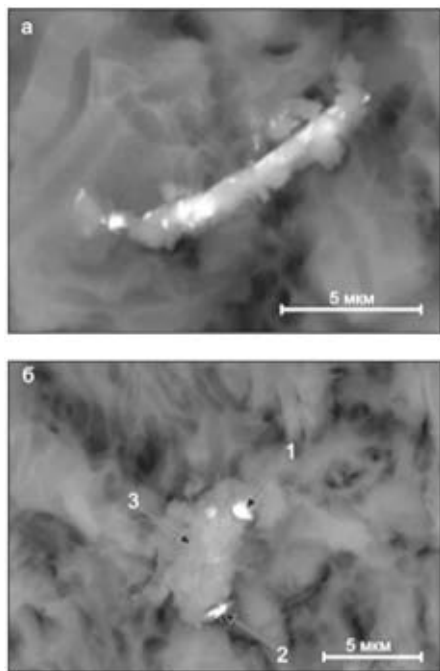


Рис. 4. Палочковидные образования в холелите, содержащие Ca, S, Al, Cu (а); Fe, Cr, Ni, Mn (б, точка 1); Al, Cu (б, точка 2); Al, Fe, Cu, Au (б, точка 3).

В организме человека важную роль в обмене веществ играют макро- и микроэлементы. Роль микроэлементов, в том числе и металлов, в механизме образования биоминералов показана нами на примере холелитов (желчных камней). Интересным представляется фазовое разнообразие соединений железа в холелитах (Боровкова, Филиппов, 2009). Они присутствуют в форме дисульфида железа с примесью марганца (вероятно, пирита) и самороднометаллических фаз состава (мас. %): Fe 97.81, Ni 0.90; Fe 74.95, Ni 22.98, Mn 0.73; Fe 92.75, Ni 4.62, Si 0.82; Fe 76.14, Cu 4.75, Al 3.19, Zn 2.28. В организме человека железо входит в ферменты и белковые комплексы. При исследовании холелитов были обнаружены палочковидные образования, на поверхности которых визуализируются металлические соединения (рис. 4).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биологический мир не является продуктом эволюционной трансформации минерального мира. Они оба имеют общий источник происхождения – неконденсированные ионно-молекулярные системы, в которых зарождались посредством различных механизмов кристаллизации. Дальнейшее развитие, коэволюция живого и минерального миров происходила и происходит в тесном их взаимодействии и взаимообусловленности. Истоки жизни мы связываем с минеральными углеводородными индивидуальными и агрегатами, которые обладают структурными и функциональными элементами протоклетки, протогена, содержат строительные компоненты протобелка и могут рассматриваться как протобиоорганизмы. В последнее время появляется все больше свидетельств о предбиологической природе РНК и ДНК. Исследования природных углеводородов неорганического происхождения приводят к убеждению, что предбиологические информационные структуры и предшественники гена надо искать не среди ионных минералов, резко отличающихся от биологических структур как по составу, так и по конституции, а среди конденсированных, углеводородных систем и органических молекулярных кристаллов, абиогенный синтез которых осуществляется как в условиях Земли, так и Космоса.

Полученные данные представляют интерес не только для определения роли живых организмов в минералообразовании и установления кристаллографических индикаторов их участия в этих процессах, но также для установления взаимосвязи живого и минерального (кристаллографического) миров, для решения проблемы происхождения жизни.

Исследования проводились при поддержке гранта по программе Президиума фундаментальных исследований РАН, № 12-П-5-1011.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боровкова Е.В., Филиппов В.Н.* 2009. Микровключения в пигментном холелите // Вестн. ИГ Коми НЦ УрО РАН. № 8. С. 9–11.
- Голубев Е.Н., Мартиросян О.В.* 2010. Микроскопия в изучении природных твердых битумов – данные об их микро- и наноразмерном строении // Вестн. ИГ Коми НЦ УрО РАН. № 9. С. 32–33.
- Каткова В.И., Шанина С.Н., Боровкова Е.В.* 2008. Аминокислоты: структурообразующие компоненты биоминералов и маркеры процессов биосинтеза // ЗРМО. № 5. С. 80–85.
- Каткова В.И.* 2011. Проблема генезиса уролитов // Вестник Института геологии Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар: Геопринт. № 10. С. 15–17.
- Марин Ю.Б., Скублов Г.Т., Юшкин Н.П.* 2010. Киришиты – новый тип природных высокоуглеродистых образований // Докл. РАН. Т. 430. № 1. С. 99–101.
- Шанина С.Н., Голубев Е.А.* 2010. Аминокислоты в шунгитах Карелии // Геохимия. Т. 48. № 9. С. 972–987.
- Yushkin N.P., Lysiuk A.Yu.* 2011. Nonbiogenic amino acids in natural bitumens and problem of genetic identification of geo- and astro- problematic. Proc. Conf. 8152 SPIE Instruments, Methods, and Missions for Astrobiology, 14. San Diego, USA, Proc. SPIE. V. 8152. P. 815206-1-11.
- Yushkin N.P.* 2011. Protobiological structures, prebiological and biomineral coevolution // 3 Intern. Conf. Biosphere origin and evolution, October 16–20, Greece. P. 26–27.

Mineral source for formation of the protobiological structures, biominerals, biomineral co-evolution

N.P. Yushkin

The analysis of natural biomorphic hydrocarbon structures are provided. The homology of this objects with the most simple biological structures is studied, along with the nature and properties of the biominerals, and their role in biological-mineralogical co-evolution.

Key words: solid hydrocarbons, abiogenesis, biosphere, protoorganisms, bio-mineral interactions, biominerals.

ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ МАТРИЦЫ В ЭВОЛЮЦИИ И ЭВОЛЮЦИЯ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ МАТРИЦ

С.Г. Инге-Вечтомов^{1,2}, Г.А. Журавлёва¹, С.А. Бондарев¹

¹*Санкт-Петербургский государственный университет*

²*СПб филиал ИОГен РАН*

Наследственность и изменчивость являются основными факторами эволюции живых систем. С современных позиций, в основе свойства наследственности лежат так называемые матричные процессы, в ходе которых осуществляется копирование генетического материала (репликация ДНК) и экспрессия генетической информации – транскрипция (синтез РНК) и трансляция (синтез белков). В то же время, изменения в наследственном материале (изменчивость) во многом являются результатом неоднозначности (ошибок и неточностей) этих матричных процессов.

Все известные на сегодня матричные процессы реализуются за счет матричного принципа, который подразумевает, что новый информационный носитель создается по матрице уже существующего. При этом в качестве шаблона может быть использована как линейная последовательность нуклеотидов (матрицы первого рода) в молекуле ДНК или РНК, так и пространственная укладка белковой молекулы (конформационные, или пространственные матрицы, или же матрицы второго рода) (рис. 1).

МАТРИЦЫ ПЕРВОГО РОДА

Взаимосвязь между матричными процессами первого рода нашла свое отражение в центральной догме молекулярной биологии, первая версия которой была предложена Фрэнсисом Криком в 1958 г. (Crick, 1958). За последующие полвека эта схема приобрела более конкретный и законченный вид (рис. 1). В первую очередь это связано с развитием молекулярной биологии. Открытия, сделанные в этой области, позволили описать механизмы и принципы основных матричных процессов (так называемых матричных процессов первого рода): репликации, транскрипции и трансляции. Несмотря на некую внешнюю простоту рассматриваемых процессов, каждый из них обеспечивается отдельной многокомпонентной молекулярной маши-

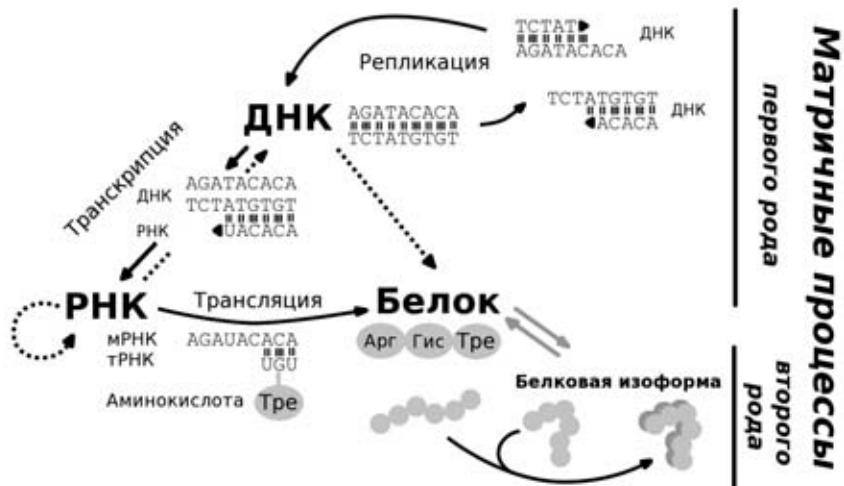


Рис. 1. Центральная догма молекулярной биологии с дополнениями. мРНК – матричная РНК, тРНК – транспортная РНК. Водородные связи между нуклеотидами разных цепей нуклеиновых кислот показаны штрихами. Арг, Гис, Тре – остатки аминокислот: аргинин, гистидин, треонин соответственно.

ной, подчиняется определенным правилам копирования макромолекул, а также контролируется сложными регуляторными механизмами.

Помимо центральной догмы молекулярной биологии рассматриваемые нами процессы объединяет ряд общих свойств. Первое из них – это уже упоминавшийся принцип матричного синтеза. В ходе репликации ДНК расплетается на две отдельные цепочки нуклеотидов, на каждой из которых достраивается по новой молекуле ДНК, таким образом, каждая из цепей играет роль матрицы. При синтезе молекул РНК (транскрипция) в качестве матрицы используется ДНК. В случае трансляции матричный принцип работает при дешифровке информации из последовательности нуклеотидов в последовательность белков, так как определенный триплет в молекуле РНК соответствует определенному аминокислотному остатку. Очень важно отметить, что матричные процессы первого рода не стоит воспринимать как создание точных копий или оттисков. Это связано с тем, что синтез новых молекул в ходе этих процессов осуществляется согласно правилу комплементарности, из-за образования водородных связей между азотистыми основаниями молекул нуклеиновых кислот. При синтезе белка в таком взаимодействии участвуют нуклеотиды кодона матричной РНК и антикодона транспортной РНК (рис. 1).

Среди других общих свойств матричных процессов первого рода стоит отметить то, что все они подразделяются на три этапа: инициацию, элонгацию и терминацию. В рамках первого из них осуществляется сборка молекулярного комплекса, необходимого для осуществления соответствующего процесса, на втором – синтез новой молекулы, а в ходе последнего процесс завершается. При этом каждый из этапов обладает двумя противополож-

ными свойствами. С одной стороны, это неоднозначность, то есть при копировании информации зачастую появляются ошибки, которые являются одним из источников изменчивости. А с другой стороны, это возможность коррекции (репарации), то есть исправления возникающих ошибок. Баланс между этими свойствами, достигаемый в ходе эволюции, определяет уровни наследственной и ненаследственной изменчивости каждого вида.

ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ МАТРИЦЫ

В конце двадцатого века открытие конформационных матриц (матричных процессов второго рода) (Инге-Вечтомов и др., 2004) дополнило центральную догму молекулярной биологии (рис. 1). Сразу необходимо отметить, что этот феномен на сегодняшний день известен только для белковых молекул. Вероятно, это является следствием того, что белки – это единственные биологические полимеры, которые имеют потенциал для формирования огромного количества различных трехмерных структур.

Конформационные матрицы лежат в основе изменения пространственной укладки и воспроизведения белков-прионов, обнаруженных у млекопитающих (Prusiner, 1987, 1998) и грибов (Wickner, 1994). В результате этого процесса белок образует новую конформацию и олигомеризуется в виде амилоида. При этом значительно увеличивается количество β -слоев, гидрофобные аминокислотные остатки выступают на поверхность молекулы, колоссально возрастает стабильность молекулы к воздействию протеаз, температуры, а также денатурирующих агентов. Другой характерной чертой рассматриваемого процесса является индукция прионной изоформой последующих конформационных переходов гомологичных клеточных белков. При этом прион, а точнее его трехмерная структура, работает в качестве матрицы, по образу и подобию которой укладывается другая молекула. Именно поэтому эти матрицы и получили название «конформационных». Стоит сразу отметить, что в подавляющем большинстве случаев материалом для «копирования» приона является конкретный белок с такой же аминокислотной последовательностью, хотя известен целый ряд примеров, когда один прион выступал в роли затравки для формирования другого. Например, таким образом связаны между собой два дрожжевых приона [*PSI⁺*] и [*PIN⁺*] (см. раздел «прионы низших эукариот»).

Прионная концепция была впервые предложена Прузинером для объяснения природы возбудителя, вызывающего целый ряд нейродегенеративных заболеваний человека и других млекопитающих (куру, болезнь Крейтцфельда-Якоба (БКЯ), фатальная семейная бессонница, скрепи, или «почесуха», овец, губчатая энцефалопатия крупного рогатого скота) (Prusiner, 1987, 1998). Эти заболевания выделены в отдельную группу инфекционных амилоидозов (табл. 1). Критерием для такого обособления стала способность прионов выступать в роли инфекционных агентов, которые

Таблица 1. Наиболее распространенные амилоидозы человека и других млекопитающих.

Амилоидозы	
Неинфекционные	Инфекционные
Болезнь Альцгеймера	Куру
Болезнь Паркинсона	Болезнь Крейтцфельдта-Якоба
Болезнь Хантингтона и спиноцеребральная атаксия	Болезнь Герштмана-Штраусслера-Шайнкера
Фронтотемпоральная деменция	Фатальная семейная бессонница
Болезнь Пика	Губчатая энцефалопатия крупного рогатого скота
Прогрессирующий супраклинический паралич	Скрепи, или «почесуха», овец
Амиотрофный латеральный склероз	Трансмиссивная энцефалопатия норок
Диабет второго типа	Хроническая изнуряющая болезнь (олени и лоси)

могут передаваться от больного организма здоровому. Неинфекционные амилоидозы, к которым относятся такие заболевания, как болезни Альцгеймера, Паркинсона, Хантингтона и некоторые другие (табл. 1), таким свойством не обладают. Тем не менее, все эти заболевания являются примерами матричных процессов второго рода, поскольку тип сборки амилоидов во всех известных случаях одинаков: молекулы полимеризуются на существующем «ядре», или центре кристаллизации (Ferrone, 1999; Ваха, 2008). Необходимо также отметить, что, несмотря на стройное деление амилоидозов на инфекционные и неинфекционные, граница между ними довольно расплывчатая. Это связано с тем, что в последнее время накапливаются данные, демонстрирующие возможность прионизации белков, ассоциированных с различными болезнями, в частности показана передача болезни Альцгеймера при интерцеребральных инъекциях (Meyer-Luehmann et al., 2006). Таким образом, можно считать, что все известные случаи образования амилоидов могут быть примерами матричных процессов второго рода.

Общей чертой всех названных заболеваний является образование амилоидных агрегатов, которые, согласно многочисленным исследованиям, и служат причиной патогенеза. В случае болезни Альцгеймера – это полимеры, состоящие либо из Аβ-пептида, либо из белка tau (по Citron, 2010). Болезнь Паркинсона характеризуется накоплением амилоидной формы α-синуклеина (по Alberio et al., 2012), болезнь Хантингтона – белка хантингтина (по Vano et al., 2011) и т. д. Таким образом, каждый из неинфекционных амилоидозов связан с агрегацией определенного белка.

При заболеваниях млекопитающих, вызываемых прионами, причиной патогенеза всегда является один и тот же белок, PrP (от **P**rion **P**rotein) (Prusiner, 1987). Разнообразие клинических проявлений заболевания

Таблица 2. Клинические фенотипы некоторых инфекционных амилоидозов (James et al., 2000)

Название амилоидоза	Основные клинические проявления	Средний поражаемый возраст (известный диапазон)	Время развития клинической картины	Патоморфологические изменения
Куру	Деменция, атаксия	40 лет (29-60)	3 мес - 1 год	Амилоидные бляшки, локализованные в основном в мозжечке
Спорадическая БКЯ	Деменция, атаксия, миоклонус	60 лет (17-83, редко до 40)	Менее 1 года	Повреждения в сером веществе мозга: вакуолизация и глиоз
Семейная БКЯ	Деменция, атаксия, миоклонус	Обычно до 60 лет (20-80)	1-5 лет	Повреждения в сером веществе мозга: вакуолизация и глиоз
Новый вариант БКЯ	Поведенческие изменения, деменция на последних стадиях болезни	30 лет (16-48)	Около 1.5 лет	Амилоидные бляшки и слабый рассеянный спонгиоз
Фатальная семейная бессонница	Бессонница, дизавтомия, атаксия, деменция	40 лет (25-61)	1-2 года	Выраженный очаговый глиоз в зонах таламуса, олив, мозжечка, слабая вакуолизация нейронов
Болезнь Гершмана-Штраусслера-Шайнкера	Атаксия, деменция в терминальной стадии	Обычно до 60 лет (20-60)	2-6 лет	Амилоидные бляшки, глиоз, в ряде случаев вакуолизация

(табл. 2) основано на феномене прионных штаммов, или вариантов приона. Под штаммами приона подразумеваются в первую очередь различные изоформы соответствующего белка, которые различаются в том числе по фенотипическому проявлению (в данном случае по клиническим картинам). Этот факт является хорошей иллюстрацией работы матричного принципа, поскольку согласуется с тем, что различные конформации приона, «копируя» сами себя, приводят к воспроизводимым последствиям. Необходимо подчеркнуть, что в данном случае носителем информации является именно конформация белковой молекулы. Известен ряд экспериментальных подтверждений этого предположения (Bartz et al., 2000; Peretz et al., 2001). В частности, клиническая картина заболевания (в том числе инкубационный период и гистологическая характеристика повреждений) будет воспроизводиться при заражении животного конкретным штаммом приона (Bessen, Marsh, 1992b; Fraser, 1993). Кроме этого, варианты PrP отличаются по ряду биохимических свойств: устойчивости к обработке протеиназой К, денатурирующим агентам; электрофоретической подвижности; коэффициенту седиментации; типу гликозилирования (Bessen, Marsh, 1992a; Collinge et al., 1996; Parchi et al., 1996; Khalili-Shirazi, 2005).

Как мы уже упоминали, каждый из матричных процессов первого рода можно подразделить на три стадии: инициацию, элонгацию (собственно копирование) и терминацию. Аналогичное подразделение, по крайней мере на два этапа, инициацию и элонгацию, можно сделать и для конформационных матриц. Полимеризация амилоидов всегда начинается с образования «ядра», или некоей затравки (инициация), которая затем активирует быструю сборку амилоида (элонгация) (Fergone, 1999; Ваха, 2008). Достоверных доказательств наличия стадии терминации для матричных процессов второго рода пока не обнаружено. Тем не менее, то, что эти процессы в ряде случаев находятся под контролем клетки (см. раздел «Стресс-гранулы и долговременная память»), позволяет предполагать наличие данного этапа.

МАТРИЧНЫЕ ПРОЦЕССЫ ВТОРОГО РОДА: ПАТОЛОГИЯ, ИЛИ НОВЫЙ ТИП РЕГУЛЯЦИИ?

Впервые прионы были обнаружены, как инфекционные агенты, вызывающие тяжелые нейродегенеративные заболевания. Этот факт, наряду с описанием других известных амилоидозов, во многом определил последующее отношение к данному феномену, и процесс прионизации зачастую рассматривается как патологический. Для млекопитающих это безусловно так, однако стоит вспомнить о прионах других эукариот, которых описано гораздо больше (см. раздел «прионы низших эукариот», табл. 3). В случае грибов биологическое значение рассматриваемого феномена крайне не очевидно. С одной стороны, некоторые ученые приводят убедительные доказательства того, что прионы дрожжей представляют собой клеточную патологию. В одной из таких работ авторам удалось обнаружить, что в 54 % случаев образования приона [*PSI*⁺] *de novo* клетка либо гибнет, либо скорость ее роста значительно снижается (McGlinchey et al., 2011). Тем не менее, некоторые ученые говорят о важной биологической роли этого приона в процессе эволюции. Данная гипотеза основывается на фенотипическом проявлении фактора [*PSI*⁺] – нонсенс-супрессии (см. раздел «Прионы низших эукариот», табл. 3) (Сох, 1964). Этот феномен заключается в распознавании преждевременных стоп-кодонов как значащих при трансляции. Таким образом, кратковременное возникновение приона может приводить к проявлению скрытых признаков за счет прочитывания нонсенс-мутаций, «запирающих» многие псевдогены (Fitzpatrick et al., 2011). Такие участки ДНК с высокой частотой накапливают различные мутации, и в стрессовых или просто быстро меняющихся условиях их экспрессия может давать селективные преимущества для клетки. Если этот механизм действительно существует, то, вероятно, при стрессе частота возникновения [*PSI*⁺] должна возрасти (Tyedmers et al., 2008). Данная гипотеза имеет экспериментальное подтверждение: например, при культивировании клеток дрожжей на средах с повышенным содержанием солей (осмотический шок), дитиотрейтола или

Таблица 3. Прионоподобные детерминанты грибов.

Прион	Фенотипическое проявление	Структурный ген (его функция)	Источник
[<i>PSI</i> ⁺]	Нонсенс-супрессия	<i>SUP35</i> (фактор терминации трансляции)	Cox, 1965; Wickner, 1994
[<i>URE3</i>]	Усвоение уреидосукцината на средах, богатых соединениями азота	<i>URE2</i> (репрессор генов, контролирующих усвоение бедных источников азота, в присутствии богатых)	Lacroute, 1971; Wickner, 1994
[<i>PIN</i> ⁺]	Инициация [<i>PSI</i> ⁺] <i>de novo</i>	<i>RNQ1</i> (функция неизвестна)	Derkatch et al., 2001
[<i>ISP</i> ⁺]	Подавление нонсенс-супрессии, вызванной мутациями <i>SUP35</i>	<i>SFP1</i> (транскрипционный фактор)	Rogoza et al., 2010
[<i>SWI</i> ⁺]	Угнетение роста на средах, не содержащих глюкозу в качестве источника углерода	<i>SWI1/SNF5</i> (ремоделирование хроматина)	Du et al., 2008 Alberti et al., 2009
[<i>OCT</i> ⁺]	Способность использовать лактат в качестве единственного источника углерода на фоне о мутаций в гене <i>CYC1</i>	<i>CYC8 (SSN6)</i> (транскрипционный фактор)	Patel et al., 2009
[<i>MOT3</i>]	Потеря функции белка Mot3	<i>MOT3</i> (транскрипционный фактор)	Alberti et al., 2009
[<i>GAR</i> ⁺]	Отсутствие глюкозной репрессии	<i>PM11, STD1</i>	Brown, Lindquist, 2009
[<i>NSI</i> ⁺]	Нонсенс-супрессия на фоне делеции или модификации аминоконцевого домена Sup35	Неизвестен	Saifitdinova et al., 2010
[<i>MOD5</i>]	Устойчивость к антимикотическим препаратам	<i>MOD5</i> (тРНК-изопентенил-трасфераза, модификация оснований в тРНК)	Suzuki et al., 2012
[<i>NUP100</i> ⁺]	Не обнаружено	<i>NUP100</i> (Нуклеопорин)	Halfmann et al., 2012
[Het-s] *	Несовместимость при слиянии гиф	<i>HET-s</i>	Coustou et al., 1997

* - отмечен прионоподобный детерминант, идентифицированный у *Podospora anserina*, остальные факторы найдены у *S. cerevisiae*.

перекиси водорода (окислительный стресс) частота появления приона значительно выше по сравнению с нормой (Tuedmers et al., 2008). Кроме того, этот же прион сам по себе может давать селективные преимущества клетке в условиях стресса, например при повышении температуры или воздействии этилового спирта (Eaglestone et al., 1999). Необходимо также отметить, что до недавнего времени прионы дрожжей зачастую рассматривались как не-

кий сугубо лабораторный феномен, поскольку аналогичные агенты не были обнаружены в природе. Это ставило под большое сомнение их потенциальную биологическую значимость, но противоречие было разрешено после обнаружения прионов $[PSI^+]$, $[PIN^+]$ и $[MOT3]$ в различных природных изолятах дрожжей (Debets et al., 2012; Halfmann et al., 2012).

Эволюция матричных процессов первого рода довольно хорошо изучена (Калинин, 2001), однако этого нельзя сказать про процессы второго рода. Во многом это связано с тем, что область молекулярной биологии, занимающаяся изучением пространственных матриц, находится только в начале своего развития, и пока довольно сложно говорить об эволюции этих носителей информации. Тем не менее, с нашей точки зрения, рассуждения на эту тему могут основываться на данных о возможной биологической роли матричных процессов второго рода. Некоторые из случаев, когда амилоиды и, в частности, прионы вовлечены в осуществление той или иной значимой функции, обсуждаются далее.

Стресс-гранулы и долговременная память

Одним из примеров адаптивной агрегации белков является образование цитоплазматических стресс-гранул в клетках млекопитающих. Эти многокомпонентные (рибонуклеопротеиновые) комплексы образуются в ответ на стресс, а главной их функцией является остановка трансляции. При этом синтез белков блокируется не полностью: в частности мРНК генов белков теплового шока не входит в состав стресс гранул (Nover et al., 1983). Благодаря этому механизму клетка получает возможность перенаправить собственные ресурсы на синтез белков, необходимых для преодоления неблагоприятных воздействий, а также предотвратить деградацию не транслированных РНК для их дальнейшего использования. Кроме этого, предполагается участие стресс-гранул в сортировке мРНК: некоторые молекулы не покидают комплексы в течение всего времени их существования, другие, наоборот, направляются на деградацию или трансляцию (Anderson, Kedersha, 2008).

Среди ключевых белков, участвующих в образовании стресс-гранул, необходимо отметить TIA-1 (Gilks et al., 2004) и SPEB (Wilczynska et al., 2005). Интерес к этим полипептидам связан с тем, что они могут связываться с РНК и способны к прионизации. При этом последнее, вероятно, необходимо для их участия в образовании стресс-гранул. В частности, при удалении прионизирующего домена TIA-1 клетка теряет возможность образовывать соответствующие комплексы при стрессе. При этом функция восстанавливается в присутствии химерного белка TIA-1, в котором его прионизирующий домен заменен на аналогичный домен из белка Sup35 (структурный белок фактора $[PSI^+]$ *S. cerevisiae*) (Gilks et al., 2004). Этот факт также может служить иллюстрацией сохранения какой-то функции у не родственных видов, или же, наоборот, независимого ее появления в ходе эволюции.

Белок СРЕВ помимо участия в образовании стресс-гранул вовлечен в процессы формирования долгосрочной памяти у брюхоногого моллюска *Aplysia californica* (Si et al., 2010). В нейронах этого организма присутствуют два варианта СРЕВ: мономерный и полимерный. Агрегированная форма этого белка демонстрирует все основные черты приона и не оказывает какого-либо негативного влияния на функцию СРЕВ, т. е. даже в виде полимеров белок может связывать РНК. Переход белка из мономерной формы в агрегированную контролируется самой клеткой, и это состояние затем поддерживается более суток за счет прионных свойств СРЕВ. В это время в конкретном нейроне облегчается синаптическая передача (Si et al., 2010). Здесь же стоит отметить, что этот белок способен к прионизации в клетках дрожжей *S. cerevisiae* (Si et al., 2003). Описанный механизм не является уникальным, так как у *Drosophila melanogaster* гомологичный СРЕВ белок Orb2 вовлечен в абсолютно аналогичный процесс формирования долгосрочной памяти (Majumdar et al., 2012).

В завершение разговора о стресс-гранулах необходимо заметить, что процесс их образования, основанный на белковой агрегации, находится под контролем клетки. По окончании неблагоприятных условий комплексы практически моментально разбираются (Kedersha et al., 2005). Этот факт, на наш взгляд, демонстрирует наличие некоего аналога терминации в случае матричных процессов второго рода. Подобная интеграция процессов агрегации белков по типу прионов с другими клеточными механизмами как в случае стресс-гранул, так и в рассмотренных механизмах формирования долгосрочной памяти вряд ли могла сформироваться как единичное случайное событие, а скорее является результатом длительного эволюционного процесса.

Роль прионоподобных агрегатов в противовирусном иммунном ответе

Изучение этой проблемы началось с обнаружения агрегации белка MAVS млекопитающих на поверхности митохондрий в ответ на вирусную инфекцию (Onoguchi et al., 2010). Впоследствии удалось обнаружить, что наблюдаемая прионизация является ключевым событием в запуске реакций врожденного иммунного ответа. После проникновения вируса в клетку молекулы геликазы RIG-1 (компонент противовирусной системы клетки) связываются с РНК вируса, образуя димер. В результате CARD-домены (**cas**pase-**rec**ruitment **dom**ain) этих белков убиквитинируются. Образовавшийся комплекс выступает в роли затравки для полимеризации белка MAVS, имеющего аналогичные CARD-домены. Следует отметить, что матрица такого рода нужна только в самом начале, затем процесс продолжается сам по себе, что является характерной чертой прионного перехода. Образовавшиеся агрегаты взаимодействуют с сигнальными белками цитоплазмы, последующий каскад взаимодействий приводит к активации белков IRF (**i**nterferon **r**egulatory **f**actors) и NF- κ B. В результате запускается синтез интерферона β

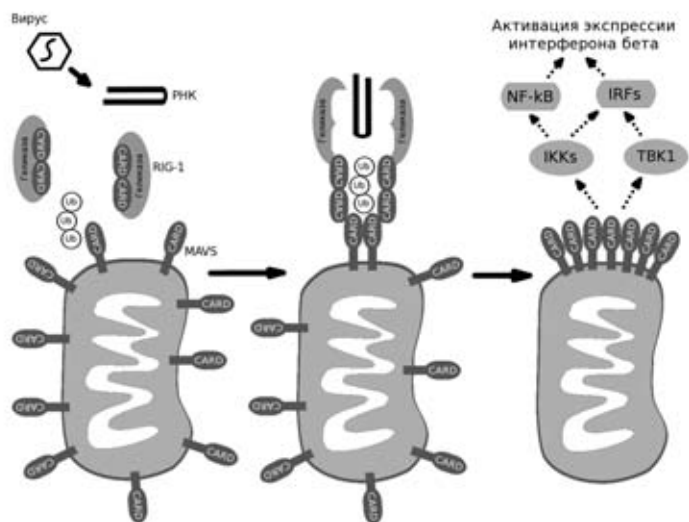


Рис. 2. Схема образования амилоидных агрегатов белка MAVS и последующего сигнального каскада при противовирусном ответе. (по Hou et al., 2011; Wang et al., 2011). Ub – убиквитин; CARD – соответствующий домен в белках MAVS или RIG-1; IKKs и TBS – цитоплазматические киназы; IRF и NF-kB – белки, активирующие экспрессию генов противовирусного ответа. Пунктирными линиями обозначен сигнальный каскад, запускаемый агрегацией MAVS.

(рис. 2) (Hou et al., 2011; Wang et al., 2011). Межмолекулярные взаимодействия типа CARD-CARD описаны и для ряда других белков (Hara, Saito, 2009). Кроме демонстрации явной физиологической роли процессов прионизации, рассмотренный механизм является ярким примером существования так называемых «прионных сетей». Этот термин предполагает существование в клетке широкого спектра белок-белковых взаимодействий, контролируемых прионными переходами компонентов этих сетей (Derkatch et al., 2001).

Амилоиды прокариот

Все рассмотренные случаи агрегации белков с образованием амилоидов относятся к представителям эукариот, однако это не означает, что распространение данного феномена ограничено только этой систематической группой. Среди бактерий также известны случаи формирования амилоидов, обладающих определенными функциями. Например, у одного из классических модельных объектов *Escherichia coli* описаны белки кюрлины (CsgA, CsgB, CsgE, CsgF), которые, образуя амилоиды, формируют поверхностные структуры клетки, так называемые кюрли (curli). В экспериментах *in vitro* молекулы CsgA собираются в протяженные фибриллы, как и другие известные амилоиды. В то же время *in vivo* их агрегация контролируется специальными белками. Белки CsgE и CsgF выполняют вспомогательную функцию шаперонов, а белок CsgB играет роль затравки для полимеризации CsgA (Chapman et al., 2002). У другого представителя зубактерий *Streptomyces coelicolor* аналогичными свойствами обладают

секретируемые белки чаплины (chaplins) (ChpA-H), которые участвуют в формировании воздушных гиф (Claessen et al., 2003).

Прионы низших эукариот

Дрожжи *S. cerevisiae* являются одним из популярных объектов исследования, что в частности связано с обнаружением у них более десяти прионов. Многие из структурных белков этих прионов в норме участвуют в глобальных регуляторных процессах, что подтверждает биологическую значимость данного явления, а именно вовлечение прионов в соответствующие процессы в качестве неких «переключателей». Белок Swi1 вовлечен в ремоделирование хроматина, что приводит к активации или замолканию определенных участков генома на уровне транскрипции (Peterson et al., 1998). Белки Cys8, Mot3 и Sfp1 являются транскрипционными факторами, последний из которых регулирует экспрессию порядка 200 генов дрожжей (Grishin et al., 1998; Smith & Johnson, 2000; Jorgensen et al., 2004). Факторы [*PSI⁺*] и [*NSI⁺*] контролируют эффективность терминации трансляции (Cox, 1964; Saifitdinova et al., 2010). Потенциальное значение [*PSI⁺*] для процессов адаптации и эволюции мы уже обсуждали ранее, и нельзя исключить, что и [*NSI⁺*] может вести себя сходным образом.

Некоторые из рассматриваемых в этом разделе прионов исходно были описаны как детерминанты, имеющие определенную биологическую значимость. Для [Het-s] это участие в механизме, отвечающем за невозможность формирования гетерокарионов (Coastou et al., 1997). Фенотипическое проявление [*MOD5*] заключается в устойчивости к антибиотикам (Suzuki et al., 2012). В совокупности эти данные говорят о том, что явление прионизации (амилоидогенеза) представляет собой некий адаптивный или регуляторный механизм, а его патологические проявления – лишь частный случай работы этого механизма.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ, СКЛОННЫХ К АГРЕГАЦИИ

Исходя из имеющихся экспериментальных данных, можно сделать вывод о том, что амилоидизация белков – это довольно распространенное явление, описанное для представителей различных царств живой природы. Тем не менее, на настоящий момент трудно оценить насколько широко распространен феномен белковой агрегации. В связи с многочисленными открытиями новых амилоидов этот вопрос в последнее время становится все более актуальным. Исследования, проводимые на основе компьютерного (*in silico*) анализа протеомных данных, демонстрируют, что практически все белки имеют приблизительно одинаковое количество регионов, склонных к агрегации (Linding et al., 2004). Согласно другим аналогичным исследованиям, доля белков, потенциально способных к агрегации, примерно одинакова у различных организмов (Castillo et al., 2011). Экспериментальные данные полностью согласуются

с этими фактами, а именно: все белки образуют амилоиды в нефизиологических условиях (по Dobson, 2004). При этом крайне интересным является тот факт, что последовательности, имеющие тенденцию к агрегации, обычно ограничены специальными блокаторами полимеризации, так называемыми «привратниками» (gatekeepers). К ним относятся все заряженные аминокислоты (лизин, аргинин, аспарагиновая кислота, глутаминовая кислота) и пролин. Эти аминокислотные остатки в белке препятствуют его агрегации, и кроме того, такие комбинации аминокислот распознаются шаперонами, разбирающими белковые агрегаты (Reumers et al., 2009). Основываясь на этом факте, многие исследователи предполагают, что такие привратники это эволюционное приобретение, направленное на предотвращение агрегации полипептидов и соответствующих патологических процессов (Castillo et al., 2011). Некоторые ученые считают, что нарушение этих процессов является одним из механизмов старения (по Dobson, 2004). С этим хорошо согласуется то, что многие болезни, проявляющиеся с возрастом (например, болезни Альцгеймера, Паркинсона, Хантингтона), являются амилоидозами. С другой стороны, существование привратников можно рассматривать и как специальный механизм регуляции процессов адаптивной белковой агрегации.

СТРУКТУРА АМИЛОИДОВ (ПРОСТРАНСТВЕННЫХ МАТРИЦ)

В ходе матричных процессов второго рода осуществляется копирование пространственной укладки белковой молекулы. В связи с этим особое внимание уделяется принципам структурной организации пространственных матриц. Основная их часть представляет собой амилоиды, характеризующиеся рядом общих свойств. Во-первых, они обогащены β -слоями. Во-вторых, они образуют протяженные неразветвленные фибриллы (диаметр 3–10 нм). В-третьих, центральный (с точки зрения пространственной организации) регион амилоидов крайне устойчив к воздействиям денатурирующих агентов и протеаз (по Ваха, 2008).

Определение точной трехмерной структуры амилоидов оказывается крайне затруднительным по целому ряду причин (по Ваха, 2008). Тем не менее, существует целый ряд моделей, описывающих их организацию. Их многообразие можно разделить на две большие группы в зависимости от того, какие связи (межмолекулярные или внутримолекулярные) вносят основной вклад в стабилизацию структуры. Из первой группы моделей общепринятой является модель суперскладчатой β -структуры (рис. 3А) (Kajava et al., 2004). Согласно этой гипоте-

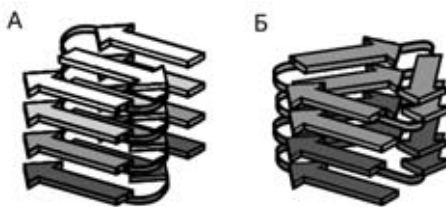


Рис. 3. Схема ориентации мономеров в случае суперскладчатой β -структуры (А) и β -спирали (Б).

Таблица 4. Примеры амилоидов с детально изученными структурами (по Shewmaker et al., 2011).

Белок или его фрагмент	Патология или функция этого белка	Информация о структуре
α -синуклеин (1-140)	Болезнь Паркинсона	Суперскладчатая β -структура в пределах корового региона (36-98 ак)
A β -пептид	Болезнь Альцгеймера	Суперскладчатая β -структура
Амилин	Диабет второго типа	Четыре параллельных β -слоя
Кюрлины (CsgA, CsgB)	Образование особых внеклеточных структур у <i>E. coli</i> (кюрли)	Предположительно β -спираль
Het-s	Фактор несовместимости	Левозакрученная β -спираль
Rnq1p (153-405)	Функция неизвестна	Суперскладчатая β -структура
Sup35p (1-253)	Нонсенс-супрессия	Суперскладчатая β -структура
Ure2p (1-89)	Регуляция усвоения уреидосукцината	Суперскладчатая β -структура

зе, β -слои отдельных мономеров ориентированы перпендикулярно оси фибриллы. Молекулы при этом располагаются «в регистре», т. е. ровно друг под другом. Стабилизация всей структуры осуществляется за счет водородных связей между амфипатическими остатками аминокислот (Kajava et al., 2004). Примером модели, согласно которой основной вклад в поддержание структуры амилоида вносят внутримолекулярные взаимодействия, является β -спираль или β -соленоид (рис. 3Б). В таблице 4 приведены амилоидные структуры, которые описаны наиболее подробно (Shewmaker et al., 2011).

Данные о пространственной организации свидетельствуют о наличии ряда сходных принципов организации амилоидов различных живых организмов. Этот факт может свидетельствовать в пользу того, что существование пространственных матриц является довольно распространенным и при этом в определенной степени консервативным явлением. К сожалению, имеющиеся данные не позволяют судить об эволюции этих структур, поскольку данный феномен мог сформироваться независимо у различных организмов, или возникнуть еще у пробионтов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обнаружение пространственных матриц, вызывающих тяжелые нейродегенеративные заболевания млекопитающих, довольно быстро привело к изменению центральной догмы молекулярной биологии. Последующие за этим исследования этого феномена, а также открытие целого ряда новых физиологически значимых амилоидов и прионов заставляют пересмотреть сложившиеся теории о регуляции внутриклеточных процессов и о роли этих факторов в эволюции. В этой связи необходимо подчеркнуть, что для одного из прионов дрожжей *S. cerevisiae* [*PSI*⁺] показана его роль в процессах адаптации при стрессе и предложен конкретный механизм, объясняющий это явление.

Данных об эволюции самих пространственных матриц на данный момент довольно мало, тем не менее, стоит отметить некоторые из фактов. В частности, N (аминоконцевой) домен одного из факторов терминации трансляции (eRF3) присутствует у всех представителей эукариот и архей, за единственным исключением – *Giardia lamblia*. Соответствующий участок гена является высоковариабельным и отличается даже у близкородственных видов (Inagaki, Doolittle, 2000). При этом в пределах только одной таксономической группы сумчатых грибов (Saccharomycotina) соответствующий белок способен к прионизации. Судя по всему, это результат эволюционного процесса, а не нейтрального дрейфа замен.

Прион-формирующие домены белков в большинстве случаев обогащены остатками глутамина и аспарагина. В геноме дрожжей *S. cerevisiae* и плодовой мушки *Drosophila melanogaster* доля последовательностей, кодирующих белки, с похожим аминокислотным составом, составляет порядка 2.5 % (Michelitsch, Weissman, 2000). Довольно сложно предположить, что такие совпадения являются результатом случайных событий. Также необходимо отметить, что далеко не все известные прионы образованы аспарагин-глутамин богатыми белками (в частности PrP (Prusiner, 1998)), поэтому пока довольно сложно оценить насколько распространено это явление. Данные о том, что все белки у различных организмов способны к агрегации, в сочетании с консервативными принципами организации любых амилоидов, также свидетельствуют о том, что это явление возникло в эволюции не случайно.

Кроме всего вышесказанного, необходимо отметить, что сейчас накапливаются данные о взаимовлиянии матричных процессов первого и второго рода. С одной стороны, многие прионы дрожжей являются изоформами белков, участвующих в контроле транскрипции и трансляции, (табл. 3). С другой стороны, в нашей лаборатории удалось показать, что мутации в белке Sup35, которые могут возникать в результате неоднозначности матричных процессов первого рода, влияют на некоторые свойства фактора [*PSI⁺*]. И поскольку возникновение матричных процессов первого рода, бесспорно, является результатом эволюции, появление связанных с ними пространственных матриц сложно рассматривать как результат случайных событий.

Работа получила финансовую поддержку Российского фонда фундаментальных исследований (10-04-00237) и программы Президиума Российской академии наук «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Инге-Вечтомов С.Г., Борхсениус А.С., Задорский С.П. 2004. Белковая наследственность: конформационные матрицы и эпигенетика // Вестн. ВОГиС. Т. 8. № 2. С. 60–66.
- Калинин В.Л. 2001. Транскрипция и регуляция экспрессии генов // СПб.: Изд. СПбГТУ. 246 с.

- Alberio T., Lopiano L., Fasano M.* 2012. Cellular models to investigate biochemical pathways in Parkinson's disease // *The FEBS journal*. V. 279. P. 1146–1155.
- Alberti S.A., Halfmann R., King O.* et al. 2009. Systematic survey identifies prions and illuminates sequence features of prionogenic proteins // *Cell*. V. 137. P. 146–158.
- Anderson P., Kedersha N.* 2008. Stress granules: the Tao of RNA triage // *Trends in biochemical sciences*. V. 33. № 3. P. 141–150.
- Bano D., Zanetti F., Mende Y., Nicotera P.* 2011. Neurodegenerative processes in Huntington's disease // *Cell death & disease*. V. 2. P. E228.
- Bartz J.C., Bessen R.A., McKenzie D.* et al. 2000. Adaptation and selection of prion protein strain conformations following interspecies transmission of transmissible mink encephalopathy // *J. Virol*. V. 74. P. 5542–5547.
- Baxa U.* 2008. Structural basis of infectious and non-infectious amyloids // *Curr Alzheimer Res*. V. 5. № 3. P. 308–318.
- Bessen R.A., Marsh R.F.* 1992. Biochemical and physical properties of the prion protein from two strains of the transmissible mink encephalopathy agent // *J. Virol*. V. 66. P. 2096–2101.
- Bessen R.A., Marsh R.F.* 1992. Identification of two biologically distinct strains of transmissible mink encephalopathy in hamsters // *J. Gen. Virol*. V. 73. Pt 2. P. 329–334.
- Brown J.C., Lindquist S.* 2009. A heritable switch in carbon source utilization driven by an unusual yeast prion // *Genes Dev*. V. 23. № 19. P. 2320–2332.
- Castillo V., Graña-Montes R., Sabate R., Ventura S.* 2011. Prediction of the aggregation propensity of proteins from the primary sequence: aggregation properties of proteomes // *Biotechnology journal*. V. 6. № 6. P. 674–685.
- Chapman M.R., Robinson L.S., Pinkner J.S.* et al. 2002. Role of *Escherichia coli* curli operons in directing amyloid fiber formation // *Science*. V. 295. № 5556. P. 851–855.
- Citron M.* 2010. Alzheimer's disease: strategies for disease modification // *Nature reviews. Drug discovery*. V. 9. № 5. P. 387–398.
- Claessen D., Rink R., Jong W.D.* et al. 2003. A novel class of secreted hydrophobic proteins is involved in aerial hyphae formation in *Streptomyces coelicolor* by forming amyloid-like fibril // *Genes & development*. V. 17. P. 1714–1726.
- Collinge J., Sidle K.C., Meads J.* et al. 1996. Molecular analysis of prion strain variation and the aetiology of 'new variant' CJD // *Nature*. V. 383. P. 685–690.
- Coustou V., Deleu C., Saupe S., Begueret J.* 1997. The protein product of the het- heterokaryon incompatibility gene of the fungus *Podospora anserina* behaves as a prion analog // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. V. 94. № 18. P. 9773–9778.
- Cox B.S.* 1964. Ψ^s , a cytoplasmic suppressor of super-suppressor in yeast // *Genetics*. P. 505–521.
- Crick F.H.C.* 1958. On protein synthesis // *Symp. Soc. Exp. Biol*. V. 12. P. 139–163.
- Debets A.J.M., Dalstra H.J.P., Slakhorst M.* et al. 2012. High natural prevalence of a fungal prion // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. V. 109. № 26. P. 10432–10437.

- Derkatch I.L., Bradley M.E., Hong J.Y., Liebman S.W.* 2001. Prions affect the appearance of other prions: the story of [PIN⁺] // *Cell*. V. 106. № 2. P. 171–182.
- Dobson C.M.* 2004. Principles of protein folding, misfolding and aggregation // *Seminars in cell & developmental biology*. V. 15. № 1. P. 3–16.
- Du Z., Park K.W., Yu H.* et al. 2008. Newly identified prion linked to the chromatin-remodeling factor Swi1 in *Saccharomyces cerevisiae* // *Nat. Genet.* V. 40. № 4. P. 460–465.
- Eaglestone S.S., Cox B.S., Tuite M.F.* 1999. Translation termination efficiency can be regulated in *Saccharomyces cerevisiae* by environmental stress through a prion-mediated mechanism // *The EMBO journal*. V. 18. № 7. P. 1974–1981.
- Ferrone F.* 1999. Analysis of protein aggregation kinetics // *Methods Enzymol.* V. 309. P. 256–274.
- Fitzpatrick D., O'Brien J., Moran C.* et al. 2011. Assessment of inactivating stop codon mutations in forty *Saccharomyces cerevisiae* strains: implications for [PSI⁺] prion-mediated phenotypes // *PloS one*. V. 6. № 12. P. e28684.
- Fraser H.* 1993. Diversity in the neuropathology of scrapie-like diseases in animals // *Br. Med. Bull.* V. 49. P. 792–809.
- Gilks N., Kedersha N., Ayodele M.* et al. 2004. Stress Granule Assembly Is Mediated by Prion-like Aggregation of TIA-1 // *Molecular Biology of the Cell*. V. 15. P. 5383–5398.
- Grishin A.V., Rothenberg M., Downs M.A., Blumer K.J.* 1998. Mot3, a Zn finger transcription factor that modulates gene expression and attenuates mating pheromone signaling in *Saccharomyces cerevisiae* // *Genetics*. V. 149. P. 879–892.
- Halfmann R., Jarosz D. F., Jones S. K.* et al. 2012. Prions are a common mechanism for phenotypic inheritance in wild yeasts // *Nature*. V. 482. № 7385. P. 363–368.
- Halfmann R., Wright J.R., Alberti S.* et al. 2012. Prion formation by a yeast GLFG nucleoporin // *Prion*. V. 6. № 4. P. 1–9.
- Hara H., Saito T.* 2009. CARD9 versus CARMA1 in innate and adaptive immunity // *Cell press*. V. 30. № 5. P. 234–242.
- Hou F., Sun L., Zheng H.* et al. 2011. MAVS forms functional prion-like aggregates to activate and propagate antiviral innate immune response // *Cell*. V. 146. № 3. P. 448–461.
- James A., Mastroianni, Roos R.P.* 2000. The prion diseases // *Sem Neurology*. V. 20. № 3. P. 337–352.
- Jorgensen P., Rupes I., Sharom J.R.* et al. 2004. A dynamic transcriptional network communicates growth potential to ribosome synthesis and critical cell size // *Genes & development*. V. 18. P. 2491–2505.
- Inagaki Y., Doolittle F.* 2000. Evolution of the eukaryotic translation termination system: origins of release factors // *Molecular biology and evolution*. V. 17. № 6. P. 882–9.
- Kajava A.V., Baxa U., Wickner R.B., Steven A.C.* 2004. A model for Ure2p prion filaments and other amyloids: the parallel superpleated beta-structure // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. V. 101. № 21. P. 7885–7890.

- Kedersha N., Stoecklin G., Ayodele M. et al.* 2005. Stress granules and processing bodies are dynamically linked sites of mRNP remodeling // *J. Cell Biol.* V. 169. P. 871–884.
- Khalili-Shirazi A., Summers L., Linehan J. et al.* 2005. PrP glycoforms are associated in a strain-specific ratio in native PrP^{Sc} // *J. Gen. Virol.* V. 86. P. 2635–2644.
- Lacroute F.* 1971. Non-Mendelian mutation allowing ureidosuccinic acid uptake in yeast // *J. Bacteriol.* V. 106. P. 519–522.
- Linding R., Schymkowitz J., Rousseau F. et al.* 2004. A comparative study of the relationship between protein structure and beta-aggregation in globular and intrinsically disordered proteins // *Journ. molecular biology.* V. 342. № 1. P. 345–353.
- Majumdar A., Cesario W.C., White-Grindley E. et al.* 2012. Critical role of amyloid-like oligomers of drosophila Orb2 in the persistence of memory // *Cell.* V. 148. № 3. P. 515–529.
- McGlinchey R.P., Kryndushkin D., Wickner R.B.* 2011. Suicidal [PSI⁺] is a lethal yeast prion // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* V. 108. № 13. P. 5337–5341.
- Meyer-Luehmann M., Coomaraswamy J., Bolmont T. et al.* 2006. Exogenous induction of cerebral β -amyloidogenesis is governed by agent and host // *Science.* V. 313. P. 1781–1784.
- Michelitsch M.D., Weissman J.S.* 2000. A census of glutamine/asparagines-rich regions: Implications for their conserved function and the prediction of novel prions // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* V. 97. P. 11910–11915.
- Nover L., Scharf K.D., Neumann D.* 1983. Formation of Cytoplasmic Heat Shock Granules in Tomato Cell Cultures and Leaves // *Molecular and cellular biology.* V. 3. № 9. P. 1648–1655.
- Onoguchi K., Onomoto K., Takamatsu S. et al.* 2010. Virus-infection or 50ppp-RNA activates antiviral signal through redistribution of IPS-1 mediated by MFN1 // *PLoS Pathog.* V. 6. P. E1001012.
- Parchi P., Castellani R., Capellari S. et al.* 1996. Molecular basis of phenotypic variability in sporadic Creutzfeldt-Jakob disease // *Ann. Neurol.* V. 39. P. 767–778.
- Patel B.K., Gavin-Smyth J., Liebman S.W.* 2009. The yeast global transcriptional co-repressor protein Cyc8 can propagate as a prion // *Nat. Cell Biol.* V. 11. P. 344–349.
- Peretz D., Scott M.R., Groth D. et al.* 2001. Strain-specified relative conformational stability of the scrapie prion protein // *Protein Sci.* V. 1. P. 854–863.
- Peterson C.L., Zhao Y., Chait B.T.* 1998. Subunits of the yeast SWI/SNF complex are members of the actin-related protein (ARP) family // *Journ. biol. chemistry.* V. 273. № 37. P. 23641–23644.
- Proft M., Struhl K.* 2002. Hog1 kinase converts the Sko1-Cyc8-Tup1 repressor complex into an activator that recruits SAGA and SWI/SNF in response to osmotic stress // *Mol. Cell.* V. 9. № 6. P. 1307–1317.
- Prusiner S.B.* 1987. Prions and neurodegenerative disease // *The New England Journ. Med.* V. 317. № 25. P. 1571–1581.
- Prusiner S.B.* 1998. Prions // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* V. 95. P. 13363–13383.

- Reumers J., Maurer-Stroh S., Schymkowitz J., Rousseau F. 2009. Protein sequences encode safeguards against aggregation // *Human mutation*. V. 30. № 3. P. 431–437.
- Rogoza T., Goginashvili A., Rodionova S. et al. 2010. Non-Mendelian determinant [ISP⁺] in yeast is a nuclear-residing prion form of the global transcriptional regulator Sfp1 // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. V. 107. № 23. P. 10573–10577.
- Saifitdinova A.F., Nizhnikov A.A., Lada A.G. et al. 2010. [NST⁺]: a novel non-Mendelian nonsense suppressor determinant in *Saccharomyces cerevisiae* // *Current genetics*. V. 56. № 5. P. 467–478.
- Shewmaker F., McGlinchey R.P., Wickner R.B. 2011. Structural insights into functional and pathological amyloid // *Journ. boil. chemistry*. V. 286. № 19. P. 16533–16540.
- Si K., Lindquist S., Kandel E.R. 2003. Aneuronal isoform of the *Aplysia* CPEB has prion-like properties // *Cell*. V. 115. P. 879–891.
- Si K., Choi Y.-B., White-Grindley E. et al. 2010. *Aplysia* CPEB can form prion-like multimers in sensory neurons that contribute to long-term facilitation // *Cell*. V. 140. № 3. P. 421–435.
- Smith R.L., Johnson A.D. 2000. Turning genes off by Ssn6-Tup1: a conserved system of transcriptional repression in eukaryotes // *Trends in biochemical sciences*. V. 25. № 7. P. 325–330.
- Suzuki G., Shimazu N., Tanaka M. 2012. A Yeast Prion, Mod5, Promotes Acquired Drug Resistance and Cell Survival Under Environmental Stress // *Science*. V. 336. № 6079. P. 355–359.
- Tyedmers J., Madariaga M.L., Lindquist S. 2008. Prion switching in response to environmental stress // *PLoS biology*. V. 6. № 11. P. E294.
- Wang C., Liu X., Wei B. 2011. Mitochondrion: an emerging platform critical for host antiviral signaling // *Expert opinion on therapeutic targets*. V. 15. № 5. P. 647–665.
- Wickner R.B. 1994. [URE3] as an altered URE2 protein: evidence for a prion analog in *Saccharomyces cerevisiae* // *Science*. V. 264. № 5158. P. 566–569.
- Wilczynska A., Aigueperse C., Kress M. et al. 2005. The translational regulator CPEB1 provides a link between dcpl bodies and stress granules // *J. Cell Sci*. V. 118. P. 981–992.

Spatial matrices in evolution and evolution of spatial matrices

S.G. Inge-Vechtomov, G.A. Zhuravleva, S.A. Bondarev

Heredity and variability are the main factors of the evolution of living systems. According to modern views, the so-called matrix processes are the basis of heredity phenomena. Copying of the genetic material (DNA replication) and expression of genetic information – transcription (RNA synthesis) and translation (protein synthesis) take place during the matrix processes. At the same time, changes in the genetic material (variability) are largely a result of the ambiguity (errors and omissions) of the matrix processes.

Key words: matrix processes, heredity, variability, evolution.

Проблемы эволюции биосферы.

Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2013. С. 66–94.

<http://www.paleo.ru/institute/files/biosphere.pdf>

КОСМИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ: НОВЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

**В.Н. Обридко, Л.И. Мирошниченко, М.В. Рагульская, О.В. Хабарова,
Е.Г. Храмова, М.М. Кацова, М.А. Лившиц**

*Институт земного магнетизма и распространения радиоволн
им. Н.В.Пушкова РАН, Москва*

*obridko@izmiran.ru, leonty@izmiran.ru, ramary2000@yahoo.com,
habarova@izmiran.ru, sinop@yandex.ru*

Рассмотрены различные космические факторы, в условиях которых появилась и эволюционировала жизнь на Земле. Отмечена роль высокой активности Солнца на ранней стадии его развития и возрастающее влияние галактических космических лучей в последующий период. Обозначены несоответствия некоторых физических расчетов палеонтологическим данным с целью их взаимного уточнения. Сформулированы основные направления дальнейших исследований.

Ключевые слова: эволюция Солнца и солнцеподобных звезд, происхождение жизни, солнечно-земные связи, космические лучи и биосфера, магнитосфера и атмосфера ранней Земли.

ВВЕДЕНИЕ

Основным фактором, определяющим вариации космической погоды в Солнечной системе, является динамика Солнца. Возраст Солнца составляет приблизительно 4,59 млрд. лет. Историю развития Солнца можно условно разделить на 3 периода:

1. Раннее Солнце – первые 1–10 млн. лет;
2. Молодое Солнце – возраст до 1 млрд. лет, т. е. до 3.5 млрд. лет назад;
3. Современное Солнце – от 3.5 млрд. лет назад по настоящее время.

Последний период объединен условно, возможно, новые данные, полученные по программе исследований других звезд солнечного типа, позволят провести более тщательную детализацию.

За время своего существования Солнце как звезда прошло большой путь эволюционного развития. И в момент зарождения жизни на Земле тип активности, масса и период обращения раннего Солнца существенно отли-

чались от современных. Незнание этих особенностей функционирования ранней Солнечной системы приводит к неправильным моделям зарождения жизни. Жизнь на Земле появилась тогда, когда ей это позволили не только условия наземной окружающей среды, но и условия в окружающем космическом пространстве, т. е. тогда, когда из «звезды разрушения» наше светило стало «звездой созидания». Можно также предположить, что наблюдаемые современные нелинейные адаптационные механизмы биообъектов к слабым воздействиям внешней среды являются атавистическими проявлениями эволюционной адаптации древних экосистем в период существенно нелинейной (и более интенсивной) динамики древнего Солнца 3.8–4 млрд. лет назад.

Каждый из периодов развития нашей звезды отличается принципиально разной динамикой функционирования. В рамках вопроса происхождения биосферы Земли нас интересует именно тот период, когда Солнце стало светилом, благотворно влияющим на развитие живых организмов. Однако, прежде чем перейти к его рассмотрению, напомним основные понятия и величины, которыми оперирует физика современного Солнца.

1. СОВРЕМЕННОЕ СОЛНЦЕ И СОЛНЕЧНО-ЗЕМНЫЕ СВЯЗИ

1.1. Строение Солнца. Гелиосфера

Современное Солнце – раскаленный плазменный шар с протекающими внутри него непрерывными термоядерными реакциями и обладающий собственным магнитным полем. Совокупность магнитных полей Солнца формирует вокруг него пространственную динамическую структуру, называемую гелиосферой. Гелиосфера отделяет солнечную систему от окружающего галактического пространства (рис. 1).

Масса современного Солнца $\sim 1.989 \cdot 10^{30}$ кг ($\sim 333\,000$ масс Земли), средний радиус приблизительно равен 110 радиусов Земли.

Структура Солнца, изученная на данный момент, приведена на рис. 2. Ее условно можно разделить на две области, внешнюю и внутреннюю.

Внутреннее строение:

- Ядро
- Зона лучистого переноса
- Конвективная зона

Внешняя атмосфера Солнца:

- Фотосфера
- Хромосфера
- Корона
- Солнечный ветер

Для биологических вопросов особое значение имеют процессы, протекающие во внешних оболочках Солнца. Именно их историческую динамику мы будем рассматривать в дальнейшем. В настоящее время период



Рис. 1. Схематическое строение гелиосферы.

обращения Солнца зависит от широты и составляет от 25 дней на экваторе до 34 дней на полюсах (относительно звёзд) или 27 и 32 суток (относительно Земли). Зависимость периода вращения от широты является следствием нежесткой структуры плазменного шара и наличием эффектов инерции. Средний период вращения активных областей, события в которых важны для процессов на Земле, составляет около 27–29 дней.

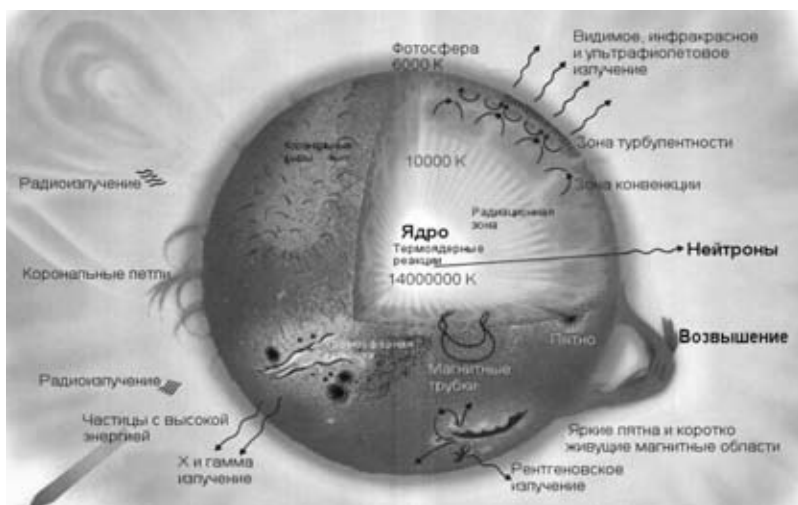


Рис. 2. Схематическое строение Солнца (http://www.izmiran.rssi.ru/edu/kids/sun_rad.html).

1.2. Магнитное поле Солнца. Солнечный цикл

Магнитное поле Солнца можно подразделить на крупномасштабное поле, схематически изображенное на рис. 3 (размеры порядка радиуса Солнца, характерные временные процессы – порядка солнечного цикла) и мелкомасштабное поле, которое наблюдается в виде многообразных структур и определяется процессами магнитной конвекции. Дифференциальное вращение и циклоническая конвекция, взаимодействуя с крупномасштабными и мелкомасштабными магнитными полями, приводит к циклической магнитной активности современного Солнца. Условно процесс формирования солнечной цикличности показан на рис. 3.

В настоящее время основной теорией, описывающей крупномасштабные изменения магнитного поля Солнца, является теория магнитогидродинамической генерации (МГД – генерации) или теория солнечного динамо, опирающаяся на представления о среднем магнитном поле Солнца и разделении масштабов динамики течений и магнитных полей. Последнее приводит к существенным ограничениям, поскольку не позволяет описать одновременную динамику крупных и мелких масштабов в рамках одной модели. Поэтому природу солнечного цикла и основные проявления солнечной активности, такие как вспышки, выбросы корональной массы, солнечные пятна и т. д. приходится рассматривать как отдельные, хотя и взаимосвязанные, явления (Brandenburg, Subramanian, 2005).

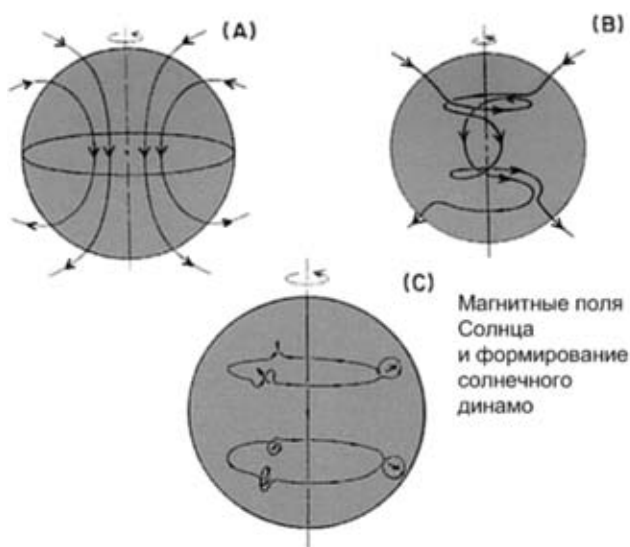


Рис. 3. Схема формирования солнечного динамо. Следует иметь в виду, что в реальности магнитные поля не проходят через центр звезды.

Магнитосфера Солнца (совокупность магнитных полей Солнца) распространяется, по крайней мере, до астрономических границ Солнечной системы. Смена магнитных полюсов Солнца в данную историческую эпоху происходит каждые 10–11 лет, полный цикл составляет около 22 лет, хотя вопрос о стабильности существования квази-одиннадцатилетнего солнечного цикла постоянно дискутируется. Даже на протяжении инструментальных измерений Солнца известен период, когда пятна на Солнце практически отсутствовали на протяжении 70 лет (Маундеровский минимум солнечной активности 1645–1715 гг.).

Максимум солнечной активности определяется по количеству вспышечных процессов, числу активных областей и по интенсивности радиоизлучения. Максимумы, детектируемые по этим параметрам, обычно не совпадают во времени и могут быть сдвинуты друг относительно друга в пределах года-полутора. Так, в 23-м цикле солнечной активности максимум солнечных пятен пришелся на 2000-й год, вспышечных процессов – на 2001-й, а максимум радиоизлучения – на начало 2002-го года. Наличие нестационарного магнитного поля Солнца приводит к проявлению солнечной активности в виде вспышечных процессов, особенно в максимуме цикла. В минимуме солнечного цикла активность Солнца определяется в основном корональными дырами.

1.3. Активные процессы на Солнце. Вспышки, выбросы корональной массы и их воздействие на Землю

Вспышки – самые яркие проявления солнечной активности. Они представляют собой взрывообразное освобождение высокоэнергичного электромагнитного и корпускулярного излучения в пределах четко ограниченных участков активных областей, обладающих магнитными полями сложной структуры. Зачастую вспышки связаны с выбросами корональной массы (coronal mass ejection – CME), с приходом которых к Земле ассоциируется значительная часть самых интенсивных магнитных бурь.

Электромагнитное излучение достигает Земли через 8 минут после вспышки на Солнце, вызывая целый комплекс скоррелированных и взаимосвязанных изменений, происходящих одновременно или с некоторой временной задержкой во всех оболочках нашей планеты (магнитосфере, атмосфере, ионосфере, биосфере, гидро- и литосфере). При этом непосредственно до поверхности планеты проходят лишь некоторые виды и частоты излучений. Пропускная способность земной атмосферы для излучений разных длин волн различна, что приводит к существованию оптических окон прозрачности атмосферы Земли.

1.3.1. Излучение в рентгеновском и ультрафиолетовом диапазоне

На рис. 4 приведен снимок Солнца, полученный 16 января 2005 г. в спектральной полосе 284А, а на рис. 5 – регистрация в рентгеновском диапазоне нескольких вспышек, произошедших в активных областях, указанных на рис. 4. Электромагнитное излучение в рентгеновском диапазоне 1–8А выросло на 2–2.5 порядка, а в диапазоне 0.5–4 А на 3 порядка. Возможны и еще более мощные вспышки, при которых излучение в этих диапазонах может достигать несколько единиц на 10^{-3} ватт/м². Резко усиливается и поток ультрафиолетового излучения с длинами волн меньше 1000 А и, в особенности, в диапазоне 300–200 А.

Поток излучения в этих диапазонах, безусловно, биоэффективен, но следует учитывать, что количество ультрафиолетового и рентгеновского

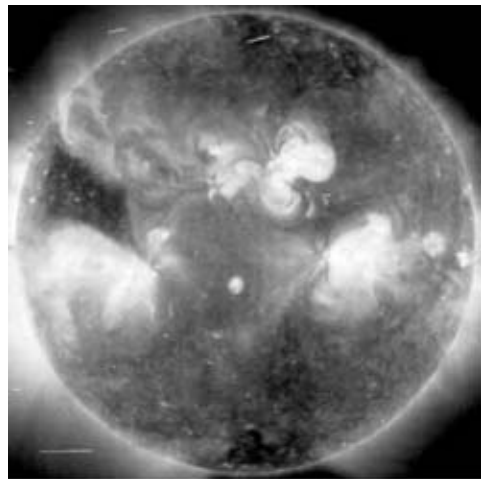


Рис. 4. Вид Солнца в рентгеновском диапазоне 16 января 2005 г.

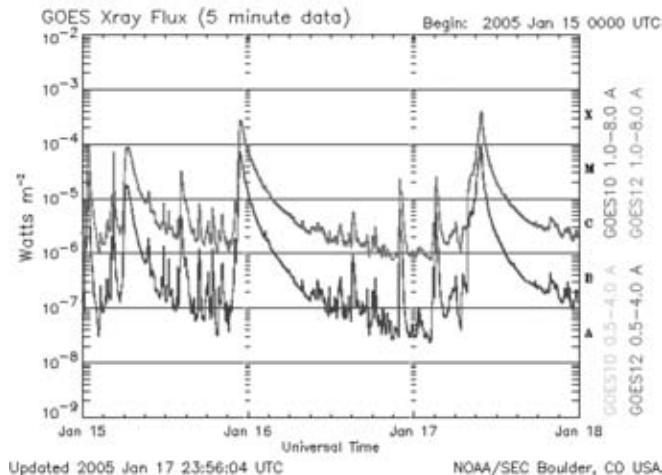


Рис. 5. Изменение амплитуды рентгеновского излучения Солнца во время вспышки 16 января 2005 г. по данным NOAA.

излучения на поверхности Земли практически целиком определяется облачностью в конкретной местности, а не солнечной активностью. В целом поток, дошедший до поверхности, зависит от состава и толщины атмосферы, поэтому в период формирования жизни из-за скудности первичной атмосферы, не обогащённой кислородом, незранированные потоки рентгеновского и ультрафиолетового излучения могли быть одним из самых мощных биосферообразующих факторов.

1.3.2. Космические лучи

Выброс корональной массы в межпланетное пространство приводит к вариациям интенсивности первичных космических лучей (КЛ) на орбите Земли и на ее поверхности (вторичное излучение). В потоке первичных КЛ из Галактики преобладают протоны. По количеству частиц ГКЛ на 90 % состоят из протонов, на 7 % – из ядер гелия, около одного процента составляют более тяжелые элементы, и около одного процента приходится на электроны. Галактические космические лучи (ГКЛ) имеют небольшую интенсивность, их поток на орбите Земли практически изотропен, а энергетический спектр – очень широкий, от $\sim 10^7$ до 10^{19} – 10^{20} эВ, но бомбардируют они земную атмосферу постоянно. Существуют также космические лучи сверхвысоких энергий (до 10^{21} эВ), вероятно, внегалактической природы. Частицы ГКЛ распространяются вдоль силовых линий межпланетного магнитного поля (ММП) из-за внешней границы гелиосферы по направлению к Солнцу, внутри гелиосферы они испытывают значительное рассеяние на неоднородностях ММП. Космические лучи солнечного происхождения (СКЛ) имеют более узкий спектр по энергиям, примерно от $\sim 10^7$ до $\geq 10^{10}$ эВ, и регистрируются на орбите Земли лишь эпизодически. Они возникают во время вспышек и распространяются в направлении от Солнца к границе гелиосферы. До Земли первые частицы СКЛ доходят спустя не менее 10–12 минут после вспышки (релятивистские протоны), причем их интенсивность значительно превышает интенсивность ГКЛ. Мощные потоки солнечных частиц нерелятивистских энергий (≤ 100 МэВ) идут к Земле в течение десятков минут и даже многих часов (в зависимости от энергии частиц).

Путь, которым приходят к Земле ГКЛ, зависит от топологии ММП. Из-за этого интенсивность потока ГКЛ на орбите Земли модулируется солнечной активностью. Механизм модуляции можно пояснить на примере так называемого Форбуш-эффекта. Через 1.5–2.5 дня после выброса корональной массы (СМЕ) регистрируется резкое и существенное понижение интенсивности ГКЛ (Форбуш-понижение). Происходит оно потому, что линии ММП искажаются в результате распространения от Солнца выброса корональной массы (рис. 6). Величина понижения определяется величинами скорости СМЕ и напряженности магнитного поля, а длительность Форбуш-эффекта зависит от геометрических размеров области, возмущенной распространя-

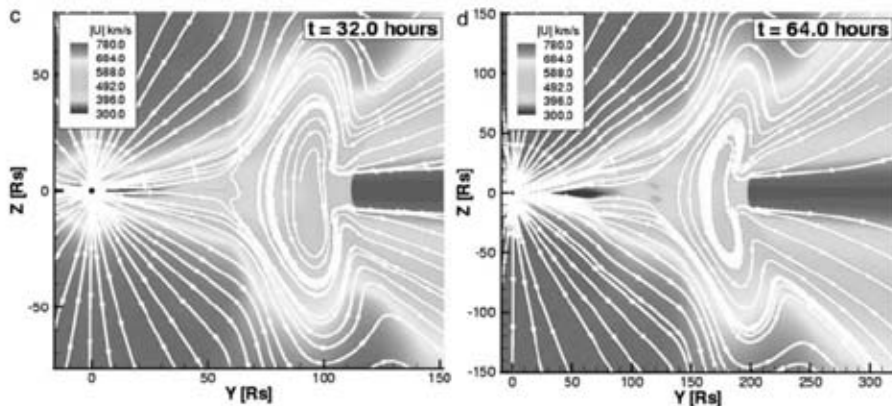


Рис. 6. Распространение коронального выброса (СМЕ) от Солнца и соответствующее искривление линий межпланетного магнитного поля. Моделирование проведено Manchester et al., 2004.

ющимся СМЕ. Минимум интенсивности ГКЛ наблюдается внутри СМЕ. В связи с тем, что длина свободного пробега КЛ между актами рассеяния сравнима или превышает геометрические размеры выброса, эффект Форбуша наблюдается и вне СМЕ, но его величина в этом случае меньше. Таким образом, чем выше солнечная активность, тем чаще происходят выбросы корональной массы, тем выше поток СКЛ, но ниже поток ГКЛ. Т. е. связь «солнечная активность – интенсивность ГКЛ» – обратная. Похожий механизм модуляции работает и в масштабах 11-летнего солнечного цикла. Эти факты важно учитывать при палеонтологических исследованиях.

Величина Форбуш-понижения зависит от энергии КЛ, при увеличении энергии она уменьшается. Амплитуда Форбуш-понижений, наблюдаемая нейтронными мониторами (НМ) с эффективной энергией регистрации ГКЛ, варьирует примерно от 2 % до 20 % (в среднем 2–2.5 %), а их длительность составляет от полусуток до нескольких дней (Belov, 2008). Статистическая точность нейтронных мониторов по 1-минутным данным – около 1.5 %. Необходимо учитывать, что эффективная энергия регистрации НМ составляет меньше 10 ГэВ, а на других энергиях вышеприведенные значения могут незначительно варьироваться. Форбуш-эффекты более 10 % регистрировались всего ~ 20 раз за все время 60-летних наблюдений КЛ. Например, в прошлом цикле 29 октября 2003 г. максимальное падение составило 28 %. Падение интенсивности КЛ более 3 % при часовом усреднении считается сильным понижением.

Эти кратковременные эффекты позволяют понимать механизм и масштабы вариаций КЛ в современную эпоху. На геологической шкале времени важны, в первую очередь, вариации с циклом около 11 лет и более. Особый интерес представляют возможные спорадические и/или длительные изменения интенсивности КЛ в прошлом. В частности, значительные понижения

уровня КЛ, наблюдавшиеся в давнее историческое время и восстановленные по палеонтологическим данным, могут заставить существенно пересмотреть имеющуюся картину солнечно-земной физики (Lal et al., 2005).

При изучении процессов формирования и развития биосферы необходимо принимать во внимание, что динамика Солнечной системы и поступление космических лучей на Землю есть функция как глобальных процессов, охватывающих всю Галактику в целом (например, вспышки сверхновых звезд или излучение из ядра Галактики), так и относящихся непосредственно к нашей Солнечной системе – например, прохождение ею рукавов Галактики (рис. 7). И хотя ранее считалось, что поток ГКЛ в среднем неизменен на протяжении многих миллионов лет, указанные выше процессы могут привести к возникновению долгопериодических (десятки и сотни миллионов лет) вариаций потока ГКЛ. Недавно выяснилось, что существовали и более короткопериодические вариации потока ГКЛ. Обнаружено как минимум три периода (8 500–9 500 гг. до н.э., 27 000–32 000 гг. до н.э. и 12 000–16 000 гг. до н.э.), когда интенсивность ГКЛ падала в 1.5–2 раза. В принципе, подобные понижения потока ГКЛ могли быть непосредственным следствием длительных периодов повышенной солнечной активности (Lal et al., 2005).

В качестве еще одного механизма изменения интенсивности ГКЛ при любой солнечной активности можно рассматривать вариации параметров межзвездной среды. Известно, что десятикратное увеличение плотности межзвездного газа на границе Солнечной системы вызывает сжатие гелиосферы на четверть и, соответственно, увеличение интенсивности космических лучей на орбите Земли до 6 раз (Schwadron et al., 2010). Если учитывать, что в рукавах Галактики плотность межзвездного газа имеет именно такой порядок величины, то периодичность вымираний живых организмов на Земле ~ 62 млн. лет (Rohdel, Muller, 2005) вполне может объясняться усиленной бомбардировкой Земли космическими лучами из-за эффекта, описанного



Рис. 7. Схема прохождения Солнечной системы через рукава Галактики.

выше. В то же время, это может быть связано и с исчезновением ударной волны на границе гелиосферы, где сейчас гасится до 90 % интенсивности космических лучей, идущих извне (Medvedev and Melott, 2007). Наиболее серьезные исследования в этой области сейчас ведутся в лаборатории проф. Меллота (Канзас, США) (см. дискуссии в статьях на <http://kusmos.phsx.ku.edu/~melott/Astrobiology.htm>).

Понижение (повышение) потока космических лучей (ГКЛ и СКЛ) при их вторжении в атмосферу Земли, приводит к понижению (повышению) ио-

низации воздуха, Тем самым КЛ могут активно воздействовать на состав атмосферы и, в конечном счёте, на ее динамику, погоду и климат. Итак, по совокупности изученных эффектов, КЛ можно считать одним из основных постоянно действующих биотропных агентов космической погоды.

До 15 % ионизирующего излучения, воздействующего на людей на поверхности Земли, определяется космическими лучами, интенсивность которых растёт по мере роста высоты над уровнем моря. При этом важно напомнить, что первичные КЛ до поверхности Земли не доходят (как и ультрафиолетовое излучение). Сталкиваясь с ядрами атомов атмосферы, они порождают многочисленные вторичные частицы (вторичные космические лучи) – протоны, нейтроны, электроны и т. д. (вплоть до нейтрино). При энергиях выше 10^{14} эВ первичные КЛ, вызывают так называемые широкие атмосферные ливни вторичных частиц (см., например, (Рао, 1998)). Вследствие наличия у Земли собственного магнитного поля, существует еще и геомагнитный барьер, из-за которого интенсивность КЛ зависит от широты – в пределах полярного овала вплоть до полюсов она максимальная, на экваторе – минимальная. Рассмотрим более подробно особенности этого барьера – магнитосферы нашей планеты – и его взаимодействие с межпланетной средой.

1.4. Магнитосфера Земли

Не только космические лучи могут оказывать биоэффективное воздействие на живые организмы. После выброса корональной массы плазма солнечного ветра распространяется в межпланетной среде со скоростью ~ 400.1000 км/с и достигает магнитосферы Земли через 1.5–3 суток. Спокойный солнечный ветер распространяется медленнее. Возмущения солнечного ветра вызывают вариации или сильные возмущения геомагнитного поля Земли, таким образом, создавая ещё один опосредованный фактор влияния космической погоды на биосферу.

Земля, обладая собственным квази-дипольным магнитным полем, имеет вокруг себя защитную оболочку – магнитосферу, препятствующую непосредственному контакту потоков солнечных электронов и ионов с поверхностью нашей планеты. Вследствие обдувания солнечным ветром, магнитосфера вытянута в направлении «день-ночь», силовые линии диполя оказываются «разомкнутыми» (рис. 8). Наиболее поджатая подсолнечная точка находится от нас на расстоянии ~ 15 радиусов Земли, а хвост простирается за 200 радиусов Земли.

В районе полюсов есть области, куда входят линии замкнутого магнитного поля и очерчивают на поверхности Земли так называемый полярный овал – самое уязвимое место Земли, куда высыпаются и протоны солнечного ветра, и проникают космические лучи. Изучая статистику заболеваемости жителей высоких широт легко представить себе, какие последствия ожидают всех обитателей Земли, если магнитосферный «щит» ослабнет (Белише-

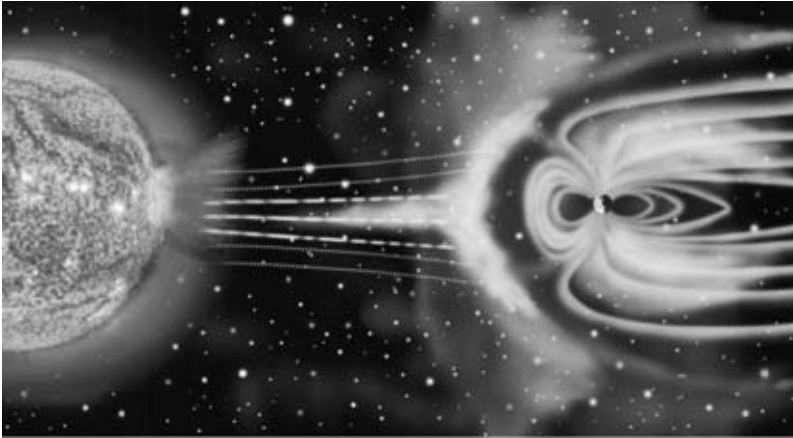


Рис. 8. Схематическое изображение солнечно-земных связей (NASA). Продемонстрировано распространение коронального выброса массы и характерное обтекание солнечным ветром магнитосферы Земли. Размеры не сохранены.

ва, Конрадов, 2005; Белишева и др., 2006; Кривошеков, 2010). Ведь сейчас до Земли доходят лишь отголоски «солнечных бурь», что отражено на рис. 8.

Несмотря на наличие собственных внутримангнитосферных процессов, магнитосфера постоянно «дышит» в такт изменениям в солнечном ветре, поскольку положение ее границы зависит от баланса давлений: магнитного поля внутри и солнечного ветра снаружи. Соответственно, существует значительная часть вариаций геомагнитного поля, обусловленных состоянием межпланетной среды.

Наиболее ярким примером взаимодействия солнечного ветра с магнитосферой, разумеется, является геомагнитная буря. Первая фаза магнитной бури – поджатие магнитосферы и соответствующее увеличение магнитного поля, обуславливается приходом области сжатия в солнечном ветре (это либо ударная волна корональных выбросов, либо уплотнение перед другими типами потоков). Затем при благоприятном направлении межпланетного магнитного поля (к югу) происходит пересоединение магнитных линий в лобовой точке магнитосферы и, что более важно – в хвосте, где накоплена большая часть энергии магнитосферы. В результате взрывообразного процесса пересоединения происходит выброс энергии, глобальная перестройка токовых систем и усиление вариаций геомагнитного поля всех типов. Магнитное поле в главной фазе магнитной бури падает, а изменение амплитуды геомагнитного поля на средних широтах может достигать более 300 нТ против 10–30 нТ нормальных суточных вариаций в спокойные и слабозвмущенные дни. В это же время на высоких широтах вариации амплитуды могут быть на порядок больше. После достижения максимальной интенсивности бури, определяемой интенсивностью компоненты межпланетного магнитного поля вертикальной к плоскости эклиптики, начинается фаза восстано-

ния. В результате буря в записях магнитометров выглядит как бухтообразное возмущение или последовательность таких возмущений (рис. 9).

Следует отметить, что усиление вариаций геомагнитного поля в биоэффективном диапазоне частот зачастую наблюдается не только после, но и до начала магнитных бурь (см. рис. 9) (Хабарова, Руденчик, 2003; Khabarova, Dimitrova, 2009).

Трудность анализа последствий нестационарной солнечной активности состоит в том, что при крупных гелиофизических возмущениях почти все геофизические поля среды обитания изменяются почти одновременно. Ведь магнитная буря – это не только скачок магнитного поля и характерная форма возмущения, но и:

- усиление или ослабление геомагнитных пульсаций в широком диапазоне частот;
- изменение атмосферного электрического поля;

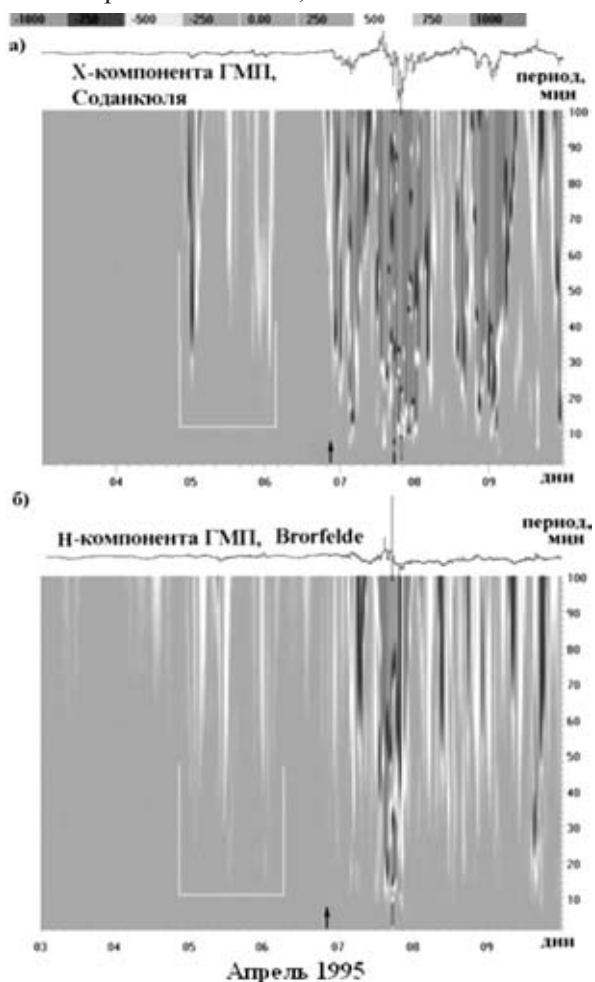


Рис. 9. Пример протекания магнитной бури по данным станций Sodankyla (Финляндия) и Brorfeld (Дания). Вейвлет-анализ данных геомагнитного поля демонстрирует усиление вариаций ULF-диапазона после начала магнитной бури (указано стрелкой). Также наблюдаются предбуревые вариации, связанные с изменениями параметров солнечного ветра (Хабарова, Руденчик, 2003).

- нарушение установившегося режима циркуляции нижней атмосферы на средних широтах;
- усиление акустических шумов инфразвукового диапазона;
- изменение уровня напряженности электромагнитного фона в диапазоне низких и сверхнизких частот;
- возрастание радиоактивности атмосферы.

Из вышесказанного следует, что реакция современных биосистем (как единственно доступных нам объектов для изучения динамических процессов адаптации к нестационарным солнечным процессам), выработана в процессе длительной многомиллиардной эволюции при существенно отличающихся условиях исторической динамики Солнца и обусловлена целой совокупностью внешних факторов. Из них очень сложно выделить один-единственный действующий агент, сыгравший основную роль в зарождении и формировании жизни на Земле. Поэтому при рассмотрении факторов, которые могли бы оказать существенное влияние на процессы и время формирования жизни в Солнечной системе, необходимо последовательно рассмотреть:

1. Процессы, протекавшие непосредственно в молодом Солнце.
1. Процессы, происходившие в это время в гелиосфере.
2. Процессы взаимодействия солнечного вещества и излучения с магнитосферой ранней Земли и ближайших планет.
3. Процессы взаимодействия гелиосферы с галактическим окружением.

О возможных отличиях описанных процессов на Солнце в современную эпоху и в период формирования биосферы Земли (в эпоху раннего Солнца) и пойдет речь ниже.

2. ОЦЕНКА ВОЗМОЖНОГО ВРЕМЕНИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ, ИСХОДЯ ИЗ ДИНАМИКИ ДРЕВНЕГО СОЛНЦА

Кроме исследования современного Солнца, некоторые выводы об истории нашего светила можно сделать из наблюдений за звездами солнечного типа. Многие особенности жизни таких звезд были изучены с высокой точностью в проекте «Солнце во времени». Так как яркость и активность родительской звезды эволюционируют, границы зоны обитания изменяются в течение ее жизни. В частности, из работы (Lammer et al., 2009) можно заключить, что 3.5 млрд. лет назад интегральный солнечный поток в диапазоне 0.1–120 нм был в 6 раз выше по сравнению с современным состоянием. В течение же первых 100 млн. лет, когда Солнце достигло главной последовательности в точке нулевого возраста, поток излучения был до 100 раз более интенсивен, чем поток Солнца сегодня (Ribas et al., 2005). Зависимость «возраст-активность» указывает, что менее массивные звезды проводят больше времени в этой очень активной, насыщенной стадии перед началом падения их активности. В частности, звезды солнечного типа

остаются на насыщенных уровнях излучения, пока они не достигнут возраста ~100 млн. лет и затем их рентгеновское излучение и тепловое рентгеновское излучение (SXR-излучение) быстро уменьшаются как функция возраста, следуя степенному закону (Ribas et al., 2005).

Как говорилось выше, условно можно выделить три основных состояния Солнца – совсем молодого с возрастом 1–10 млн. лет, Солнца возрастом около 1 млрд. лет и современного центрального светила нашей планетной системы. Молодое Солнце (возрастом до 1 млрд. лет), вероятно, имело период вращения вокруг своей оси около 10 дней. В ту эпоху активность Солнца была более высокой, чем сейчас, но менее регулярной. Затем установились циклы, но их амплитуды менялись: последовательности высоких циклов сменялись эпохами низкой активности типа Маундеровского минимума. Электромагнитное излучение Солнца на этих этапах эволюции в оптическом диапазоне менялось незначительно, однако в мягком рентгеновском диапазоне 0.15–4 кэВ (короче 90А) отношение рентгеновской светимости молодого Солнца к его полной (болومترической) светимости было в 1000 раз больше, чем в обычный максимум солнечной активности в современную эпоху.

Заметим, что из наблюдений солнцеподобных звезд следует, что на них довольно регулярно наблюдаются супер-вспышки с мощностью 10^{34} – 10^{35} эрг (Maehara et al., 2012). При этом их частота мало меняется с периодом обращения звезды, так что в принципе подобные события можно было бы ожидать как на молодом, так и на зрелом Солнце. Отметим, что самая мощная вспышка, достоверно зарегистрированная до сих пор за 450 лет по прямым наблюдениям и оценкам по содержанию нитратов в образцах Гренландского (полярного) льда, знаменитая Кэррингтоновская вспышка 1 сентября 1859 г., имела оптическую мощность всего лишь 10^{32} эрг. При этом, однако, она генерировала поток СКЛ с флюенсом протонов с энергией ≥ 30 МэВ почти 2.0×10^{10} см⁻² – максимальное значение, полученное за всю историю изучения солнечных протонных событий. Это значит, что нельзя исключить события на 2–3 порядка более мощные, причем, для молодого Солнца частота таких событий могла быть больше.

Сопоставление рентгеновского излучения звезд разных возрастов показывает, что рентгеновское излучение для молодого Солнца должно было быть на 3–4 порядка больше нынешнего (рис. 10, Giardino et al., 2008).

Поскольку жизнь на Земле связана со сложными молекулами на основе углерода, то наиболее важными являются оценки изменения излучения в диапазоне короче 350А (см., например, статью Cuntz et al. 2009). В этом диапазоне находятся мощная резонансная линия ионизованного гелия (He II) 304А и многочисленные слабые линии высокоионизованных атомов, формирующиеся в солнечной короне. В настоящее время общее излучение в этом диапазоне меняется в течение 11-летнего цикла активности в 5–7 раз, а во время вспышек – на 2–3 порядка. Наша оценка показывает, что общее

излучение молодого Солнца (возрастом 1 млрд. лет) в области 200–350 А было постоянно выше современного в 10–30 раз.

Корпускулярное излучение Солнца в эпоху его молодости и в настоящее время, по-видимому, отличалось столь же существенно, как нынешнее и историческое солнечное излучение в рентгеновском диапазоне. Общая потеря массы современного Солнца (количество вещества, уносимого солнечным ветром) характеризуется величиной, близкой к 4.4×10^{12} г/с и прямо пропорциональна мощности, излучаемой Солнцем. При учете оцененной выше мощности излучения молодого Солнца делаем вывод, что поток вещества тогда был в 30 раз больше, чем сейчас. По-видимому, то же относится и к интенсивности солнечных космических лучей.

Легко догадаться, что все процессы в солнечном ветре, а также все вышеописанные солнечно-земные связи в прошлом были много интенсивнее нынешних. Кроме того, следует ожидать, что 4–3.5 млрд. лет тому назад во вспышечной активности Солнца доминировали не импульсные явления (как в настоящее время), а более длительные события. И в момент крупных вспышек мощность корпускулярного излучения древнего Солнца могла превосходить современный уровень во много раз.

Первичная атмосфера Земли, не обогащённая кислородом, была столь бедна и тонка, что при современных или меньших размерах магнитосферы Земли данные виды излучения могли быть существенными поражающими факторами, препятствующими процессам зарождения жизни на Земле. Сочетание более сильного потока солнечного ветра (на 2 порядка больше современного по плотности и более чем в 2 раза – по скорости) с корональными выбросами массы должно было приводить к сжатию земной магнитосферы и эрозии (потери) атмосферы под воздействием потоков солнечной плазмы.

Поскольку толщина и состав атмосферы играют большую роль в экранировании от первичных КЛ, то поток КЛ на поверхности ранней Земли практически должен был определяться балансом лишь внешних факторов «поток КЛ вне солнечной системы – солнечная активность – напряженность магнитного поля Земли». Поскольку первоначально ядро Земли было целиком жидким, то собственная магнитосфера у неё отсутствовала довольно длительное время. По самым свежим данным (Tarduno et al., 2010), магнитное поле Земли вполовину слабее нынешнего появилось 3.45 млрд. лет назад. До этого фактор геомагнитной защиты нашей планеты можно сбросить со счетов. Таким образом, до возраста Земли ~1 млрд. лет поток КЛ был постоянно усилен: при понижении солнечной активности до поверхности доходили ГКЛ, а при повышении солнечной активности Земля облучалась СКЛ. Таким образом, состояние космического пространства в этот период не способствовало возникновению жизни.

Между тем, без жестких воздействий нашего молодого светила первичный климат на Земле теоретически мог бы позволить жизни если не самозаро-

даться, то хотя бы появиться в результате панспермии (занесения бактерий с метеоритами и астероидами). Считается, что климат Земли в эпоху молодого Солнца был теплым и влажным (Michaelian K., Manuel O., 2011). Вопрос – почему? Здесь перед нами встает проблема «faint early Sun» – парадокс слабого молодого Солнца. Дело в том, что, следуя стандартной модели, около 3.8 млрд. лет назад болометрическая светимость молодого Солнца должна была быть на 20–30 % ниже, чем сегодня (см. рис. 11, Guinan and Scott G. Englen, 2009; Ribas, 2010). Затем светимость Солнца постепенно росла до современного уровня, но в то время минимум светимости должен был привести к вымерзанию воды на Земле, что не подтверждается геологическими данными.

Причин этого может быть достаточно много. Каждый год появляются новые статьи, содержащие вычисления и идеи, проверить которые вряд ли когда-нибудь представится возможным. С одной стороны, большую роль мог играть нагрев молодой Земли радиоактивными элементами (Hobbs, 2000). С другой – есть работы, утверждающие, что оценки светимости должны были проводиться не по стандартной модели, а по модели пульсаров – “pulsar centered solar model” (Michaelian K., Manuel O., 2011). Тогда получается, что светимость была не ниже, а выше на 1–4 %.

Между тем, основной причиной обычно называется парниковый эффект. Считается, что первичная атмосфера Земли, определяемая вулканической деятельностью, была тонкой, но во много раз более плотной, чем сейчас. В результате создавалась необходимая прослойка, не дающая теплу уходить вверх (Hobbs, 2000). На этом общем предположении базируются несколько теорий молодой Земли, но основная проблема состоит в том, что первичный состав земной атмосферы достоверно неизвестен.

Со своей стороны мы можем предположить, что дополнительным фактором, нагревающим Землю, были солнечные вспышки. В эпоху молодого Солнца, во время вспышек, несравнимо более мощных, чем в настоящее время, повышенный уровень ультрафиолетового и рентгеновского излучения на поверхности молодой Земли мог являться химическим катализатором и приводить к интенсификации высвобождения парниковых газов. Каталитические свойства ультрафиолета в данном контексте рассматривалось Hobbs (2000), однако возможная связь химических реакций на молодой Земле со вспышечными процессами ранее не обсуждалась.

На ранней стадии эволюции все проявления солнечной активности были значительно более сильными, и поэтому зависимость как состояния атмосферы, так и биологических объектов от солнечной активности была гораздо значительнее. Несмотря на возможный вклад в развитие парникового эффекта, теоретически благоприятного для зарождения первичных жизненных форм, Солнце в этот период являлось киллером всего живого не только на Земле, но и на других небесных телах. Оценки показывают, что для Венеры и Марса негативные последствия бурной жизни молодого Солнца были гораздо более существенными.

3. МОЛОДОЕ СОЛНЦЕ И УСЛОВИЯ РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ НА ПЛАНЕТАХ

Итак, естественной защитой биосистем от потока солнечных частиц является магнитосфера Земли. Появление магнитосферы – ключевой момент не только для защиты от излучения, но и для удержания и обогащения земной атмосферы, которая до этого сносилась солнечным ветром. Все это в совокупности, по-видимому, и дало толчок для развития жизненных форм, которые до этого не имели шанса выжить в чрезвычайно жестких условиях внешней среды. Действительно, в период около 4–3.5 млрд. лет назад Земля, астероиды между Землей и Марсом (и, возможно, сам Марс) оказываются единственными кандидатами для места зарождения или панспермического развития жизни в силу баланса космических факторов. Что касается астероидов, то они не обладают ни магнитным полем, ни атмосферой и вряд ли подходят на роль кандидатов на места зарождения жизни. Но, как показывают современные исследования, «зерна жизни» (аминокислоты и даже бактерии) выживают и в условиях, характерных для астероидов. Поэтому астероиды и метеориты могли быть источниками панспермического варианта зарождения биосферы. Однако, чтобы жизнь не только зародилась, но и развилась, «семена» должны попасть в благоприятную почву. Между тем, на планетах, более близких к Солнцу, чем Земля, возникающая жизнь «выжигалась» потоком мощнейшего рентгеновского и корпускулярного излучения раннего Солнца, а более дальние планеты не получали достаточного количества тепла для существования воды в жидкой фазе. Условия на Земле изначально были также неблагоприятны для развития жизни. Покажем, что только после перехода Солнца к более спокойной фазе и после появления магнитосферы возникли условия, при которых жизнь могла зародиться или развиться на Земле.

3.1. Воздействие раннего Солнца на атмосферы планет

Планеты после своего возникновения могут превратиться в «водные миры» с массивными водородно-кислородными атмосферами и с высоким содержанием CO_2 , что теоретически благоприятно для развития жизни. Главным кандидатом на роль инкубатора жизни, кроме Земли, является Марс. Между тем, как показали Terada et al. (2009) путем трехмерного МГД-моделирования взаимодействия солнечного ветра с ионосферой Марса, если предположить отсутствие у Марса в этот период собственного магнитного поля, то в условиях экстремального солнечного ветра и крайнего ультрафиолетового излучения Солнца Марс мог утратить количество воды, эквивалентное глобальному океану глубиной 20–80 м. Таким образом, предположение о Марсе – прародителе жизни может оставаться в силе только, если будет доказано, что Марс имел собственное магнитное поле и, соответственно, магнитосферу.

Как мы убедились, характеристики атмосферы играют огромную роль для потенциальной возможности зарождения жизни. Если в атмосфере планеты земного типа образуется высокое относительное содержание азота N_2 слишком рано в ходе ее эволюции, то такая азотная атмосфера может быть полностью утрачена планетой. Для ранней земной атмосферы эрозия под влиянием солнечного ветра могла быть очень существенной в предположении, что химический состав атмосферы Земли соответствовал современному составу с преобладающим содержанием азота. Такая атмосфера теряется под воздействием экстремально интенсивного потока плазмы солнечного ветра в течение первых нескольких миллионов лет после ее формирования (Lammer et al., 2012).

Между тем, достоверной информации о составе первичной атмосферы Земли нет. Есть только модели, основывающиеся на том принципе, что в первый миллиард лет жизни нашей планеты атмосфера определялась газообразованием вследствие вулканической деятельности. В результате моделирования гипотетические составы первичной атмосферы отличаются в разы, а то и на порядок. Часть исследователей считает, что преобладал водород (http://en.wikipedia.org/wiki/Atmosphere_of_Earth); другие предполагают доминирование азота (Goldblatt, 2009), а третьи – углекислого газа (Hobbs, 2000; http://www.amnh.org/learn/pd/earth/pdf/evolution_earth_atmosphere.pdf).

Таким образом, изучение возможного состава атмосферы Земли на ранних стадиях ее развития – очень важная часть анализа гипотетических условий, способствовавших развитию жизни. Кроме того, влияние Солнца на физические и химические характеристики атмосферы было столь значительным, что от вариаций его деятельности зависело очень многое на Земле, в том числе и появление биосферы.

3.2. Когда Солнце позволило жизни зародиться?

Анализ пикового потока излучения и спектра экстремальной солнечной вспышки класса X17.2 в октябре–ноябре 2003 г., а также его сравнение со спектрами излучения более молодых звезд – солнечных аналогов, показывает, что излучение вспышки в максимуме соответствует излучению Солнца или гипотетической звезды – аналога Солнца, имеющей приблизительный возраст 2.3 млрд. лет. Это означает, что поток крайнего ультрафиолетового излучения (КУФ) в пике вспышки превышает его среднее значение для современного Солнца примерно в 2.5 раза (рис. 10). Это может привести к значительному нагреву экзосферы вплоть до ~1950 К (Lammer, 2010). Итак, обнаруживаются два пути эволюции активности солнечного типа на временном интервале, сопоставимом с миллиардом лет жизни звезды. Первый путь характерен для тех звезд, у которых в настоящую эпоху цикличность носит регулярный характер. На возможность реализации другого пути указывает открытое нами (Katsova et al., 2010) расхождение особенностей дифференциального вращения Солнца и других звёзд с хорошо выраженными

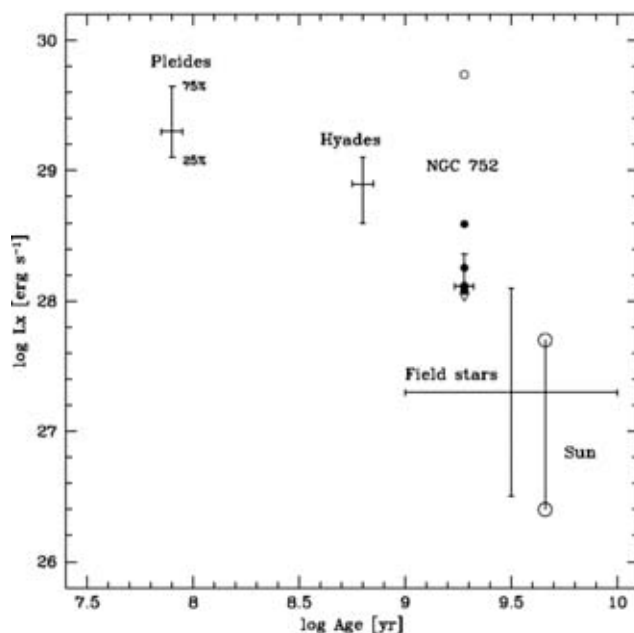


Рис. 10. Зависимость рентгеновской светимости от возраста звезд (Giardino et al., 2008).

циклами. А именно: свойства дифференциального вращения Солнца оказались более близкими к звездам с менее регулярной активностью (типичной для более молодых звёзд), чем к звездам с установившимися циклами.

Наши исследования 2010 г. (Katsova et al., 2010) указывают также на отличие эволюции активности Солнца от поведения других звезд, у которых развитие динамо процесса завершается выходом на асимптотический режим хорошо выраженного цикла. На некоторой фазе развития активности доминирование крупномасштабного поля нарушается возрастающим влиянием локальных полей и этот процесс переходит на жесткий колебательный режим обмена энергией между полями этих масштабов. При этом формируется цикл, период которого неизменен на большом временном интервале.

Возможно, сам факт возникновения жизни 3.5–4 млрд. лет назад (не раньше и не позже) определился именно тем моментом, когда был достигнут баланс между скоростями возникновения и разрушения новых органических структур под воздействием космофизических излучений различного типа. До этого времени даже при наличии благоприятных температурных, атмосферных и литосферных условий вновь сформировавшаяся (или занесенная с метеоритами) жизнь практически сразу разрушалась очередным импульсным потоком внешнего излучения, не успев начать процесс эволюции. Вполне вероятно, что установление такого баланса явилось не только следствием появления магнитосферы, но и было связано с переходом Солнца к более упорядоченному типу активности.

4. РОЛЬ КОСМИЧЕСКИХ ЛУЧЕЙ В ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ

Как обсуждалось в п.1.3.2, биосфера Земли зародилась, развивалась и продолжает эволюционировать в присутствии постоянно действующего экологического фактора – радиационного фона ионизирующих излучений. Этот фон создаётся естественной радиоактивностью окружающей среды и космическими лучами. Изучение разнообразных космофизических факторов (в частности, вариаций КЛ) открывает возможности для получения новой информации о процессах эволюционной адаптации биосистем в целом. Для примера отметим, что бурное событие в истории возникновения новых форм жизни (так называемый «Кембрийский взрыв» около 580–500 млн. лет назад), по-видимому, совпало по времени со значительным изменением интенсивности ГКЛ (рис. 11).

Эти данные были получены А.К. Лаврухиной в 1969 г. (см. также Лаврухина и Устинова, 1990) по измерению содержания изотопов, генерированных космическими лучами в железных метеоритах. Из рис. 12 следует, что в интервале от 900 до 400 млн. лет назад поток ГКЛ мог быть понижен в несколько раз по сравнению с нынешним уровнем. Подобный эффект мог наблюдаться при условии, что интенсивность «древних» потоков солнечного ветра более чем в 3–5 раз превышала современный уровень в максимуме самых мощных циклов СА в XX в. При таких интенсивностях вынесенные

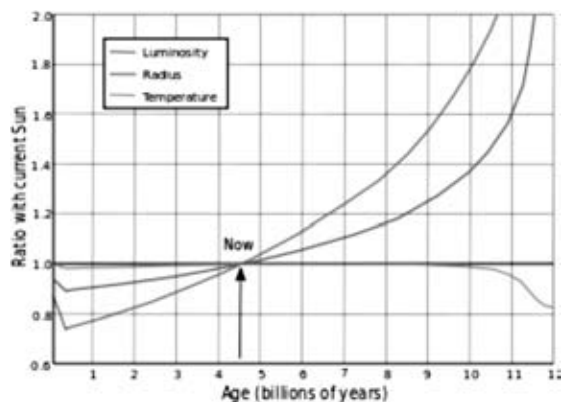
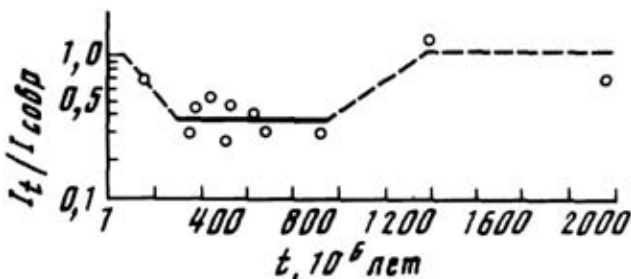


Рис. 11. Эволюция солнечной светимости, радиуса и эффективной температуры по сравнению с современным уровнем (Ribas, 2010).

Рис. 12. Возможные изменения интенсивности ГКЛ в Солнечной системе за последние ~2 млрд. лет по данным о радиоактивности ^{40}K в железных метеоритах и металлических фазах хондритов с разным радиационным возрастом (Лаврухина, 1969; Лаврухина и Устинова, 1990).



из Солнца потоки замагниченной плазмы могли бы усиленно «выметать» космические лучи за пределы пояса астероидов (родительского источника для большинства метеоритов) и тем самым понизить поток ГКЛ внутри Солнечной системы (в частности, на орбите Земли) до нужной величины.

Однако современная теория солнечного динамо не может дать точную оценку максимальной величины солнечной активности, которая бы устойчиво высоко повторялась из цикла в цикл на протяжении нескольких сотен миллионов лет. Рассмотрение возможности такой ситуации в рамках существующей модели формирования солнечной активности путем взаимодействия магнитных полей различного типа – это отдельная нетривиальная задача для теории солнечного динамо.

Более поздние исследования вариаций ГКЛ по метеоритным данным вынуждают усомниться в достоверности кривой, приведенной на рис. 12. В частности, нет уверенности в том, что ранее 900 млн. лет назад (правая часть рисунка) поток ГКЛ был таким же, как и в настоящее время. Имеются данные о том, что погрешность в оценках потока ГКЛ по метеоритным данным довольно велика (от ~ 0.3 до ~ 1.5). Вместе с тем, по некоторым оценкам, ожидаемые изменения потока ГКЛ в прошлом (до 1 млрд. лет назад) могли достигать от 25 % до 135 %. Во всяком случае, можно с некоторой долей уверенности утверждать, что в период 900–400 млн. лет назад поток ГКЛ, по-видимому, был в 2–3 раза ниже, чем сейчас.

Это ставит перед современной теорией динамо сложную задачу. Солнечная активность сегодня выражается в единицах числа солнечных пятен и в максимуме 11-летнего цикла меняется в пределах 50–200 единиц (среднемесячные значения). В среднем, за последние 200 лет уровень солнечной активности в этих единицах составляет ~ 50 . В прошлом были периоды, когда в течение 70 лет средний уровень активности падал до нескольких единиц. Однако для объяснения указанных выше эффектов необходимо длительное (в течение сотен миллионов лет) *увеличение* солнечной активности в 2–3 раза, то есть до среднего значения 100–150 единиц. На сегодня работ, доказывающих возможность такого мощного увеличения нет, и это представляет весьма интересную задачу для теоретиков. Кроме того, отдельным является вопрос, какой поток ГКЛ следует считать нормальным – тот, который был в прошлом, или наблюдаемый в настоящее время. Однако, как показано в п.1.3.2, сама возможность существенных вариаций потока ГКЛ в прошлом не подлежит сомнению. Отдельную проблему представляет оценка частоты гигантских вспышек на Солнце в современную эпоху и в далеком прошлом, а также оценка частоты вспышек Сверхновых звезд.

Недавно Svensmark (2012) подсчитал частоту возникновения вспышек Сверхновых (рис. 13) и сравнил ее с биоразнообразием морских обитателей того времени. На рис. 13 сплошной черной кривой показана оцененная автором относительная частота вспышек Сверхновых в пересекаемых Сол-

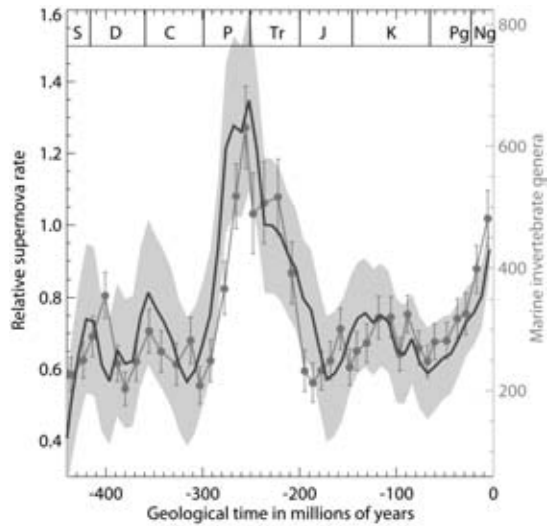


Рис. 13. Относительная частота вспышек Сверхновых в сравнении с количеством родов беспозвоночных, обнаруженных в морских отложениях (Svensmark, 2012).

нечной системой рукавах Галактики. Кривая с точками иллюстрирует количество родов морских беспозвоночных в отложениях с вычетом влияния вариаций уровня океана на смертность живых организмов. Удивительное совпадение не может не заставить задуматься. Здесь присутствует яркий пик одного из пяти массовых вымираний живых существ на планете – на границе Пермского и Триасового (П-Тр) периодов. Для сравнения на рис. 14 дана полная картина вымираний в геологическую эпоху. Рассматриваемый здесь пик (П-Тр) – самый значительный.

Конечно, расчеты Свенсмарка (2012) можно подвергнуть сомнению. В частности, поражает точность расчетов частоты вспышек Сверхновых. Кроме того, при сравнении рисунков 13 и 14 обнаруживается отсутствие на рис. 13 пика вымираний на границе триаса и юры ~200 млн. лет назад.

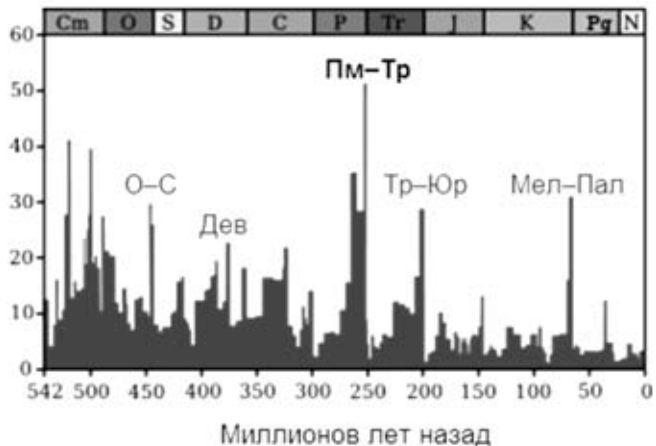


Рис. 14. Массовые вымирания морской фауны на Земле (Sepkoski, 2002).

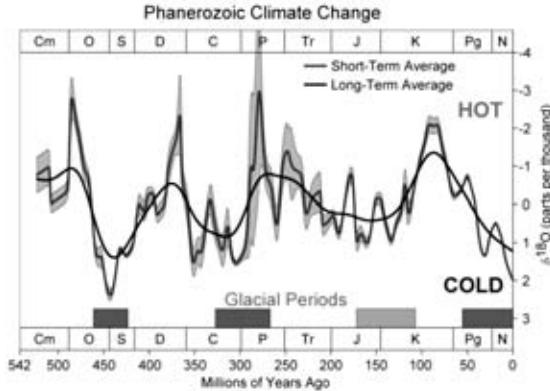


Рис. 15. Вариации изотопа кислорода 18 и климат палеозоя (Veizer et al., 1999).

Очевидно, коррекция на уровень океана, сделанная автором, достаточно сильно изменяет оригинальный ряд данных и подлежит проверке. С другой стороны, имеются независимые «климатические» данные, полученные Veizer et al., 1999, которые указывают на вариацию содержания изотопа кислорода на большой временной шкале (рис. 15). Все максимумы на этой кривой согласуются с кривой Свенсмарка.

Таким образом, из всего сказанного в этом разделе естественным образом вытекают несколько исследовательских задач:

1. Анализ частоты вспышек Сверхновых и обычных звезд из «ближайшего» окружения Солнца с целью более точной оценки их относительного вклада в наблюдаемый поток ГКЛ.
2. Ревизия имеющихся метеоритных данных о вариациях потока ГКЛ в далеком прошлом с учетом результатов п.1.
3. Оценка максимальных возможностей ускорителей заряженных частиц на Солнце в современную эпоху и экстраполяция наблюдаемых данных о потоках СКЛ в отдаленное прошлое, вплоть до эпохи «молодого Солнца» (Мирошниченко, 2011).

5. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ФУНКЦИИ КОСМО-ГЕОФИЗИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ И ИХ АТАВИСТИЧНОСТЬ В НАСТОЯЩЕЕ ВРЕМЯ

Последние 100 лет влияние космо-геофизических факторов достоверно и воспроизводимо фиксируется многочисленными учеными на всех уровнях организации биосферы. Начиная с работ А.Л. Чижевского (Чижевский, 1928), исследователи находят все новые подтверждения скачкообразных изменений физиологических параметров, развивающихся до или во время магнитных бурь (и оказывающих непосредственное влияние на поведение и самочувствие населения). Экзогенные вариации просматриваются практически во всех медико-биологических мониторингах, причем часто — в качестве побочного эффекта, мешающего основным исследованиям. (Владимирский и др, 2004).

Например, в динамике различных параметров формулы крови, в гормональном и психологическом статусе, в восприимчивости к наркозу, в числе вызовов скорой помощи и количестве летальных исходов. Так в Гурфинкелем и Любимовым (Гурфинкель, Любимов, 2004) выявлено увеличение свертываемости крови и более тяжелое протекание инфарктов, возрастание числа летальных исходов реанимационных больных в около-буревые дни; Григорьевым – модуляции работоспособности и настроения, а также числа суицидов (Григорьев, 2008); М.В. Рагульской и О.В. Хабаровой (Рагульская, Хабарова, 2001) показана активация приспособительной адаптации здоровых людей и модуляция нелинейной динамики сердца (Рагульская, Пипин, 2009).

Н.К. Белишева и др. в своих исследованиях показали, что геомагнитные возмущения существенным образом моделируют рост и дифференцировку клеточных структур. В условиях повышенной геомагнитной возмущенности они наблюдали снижение синтеза ДНК с компенсацией в последующих клеточных циклах. В работах Д.Н. Чичкан, А.В. Бесединой и А.В. Ковалевой (Чичкан и др, 1999) обнаружено резкое увеличение числа лейкоцитов за счет нейтрофилов в день бури и резкое их снижение на 2–3 день после бури. Отмечен противоположный знак лейкоцитарных изменений по сравнению с уровнем лимфоцитов.

С.М. Чибисов показал наличие изменений в спектрах кислотно-основного состояния и функциональной активности сердечно-сосудистой системы в целом в магнитовозмущенные сутки, а также в его работах показано влияние изменения солнечной активности на ультраструктуру кардиомиоцитов (Чибисов и др, 2008).

В независимых исследованиях Т.К. Бреус (Москва) и С.Н. Самсонова (Якутск) отмечается совпадение спектров динамики вызовов скорой помощи и геомагнитного К-индекса (Бреус и др., 2003, 2008; Самсонова и др., 2005). В работах Н.И. Хорсевой выявлено выраженное влияние космо-геофизических факторов на внутриутробное развитие плода и вероятность реализации наследственных патологий (Хорсева, 2010). Более подробно обзор литературы по данному вопросу приведен в главах 2 (Петрова П.Г. с соавт.) и 4 (Рогачева С.М. с соавт.) из коллективной монографии «Биотропное воздействие космической погоды», 2010.

Исходя из предыдущих гипотез, можно предположить, что наблюдаемые в настоящее время эффекты адаптации биосистем к космо-геофизическим воздействиям по сути своей являются атавизмами, оставшимися с тех древних времен, когда излучение Солнца было существенно больше и являлось реальным разрушающим фактором для только что сформировавшейся жизни на Земле. Энергии современных солнечно-земных и космических процессов для такого воздействия недостаточно, тем не менее, реакция однозначно и воспроизводимо регистрируется многочисленными исследователями на всех уровнях организации биосферы.

Гипотеза об эволюционном атавистическом характере адаптационной реакции биосистем на космо-геофизические воздействия могла бы внести ясность в давний спор биологов и физиков по поводу поиска, характера и интенсивности действующего биотропного физического агента в солнечно-земных связях. На данный момент мы видим реакцию биосистем на комплексное изменение внешней среды, но не можем однозначно выделить агент (возможно, из-за малости действующих в настоящее время физических факторов). Возможно, что даже когда со временем интенсивность внешнего излучения упала до неопасных для существования жизни значений, регуляторная и информационная роль комической погоды оказалось столь полезна, что сохранилась до наших дней на всех уровнях организации биосферы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Общая современная теория эволюции звезд развита довольно хорошо. Она предсказывает, что звезды главной последовательности (включая Солнце) после бурного раннего периода выходят на стационарный режим. В этом режиме интегральный поток солнечного излучения фактически не меняется. Однако когда встают конкретные вопросы об особенностях генерации магнитного поля Солнца, картина становится не такой ясной.

Строго говоря, современные механизмы динамо неуверенно предсказывают даже высоту предстоящего 11-летнего цикла солнечной активности. Тем более, они не могут исключить длительных периодов, когда солнечная активность была значительно выше или значительно ниже современного уровня. При этом могли бы меняться как эффективная светимость Солнца (известно, что даже сейчас в максимуме цикла она на 0.1 % выше, чем в минимуме), так и непосредственно геоэффективные факторы. Анализ таких изменений представляет важную часть нашего исследования.

Современная теория вспышек не может отрицать возможность существования в историческое время солнечных вспышек на 3–4 порядка более мощных, чем сегодня. Во всяком случае, на звездах типа Солнца такие события происходят регулярно. Важно не только проверить по палеомагнитным данным были ли такие события в прошлом, но и оценить их возможное влияние на биосферу.

Солнечная активность – это сложное многофакторное явление. Традиционная схема поиска связи изменений в биосфере, например, с числами солнечных пятен устарела. Различные факторы солнечной активности могут по-разному влиять на биосферу. Кроме того, эта связь может сильно меняться на разных временных масштабах. В частности, роль отдельных вспышек, вероятно, очень важна на коротких интервалах времени, а на больших интервалах можно ожидать гораздо большего влияния глобальных полей и их вековой эволюции.

В связи с вышесказанным можно сформулировать следующие новые направления исследований эволюционных аспектов биотропного воздействия космических факторов:

Изучение (на современном клеточном материале) характерных времен возникновения реакции и определения порога разрушения эталонных клеточных структур для воссоздания (моделирования) биотропных параметров активности древнего Солнца.

Изучение современного отклика биосистем на космофизические факторы как атавистической реакции на изменение условий среды обитания.

Построение теоретических моделей с учетом возможных интенсивностей излучений, воздействовавших на биосферу в прошлом.

Изучение пространственно-временных масштабов и физико-химических условий формирования жизни на Земле путем сопоставления полученных астрофизических космо-геофизических результатов с геохимическими и палеонтологическими данными для верификации как современной модели солнечного динамо, так и имеющихся моделей эволюции биосферы.

Настоящая работа выполнена в рамках Программы №28 Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы». Авторы приносят благодарность руководству Программы за финансирование этих работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белишева Н.К., Гак Е.З.* 2002. Значение вариаций космических лучей для функционирования живых систем // Сб. научн. докл. 7 междунар. конф. «Экология и развитие Северо-Запада России» 27 августа 2002 г., С.-Петербург. С. 8–129.
- Белишева Н.К., Конрадов С.А.* 2005. Значение вариаций геомагнитного поля для функционального состояния организма человека в высоких широтах // Геофизические процессы и биосфера. Т. 4. № 1/2. С. 44–52.
- Белишева Н.К., Кузевский Б.М., Сигаева Е.А* и др. 2006. Модуляция функционального состояния крови вариациями интенсивности нейтронов у поверхности Земли // ДАН. Т. 407. № 5. С. 687–691.
- Бреус Т.К.* 2003. Влияние солнечной активности на биологические объекты. Автореф. докт. дисс. М.: Изд. ИКИ РАН. 31 с.
- Бреус Т.К., Баевский Р.М., Фунтова И.И.* и др. 2008. Влияние возмущений геомагнитного поля на реакцию адаптивного стресса у космонавтов // Космические исследования. Т. 46. № 4. С. 378–383.
- Владимирский Б.М., Темуриянц Н.А., Мартынюк В.С.* 2004. Космическая погода и наша жизнь. Изд-во «Век 2».
- П.Е. Григорьев, М.В. Рагульская, В.В. Вишневский, Т.В. Подладчикова.* 2008. Изменения в физиологическом состоянии людей после психической нагрузки в окрестностях геомагнитных возмущений по различным географическим регионам // Вестн. физиотерапии и курортологии. № 1. С. 39–43.

- Гурфинкель Ю.И., Любимов В.В.* 2004. Экранированная палата в клинике для защиты пациентов с ишемической болезнью сердца от воздействия геомагнитных возмущений // *Мед. физика.* № 3. (23). С. 34–39.
- Биотропное воздействие космической погоды. 2010 / М.В. Рагульская (ред.). С.-Петербург. 330 с.
- Кривощевков А.П.* 2010. Комплексное социально-гигиеническое исследование по охране здоровья работающих газодобывающей промышленности в условиях Крайнего Севера Западной Сибири. Дисс. на соиск. степени к.м.н. 04201007824. Тюмень.
- Лаврухина А.К.* 1969. Новые данные о временных и пространственных вариациях космических лучей в Солнечной системе (по метеоритным данным) // *Изв. АН СССР. Сер. физ.* Т. 23. № 11. С. 1870–1876.
- Лаврухина А.К., Устинова Г.К.* 1990. Метеориты – зонды вариаций космических лучей. М.: Наука. 262 с.
- Мирошниченко Л.И.* 2011. Физика Солнца и Солнечно-Земных связей / М.И. Панаюк (ред.). М.: Университетская книга. 174 с.
- Рагульская М.В., Пипин В.В., Обридко В.Н.* 2009. Нелинейные динамические модели ЭКГ в задаче изучения воздействия космофизических факторов на сердце человека // *Динамика сложных систем.* Т. 1. № 1. С. 17–26.
- Рагульская М.В., Хабарова О.В.* 2001. Влияние солнечных возмущений на человеческий организм // *Биомедицинская радиоэлектроника.* № 2. С. 5–15.
- Самсонов С.Н., Крымский Г.Ф., Петрова П.Г., Стрекаловская А.А.* 2005. Гелиогеофизические факторы и сердечно-сосудистые заболевания // *Журн. проблем эволюции открытых систем.* Вып. 7. Т. 1. Алматы. С. 114–121.
- Хабарова О.В., Руденчик Е.А.* 2003. Об особенностях изменения осцилляторного режима плотности солнечного ветра и магнитного поля Земли перед магнитными бурями – результаты вэйвлет-анализа // *Вестн. отд. наук о Земле РАН.* № 1 (21).
- Хорсева Н.И., Григорьев П.Е.* и др. 2010. Глава 1 коллективной монографии «Космос и жизнь – единство и многообразие» // Симферополь, «Диайпи».
- Чибисов С.М., Бреус Т.К., Илларионова Т.С.* 2001. Морфофункциональное состояние сердца в условиях магнитной бури // *Бюлл. экспериментальной биологии и медицины.* № 12. С. 627–630.
- Чижевский А. Л.* 1976. Земное эхо солнечных бурь // М.: Мысль.
- Чичкан Д.Н., Ткачев С.В.* и др. 1999. Агрегационные свойства крови после воздействия низкочастотных магнитных полей различного диапазона частот // *Электромагнитные поля и здоровье человека.* Сентябрь 1999 г., М. С. 75–76.
- Belov A.V.* 2008. Forbush effects and their connection with solar, interplanetary and geomagnetic phenomena // *Universal Heliophysical Processes. Proc. IAU Symposium* № 257.
- Brandenburg A., Subramanian K.* 2005. Astrophysical magnetic fields and nonlinear dynamo theory // *Phys. Rep.* V. 417. P. 1–209.

- Cuntz M., Gurdemir L., Guinan E.F.* et al. 2009. Astrobiology in the Environments of Main-Sequence Stars: Effects of Photospheric Radiation *Bioastronomy 2007: Molecules, Microbes and Extraterrestrial Life ASP Conference Series*. V. 420. Proc. of a workshop held 16–20 July 2007, San Juan, Puerto Rico / K.J. Meech, J.V. Keane, M.J. Mumma, J.L. Siefert, D.J. Werthimer (eds). San Francisco: Astronomical Society of the Pacific. P. 253.
- Giardino G., Pillitteri I., Favata F.* et al. 2008. The X-ray luminosity of solar-mass stars in the intermediate age open cluster NGC 752. *Astronomy and Astrophysics*, V. 490. Iss. 1. P. 113–123.
- Guinan E.F., Scott G.E.* 2009. The Sun in Time: Age, Rotation, and Magnetic Activity of the Sun and Solar-type Stars and Effects on Hosted Planets // *The Ages of Stars Proc. IAU Symp.* № 258.
- Hobbs P.V.* 2000. <http://www.amnh.org/learn/pd/earth/pdf/evolution_earth_atmosphere.pdf> Introduction to Atmospheric Chemistry: A Companion Text to Basic Physical Chemistry for the Atmospheric Sciences. Cambridge University Press.
- Katsova M.M., Livshits M.A., Soon W.* et al. 2010. Differential rotation of some HK-Project stars and the butterfly diagrams // *New Astronomy*. V. 15. P. 274–281.
- Khabarova O., Dimitrova S.* 2009. On the nature of people's reaction to space weather and meteorological weather changes // *Sun and Geosphere*. V. 4. № 2. P. 60–71. http://www.shao.az/SG/v4n2/SG_v4_No2_2009-p-60-71.pdf.
- Lal D., Jull A.J.T., Pollard D.* et al. 2005. Evidence for large century time-scale changes in solar activity in the past 32 Kyr, based on in-situ cosmogenic ¹⁴C in ice at Summit, Greenland // *Earth and Planetary Sci. Lett.* V. 234. № 3–4. P. 335–249. DOI:10.1016/j.epsl.2005.02.011.
- Lammer H., Hansmeier A., Schneider J.* et al. 2010. Наблюдения, проекты и развитие исследований экзопланет и их родительских звезд: состояние проблемы // *Астрономический вестник*. Т. 44. № 4. P. 314–335.
- Lammer H., Odert P., Leitzinger M.* et al. 2009. Determining the mass loss limit for close-in exoplanets: What can we learn from transit observations? // *Astron. Astrophys.* V. 506. P. 399–410. doi:10.1051/0004-6361/200911922.
- Lammer H., Kislyakova K.G., Odert P.* et al. 2012. Pathways to Earth-like atmospheres: Extreme Ultraviolet (EUV) – powered escape of hydrogen-rich protoatmospheres // *Origine of Life and Evolution of Biospheres* (in press).
- Maehara H., Shibayama T., Notsu Sh.* et al. 2012. Superflares on solar-type stars. doi:10.1038/nature11063.
- Manchester W.B., Gombosi T.I., Roussev I.* et al. 2004. Modeling a space weather event from the Sun to the Earth: CME generation and interplanetary propagation // *J. Geophys. Res.* V. 109. A02107, doi:10.1029/2003JA010150.
- Medvedev M.M., Melott A.L.* 2007. Do extragalactic cosmic rays induce cycles in fossil diversity? // *Astrophys. J.* V. 664. P. 879–889.
- Michaelian K., Manuel O.* 2011. Origin and Evolution of Life Constraints on the Solar Model *Journal of Modern Physics*. V. 2. P. 587–594.

- Rao M. 1998. Extensive Air Showers // World Scientific. P. 10.
- Ribas I., Guinan E.F., Güdel M. et al. 2005. Evolution of the Solar Activity over Time and Effects on Planetary Atmospheres. I. High-Energy Irradiances (1–1700 Å) // *Astrophys. J.* V. 622. Iss. 1. P. 680–694.
- Ribas I. 2010. The Sun and stars as the primary energy input in planetary atmospheres, Solar and Stellar Variability: Impact on Earth and Planets // *Proc. Intern. Astronom. Union, IAU Symposium.* V. 264. P. 3–18.
- Rohdel R.A., Muller R.A. 2005. Cycles in fossil diversity // *Nature.* V. 434. P. 208–210.
- Schwadron N.A., Boyd A.J., Kozarev K. et al. 2010. Galactic cosmic ray radiation hazard in the unusual extended solar minimum between solar cycles 23 and 24, *Space Weather*, 8, S00E04, doi:10.1029/2010SW000567.
- Sepkoski J. 2002. A Compendium of Fossil Marine Animal Genera / D. Jablonski, M. Foote (eds). *Bull. Am. Paleontol.* № 363 (Paleontological Research Institution, Ithaca, NY).
- Svensmark H. 2012. Evidence of nearby supernovae affecting life on Earth // *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society.* V. 423. Iss. 2. P. 1234–1253. ftp://ftp2.space.dtu.dk/pub/Svensmark/MNRAS_Svensmark2012.pdf.
- Tarduno J.A., Cottrell R.D., Watkeys M.K. et al. 2010. Geodynamo, Solar Wind, and Magnetopause 3.4 to 3.45 Billion Years Ago // *Science.* V. 327. P. 1238–1240.
- Terada N., Kulikov Yu.N., Lammer H. et al. 2009. Atmosphere and Water Loss from Early Mars Under Extreme Solar Wind and Extreme Ultraviolet Conditions // *Astrobiology.* V. 9. № 1. P. 55–70. doi: 10.1089/ast.2008.0250
- Veizer J., Ala D., Azmy K. et al. 1999. 87Sr/86Sr, d13C and d18O evolution of Phanerozoic seawater // *Chemical Geology.* V. 161. P. 59–88.

Space factor of the biosphere evolution: new fields of investigation

V.N. Obridko, L.I. Miroshnichenko, V.V. Ragul'skaya,
O.V. Khabarova, E.G. Khranova, M.M. Katsova, M.A. Livshits

Various cosmic factors that have influenced the origin and evolution of life on the Earth are analyzed. The role of high solar activity at the early stages of the Sun's development and the consequent increasing impact of galactic cosmic rays on biosphere are outlined. Some discrepancies between physical calculations and actual paleontological data are discussed for the purpose of further clarification. Basic directions for further investigations are proposed.

Key words: of Sun, Sun-like stars evolution, life origin, solar-terrestrial relations, cosmic rays, biosphere, Early Earth, magnetosphere, atmosphere.

НА ЗАРЕ АЭРОБНОЙ БИОСФЕРЫ: ВЛИЯНИЕ КИСЛОРОДА НА РАЗВИТИЕ БИОТЫ В ПРОТЕРОЗОЕ И РАННЕМ ПАЛЕОЗОЕ

С.В. Рожнов

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

Проанализированы особенности биоты на последовательных этапах ее развития в протерозое и раннем палеозое. На этой основе определено минимально возможное и наиболее вероятное содержание кислорода в атмосфере на каждом из этих этапов. Показано, что протерозойские организмы с более высоким уровнем организации, чем фоновые, появляются сначала в кислородных оазисах, а при достижении такого же усредненного содержания кислорода по всей акватории широко расселяются с взрывообразным увеличением морфологического и таксономического разнообразия.

Ключевые слова: протерозой, ранний палеозой, биота, прокариоты, цианобактерии, эукариоты, эволюция, экология, кислород, Главное событие оксигенизации.

ВВЕДЕНИЕ

Геологический возраст появления типов современных животных, основанный на достоверных палеонтологических находках, резко контрастирует с возрастом, определенным молекулярно-генетическим методом: если первый приурочен к границе венда и кембрия (около 542 млн. лет) или моложе, то второй – к криогению (700–750 млн. лет) или древнее (Benton et al., 2009; Blair, 2009). Причины такого различия могут быть разными, реальными, основанными на сохранности палеонтологических объектов, или методологическими, основанными на неправильной интерпретации или калибровке молекулярно-генетических данных (Conway Morris, 2000; Valentine, 2004). Для поиска решений этой проблемы важно оценить те условия, в которых представители современных типов или их непосредственных предков могли существовать в докембрии. Прежде всего, это уровень кислорода в воде и атмосфере. Нам известны сообщества различных аэробных организмов на всем протяжении протерозоя (Розанов, 2009). Они характеризуются не только таксономическим составом, но также массовостью,

распространенностью и приуроченностью их остатков к тем или иным фациям (Сергеев и др., 2010). Могли ли представители современных типов животных существовать среди таких сообществ? Если могли, что должно было быть характерным для них в физиологическом плане и какие морфологические особенности должны были быть им присущи? Ответы на эти вопросы помогут ответить на главный вопрос – когда и в каком виде могли появиться непосредственные предки современных типов животных.

История протерозойской биосферы – это, прежде всего, замена во многих биотопах анаэробных сообществ аэробными и встраивание, сначала единичное, а с середины рифея широкое, в прокариотное сообщество эукариот (Заварзин, 2011). Экспансия эукариот тесно увязана с достижением достаточного содержания кислорода в их среде обитания, сначала в воде, а потом и в атмосфере. Мнения о содержании кислорода в атмосфере в разные моменты протерозоя и раннего палеозоя хотя и сильно различаются, сходятся в том, что примерно 2.3 млрд. лет назад было около 0.2 %, а к концу девона достигло современного уровня, около 20 % (Holland, 2006; Petsch, 2005). О том, каким образом происходило это увеличение, постепенно или резко за короткий промежуток времени, представления исследователей тоже расходятся, так как для определения насыщенности кислородом атмосферы используются разные подходы (Holland, 2006; Petsch, 2005). Как кажется, наиболее достоверно оценить содержание кислорода можно по уровню развития биоты. Это и является основным предметом данного исследования, в основе которого лежат следующие предпосылки:

1) До массового выхода на сушу высших растений в девоне подавляющая часть кислорода поступала на сушу из морей и океанов.

2) По этой причине морские, пресные и поровые воды в верхней части коры выветривания в местах массового развития оксигенных фотосинтетиков могли быть насыщены кислородом в достаточной концентрации для жизни аэробных организмов в дневное время и для их выживания в ночное время. Это определяло мозаичность распределения кислорода в морских, пресных и поровых водах и соответствующее существование кислородных оазисов в этих водах.

3) Атмосферный кислород способствовал более равномерному распределению кислорода в поверхностных водах, позволял легче переносить периоды ослабления и замирания фотосинтеза и соединению небольших кислородных оазисов в единые более обширные биотопы.

4) Существование кислородных оазисов позволяло возникать в них организмам с более высоким уровнем потребления кислорода и связанной с этим более активным образом жизни, отражающимся на их уровне физиологической и морфологической организации.

5) Увеличение содержания кислорода в атмосфере, усредняющее и повышающее содержание кислорода в поверхностной воде, позволяло орга-

низмам широко расселяться из первоначальных мест обитания в кислородных оазисах и резко увеличивало их массовость, морфологическое и таксономическое разнообразие.

6) Каждый уровень организации организмов нуждается в определенном минимуме содержания кислорода в окружающей среде. Этот минимум можно примерно оценить по современным организмам.

7) Ультрафиолетовое излучение было значимым фактором в распределении организмов и для мощности стока кислорода из воды в атмосферу только при низком содержании кислорода в атмосфере ($<0.5\%$).

К настоящему времени появилось много данных по развитию биоты в кислородной атмосфере протерозоя (обзор см. Сергеев и др., 2010) и раннего палеозоя (Rozhnov, 2009; Seilacher, Pflugger, 1994; Zhuravlev, Riding, 2001; Edwards, 2001; Webby et al., 2004; Броушкин, Горденко, 2012). Опираясь на эти данные и сводки по условиям обитания многих организмов в современных морях и океанах, а также об особенностях взаимодействия атмосферы и гидросферы, можно оценить кислородные условия обитания последовательно сменяющихся друг друга биот.

ВЗАИМОУСЛОВЛЕННОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ КИСЛОРОДА В ВОДЕ И В АТМОСФЕРЕ

Многими исследователями признается, что в настоящее время годовые масштабы фотосинтеза на суше и в океане практически одинаковы (в пределах $\pm 20\%$). Но основным резервуаром свободного кислорода является атмосфера (1184×10^{12} т), тогда как в Мировом океане его в 158 раз меньше (7.48×10^{12} т) (Иваненков, 1979).

Содержание кислорода в морской воде современной биосферы сбалансировано с его высоким содержанием в атмосфере: кислород воздуха растворяется в поверхностной морской воде и уравнивает его содержание на всей поверхности океана, конечно, с учетом температуры воды, определяющей растворимость кислорода. Несложно рассчитать концентрацию кислорода в воде, равновесному с атмосферой. Согласно закону Генри-Дальтона, «концентрация кислорода, соответствующая его парциальному давлению в воде, равновесному с атмосферой, равна растворимости кислорода при его давлении над водой в одну атмосферу, умноженной на его долю в атмосфере» (Иваненков, Чернякова, 1979а, с. 134). В современных условиях при 0°C и парциальном давлении над пресной водой в 1 атм содержание кислорода в приводном слое воздуха равно 0.21 атм, а растворимость кислорода равна 49.2 мл/л. Этому соответствует концентрация кислорода в воде, равновесная парциальному давлению кислорода с атмосферой: $49.2 \times 0.21 = 10.3$ мл/л. Парциальное давление кислорода в воде, выраженное в объемной доле (или в долях атмосферы), равно насыщенности вод кислородом, умноженной на объемную долю кислорода в приводном

слое атмосферы (Иваненков, Чернякова, 1979а, с.134). Например, при насыщенности воды кислородом в 50 % его парциальное давление в воде равно $50 \times 0.21 = 10.5$ % (или 0.105 атм).

В теплый период содержание кислорода в поверхностном максимуме фотосинтетического происхождения в арктическом и антарктическом регионах насыщение равно 102–109 %, а иногда до 120 % и более. В умеренных широтах во время весенне-летнего прогрева степень насыщения кислородом достигает максимума на глубинах 10–25 м и колеблется в пределах 102–119 %. В тропических широтах максимум содержания кислорода располагается на глубинах 10–30 м, иногда 10–50 м. В прибрежных высокопродуктивных районах тропических широт насыщенность кислородом может составлять 120–150 % (Иваненков, Чернякова, 1979б).

При содержании кислорода в атмосфере 0.2 %, как это предполагается для Главного события оксигенизации в атмосфере, его равновесная с атмосферой концентрация в пресной воде при 0 °С будет $49.2 \times 0.001 = 0.0984$ мл/л. В соленой воде и теплой воде его равновесная концентрация будет значительно, более чем в два раза, ниже. Такая концентрация кислорода соответствует концентрации в малопродуктивных и ультрамалопродуктивных районах современного океана на глубине 100–500 м (Иваненков, Чернякова, 1979б). При таких же условиях, но содержании кислорода в атмосфере в 2 %, его равновесная с атмосферой концентрация будет $49.2 \times 0.02 = 0.984$ мл/л, округленно 1 мл/литр, при 1 % около 0.5 мл/литр, при 4 % около 2 мл/литр.

МОЗАИЧНОСТЬ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КИСЛОРОДА И КИСЛОРОДНЫЕ ОАЗИСЫ В ВОДЕ И НА СУШЕ

Современная атмосфера усредняет содержание кислорода в поверхностных водах океана. Тем не менее, даже в поверхностных водах содержание кислорода остается в значительной степени мозаичным из-за различной растворимости кислорода в холодной и теплой воде и из-за различной интенсивности фотосинтеза с разное время и в разных регионах (Иваненков и др., 1979; Иваненков, Бордовский, 1979; Petsch, 2003). Подобная мозаичность могла быть значительно сильнее выражена при маленьком содержании кислорода в атмосфере и сильнее влиять на распределение сообществ из-за колебаний содержания кислорода в воде на экстремальных для существования аэробной жизни уровнях.

Содержание кислорода в атмосфере 0.1–0.2 %, считающееся переходом от анаэробной биосферы к аэробной и поэтому получившее название «главное событие оксигенизации», произошло, как принято считать, в начале протерозоя примерно 2.3 млрд. лет назад (Holland, 1994, 2006; Petsch, 2003). Резкое увеличение содержания кислорода до 0.1–0.2 % после главного события оксигенизации доказывается тремя группами фактов. 1) Исчезновение отложений тонкослоистых железистых кварцитов, джеспилитов,

из геологической летописи. Их осаждение связывают с насыщенностью воды железом и окисью кремния из-за подводных магматических проявлений при минимальном количестве кислорода. 2) Появление красноцветов в разрезах, что связывают с достаточным присутствием кислорода в атмосфере для полного окисления железа. 3) Исчезновение из отложений детрита пирита, уранинита и других минералов, чувствительных к кислороду (Обзор см. Holland, 1994, 2006; Petsch, 2003). Каждый из этих фактов может иметь другую интерпретацию и не быть связанным, как мы увидим далее, со значительным увеличением свободного кислорода в атмосфере. Изучение изотопов серы в докембрийских отложениях выявило новые ограничения для возможного содержания кислорода до главного события оксигенизации. Изотопы серы, как и других элементов, могут фракционироваться по массе многими процессами, например, биологическими. Для изотопов серы выявлен фотохимический процесс фракционирования, значительно отличающийся по своему результату от других процессов фракционирования. Он получил условное название независимого от массы фракционирования (mass independent fractionation – MIF) (Pavlov, Kasting, 2002). Такое фракционирование изотопов серы может протекать только в атмосфере с содержанием кислорода не более 0.0002 % ($\leq 10^{-5}$ PAL) (Pavlov, Kasting, 2002). Независимое от массы фракционирование изотопов серы закончилось, судя по изотопным анализам протерозойских отложений Гуронской супергруппы в Северной Америке в интервале 2.50–2.35 млрд. лет назад, а Трансваальской супергруппы в Южной Африке между 2.5 и 2.2 млрд. лет назад. Это время соответствует интервалу между первой и второй стадией гуронского оледенения (Обзор см. Reuschel et al., 2013). Таким образом, распространение фракционированных независимо от массы изотопов серы показывает, что в результате Главного события оксигенизации атмосферы содержание кислорода резко увеличилось от 0.0002 % ($\leq 10^{-5}$ PAL) до 0.2 % (10^{-2} PAL). Резкость этого скачка наводит на мысль о значительной длительности этого события, которое, как мы увидим далее, отразилось на развитии биоты в интервале 2.4–2.0 млрд. лет назад.

Анаэробная атмосфера после этого Главного события оксигенизации атмосферы стала аэробной. Этому событию придают огромное значение в развитии «кислородной жизни» (Заварзин, 2011), хотя и с некоторыми оговорками (Розанов, 2009). В течение всего докембрия и раннего палеозоя кислород поступал в атмосферу почти исключительно из воды, прежде всего из акваторий морей и океанов, так как в то время, видимо, именно эти пространства были преимущественно заселены фотосинтезирующими организмами. Поэтому в воде еще задолго до Главного события оксигенизации атмосферы могли существовать кислородные оазисы, в которых могла развиваться, хотя и ограниченно, аэробная жизнь (Заварзин, 2011). Только благодаря этим водным кислородным оазисам анаэробная атмосфера пре-

вратилась в аэробную. Атмосфера с низким содержанием кислорода (0.1–0.2 %) не могла непосредственно положительно влиять на водную аэробную жизнь, так как в воде в местах развития оксигенных фототрофов кислорода было больше, чем могло поступить из воздуха. Тем не менее, даже слабая насыщенность поверхностной воды кислородом из воздуха могла способствовать обмену между популяциями разделенных оазисов и их соединению в единую биоту. Этим, на мой взгляд, объясняется возможное раннее появление высокоорганизованных, хотя и однообразных, многоклеточных эукариот, как, например, хлорофитовых микроводорослей (Moczyłowska et al., 2011), а позже и *Horodyskia* (Fedonkin, Yochelson, 2002).

Кислородные оазисы способствовали возникновению отдельных специализированных организмов, имеющих более высокий уровень организации, массово появляющийся в геологической летописи позже при более стабильной и глобальной кислородной обстановке, обеспечивающейся достаточно высоким содержанием кислорода в атмосфере

ГИПОКСИЯ В СОВРЕМЕННЫХ МОРЯХ

Р. Диаз и Р. Розенберг (Díaz, Rozenberg, 2008) в сделанном ими обзоре показали, что гипоксия происходит при падении концентрации кислорода ниже 2 мл на литр и последующая массовая смертность достигает кульминации при концентрации меньше 0.5 мл на литр. Для нормальной жизнедеятельности подавляющего большинства эукариот минимальная концентрация кислорода в морской воде должна быть, таким образом, выше 2 мл кислорода на литр и, во всяком случае, не ниже 0.5 мл. Для такой концентрации кислорода в воде при равновесии ее с атмосферой содержание кислорода в воздухе должно быть не менее 1 % (равновесная концентрация 0.5 мл/литр) или 4 % (равновесная концентрация в воде 2 мл/литр). Эти расчеты верны при нулевой температуре воды. При 20 °С для поддержания такой концентрации в воде содержание кислорода в атмосфере должно быть почти в полтора раза выше. Кроме того, при критическом для выживания уровне содержания кислорода в воде даже относительно небольшое повышение температуры приводит к значительному увеличению смертности среди многоклеточных животных (Vaquer-Sanyer, Duarte, 2008, 2011) и увеличению объема анаэробной части океана (Deutsch et al., 2011).

Таким образом, при содержании кислорода в атмосфере меньше 1 %, кислород воздуха не способен обеспечить жизнедеятельность эукариот в воде. Поэтому необходимая для жизни эукариот концентрация кислорода в воде в этом случае достигается за счет фотосинтеза и задержки поступающего от него кислорода в воде. Отсюда возникает мозаичное содержание кислорода в океане.

ВЛИЯНИЕ УЛЬТРАФИОЛЕТА НА РАСПРОСТРАНЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ В ПРОТЕРОЗОЕ

При содержании кислорода в атмосфере меньше 0.1 % губительный для жизни ультрафиолет достигает поверхности Земли и может проникать в воду на глубину до 10 м (Berkner, Marshall, 1965). В результате самая продуктивная для фотосинтеза зона оказывается «мертвой зоной», и почти весь кислород, поднимающийся сюда из нижележащей зоны фотосинтеза, образует под действием ультрафиолета суперактивные радикалы, минерализуя попадающую сюда органику (рис. 1). Поэтому в атмосферу попадает лишь небольшое количество кислорода из зоны фотосинтеза. Кроме

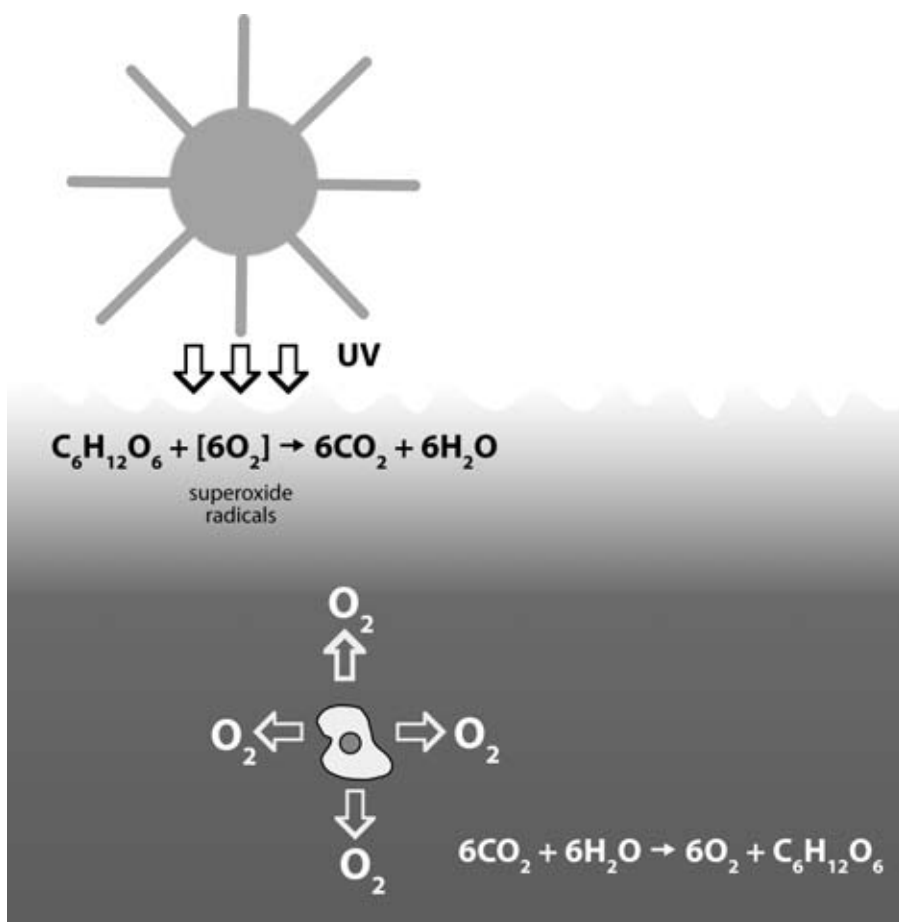


Рис. 1. «Мертвая зона» в поверхностном слое воды от воздействия ультрафиолета при содержании свободного кислорода в атмосфере менее 0.2 % уменьшает сток кислорода в атмосферу от фотосинтетиков в подстилающем слое.

того, мелкие размеры органики не позволяют ей преодолеть термоклин, опуститься на дно и захорониться. Поэтому во многих акваториях существует микробная петля, вводящая органику с бесконечный круговорот без захоронения, что тоже не способствует выделению кислорода в атмосферу. Для планктонных прокариот и эукариот трудно развиваться в массовом количестве и широко расселяться при значительной мощности мертвой из-за ультрафиолета поверхностной зоны. Поэтому первое их появление, далеко не массовое, в геологической летописи, свидетельствует о существовании мертвой зоны существенной толщины. Это возможно при содержании кислорода в атмосфере не более 0.1–0.3 %.

Возможность обитания в поверхностном слое воды должна быть обусловлена особой защитой от ультрафиолета. Предположение о насыщенности морской воды в палеопротерозое ионами железа, эффективно поглощающими ультрафиолет, обусловлено широким развитием в отложениях позднего архея и раннего протерозоя полосчатых железорудных формаций (рис. 2). Но их генезис связан не с равномерной насыщенностью вод морей и океанов железом, а лишь со сравнительно локальным поступлением гидротермальных железосодержащих растворов из областей подводного вулканизма за счет апвеллинга в зону пикноклина (перепада плотности близ поверхностного горизонта окисления). В этой зоне происходил переход железа в нерастворимую оксидную форму, выпадающую в осадок (Розен, Щипанский, 2007). Это приводило к дефициту кислорода и могло способствовать увеличению захоронения органики без соответствующего накопления свободного кислорода.

Строматолиты и микробные маты были защищены от действия ультрафиолета гликокаликсом, покрывающим эти образования. Поэтому они могли функционировать на мелководье и субаэрально даже в архее (Westall, 2006) при сильном ультрафиолетовом облучении и в случае фотосинтетиков насыщать придонные слои воды кислородом в дневное время. Это могло создавать кислородные оазисы, мозаично распределенные на небольшой глубине. С этим могла быть связана возможность существования древнейших многоклеточных эукариот, среди которых наиболее известны проблематичные *Norodyskia* и *Grypania*.

При низком содержании кислорода ультрафиолет особенно эффективно выжигал все живое на суше. Но кварцевые и ожелезненные песчинки могли от него полностью защищать находившиеся в поверхностных порах между песчинками организмы, в том числе и фотосинтетиков. Кислород, выделявшийся этими фотосинтетиками, частично уходил в атмосферу, но в значительной степени растворялся в поровых водах и уходил в глубину коры выветривания. Отсюда вытекает возможность появления красноцветов при малом содержании кислорода в атмосфере.

ЦИАНОБАКТЕРИИ – ОСНОВНЫЕ КИСЛОРОДНЫЕ ФОТОСИНТЕТИКИ В НАЧАЛЕ ПРОТЕРОЗОЯ

Морские кислородные фотосинтетики в начале протерозоя были представлены, видимо, только цианобактериями, преимущественно в виде цианобактериальных пленок и матов. Последние хорошо представлены в геологической летописи строматолитами. Цианобактериальные пленки известны и на поверхности терригенных песчаных отложений. Именно благодаря этим пленкам в ископаемом состоянии, например, сохраняются знаки ряби (Герасименко, Ушатинская, 2002; Noffke, 2010).

Среди цианобактерий выделяют пять основных секций: I. Одноклеточные с бинарным делением II. Одноклеточные с множественным делением III. Филаментозные без дифференцированных клеток IV. Филаментозные с гетероцистами и акинетами V. Многоклеточные с разветвленными филементами. Хотя применение морфологических критериев не отражает сложной картины эволюционно-генетических взаимоотношений внутри филума цианобактерий (Шестаков, 2012), возможность использования этой классификации для ископаемого материала позволяет увидеть общую картину эволюции цианобактерий в геологическом времени и по ней установить важные моменты окисления биосферы. У филаментозных цианобактерий секций 4 и 5, в отличие от подавляющего большинства других бактерий, развилась дифференциация клеток, которая привела к появлению гетероцист, специализированных на фиксации азота, и акинет, покоящихся клеток, способных переносить неблагоприятные условия окружающей среды. Гетероцисты плохо сохраняются в ископаемом состоянии (самые древние известны из нижнего девона Шотландии). Акинеты сохраняются в ископаемом состоянии лучше и известны из докембрия (Tomitani et al., 2006). Они обильны в кремнях беляхской группы Сибири (1 500 млн. лет). Акинеты встречены в доломитах Амелия (1 650 млн. лет) северной Австралии и в кремнях формации Шенья (1 631±5 млн. лет) Индии. Самые древние возможные акинеты встречены в Группе Франсвилль (2 100 млн. лет) Габона. У современных цианобактерий акинеты встречаются только у таксонов, имеющих гетероцисты. Поэтому можно предположить, что находки докембрийских акинет маркируют появление гетероцист у цианобактерий. Это подтверждается и геохимическими данными: достижение парциального давления кислорода в 0.001 атмосферы ингибирует активность нитрогеназы. Поэтому после Главного события окисления атмосферы для фиксации азота должны были появиться гетероцисты и связанные с ними акинеты (Tomitani et al., 2006).

Тем не менее, парциальное давление кислорода в морской воде в кислородных оазисах могло быть выше, чем в атмосфере. Поэтому первые акинеты могли появиться раньше, чем парциальное давление кислорода в атмосфере достигло необходимого уровня. Но широкое распространение акинет

могло совпасть с достаточно высоким уровнем парциального давления в атмосфере. Обилие акинет фиксируется в 1.5–1.65 млрд. лет. Этот момент может фиксировать определенный уровень кислорода в атмосфере, который можно оценить, используя данные по развитию эукариот в это время.

На основе применения методов геномной реконструкции и «молекулярных часов» Бланк и Санчес-Баракалдо (Blank, Sanches-Baracaldo, 2010) сформулировали представления о том, что первые цианобактерии были одноклеточными, с малым диаметром клеток, пресноводными и наземными видами. По их мнению, именно эти первые цианобактерии ответственны за начало оксигенизации биосферы в раннем протерозое. На этих представлениях акцентирует внимание С.В. Шестаков (2012).

Если предположение Бланка и Санчес-Баракалдо (Blank, Sanches-Baracaldo, 2010), что первые цианобактерии были одноклеточными, пресноводными и наземными верно, то это может заметно омолодить время проявления Главного события оксигенизации атмосферы. Действительно, при слабокислородной атмосфере такие фотосинтетики на суше могли жить лишь интерстициально между песчинками в поверхностном миллиметровом слое коры выветривания. В большинстве других местообитаний, например в неглубоких пресноводных водоемах, они не могли жить из-за губительного воздействия ультрафиолета. Выделяя кислород, они должны были вытеснять анаэробов из этих местообитаний. Жизнедеятельность первых фотосинтетиков в коре выветривания должна была иметь результатом, во-первых, появление кислорода в атмосфере, а, во-вторых, появление красноцветных отложений. Увеличение кислорода в атмосфере за счет этих одноклеточных не могло быть слишком большим, так как масштабы их деятельности не были достаточными для этого из-за ограниченности местообитаний и возможности массового захоронения на длительное время. Кроме того, большая часть выделяемого одноклеточными цианобактериями свободного кислорода, очевидно, уходила не в атмосферу, а растворялась в поровых водах и уходила в глубину коры выветривания. Там свободный кислород окислял минералы, содержащие железо, окрашивая породы в красноватые тона.

В таком случае, если предположение Бланка и Санчес-Баракалдо (Blank, Sanches-Baracaldo, 2010) правильное, то первые красноцветы (терригенные породы или примеси терригенного материала в карбонатах, окрашенные в красные цвета) появляются в геологической летописи именно с момента появления первых одноклеточных цианобактерий, а не с момента значительного увеличения кислорода в атмосфере. Это заставляет предположить, что Главное событие оксигенизации атмосферы произошло несколько позже, чем появились первые красноцветы.

Действительно, обычно предполагают, что дожди, насыщенные кислородом аэробной атмосферы, покрывают частицы железистых минералов оксид-

ной пленкой и осаждают в поровых водах растворенное в коре выветривания железо в виде нерастворимых, обычно гематитовых, пленок на поверхности песчинок и более мелких частиц, придавая им красный оттенок. Как кажется, это верно при значительно более высоком содержании кислорода в атмосфере, достигающем первых процентов. При долях процента кислорода в воздухе попавшего в кору выветривания растворенным в дождевой воде кислорода будет недостаточно для полного окисления и осаждения железа. В такой ситуации большая часть кислорода поступала в кору выветривания, очевидно, не из воздуха, а от интерстициальных фотосинтезирующих цианобактерий, обитавших в порах между песчинками миллиметрового поверхностного слоя палеопочвы. Эти фототрофы насыщали поровые воды кислородом, приводившим к появлению красной пигментации на поверхности песчинок. Песчинки и растворенное в воде железо могло хорошо защищать организмы от воздействия ультрафиолета. При размыве коры выветривания красноцветный терригенный материал откладывался в различных морских и континентальных фациях, придавая им красноватый оттенок.

Возникновение филоментозных цианобактерий из одноклеточных должно было произойти, скорее всего, еще на суше во влажной обстановке и в амфибиальных условиях. Появление таких форм привело к широкому развитию фотосинтезирующих биопленок и резкому расширению пространства на Земле, покрытого хлорофиллом, так как гликокаликс хорошо защищал от ультрафиолетового излучения. Из амфибиального ландшафта филоментозные цианобактерии быстро проникли в морское мелководье и дали разнообразие таксонов с гетероцистами, обеспечивающими возможность азотфиксации в кислородной среде, и акинетами, дающими возможность переживать неблагоприятные условия. Эти свойства, как и полисахаридные оболочки, подвижность, солеустойчивость и некоторые другие, по мнению Шестакова (2012) были приобретены в процессе эволюции с момента Главного события оксигенизации до широкого появления акинет в геологической летописи (2.3–1.6 млрд. лет) преимущественно через механизм горизонтального переноса генов. Такова могла быть общая картина развития и расселения цианобактерий при, если опираться на молекулярно-генетические исследования.

Палеонтологические данные значительно усложняют картину. Дело в том, что следы биопленок известны еще в архее (Flannery, Walter, 2012; Noffke, 2010). Были ли они кислородными фотосинтетиками в анаэробной биосфере? Это же касается и строматолитов, тоже хорошо известных в архее. Как соотносятся архейские биопленки и строматолиты с протерозойскими, цианобактериальная природа большинства из которых не вызывает сомнений? Эти вопросы пока остаются открытыми.

ГЛАВНОЕ СОБЫТИЕ ОКСТГЕНИЗАЦИИ АТМОСФЕРЫ – ОДНОМОМЕНТНОЕ ИЛИ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОЕ?

Главное событие оксигенизации биосферы было, вероятно, не одномоментным, приуроченным к точной дате около 2.3 млрд. лет назад, а значительно растянутым во времени с колеблющимся уровнем содержания кислорода в атмосфере близ 0.2 %. Парциальное давление кислорода в 0.002 атмосферы считается критическим при переходе от анаэробной к аэробной атмосфере. Такое низкое содержание кислорода не могло не колебаться в относительно широких пределах, так как масштабы выделения и поглощения кислорода значительно колеблются. Это может быть обусловлено, например, интенсивностью вулканической деятельности, выделяющей, с одной стороны, редуцирующие свободный кислород газы, а с другой снабжающей биогенами огромные пространства океана, что увеличивает интенсивность фотосинтеза фитопланктона в целом на планете, но могло пагубно действовать на бентосных фотосинтетиков, строящих строматолиты и образующих биопленки. Горообразовательные процессы, климат, колебания уровня моря влияли на процессы выветривания и поступление терригенного материала в моря, что, в свою очередь, влияло на интенсивность захоронения органического вещества и поглощение свободного кислорода. Этот сложный баланс факторов, несомненно, влиял на содержание кислорода в атмосфере на несколько тысячных долей атмосферы в ту или иную сторону, как это наблюдается, например, локально в современной атмосфере (Petsch, 2003). Если в современной биосфере такие колебания несут незначительные для функционирования биосферы, то при низком содержании свободного кислорода в атмосфере в докембрии они могли приводить к изменению состава биоты и, возможно, к обратному переходу от аэробной атмосферы к анаэробной. Возможность кислородной нестабильности в атмосфере при переходе во время Главного события оксигенизации от 0.0002 % к 0.2 % атмосферного кислорода (Pavlov, Kasting, 2002) следует из рассчитанной модели бистабильности (Goldblatt et al., 2006). Согласно этой модели между стабильным низким содержанием кислорода <0.00002 % и стабильным высоким >0.2 % в атмосфере должен существовать интервал с нестабильным сравнительно легко меняющимся содержанием кислорода. Нестабильность аэробного/анаэробного состояния атмосферы, по-видимому, отразилось в крайней редкости находок ископаемых микробиот в нижних горизонтах протерозоя возрастом 2.5–2.0 млрд. лет (Сергеев и др., 2010).

Нестабильность содержания кислорода в атмосфере в этом интервале проявлялась на фоне мощного потока выделяемого кислорода, реконструируемого по масштабной ятулийской положительной аномалии изотопа C_{13} в карбонатах в интервале 2.4–2.06 млрд. лет (Melezhik et al., 2013) и увеличении интенсивности захоронения органического вещества в этом

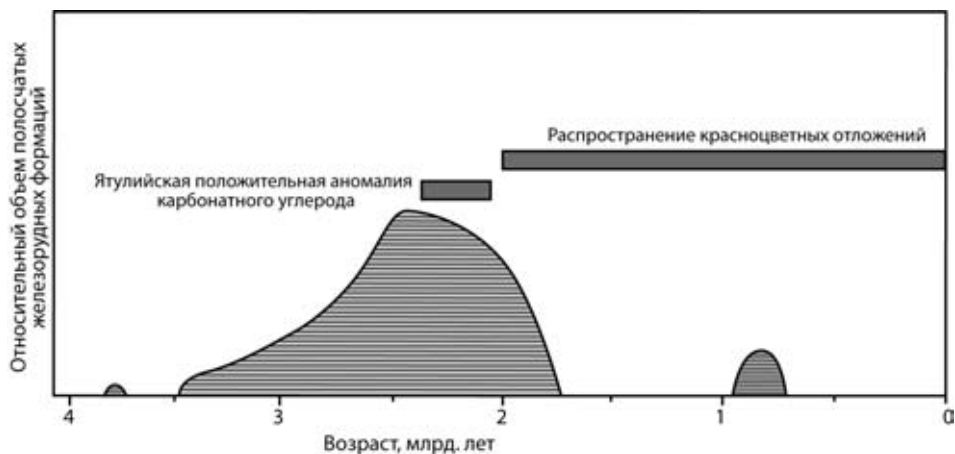


Рис. 2. Распространение и относительный объем полосчатых железорудных формаций (заштрихованные поля), длительность ятулийской положительной аномалии карбонатного углерода и распространение красноцветных отложений. Используются данные из работ Семихатов и др., 1999; Розен, Щипанский, 2007; Klein, Beukes, 1994; Petsch, 2003).

же интервале (Des Marais et al., 1992). Увеличение стока свободного кислорода могло быть связано с мощной латеральной экспансией бентосных цианобактериальных сообществ (Семихатов и др., 1999). Но этот сток мог в значительной степени расходоваться на окисление железа, поступающего с гидротермальными флюидами от подводного вулканизма, и отложение его окислов в железорудных формациях. Возникающий при этом процессе дефицит свободного кислорода мог приводить к увеличению анаэробной зоны и захоронению в ней органики, не компенсированного соответствующим выделением в атмосферу свободного кислорода. Совпадение во времени ятулийской аномалии изотопа C_{13} в карбонатах (Семихатов и др., 1999) с максимальным развитием полосчатых железорудных формаций (Розен, Щипанский, 2007; Klein, Beukes, 1994) может свидетельствовать в пользу этого предположения (рис. 2).

Стабилизацию аэробного состояния атмосферы на нижнем уровне содержания кислорода (0.002–0.003 атм) могут маркировать резкие, как указывают В.Н. Сергеев с соавторами (2010), изменения в составе, количестве и сохранности микрофоссилий в отложениях моложе 2.0 млрд. лет.

МИНИМАЛЬНЫЙ УРОВЕНЬ КИСЛОРОДА, НЕОБХОДИМЫЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ СООБЩЕСТВ В РАЗНЫЕ ЭТАПЫ ИХ РАЗВИТИЯ

Исходя из данных по минимально необходимому уровню концентрации кислорода в воде для жизни организмов разного уровня организации, можно рассчитать минимальный уровень кислорода во время существования сообществ, характерных для каждого этапа развития биоты. Для этих целей здесь использованы хорошо обоснованные и тщательно охарактеризо-

ванные этапы, выделенные в работе Сергеева с соавторами (2010). Согласно их данным, в протерозое, начиная примерно с 2 млрд. лет, выделяются семь последовательных этапов развития органического мира, отражающих эволюцию организмов и связанные с ней изменения состава атмосферы, гидросферы и литосферы (рис. 3): лабрадорский (1 800–1 650 млн. лет), анабарский (1 650–1 200 млн. лет), туруханский (1 200–1 030 млн. лет), учуро-майский (1 030–850 млн. лет), южно-уральский (850–635 млн. лет), амадеусский (635–560 млн. лет) и беломорский (560–530 млн. лет).

Международная геохронологическая шкала			Млн. лет	Этапы развития докембрийской биоты (по Сергеев и др., 2010)	Маркирующие уровни O ₂ биотические события	O ₂ в атмосфере, %					
Фанерозой	Палеозой	Девон									
Фанерозой	Палеозой	Поздний палеозой	Девон	416		Широкое развитие растительного покрова на суше	21				
		Ранний палеозой	Силур	444		Эволюционная радиация челюстноротых	10-12				
			Ордовик	490		Великая ордовикская эволюционная радиация	8-10				
			Кембрий	535		Кембрийская агрономическая революция Кембрийский эволюционный взрыв Массовое появление скелетной фауны	6-8				
	Неопротерозой	Венд	Ремонтит-Дабровский	Эдиакарий	542	Беломорский	Взрыв разнообразия мягкотелых малоактивных многоклеточных животных	2-3			
			Криогений	635	Амадеусский	Массовое появление зооцист животных организмов, в том числе многоклеточных	1-2				
		Поздний	Тоний	Южно-Уральский	Взрывообразное увеличение таксономического разнообразия эукариот. Протерозойская биотическая революция						
			Стений	1030		Учуро-Майский					
			Эктазий	1350		Туруханский					
		Мезопротерозой	Рифей	Средний	Анабарский	1650	Анабарский	Массовое развитие цианобактерий с акинетами. Появление первых акантоморфных акритарх и макроскопических эукариот (Horodyskia)	1,0		
Ранний	Калимий			2050							
Палеопротерозой	Ранний протерозой		Статерий	Лабрадорский	1800	Лабрадорский				Появление акантоморфных акритарх и эукариотических водорослей. Развитие нитчатых и кокковидных цианобактерий и появление редких акинет	0,2-0,3
			Орозирий	2300							
Ранний протерозой	Сидерий	Резкий рост разнообразия и обилия строматолитов	2300	0,002-0,2							
		2500	<0,0002								
Архей				2500							

Рис. 3. Минимальное содержание кислорода на разных этапах развития биоты в протерозое и раннем палеозое. Черными прямоугольниками показаны оледенения.

Древнейшие (2.04 млрд лет) зеленые водоросли класса *Prasinophyceae* найдены в фосфоритах Кольского п-ова (Розанов, Астафьева, 2008). Данные о других находках самых древних эукариотных микроводорослей, некоторые из которых также появились не менее 1 850 млн. лет назад, еще перед началом лабрадорского этапа развития сообществ, приведены в статье Можидловской с соавторами (Moczydłowska et al., 2011). Вероятные многоклеточные водоросли указаны из нижнего протерозоя (2.45 млрд лет) Кольского п-ова (Astafieva, Rozanov, Hoover, 2011). Все находки этих древнейших водорослей редки и локальны. Ограниченное распространение первых эукариот, как и планктонных прокариот, может быть объяснено слишком низким содержанием кислорода в атмосфере и, соответственно, усредненно низким в океане. По аналогии с современным океаном, как уже отмечалось, для повсеместного появления эукариотных многоклеточных организмов необходима концентрация кислорода в воде не менее 0.5 мл/литр. Такая концентрация достигается при растворении кислорода в холодной морской воде из воздуха при его содержании в атмосфере не менее 1 %. Если при этой концентрации кислорода в воде возможно широкое развитие многоклеточных эукариот, то они должны встречаться широко и повсеместно. Так как мы этого не наблюдаем, после стабилизации аэробной атмосферы около 2 млрд лет назад, до начала лабрадорского этапа и в течение самого лабрадорского (1 800–1 650 млн. лет) этапа, содержание кислорода в атмосфере должно было быть значительно ниже 1 %, но достаточно стабильным и не опускающимся ниже уровня перехода в анаэробную атмосферу. Другим важным фактором, ограничивающим развитие планктонных фотосинтетиков, могла быть возможность проникновения губительного для жизни ультрафиолета в приповерхностные воды, где наиболее активно происходил фотосинтез. Проникновение достаточно жесткого ультрафиолета на глубину до одного метра возможно при содержании кислорода в атмосфере не более 0.3 %. Поэтому наиболее вероятным содержанием кислорода в атмосфере для этого времени было около 0.2–0.3 %.

Во время анабарского этапа (1 650–1 200 млн. лет) в некоторых местонахождениях микроорганизмов стали доминировать акинеты, цисты в состоянии покоя, свидетельствующие о возможном существовании у цианобактерий гетероцист, необходимых для фиксации азота в аэробной среде. Кроме того, появились первые акантоморфные акри́тахи, которых уверенно связывают с эукариотами (Сергеев и др., 2010). Произошла кардинальная смена таксономического состава строматолитов (Сергеев и др., 2010; Семихатов, Раабен, 1996). На песчанистых хорошо аэрированных морских мелководьях обитали макроскопические эукариоты *Horodyskia* (Сергеев и др., 2010; Fedonkin, Yochelson, 2002). Предполагаемая хорошая аэрация местообитаний *Horodyskia* как бы подразумевает насыщенность вод атмосферным кислородом. Но, скорее, для того времени хорошая аэрируемость

свидетельствует об усиленном стоке кислорода из воды в атмосферу и ее обедненности в этом месте кислородом. Поэтому *Nogodyskia* скорее может быть автотрофом, чем гетеротрофом. Среди биомаркеров обнаружены характерные для фототрофных пурпурных серных бактерий и зеленых сульфидных бактерий, а также молекулы диностерола, характерные для динофлагеллят (Сергеев и др., 2010). Тем не менее, разнообразие эукариот и прокариот ограничено. Можно представить себе, что содержание кислорода в атмосфере приближалось к 1 %. При таком содержании кислорода ультрафиолет еще мог мешать развитию фитопланктона в самом поверхностном слое воды, глубиной в несколько сантиметров. Поэтому при перемешивании воды волнами даже такое небольшое влияние ультрафиолета могло оказывать стрессовое влияние на планктонных фотосинтетиков.

Во время туруханского этапа (1 200–1 030 млн. лет) произошло массовое появление морфологически сложных форм и взрывообразное увеличение таксономического разнообразия эукариотных микроорганизмов. Г.А. Заварзин (2003, 2011) справедливо назвал это время протерозойской революцией. Эта революция происходила, видимо, при стабилизации на долгое время минимального содержания кислорода в атмосфере в 1–2 %. Воздействие ультрафиолета при таком содержании кислорода не оказывало существенного влияния на морские организмы и было незначительным для организмов, живших на суше. В теплой биосфере того времени это было минимально необходимое содержание свободного кислорода в атмосфере для выживания и эволюционного развития одноклеточных эукариот и многоклеточных водорослей. Эти условия продолжались, видимо в течение Учуро-Майского (1 030–850 млн. лет) и Южно-Уральского (850–635 млн. лет) этапов. Уникальная по сохранности и разнообразию типовая биота Учуро-Майского этапа встречена в Лахандинской серии. Здесь встречены, например, многочисленные акантоморфные акритархи, остатки грибов и их репродуктивных систем (Обзор Сергеев и др., 2010). Этот этап можно характеризовать как экспансию морфологически простых низших одноклеточных эукариотных микроорганизмов в прокариотные экосистемы. В отложениях Южно-Уральского этапа обнаружено присутствие панцирных амёб и вероятных хризифитных водорослей с кремневым панцирем. В отложениях конца этапа встречены редкие остатки макроскопических животных организмов.

В отложениях Амадеусского этапа (635–560 млн. лет), судя по появлению акантоморфных акритарх пертататакского типа, некоторые из которых являются зооцистами животных организмов, в том числе и многоклеточных, стало больше. Это может свидетельствовать о лишь небольшом повышении содержания кислорода в атмосфере, так как периодические похолодания на этом этапе увеличивали равновесное с атмосферой содержание кислорода в морской воде.

Для Беломорского этапа (560–530 млн. лет) характерно резкое увеличение количества и разнообразия макроостатков многоклеточных животных организмов (Сергеев и др., 2010; Федонкин, 1981). Для крупных многоклеточных животных в современных морях, как нами было отмечено ранее, содержание кислорода в воде должно быть не менее 2 мл/литр, что соответствует равновесному содержанию кислорода в атмосфере около 4 %. Но для вендских организмов могло быть достаточным и меньшее содержание кислорода в атмосфере. Этому могло быть две причины – экологическая и физиологическая. Экологическая причина связана с их обитанием в местах с широким развитием водорослево-бактериальных пленок, которые насыщали воду кислородом в дневное время. В ночное время эти организмы должны были переживать кислородное голодание, но благодаря возможной укороченности суток, это удавалось им легче, чем современным животным. Впрочем, и многие современные животные переносят длительную гипоксию, особенно в холодной воде (Vaquer-Sanyer, Duarte, 2008, 2011). В дополнение к этому большинство организмов жили в холодноводных морях, что способствовало большему насыщению вод кислородом (Федонкин, 2000). Физиологическая причина заключалась в малой активности вендских животных, что требовало меньше кислорода для дыхания. О пониженном метаболизме вендских многоклеточных свидетельствует отсутствие чувствительных и двигательных придатков тела, а также внеорганизменное пищеварение, характерное для многих из них, если не для всех (Рожнов, 2010). Учитывая, что большинство вендских макроорганизмов обитало в холодной воде, содержание кислорода в вендской атмосфере вряд ли превышало 2–3 %.

В кембрии содержание кислорода в атмосфере резко увеличилось из-за увеличения скорости захоронения органического вещества, которое было обусловлено, прежде всего, разрывом микробной петли в фотической зоне океана (Пономаренко, 1993; Rozhnov, 2009; Butterfield, 2001). Этот разрыв произошел благодаря появлению пелагических фильтраторов, которые мелкоразмерную органику формировали в значительно более крупные фекальные пеллеты, способные преодолеть термоклин и опуститься на дно. Благодаря этому потоку стала массово и на широких площадях мелководных морей развиваться бентосная аэробная жизнь (Rozhnov, 2009; Seilacher, Pfluger, 1994). Это привело к увеличению скорости и объема захоронения органики и соответственно увеличению потока свободного кислорода из фотической зоны как в атмосферу, так и в более глубоководные части океана. Благодаря слабой и неглубокой переработке осадка животными органика легко и хорошо консервировалась на небольшой глубине осадка (Droser et al., 2002). Кроме того, «голубой» океан со слабо развитой планктонной жизнью из-за недостатка основных биогенов в кембрии мог быть значительно меньше по площади современного из-за большего распространения пыли с континентов без растительного покрова. Широкое распространение

животных с активным образом жизни и, соответственно, с высоким уровнем метаболизма, свидетельствует о превышении минимального уровня кислорода в 2 мл/литр, необходимого для простого выживания многоклеточных животных, тем более в теплой биосфере, характерной для многих мелководных биотопов в кембрии. Поэтому уровень кислорода в атмосфере был не ниже 6–8 %.

Этот уровень мог незначительно повыситься до 8–10 % в ордовике благодаря значительному изменению океанических пищевых сетей (Servais et al., 2008), и изменению грунта морского дна (Rozhnov, 2009). Для протекания ордовикской эволюционной радиации не было особой необходимости в увеличении содержания свободного кислорода в воздухе, так как по уровню метаболизма ордовикская фауна мало отличается от кембрийской. В частности, о сходном уровне кислорода в морской воде и в атмосфере в кембрии и ордовике может свидетельствовать характерное присутствие разнообразных поровых структур, служивших для усиления газообмена, в теке прикрепленных иглокожих, прежде всего у эокриноидей, ромбиферных и диплопоритных цистоидей и у эдриоастероидей (Rozhnov, 2007).

Вероятное повышение уровня кислорода до 10–12 % в силуре маркируется началом мощной эволюционной радиации челюстноротых с их активным образом жизни и усиленным метаболизмом (Qu et al., 2010). Это повышение было связано, видимо, с широким распространением на континентах водорослей, лишайников и моховидных.

В течение девона содержание кислорода достигло современного уровня около 20 % благодаря массовой колонизации суши сосудистыми растениями и связанному с этим увеличением количества захороненной органики (Броушкин, Горденко, 2012; Edwards, 2001).

Таким образом, палеонтологические данные показывают, что более высокоорганизованные организмы появляются сначала как аксессуарные в кислородных оазисах среди предшествующей по уровню организации биоты и лишь позже, при увеличении уровня кислорода в атмосфере, становятся массовыми. Из этого следует предположение, что в протерозое именно кислород был дефицитным ресурсом в морской воде. Как только усредненное содержание кислорода в воде, достаточное для нормального функционирования организмов с той или иной интенсивностью дыхания и метаболизма, обеспечивается его растворением из атмосферного воздуха на обширных пространствах мелководных эпиконтинентальных морей, кислород для этих организмов переставал быть дефицитным ресурсом. На фоне бездефицитного кислорода такие организмы достигали высокой численности и связанных с этим высокого морфологического и таксономического разнообразия. В палеозое быстрое исчезновение дефицита какого-либо ресурса на больших площадях, например, поступления органики на дно для питания бентоса в раннем кембрии, или расширение площади твердых грунтов в

эпиконтинентальных морях ордовика, приводило к такому же эффекту массового формообразования и взрывному появлению новых планов строения среди Metazoa (Рожнов, 2009). Из этого можно сделать вывод, что быстрое увеличение дефицитного ресурса до бездефицитного уровня является важным и необходимым фактором массового формообразования и резкого увеличения таксономического разнообразия и биомассы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Развитие биоты в протерозое и раннем палеозое во многом определялось содержанием кислорода в воде, откуда тогда шел основной сток кислорода в атмосферу. В раннем протерозое при анаэробной атмосфере и позже при аэробной атмосфере в воде существовали кислородные оазисы, где могла развиваться аэробная жизнь. В этих оазисах появлялись первые представители эукариот, которые позже при увеличении содержания кислорода в атмосфере широко расселялись, становились массовыми и разнообразными. Начало широкого массового распространения эукариот того или иного уровня организации отвечает минимально достаточному для их жизни уровню кислорода в атмосфере, соответствующему его равновесному содержанию в воде. Исходя из этого допущения, вырисовывается следующая картина последовательной оксигенизации атмосферы. Главное событие оксигенизации началось в интервале 2.4–2.3 млрд. лет назад, когда уровень кислорода в атмосфере резко повысился от <0.0002 % до 0.1–0.2 %. После этого в течение более 300 млн. лет уровень кислорода был неустойчивый и стабилизировался около 2.0 млрд. лет назад на уровне 0.2–0.3 %. Об этом свидетельствует отсутствие в отложениях этого времени следов планктонной жизни в поверхностном слое воды. Для прокариот это было связано с губительным действием ультрафиолета, а для эукариот еще и с недостатком кислорода. Строматолиты, биопленки и маты на мелководье были защищены от ультрафиолета гликокаликсом. С начала Лабрадорского этапа атмосфера стала необратимо аэробной при содержании кислорода 0.2–0.3 %. Это позволило в кислородных оазисах развиваться эукариотам, а среди цианобактерий появились первые представители с акинетами, позволяющими им переживать неблагоприятные условия, свидетельствующие о возможном существовании у них гетероцист, обеспечивающих возможность азотфиксации в кислородной среде. В корях выветривания появились первые фотосинтетики, сначала, видимо, одноклеточные цианобактерии. Это привело к появлению первых красноцветных отложений. Увеличение кислорода в атмосфере до 1 % привело к массовому развитию цианобактерий с акинетами и появлению первых макроскопических эукариот в течение анабарского этапа развития биоты. С туруханского этапа началось взрывообразное увеличение разнообразия эукариотных микроорганизмов, которое продолжилось в течение учуро-майского и южно-

уральского этапов. Эта протерозойская революция массового внедрения в прокариотные сообщества эукариот, приуроченная к границе среднего и верхнего рифея обеспечивалась содержанием кислорода в воде не менее 1–2 %. Амадеусский этап, связанный с появлением первых мягкотелых животных, и беломорский этап, характеризующийся их массовым развитием нуждался лишь в небольшом увеличении кислорода в атмосфере, до 2–3 %. Кембрийская эволюционная радиация связано с появлением пелагических фильтраторов, которое привело к увеличению захороненной органики и соответствующему увеличению кислорода в атмосфере до 6–8 %. Для ордовикской эволюционной радиации не было особой необходимости в увеличении содержания свободного кислорода в воздухе, так как по уровню метаболизма ордовикская фауна мало отличается от кембрийской. Но появление активно плавающих челюстноротых в силуре свидетельствует о содержании атмосферного кислорода не менее 10 %. Увеличение кислорода в силуре обеспечивалось, видимо, достаточно широким распространением на континентах водорослей, лишайников и моховидных. Массовая колонизация суши сосудистыми растениями в девоне быстро привела к современному содержанию кислорода в атмосфере и дальнейшему освоению континентов наземными животными.

Таким образом, тот средний уровень организации организмов в биоте, который определяет ее общий облик, скорей всего, и является предковым для организмов более высокого уровня организации. Поэтому предков фанерозойских типов животных следует искать среди уже известных представителей вендской мягкотелой фауны. Для этого следует выявить возможности их морфогенетических преобразований, основные из которых могут впервые появляться в кислородных оазисах, но получить широкий спектр морфологического разнообразия и адаптаций могут только при увеличении содержания кислорода в атмосфере и соответствующем усреднении его содержания в морской воде.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Броушкин А.В., Горденко Н.В.* 2012. Древнейшие сосудистые растения и их влияние на окружающую среду / Ранняя колонизация суши. С.В. Рожнов (отв. ред.). Серия «Гео-биологические процессы в прошлом». М.: ПИН РАН. С. 157–176.
- Герасименко Л.М. Ушатинская Г.Т.* 2002. Цианобактерии, циано-бактериальные сообщества, маты, биопленки // Бактериальная палеонтология. А.Ю. Розанов (отв. ред.). М.: ПИН РАН. С. 36–46.
- Заварзин Г.А.* 2003. Становление системы биогеохимических циклов // Палеонтол. журн. Е. 11. № 4. С. 3–23.
- Заварзин Г.А.* 2011. Эволюция прокариотной биосферы. «Микробы в круговороте жизни» 120 лет спустя. Чтение им. С.Н. Виноградского // М.: МАКС Пресс. 144 с.

- Иваненков В.Н.* 1979. Баланс кислорода и главных биогенных элементов // *Океанология. Химия океана*. Т. 1. Химия вод океана / О.К. Бордовский, В.Н. Иваненков (отв. ред.). М.: Наука. С. 417–424.
- Иваненков В.Н., Бордовский О.К.* 1979. Изменчивость распределения кислорода и биогенных элементов // *Океанология. Химия океана*. Т. 1. Химия вод океана / О.К. Бордовский, В.Н. Иваненков (отв. ред.). М.: Наука. С. 404–413.
- Иваненков В.Н., Чернякова А.М.* 1979а. Растворимость, насыщенность и парциальное давление // *Океанология. Химия океана*. Т. 1. Химия вод океана / О.К. Бордовский, В.Н. Иваненков (отв. ред.). М.: Наука. С. 133–134.
- Иваненков В.Н., Чернякова А.М.* 1979б. Экстремумы кислорода // *Океанология. Химия океана*. Т. 1. Химия вод океана / О.К. Бордовский, В.Н. Иваненков (отв. ред.). М.: Наука. С. 154–160.
- Иваненков В.Н., Виноградов В.Н., Чернякова А.М.* 1979. Основные закономерности распределения кислорода в океане // *Океанология. Химия океана*. Т. 1. Химия вод океана / О.К. Бордовский, В.Н. Иваненков (отв. ред.). М.: Наука. С. 136–154.
- Пономаренко А.Г.* 1993. Основные события в эволюции биосферы // *Проблемы доантропогенной эволюции биосферы* // М.: Наука. С. 15–25.
- Рожнов С.В.* 2010. Из венда в кембрий: становление морфологической организации современных типов многоклеточных животных. Онтогенез // Т. 41. № 6. С. 425–437.
- Розанов А.Ю.* 2009. Условия жизни на ранней Земле после 4,0 млрд. лет назад // *Проблемы происхождения жизни* // Российская академия наук. Сборник научных статей // М.: ПИН РАН. С. 185–201.
- Розанов А.Ю., Астафьева М.М.* 2008. Празинофиты (зеленые водоросли) из нижнего протерозоя Кольского полуострова // *Палеонт. журн.* № 4. С. 90–93.
- Розен О.М., Щипанский А.А.* 2007. Геодинамика раннего докембрия. Статья 2. Формирование континентальной коры и осадочных бассейнов, особенности литосферы // *Стратиграфия. Геол. корреляция*. Т. 15. № 6. С. 3–27.
- Семихатов М.А., Раабен М.Е.* 1996. Динамика глобального разнообразия протерозойских строматолитов. Статья 2. Африка, Австралия, Северная Америка и общий синтез // *Стратиграфия. Геол. корреляция*. Т. 4. № 1. С. 26–54.
- 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., Семихатов М.А., Федонкин М.А., Воробьева Н.Г.* 2010. Основные этапы развития докембрийского органического мира: Сообщение 2. Поздний протерозой // *Стратиграфия. Геол. корреляция*. Т. 18. № 6. С. 3–34.
- Федонкин М.А.* 1981. Беломорская биота венда // М.: Наука. 100 с.
- Федонкин М.А.* 2000. Холодная заря животной жизни // *Природа*. № 9. С. 3–11.
- Шестаков С.В.* 2012. Эволюционная геномика цианобактерий. Труды Международной конференции «Новые информационные технологии в медицине, биологии и экологии» // Украина. Гурзуф.

- Astafieva M.M., Rozanov A.Yu., Hoover R.B.* 2011. Multicellular algae from Lower Proterozoic (2.45 Ga) weathering crusts of Kola Peninsula // *Proc. SPIE*. V. 8152. 815204-1 – 815204-10. doi:10.1117/12.892453.
- Benton M., Donoghue P.C.J., Asher R.J.* 2009. Calibrating and constraining molecular clocks / *The Timetree of Life*. S.B. Hedges, S. Kumar (eds). Oxford University Press. P. 35–86.
- Berkner L.V., Marshall L.C.* 1965. History of major atmospheric components // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. № 53. P. 1215–1225.
- Blair J.E.* Animals (Metazoa) // *The Timetree of Life*. S.B. Hedges, S. Kumar (eds). Oxford University Press. 2009. P. 223–230.
- Blank C.E., Sanches-Baracaldo P.* 2010. Geobiology // V. 11. № 45. P.
- Butterfield N.J.* 2001. Ecology and Evolution of Cambrian Plankton / *The Ecology of the Cambrian Radiation*. A.Yu. Zhuravlev, R. Riding (eds). Columbia University Press. New York. P. 200–216.
- Conway Morris S.* 2000. The Cambrian “explosion”: Slow-fuse or megatonnage? // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. № 97. P. 4430–4433.
- Des Marais D.J., Strauss H., Summons R.E., Hayes J.M.* 1992. Carbon isotope evidence for the stepwise oxidation of the Proterozoic environment // *Nature*. № 359. P. 605–609.
- Deutsch C., Brix H., Ito N.* et al. 2011. Climat-forced variability of ocean hypoxia // *Science*. V. 333. P. 336–339.
- Díaz R.J., Rozenberg R.* 2008. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems // *Science*. V. 321. P. 926–929.
- Droser M.L., Jensen S., Gehling J.G.* 2002. Trace fossils and substrates of the terminal Proterozoic-Cambrian transition: Implications for the record of early bilaterians and sediment mixing // *PNAS*. V. 99. № 20. P. 12572–12576.
- Edwards D.* 2001. Early land plants // *Palaeobiology II* / D.E.G. Briggs, P.R. Gower (eds). Blackwell. Publishing. P. 63–66.
- Fedonkin M.A., Yochelson E.L.* 2002. Middle Proterozoic (1,5 Ga) Horodyskia moniliformis Yochelson and Fedonkin, the oldest known tissue grade colonial eukaryote // *Smithsonian Contribution to Paleobiology*. Washington D.C. № 94. 29 h.
- Flannery D.T., Walter M.R.* 2012. Archean tufted microbial mats and the Great Oxidation Event: new insights into an ancient problem // *Austral. Journ. Earth Sci.* V. 59. № 1. P. 1–11.
- Goldblatt C., Lenton T.M., Watson A.J.* 2006. Bistability of atmospheric oxygen and the Great Oxidation // *Nature*. V. 443. P. 683–686.
- Holland H.D.* 1994. Early Proterozoic atmospheric change / S. Bengtson (ed.). *Early Life on Earth*. Columbia University Press, New York. P. 237–244.
- Holland H.D.* 2006. The oxygenation of the atmosphere and oceans // *Philosophical Transactions of the Royal Society: Biological Sciences*. V. 361. P. 903–915.
- Klein C., Beukes N.J.* 1994. Proterozoic iron-formations / K.C. Condie (ed.). *Archean crustal evolution*. Amsterdam: Elsevier. P. 383–418.

- Melezhik V.A., Fallick A.E., Martin A.P. et al.* 2013. The Palaeoproterozoic perturbation of the global carbon cycle: the Lomagundi-Jatuli isotopic event // Reading the Archive of Earth's Oxygenation. V.A. Melezhik (Editor-in-Chief), Kump L.R., Fallick A.E., Strauss H., Hanski E.J., Prave A.R., Lepland A. (eds). V. 3. Global Events and the Fennoscandian Arctic Russia – Drilling Early Earth Project // Springer: Heidelberg, N.-Y., Dordrecht, L. P. 1111–1150.
- Moczyłowska M., Landing E., Zang W., Palacios T.* 2011. Proterozoic phytoplankton and timing of chlorophyte algae origins // *Palaeontology*. V. 54. P. 4. P. 721–733.
- Noffke N.* 2010. Geobiology: Microbial mats in sandy deposits from the Archean era to today // Springer: Berlin, Heidelberg. 194 p.
- Pavlov A.A., Kasting J.F.* 2002. Mass-independent fractionation of sulfur isotopes in Archean sediments: strong evidence for an anoxic Archean atmosphere // *Astrobiology*. № 2. P. 27–41.
- Petsch S.T.* 2003. global oxygen cycle // *Biogeochemistry*. W.H. Schlesinger (ed.). V. 8. Treatise on Geochemistry / H.D. Holland, K.K. Turekian (eds). Oxford: Elsevier-Pergamon.
- Qu Q.-M., Zhu M., Zhao W.-J.* 2010. Silurian atmospheric O₂ changes and the early radiation of gnathostomes // *Palaeoword*. № 19. P. 146–159.
- Reuschel M., Strauss H., Lepland A.* 2013. The end of mass-Independent fractionation of sulphur isotopes // Reading the Archive of Earth's Oxygenation. V.A. Melezhik (Editor-in-Chief), Kump L.R., Fallick A.E., Strauss H., Hanski E.J., Prave A.R., Lepland A. (eds). V. 3. Global Events and the Fennoscandian Arctic Russia – Drilling Early Earth Project // Springer: Heidelberg, N.-Y., Dordrecht, L. P. 1049–1058.
- Rozhnov S.V.* 2009. Development of the trophic structure of Vendian and Early Paleozoic marine communities // *Paleontol. Journ.* V. 43. № 11. P. 1364–1377.
- Rozhnov S.V.* 2007. Origin of Echinoderms in the Palaeozoic Evolutionary Fauna: Ecological Aspects *Acta Palaeontologica Sinica*. V. 46. P. 416–421.
- Seilacher A., Pfluger F.* 1994. From biomats to benthic agriculture: a biohistoric revolution // *Biostabilization of Sediments* / W.E. Krumbein et al. (eds). Oldenburg: Univ. Bibliot. Informationsystem. P. 97–105.
- Seilacher A., Pfluger F.* 1994. From Biomats to Benthic Agriculture: A Biohistoric Revolution // *Biostabilization of Sediments* / W.E. Krumbein et al. (eds). Bibliotheks und Informationsystem der Univ. Oldenburg, Oldenburg. P. 97–105.
- Servais T., Lehnert O., Li J. et al.* 2008. The Ordovician Biodiversification: Revolution in the Oceanic Trophic Chain // *Lethaia*. V. 41. P. 99–109.
- Tomitani A., Knoll A.H., Cavanaugh C.M., Ohno T.* 2006. The evolutionary diversification of cyanobacteria: molecular-phylogenetic and paleontological perspectives // *PNAS*. V. 103. № 14. P. 5442–5447.
- Valentine J.W.* 2004. On the Origin of Phyla // Chicago: Univ. Press. 614 p.
- Vaquier-Sanyer R., Duarte C.M.* 2008. Thresholds of hypoxia for marine biodiversity // *PNAS*. V. 105. № 40. P. 15452–15457.

- Vaquer-Sanyer R., Duarte C.M.* 2011. Temperature effects on oxygen thresholds for hypoxia in marine benthic organisms // *Global Change Biology*. № 17. P. 1788–1797.
- Vaquer-Sanyer R., Duarte C.M.* 2008. Thresholds of hypoxia for marine biodiversity // *Proc. Nat. Acad. Sci.* V. 105. P. 15452–15457.
- Webby B.D., Paris F., Droser M.L., Percival I.G.* (eds). 2004. The Great Ordovician biodiversification event // N.-Y.: Columbia University Press. 484 p.
- Westall F., de Ronde C.E.J., Southam G.* et al. 2006. Implications of a 3.472–3.333-Gyr-old subaerial microbial mat from the Barbeton greenstone belt, South Africa for the UV environmental conditions on the early Earth // *Phil. Trans. R. Soc. B*. № 361. P. 1857–1875.
- Zhuravlev A.Yu., Riding R.N.Y.* (eds). 2001. The ecology of the Cambrian radiation. N.-Y.: Columbia Univ. Press.

**At the dawn of the aerobic biosphere:
The oxygen role in the development of biota in the Proterozoic
and Early Paleozoic**

S.V. Rozhnov

The biota features in the successive stages of its development during the Early Proterozoic and Paleozoic are analyzed. On this basis, a minimum possible and the most likely oxygen content in atmosphere was determined at particular stage. It is shown that the Proterozoic organisms with the higher level of organization than the background ones, first appeared in the oxygen oases. Later when the same mean oxygen content was achieved across the wider area, these organisms widely spread giving an explosive increase in morphological and taxonomic diversity.

Key words: Proterozoic, early Paleozoic, biota, prokaryotes, cyanobacteria, eukaryotes, evolution, ecology, oxygen, Main Oxygenization Event.

АЦЕТАТНАЯ МЕТАБИОТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА В АНАЭРОБНОМ МИКРОБНОМ СООБЩЕСТВЕ СОДОВЫХ ОЗЕР

Т.Н. Жилина, Д.Г. Заварзина

Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН, Москва
zhilinat@mail.ru

Разложение органического вещества в анаэробных условиях осуществляется микробным сообществом, в котором бактерии связаны друг с другом трофическими взаимодействиями. В последние десятилетия трофическая структура анаэробного микробного сообщества была предметом детального изучения в отделе микробных сообществ под руководством академика Г.А. Заварзина. Объектом исследований были как микробные сообщества природных экосистем, так и сообщества, развивающиеся в антропогенных условиях, например, при очистке сточных вод. Было установлено, что основные пути трофических взаимодействий во многом универсальны и сходны в микробных сообществах разных экосистем, но есть и особенности, которые, как и видовая специфичность микроорганизмов, определяются физико-химическими условиями среды. Микробные сообщества содовых озер, рассматриваемые как возможные аналоги древней биоты докембрия, представляют автономную в трофическом отношении систему, в которой, благодаря работе микробов-специалистов, происходит полная деградация аллохтонного или автохтонного органического вещества. Ключевым соединением, накапливающимся, как в процессе анаэробного разложения органического вещества, так и за счет синтеза *de-novo* гомоацетатными бактериями является ацетат. Деградация этого соединения требует либо привлечения в качестве внешних акцепторов электронов соединений переменновалентных элементов, либо осуществляется синтрофно при участии гидрогенотрофных вторичных анаэробов. В представленной работе рассматриваются метабиотические пути продукции-деструкции ацетата анаэробными алкалофильными микроорганизмами, выделенными из осадков содовых озер. Полученные результаты могут быть использованы при реконструкции трофической структуры анаэробного микробного сообщества докембрия на основе принципа актуализма.

Ключевые слова: содовые озера, анаэробное микробное сообщество, ацетат, ацетогены гидрогенотрофы, синтрофия, сульфидогены, железоредукторы, метаногены, эволюция биосферы.

ВВЕДЕНИЕ

Содовые озера представляют конечный резервуар субаэрального углекислотного выветривания в континентальных условиях и могут служить моделью для реконструкции протерозойской континентальной биосферы (Заварзин, 2007а). Образование содовых озер в результате углекислотного выветривания происходит на основе универсальных физико-химических закономерностей взаимодействия воды и растворенных в ней газов, с минералами горных пород и поэтому к этому процессу вполне применим принцип актуализма. Состав палеоатмосферы был различен в разные геологические периоды, но поскольку в рассматриваемом процессе не участвует кислород, то условия образования содовых водоемов в докембрии были сходными с современными. Таким образом, можно полагать, что в разные геологические периоды, начиная с конца архея – раннего протерозоя, существовали содовые водоемы, аналогичные современным. Масштаб их образования был различным, но, по всей вероятности, в докембрии эти водоемы занимали большие площади, по сравнению с современными их аналогами (Заварзин, 2007а; Заварзина, Жилина, 2012).

Гипотеза о содовых озерах как вероятных очагах первоначального формирования наземных микробных сообществ протерозоя, была выдвинута Заварзиным (1993) и послужила основанием для начала системного исследования микробных сообществ содовых озер в ИНМИ РАН. Эти исследования внесли существенный вклад в понимание микробных процессов в содовых водоемах и обобщены в коллективном труде «Алкалофильные микробные сообщества» (Труды ИНМИ, 2007). Особое внимание было уделено исследованию анаэробов (Zhilina, Zavarzin, 1994), способных развиваться в условиях первоначальной бескислородной атмосферы. Знания об алкалофильных анаэробах, получены в течение последних двух десятилетий с определяющим вкладом отечественных исследователей и суммированы (Заварзин и др., 1999; Жилина, 2007). Основным выводом проведенных работ стало представление о том, что микробное сообщество содовых озер представляет полноценную трофическую и функциональную систему, необходимую для замыкания основных биогеохимических циклов и содержит представителей основных филогенетических ветвей, а действующие в нем виды организмов больше ограничены высоким содержанием солей, чем щелочностью или высоким рН. Эти результаты не противоречат гипотезе Заварзина (1993) и дают основание рассматривать микробные сообщества современных содовых озер как реликтовые аналоги наземных сообществ раннего протерозоя (Заварзин, 2006, 2007б, 2011). Таким образом, изучение алкалофильного микробного сообщества в аноксических условиях представляет задачу значимую для понимания функционирования биосферы.

В настоящей работе обобщены результаты исследований путей образования и использования ацетата анаэробными алкалофильными микро-

организмами в анаэробном сообществе содовых озер, которые проводились в лаборатории реликтовых микробных сообществ под руководством Г.А. Заварзина в последние годы.

РОЛЬ АЦЕТАТА В ТРОФИЧЕСКОЙ СИСТЕМЕ КООПЕРАТИВНОГО МИКРОБНОГО СООБЩЕСТВА

Кооперативные микробные сообщества действуют как целое на основании трофических взаимодействий. Исследование микробных сообществ как целостной системы и трофических связей в них было инициировано Заварзиным (1970). Целью этих исследований является построение трофической взаимосвязи разных по метаболизму групп в сообществе и выяснение их роли в биогеохимических циклах. Трофическую структуру анаэробного алкалофильного сульфидогенного микробного сообщества можно представить схемой (рис. 1). На схеме приведены лишь отдельные представители основных функциональных групп алкалофильных микроорганизмов и она не отражает их биоразнообразия. Тем не менее она демонстрирует, что при разложении анаэробным сообществом органического вещества моделируемого, например, целлюлозой, ключевыми веществами в метаболизме становятся ацетат и водород (рис. 1), утилизация которых завершается преимущественно сульфидогенезом наиболее выраженным и значимым процессом в содовых озерах (Заварзин и др., 1996; Горленко и др., 1999; Sorokin et al., 2004).

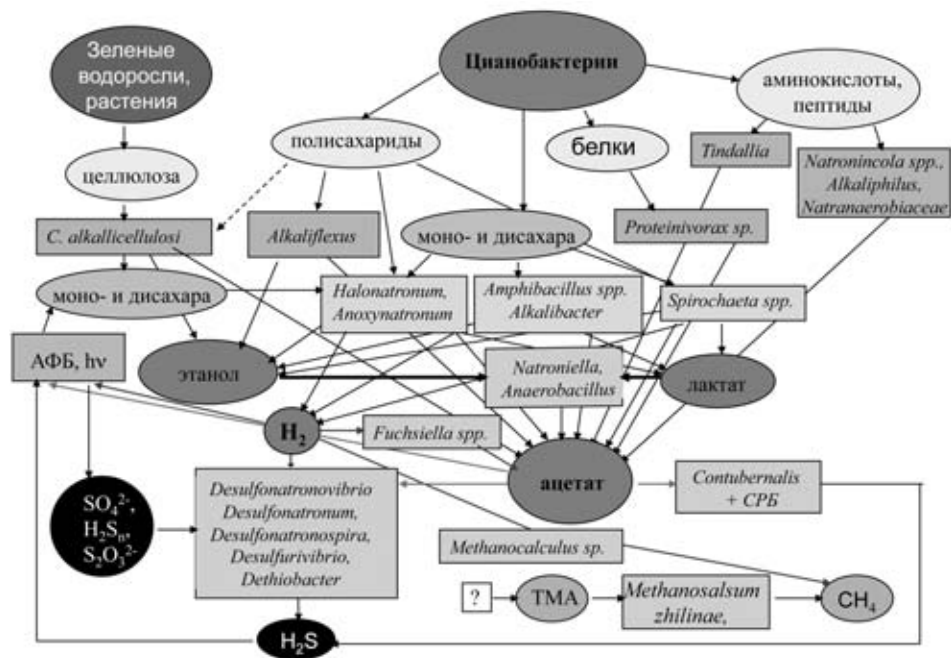
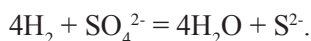


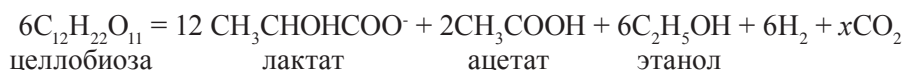
Рис. 1. Схема трофических взаимоотношений в современном анаэробном алкалофильном микробном сообществе.

Источником восстановителя для сульфидогенеза является аллохтонная и автохтонная растительность. Разложение целлюлозы, как основного углеводного биополимера растительных остатков алкалофильным анаэробным сообществом, процесс (Кевбрин и др., 1999) многостадийный и включает:

- 1) ее гидролиз целлюлозолитиками под действием экзоферментных целлюлаз на моно и дисахара, сопровождающийся выделением водорода;
- 2) трансформацию продуктов гидролиза сахаролитиками-диссипотрофами с ацетатом как наиболее характерным продуктом;
- 3) прямое или синтрофное разложение продуктов их брожений до сульфида сульфатредуцирующими бактериями (СРБ), большинство из которых является гидрогенотрофными, т. е. использующими водород в качестве донора электронов и восстанавливающими сульфат по реакции:



На примере взаимодействия комбинированных чистых культур СРБ и целлюлозолитика *Clostridium alkalicellulosi corrig.* (Жилина и др., 2005a) который осуществляет реакцию:



Было показано, что участие диссипотрофов в разложении органического вещества не обязательно и может проходить в две стадии (Заварзин и др., 2008). Среди выделенной нами коллекции СРБ были организмы, способные использовать все продукты обмена целлюлозолитика кроме ацетата. Парные культуры целлюлозолитик + СРБ не обеспечивали использования всех продуктов, в то время как набор сульфатредукторов использовал все продукты брожения, кроме ацетата. Более того, гидрогенотрофный *Desulfonatovibrio hydrogenovorans* (Zhilina et al., 1997), используя H_2 , вызывал ацетогенный сдвиг в продуктах бинарной культуры, т. е. способствовал накоплению ацетата. Окисление ацетата и полное использование всех продуктов деградации целлюлозы оказалось возможным только при включении синтрофной бактерии *Contubernalis alkalaceticum* (Жилина и др., 2005б), способной осуществлять реакцию: $\text{CH}_3\text{COOH} + 2\text{H}_2\text{O} = 2\text{CO}_2 + 8[\text{H}]$, при условии одновременного снижения концентрации H_2 до крайне низкой величины за счет развития вместе с ним гидрогенотрофного сульфатредуктора *Desulfatronum cooperativum*. (Zhilina et al., 2005). Таким образом, проведенные эксперименты показали, что ацетат является наиболее трудным для утилизации соединением и в ряде случаев развитие вторичных анаэробов может привести к его накоплению (Заварзин и др., 2008).

Ацетат оказывается важнейшим продуктом, образующимся в процессе деградации органического вещества разными группами анаэробов (рис. 1), и проблема его метаболизма оказывается центральной для сообщества (Заварзин, 2004). Метабиотические пути образования и утилизации ацетата



Рис. 2. Пути образования и потребления ацетата в современном анаэробном микробном сообществе.

в анаэробном сообществе могут быть представлены схемой (рис. 2). Накопление ацетата обусловлено тремя метаболическими путями:

- 1) образованием ацетата наряду с другими продуктами брожения первичными анаэробами, осуществляющими гидролиз полимеров как аллохтонного, так и автохтонного происхождения;
- 2) ацетогенезом при дальнейшем неполном окислении таких продуктов брожения первичных анаэробов, как лактат, этанол и других органических кислот и спиртов вторичными анаэробами с использованием внешних акцепторов электронов, таких как сульфат, CO₂ и др. Возможно образование ацетата при сбраживании моно- и дисахаров микроорганизмами-сахаролитиками, а также образование ацетата при сбраживании азотсодержащих соединений пептолитиками;
- 3) синтезом ацетата гомоацетатными бактериями, в том числе при восстановлении CO₂ гидрогенотрофными хемосинтезирующими бактериями по реакции:

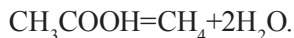


Если первые два пути были хорошо изучены, то алкалофильные представители гидрогенотрофных ацетогенов до недавнего времени известны не были.

Использование ацетата осуществляют:

- 1) анаэробные фототрофные бактерии, ответственные за аноксигенный фотосинтез;

- 2) вторичные анаэробы за счет внешних акцепторов электронов, таких как соединения серы, окисного железа, марганца, соединения мышьяка, селена и некоторых других переменновалентных элементов;
- 3) синтрофные микроорганизмы;
- 4) ацетокластические анаэробы, например, метаногены по реакции:



Выделить такие организмы из содовых водоемов пока не удалось.

ОБРАЗОВАНИЕ АЦЕТАТА

Образование ацетата при брожении. Большинство выделенных алкалофильных органотрофных анаэробов в качестве доминирующего, а некоторые и основного продукта брожения образуют ацетат (Жилина, 2007). Это относится как к организмам кластридиальной ветви (Zhilina et al., 1998; Kevbrin et al., 1998; Pikuta et al., 2003; Garnova et al., 2003, 2004; Жилина и др., 2005а, 2005б, 2009а, 2009б), так к галоанаэробам (Жилина и др., 2001а; Zhilina et al., 1996б, 2012), факультативно-анаэробным бациллам (Жилина и др., 2001б; Заварзина и др., 2011) и спирохетам (Zhilina et al., 1996а). Органотрофные алкалофильные организмы, продуцирующие ацетат, представлены довольно широко, как среди организмов сахаролитического пути, так и среди организмов использующих азотистые соединения (рис. 1). Образование ацетата и быстро используемого в кооперативном сообществе формиата представляет, по-видимому, отличительную особенность алкалофильного сообщества.

Образование ацетата вторичными анаэробами. Помимо бродильщиков существенный вклад в образование ацетата вносят организмы, использующие внешние акцепторы электрона. К ним относятся сульфатредукторы с неполным окислением субстрата. При окислении лактата и этанола они образуют эквимолекулярные количества ацетата. Среди выделенных алкалофильных сульфатредукторов преобладали гидрогенотрофные организмы (Zhilina et al., 1997; Sorokin et al., 2008а, 2008б) но виды *Desulfonatronum* (Пикута и др., 1998; Pikuta et al., 2003; Zhilina et al., 2005) были способны использовать в дополнение лактат и этанол. Ацетат образуется и в случае использования этанола или лактата алкалофильным железоредуктором *Geoalkalibacter ferrihydriticus* (Заварзина и др., 2006). Возможен и синтез ацетата гидрогенотрофными гомоацетогенами, присутствие которых было установлено при исследовании нами вторичных анаэробов в галоалкалофильных сообществах озер Тувы (Центральная Азия) (Заварзин и др., 1996) но они не были получены в культуре и оставались не исследованными.

Ацетогенез. Последний путь образования ацетата (см. рис. 2) обусловлен деятельностью ацетогенов. К ним относят только те анаэробные организмы, у которых ацетат является одним из главных продуктом метаболизма. Те из организмов, которые образуют ацетат, как единственный продукт катаболизма называют гомоацетогенами. Ацетогены используют ацетил-КоА путь

Льонгдала-Вуда как терминальный механизм для восстановительного синтеза ацетата из CO_2 при энергетическом и углеродном обмене (Drake, 1994). Ацетил-КоА путь сейчас признается экологически важным компонентом глобального цикла углерода. Он используется, как анаболически для синтеза биомассы автотрофами, так и катаболически в качестве энергетической реакции для группы гидрогенотрофных хемосинтезирующих организмов. Он составляет, как показали работы Г. Фукса (Fuchs, 1986, 1994) и И. Берга (Berg et al., 2007, 2010), ключевой этап в ряде путей автотрофной фиксации углекислоты и есть предположения, что этот путь относится к ранним этапам эволюции микробиоты. Обширный обзор работ по ацетогенезу представлен Дрейком с соавторами (Drake et al., 2008), в котором приведен список из 22 родов ацетогенов с узаконенными названиями, выделенных к 2008 г. и более 100 видов. Анаэробные галоалкалофилы представлены в нем только тремя родами органотрофных гомоацетогенов, выделенными из самосадочного содового озера Магади *Natroniella acetigena* (Zhilina et al., 1996b), *Natronincola histidinovorans* (Zhilina et al., 1998), *Tindallia magadiensis* (Kevbrin et al., 1998). Два других вида *Tindallia* – *T. californiensis* (Pikuta et al., 2003a) и *T. texcoconensis* (Alazard et al., 2007) выделены из содового озера Моно-Лейк (Калифорния) и оз. Текскоко (Мексика). Однако все они не используют водород.

Таким образом гидрогенотрофные ацетогены являлись недостающим звеном среди организмов, отвечающих за продукцию ацетата в алкалофильном сообществе. При этом изучение этой группы представляется особенно важным для реконструкции трофической системы микробного сообщества докембрия. Предполагается, что в раннем протерозое содержание сульфата было ограничено, и он поступал преимущественно за счет фотохимических реакций. Это ограничение не относится к локальным очень древним местонахождениям, связанным с вулканизмом. Тем не менее, для моделирования возможных микробных процессов на древних континентах в отличие от современных представляется разумным ограничить количество соединений серы и использовать бессульфатные условия. В этом случае в трофической структуре микробного сообщества сток водорода могут осуществлять иные чем сульфидогены группы вторичных анаэробов, такие как гидрогенотрофные ацетогены, метаногены и железоредукторы.

ИССЛЕДОВАНИЕ ГИДРОГЕНОТРОФНЫХ АНАЭРОБОВ В СОДОВЫХ ВОДОЕМАХ ТАНАТАР

Для исследования гидрогенотрофного анаэробного сообщества в условиях высокой минерализации и поиска экстремально алкалофильных гидрогенотрофных гомоацетогенов (ЭАГГ), были выбраны содовые озера Танатар (Алтайский край), расположенные, в отличие от экваториального оз. Магади, в условиях резко континентального климата, способствующего эвапоритовому процессу с зимним вымораживанием. Эти озера, объеди-

ненные под общим названием группы озер Танатар, составляют Михайловское месторождение природной соды и представляют собой бессточную четковидную цепь шести естественных озер (Танатар I-VI). Позднее, для интенсификации добычи соды было вырыто несколько искусственных каналов (коллекторы) для начального концентрирования рапы. В связи с добычей соды, озера хорошо изучены геологически и геохимически, однако их микрофлора изучена не так подробно. В системе водоёмов Танатар обнаружены циано-бактериальные плёнки и однолетние маты, эдификаторами которых выступали нитчатые цианобактерии семейства *Oscillatoriaceae* (Самылина и др., 2010). Поскольку вблизи озер нет высшей растительности, они представляют интерес как пример местообитания реликтового прокариотного сообщества. Характеристики отобранных В.В. Кевбриным в 2007 г. проб по гидрохимии (общей минерализации, щелочности, pH и содержанию H_2S) приведены в табл. 1. Пробы различались минерализацией (65-235 г/л солей), обусловленной высоким содержанием карбонатов натрия и соответственно щелочностью, но имели близкие значения pH 10-10.5. В ряде образцов был обнаружен сероводород, указывающий на анаэробные процессы, связанные с восстановлением серных соединений.

Задачей было выявить присутствие анаэробных гидрогенотрофов при умеренной и высокой солёности: ацетогенов, метаногенов, серо-, тиосульфат- и сульфатредукторов, а также железоредукторов. При этом, если гидрогенотрофные ацетогены отвечали за синтез ацетата *de-novo*, то все остальные группы могли участвовать в его использовании в качестве непосредственного донора электронов или как гидрогенотрофы при его синтрофном окислении. Для выявления соответствующих групп гидрогенотрофов использовали минеральную среду, имитирующую средний ги-

Таблица 1. Характеристики отобранных проб в системе содовых водоёмов Танатар.

Пробы	Места отбора проб	S, % (w/v)	pH	CO_3^{2-} , М	HCO_3^- , М	H_2S , г/л
Танатары						
18-15	Танатар I	20.0	10.1	0.925	0.265	1.43
16-14	Танатар III	10.8	10.35	0.50	0.06	1.17
15-6	Коллектор Танатар II	6.0	10.4	0.30	0.02	-
15-7	Коллектор с цветением циано-бактерий Танатар II	23.5	10.2	1.30	0.25	1.55
15-8	Коллектор Танатар III	20.4	10.3	1.15	0.06	1.19
16-9	Ручей Ю-3 коллектора	8.6	10.5	0.415	0.035	1.34
16-11	Коллектор с <i>Artemia</i>	8.6	10.3	0.39	0.06	-
16-13	Коллектор у леса (лужи)	20.0	10.3	1.325	0.065	1.49
18-1	Коричневая лужа у Танатара I	6.5	10.35			

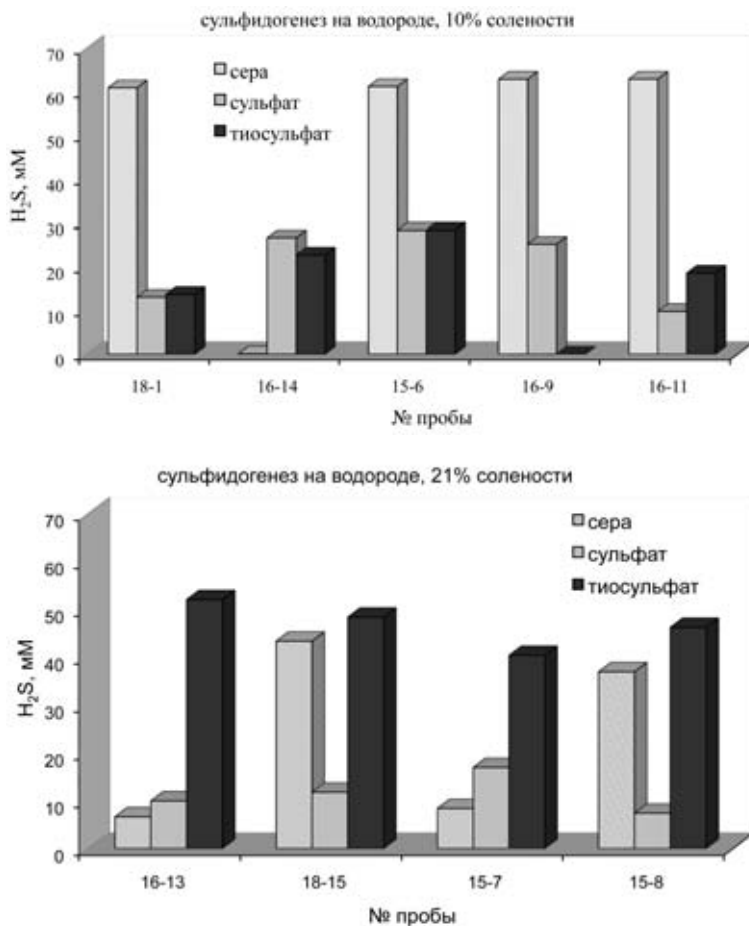


Рис. 3. Использование водорода сульфидогенными микроорганизмами из проб водоемов Танатар.

дохимический состав вод исследуемых озер с общей минерализацией, соответствующей 10 и 21 % солености. Из состава сред, приготовленных для железоредукторов, метаногенов и гомоацетогенов, исключили сульфат, создав тем самым условия, благоприятные для развития этих групп.

Для роста использовали герметично закрытые флаконы объемом 100 мл с 20 мл анаэробно приготовленной среды и газовой фазой H_2 . Акцепторами для соответствующих групп служили: SO_4^{2-} , $S_2O_3^{2-}$, S^0 ; синтезированный ферригидрит (СФ); CO_2 неорг – в виде карбонатов натрия. Инкубировали при 28 °С в течение 3 месяцев. Наличие процесса определяли по изменению давления во флаконах, газохроматографическому анализу летучих кислот и изменению состава газов, анализу сульфида и закисного железа. Результаты представлены на рис. 3–6.

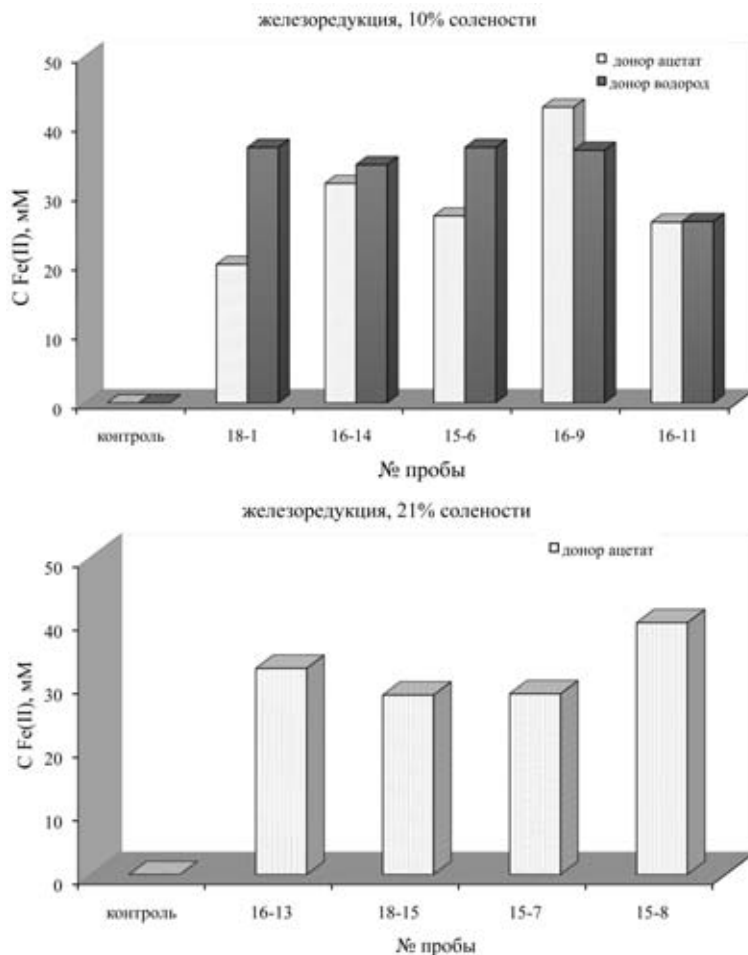


Рис. 4. Использование водорода и ацетата железоредуцирующими микроорганизмами из проб водоемов Танатар.

Результаты по гидрогенотрофному сульфидогенезу (рис. 3) выявили, что основной вклад в продукцию сульфида в водоемах Танатар вносят сероредукторы при 10 % солености и серо- и тиосульфатредукторы при 21 % солености. Развитие гидрогенотрофных сульфатредукторов подавлено. Преимущественное развитие сероредукторов может быть обусловлено с одной стороны присутствием серных пурпурных бактерий, а с другой стороны, образованием полисульфидной серы состава H_2S_n , хорошо растворимой в щелочной среде.

Посев из проб на среды, содержащие в качестве акцептора электронов СФ, а в качестве донора электронов – водород или ацетат показал, что процесс железоредукции идет интенсивно во всех пробах, как при 10% солености, так и при 21 % (рис. 4). Вклад гидрогенотрофных железоредукторов оказывается

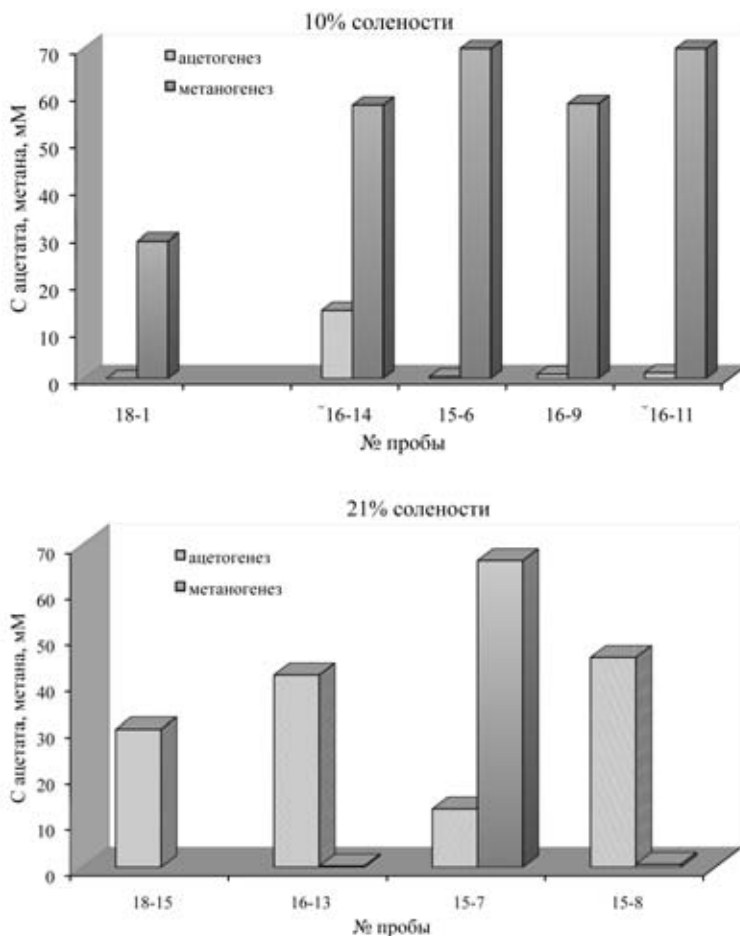


Рис. 5. Сравнение процессов гидрогенотрофного метаногенеза и ацетогенеза в пробах из водоемов Танатар.

не менее существенным, чем железоредукторов, окисляющих ацетат. Полученные данные согласуются с данными, полученными ранее для некоторых озер Бурятии и Забайкалья, и подтверждают выдвинутое предположение о широком распространении железоредукторов в содовых озерах, несмотря на низкую растворимость железа в щелочных условиях (Заварзина и др., 2006).

Использование углекислоты как акцептора электронов с водородом в качестве донора электронов приводило к развитию двух конкурирующих групп анаэробов – гидрогенотрофных метаногенов и гидрогенотрофных ацетогенов (рис. 5). При солености 10 % процесс гидрогенотрофного метаногенеза доминировал во всех исследованных пробах водоемов Танатар. Но при 21 % солености процесс гидрогенотрофного гомоацетогенеза пре-

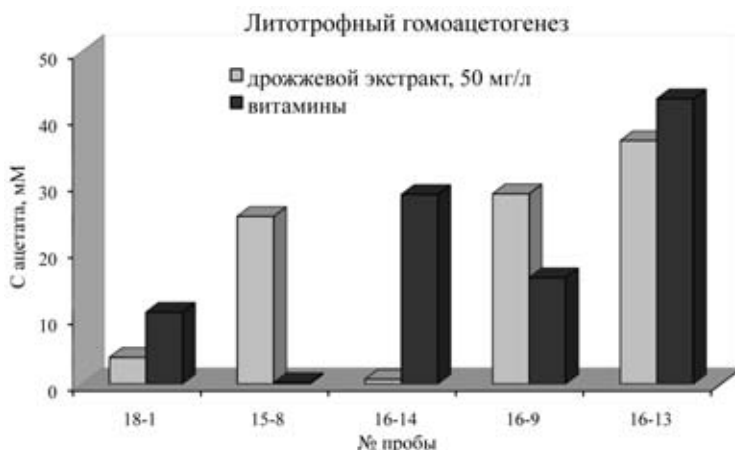


Рис. 6. Развитие накопительных культур экстремально алкалофильных гидрогенотрофных гомоацетогенов в присутствии дрожжевого экстракта или витаминов.

восходил метаногенез в большинстве проб. Тем не менее из этой системы был выделен при высокой минерализации (15 %) и щелочности гидрогенотрофный метаноген – штамм Z-7105, который согласно филогенетическим исследованиям представляет новый вид рода *Methanocalculus* (Жилина, неопубл. данные). Штамм Z-7105, с водородом как субстратом катаболизма, нуждается в ацетате как дополнительном источнике углерода, и его дальнейшее исследование представляет интерес, поскольку гидрогенотрофные натронофильные метаногены из содовых озер не были описаны.

Выделение гидрогенотрофных ацетогенов. Из проб, в которых процесс гомоацетогенеза доминировал над метаногенезом были получены накопительные культуры. В них были выявлены литотрофные гомоацетогены, способные расти на минеральной среде без добавления дрожжевого экстракта, но с добавлением витаминов (рис. 6). Чистые культуры гидрогенотрофных ацетогенов – штаммы Z-7100 (проба 16-14), Z-7101 (проба 15-8) и Z-7102 (проба 16-13) были получены методом многократных десятикратных разведений в жидкой среде с водородом как донором электронов.

По морфологии и филогенетическому анализу 16S рРНК штаммы Z-7101 и Z-7102 были идентичны, в то время как штаммы Z-7100 и Z-7101 при близком сходстве 16S рРНК гена (99.1 %) различались морфологически (рис. 7, 8) по использованию субстратов и были взяты для сравнительного исследования. Фенотипические различия и проведенная ДНК-ДНК гибридизация штаммов Z-7100 и Z-7101 составившая 63 % позволяют отнести эти штаммы к разным видам одного рода. Они оказались представителями нового рода галоанаэробов в семействе *Halobacteroidaceae* (Rainey et al., 1995). Штамм Z-7100^T был валидно описан в качестве типового вида нового рода *Fuchsiella* названного в честь профессора Георга Фукса (Фрайбург),

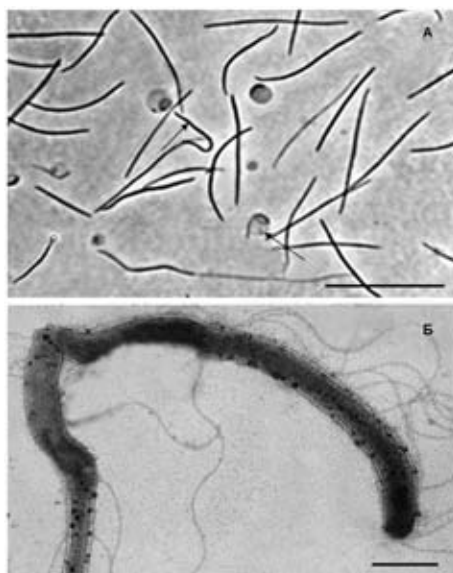


Рис. 7. Морфология клеток культуры Z-7100. (А) Световой микроскоп. Масштаб 10 мкм. Стрелками показано образование спор и сферопластов. (Б) Расположение жгутиков у клеток культуры Z-7100. Масштаб 0.5 мкм.

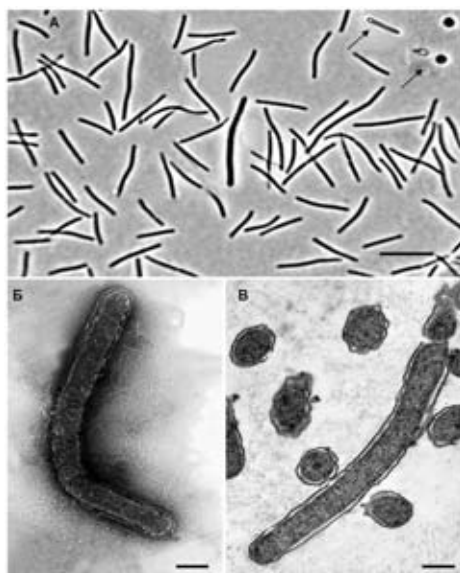


Рис. 8. Морфология клеток культуры Z-7101. (А) Световой микроскоп. Масштаб 5 мкм. Стрелками показано образование спор и сферопластов на более поздней стадии роста. (Б) Расположение жгутиков. (В) Ультратонкие срезы клеток культуры Z-7101, демонстрирующий грамм-отрицательное строение клеточной стенки. Масштаб 0.5 мкм.

который внес существенный вклад в развитие представлений о метаболических путях ассимиляции CO_2 микроорганизмами (Zhilina et al., 2012). Стехиометрически потребление водорода и образование ацетата (рис. 9) *Fuchsiella alkaliacetigena* Z-7100^T соответствовало уравнению:

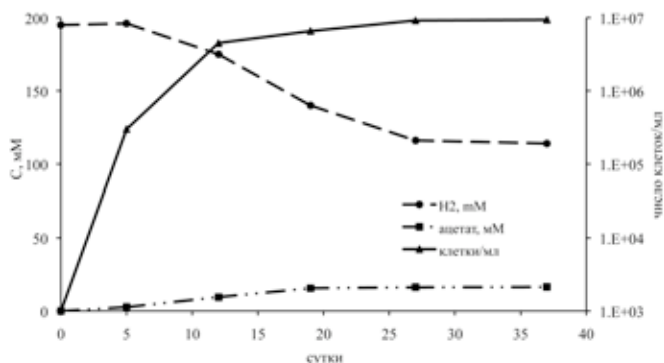


Рис. 9. Образование ацетата штаммом Z-7100^T при литотрофном росте на водороде.

В анаболических реакциях при росте на водороде организм не нуждается в органических добавках, за исключением витаминов и, следовательно, является хемолитоавтотрофом.

Большинство ацетогенов способно к органотрофному росту, используя различные органические соединения (Drake et al., 2008). *F. alkalicetigena* не была исключением, но использует крайне ограниченное число соединений: этанол, лактат, пируват, причем во всех случаях ацетат является единственным продуктом обмена. По физиологическим характеристикам эта мезофильная бактерия (опт. 40 °C) оказалась облигатным алкалофилом с ростом в области pH 8.5–10.5 (опт. 8.8–9.3). Область роста 1.9–4.7 M Na⁺, в виде преимущественно карбонатов натрия (NaCl 0.5 M) с оптимумом 2.8–3.3 M Na⁺. Не нуждается в Cl⁻ для роста, но галотолерантна и выдерживает концентрацию NaCl вплоть до 2.5 M. *F. alkalicetigena* – облигатный и экстремальный натронофил, и способна развиваться в насыщенной по карбонатам (2.35 M) среде.

Таким образом, были выявлены и исследованы первые хемосинтезирующие и экстремально натронофильные бактерии, осуществляющие синтез ацетата за счет восстановления углекислоты водородом в анаэробном сообществе содовых озер.

Исследование развития групп гидрогенотрофных анаэробов, проведенное нами для озер Танатар показал, что основной сток H₂ в этих озерах осуществляется за счет развития серо- и сульфатредукторов (рис. 3–5). Это объясняется доминированием цикла серы в современных содовых озерах. Несмотря на преобладание карбонат- и бикарбонат-ионов, содержание сульфатов как в низко-, так и в высокоминерализованных содовых озерах достаточно высоко, чтобы обеспечить развитие СРБ. Кроме того, в щелочных условиях элементарная сера вступает в реакцию с сероводородом и образует растворимую полисульфидную форму типа H₂S_n, окрашивающую растворы в желтый цвет. Нахождение серы в доступной растворенной форме в щелочных условиях дает преимущество сероредукторам, что и нашло отражение в результатах, полученных по озерам системы Танатар. Метаногенез и ацетогенез играют явно подчиненную роль в удалении водорода в современном алкалофильном сообществе.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АЦЕТАТА

Использование ацетата аноксигенными фототрофами. Фотоавтотрофные несерные бактерии активно используют ацетат в фотической зоне. Основная функция аноксигенных фототрофов в современном сообществе содовых озер заключается в регенерации окисленных соединений цикла серы в процессе светозависимого окисления сульфида, образуемого сульфат- и сероредуцирующими бактериями, и сопряженного с возвратом органического вещества в малый анаэробный круговорот органического

углерода (Sorokin et al., 2004). Группа аноксигенных фототрофов в плане их биоразнообразия и эволюции в процессе формирования биосферы Земли является предметом детального исследования в лаборатории В.М. Горленко. Результаты этих фундаментальных работ получили обобщение в последние годы (Горленко, 2007, 2011).

Утилизация ацетата вторичными анаэробами. Заключительный этап разложения органического вещества осуществляется вторичными анаэробами, метаболизм которых основан на окислительно-восстановительных реакциях и требует привлечения элементов с переменной валентностью. Наиболее вероятной группой вторичных анаэробов, использующей ацетат в современных содовых озерах, следует считать сульфидогенов. Однако до недавнего времени не удавалось выделить ацетат-использующих алкалофильных представителей этой группы. Сейчас такой организм описан – это *Desulfurivibrio alkaliphilus*, который использует тиосульфат или элементную серу/полисульфид в качестве акцептора и ацетат наряду с водородом и некоторыми другими органическими кислотами в качестве донора электронов (Sorokin et al., 2008b). Помимо сульфидогенов в алкалофильных сообществах озер с разной гидрохимией развиваются бактерии, использующие соединения железа, мышьяка, селена, молибдена, урана и других переменновалентных элементов и окисляющие ацетат. Анаэробное окисление ацетата может осуществляться и алкалофильными денитрификаторами (Болтянская, 2007), но этот сток представляется недостаточным.

Альтернативой алкалофильному сульфидогенезу на ацетате служит **синтрофное окисление ацетата**. При синтрофном взаимодействии действует пара микроорганизмов, в которой один окисляет ацетат или другую несбраживаемую органическую кислоту с выделением H_2 , а второй – гидротрофный организм – немедленно удаляет из системы водород, что делает реакцию окисления ацетата термодинамически выгодной (Schink, 2002, Schink, Stamps, 2002). Примером синтрофного окисления ацетата служит выделенная бинарная сульфидогенная культура, состоящая из споровой ацетат-использующей палочки *Contubernalis alkalaceticum* (Жилина и др., 2005), принадлежащей к семейству *Syntrophomonadaceae*, и гидротрофной СРБ (Zhilina et al., 2005), видовой принадлежность которой не является жестким условием для успешного роста. Таким образом, все вторичные анаэробы не способные окислять ацетат, но способные к гидротрофному росту, могут рассматриваться как партнеры при синтрофном окислении ацетата и их присутствие в микробном сообществе может способствовать утилизации ацетата.

Имеющиеся на сегодняшний день сведения о функционировании анаэробного алкалофильного сообщества содовых озер достаточны для того чтобы использовать его в качестве актуалистической модели наземной биоты докембрия (Заварзин, 2006, 2011; Заварзина, Жилина, 2012). Однако при этом

следует учитывать дефицит сульфата, существовавший в докембрии и непосредственно влияющий на структуру микробного сообщества. Микробный цикл серы в докембрии мог существовать в редуцированном «малом» виде, в котором круговорот осуществлялся в пределах сульфида-элементной серы. Существование более окисленных форм серы в количестве близком к современному было невозможно. В этом случае решающая роль в утилизации ацетата и водорода могла принадлежать сероредукторам или гидрогенотрофным метаногенам и ацетогенам. Однако при реконструкции алкалофильного сообщества докембрия следует опираться на условия, существовавшие в то время. В период 3.4–1.8 млрд. лет на Земле происходило массовое отложение железистых кварцитов, и доминировал цикл железа (Eriksson et al., 2005). Исследования, проведенные в нашей лаборатории, показали присутствие железоредукторов, способных использовать ацетат или водород во всех исследованных озерах, включая озеро Магади, озера Забайкалья, Тувы и Танатар (Заварзина и др., 2006). В дальнейшем удалось выделить ряд алкалофильных железоредукторов как диссимиляторных *Geoalkalibacter ferrihydriticus* (Заварзина и др., 2006), т. е. получающих энергию от восстановления СФ, так и восстанавливающих железо при облегченном брожении – *Alkaliphilus peptidofermens*, *Natronincola ferrireducens* (Жилина и др., 2009а, 2009б) – когда избыточные электроны, образующиеся при сбраживании пептидов или сахаров, «сбрасываются» на СФ, что приводит к ее опосредованному восстановлению. Характерно, что *Geoalkalibacter*, помимо железа, мог использовать элементную серу в качестве акцептора электронов, что позволяет ему существовать и в случае доминирования цикла серы.

Верификация модели окисления ацетата парой броодильщик-вторичный анаэроб. Располагая уникальной коллекцией алкалофильных анаэробов, мы могли исследовать трофические взаимоотношения в сообществе, используя комбинации чистых культур. Было исследовано окисление ацетата *G. ferrihydriticus*, образуемого при сбраживании углеводного субстрата (маннита) *Anaerobacillus alkalilacustris* (Заварзина и др., 2011) – организмом не способным к восстановлению внешних неорганических акцепторов электрона. Такие взаимодействия в микробном сообществе носят характер *метабиоза*, составляющего суть каскада окислительных реакций. Результат оказался противоположным ожидаемому: в бинарной культуре для железоредукции использовались в первую очередь иные, чем ацетат продукты брожения *A. alkalilacustris* и происходило не потребление, а накопление ацетата. Порядок предпочтения доноров не согласовывался с энергетической эффективностью реакций. В сообществе имели место взаимодействия, не предсказываемые на основании характеристик чистых культур. Субстратные характеристики *Geoalkalibacter ferrihydriticus* оказались гораздо более широкими, чем следовало из первоначального описания типового штамма (Заварзина и др., 2006).

As, Se, U и ряда других элементов, переменновалентные соединения которых устойчивы в природе. Такие микроорганизмы выделены практически из всех экологических ниш. *G. ferrihydriticus* – типичный представитель группы вторичных анаэробов – был выделен из накопительной культуры с ацетатом, как элективным донором. Однако, представленные в работе результаты наглядно продемонстрировали, что способность окислять ацетат в чистой культуре может быть не реализована в сообществе, где всегда существует возможность выбора донора. Окисление ацетата в сообществе, по-видимому, реализуется узкоспециализированными микроорганизмами, к которым, в первую очередь, следует отнести синтрофные организмы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Системный подход в изучении трофической организации микробных сообществ, предложенный Г.А. Заварзиным и примененный к изучению алкалофильных анаэробных сообществ содовых озер, позволил выявить новые аспекты в путях трансформации ацетата – центрального метаболита, накапливающегося в процессе разложения органического вещества. Выделение первых экстремально алкалофильных гидрогенотрофных гомоацетогенов, способных развиваться при концентрации соды, близкой к насыщению, доказывает, что, несмотря на доминирование сульфидогенов в современных содовых озерах, эта группа организмов может отвечать за сток водорода и продукцию части ацетата на заключительных этапах разложения органического вещества. Исследования вторичных анаэробов содовых водоемов Танатар выявили присутствие всех групп гидрогенотрофных анаэробов – сульфат- и сероредукторов, ацетогенов, метаногенов и железоредукторов. Все эти организмы, за исключением ацетогенов, могут выступать в качестве гидрогенотрофного партнера в синтрофных ассоциациях при разложении ацетата или использовать ацетат в качестве донора электронов, как это было показано для чистой культуры *G. ferrihydriticus*. Однако эксперименты, проведенные с комбинированными культурами, наглядно продемонстрировали, что способность микроорганизма в чистой культуре использовать ацетат не означает, что этот продукт будет использован этим организмом в природных условиях, где существует выбор субстратов. В наших экспериментах в бинарной культуре и на смеси субстратов *G. ferrihydriticus* парадоксальным образом выступал в качестве ацетогена, а не ацетотрофа. Установлено, что одна только способность вторичного анаэроба использовать с внешним акцептором электрона все продукты брожения первичного анаэроба оказывается недостаточной для полного замыкания серии метабиотических реакций.

Существование железоредукторов в современных содовых озерах и их широкое распространение трудно объяснить с биогеохимической точки зрения. При доминировании цикла серы железо, присутствующее в донных отложениях быстро связывается с образованием гидротроилита и вряд ли доступно железоредукторам. Способность *G. ferrihydriticus* восстанавли-

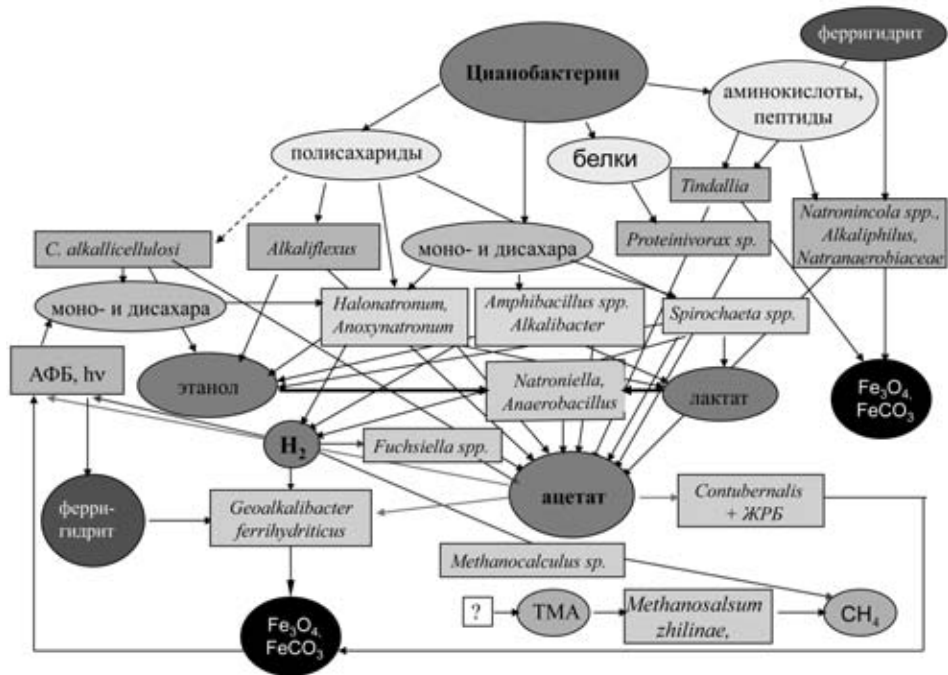


Рис. 10. Реконструкция схемы трофических взаимоотношений в анаэробном алкалофильном микробном сообществе докембрия.

ливать элементарную серу, по-видимому, является примером приспособляемости реликтовых микроорганизмов к изменившимся условиям среды, когда с накоплением кислорода в докембрии количество сульфата достигло такой концентрации, что стало возможным развитие СРБ и заработал «большой» цикл серы. Действительно, элементарная сера – нерастворимый субстрат, и метаболическая система железоредукторов, восстанавливающих ферригидрит, могла довольно быстро перестроиться.

В бессульфатных условиях могла быть существенно иной и роль гидротрофных гомоацетогенов и метаногенов, которые сейчас подавлены присутствием СРБ. На рис. 10 представлена реконструкция трофической системы алкалофильного анаэробного сообщества, которое могло существовать в докембрии в бессульфатных содовых водоемах. Если сравнить ее со схемой современного сообщества (рис. 2) обращают внимание следующие принципиальные различия:

- в докембрии отсутствовали зеленые растения – основные продуценты целлюлозы; основными продуцентами были цианобактерии, разложение мортмассы которых еще недавно представляло проблему;

- отсутствовали или были сильно подавлены СРБ – в настоящем основная группа вторичных анаэробов, отвечающая за сток водорода и ацетата;

- место СРБ в утилизации этих соединений могли занимать ацетогены, метаногены и железоредукторы. В связи с массовым отложением железа в докембрии приоритет в стоке этих соединений, по-видимому, принадлежал железоредукторам.

Таким образом, в результате проведенной работы по исследованию судьбы ацетата в анаэробном алкалофильном хемотрофном сообществе за последние годы в лаборатории было сделано по меньшей мере две существенные находки:

во-первых, открыт и описан новый род алкалофильных гомоацетатных бактерий, способных к хемоавтотрофии с образованием ацетата;

во-вторых, установлено, что метабиотическое взаимодействие первичных анаэробов-броидильщиков с вторичными анаэробами с респираторным типом обмена за счет внешних неорганических акцепторов электрона приводит к сложным и непредсказуемым на основании изучения чистых культур изменениям в составе конечных продуктов обмена. Основной функцией вторичных анаэробов в анаэробном микробном сообществе является сток водорода и поддержание его концентрации на низком уровне, что делает реакцию окисления ацетата синтрофными микроорганизмами типа *Contubernalis alkalaceticum* термодинамически выгодной и способствует полному разложению органического вещества в сообществе.

Работа поддержана программой Президиума РАН № 28 «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Болтянская Ю.В. 2007. Галоалкалофильные денитрифицирующие бактерии рода *Halomonas* содовых озер // Труды института микробиологии им. С.Н. Виноградского. Т. 14. М.: Наука. С. 276–298.
- Горленко В.М., Намсараев Б.Б., Кулырова А.В. и др. 1999. Активность сульфатредуцирующих бактерий в донных осадках содовых озер юго-восточного Забайкалья // Микробиология. Т. 68. С. 664–670.
- Горленко В.М. 2007. Аноксигенные фототрофные бактерии содовых озер / В кн. Алкалофильные микробные сообщества // Труды института микробиологии им. С.Н. Виноградского. Т. 14. М.: Наука. С. 225–258.
- Горленко В.М. 2011. Эволюция аноксигенных фототрофов в связи с изменениями условий жизни на Земле // Проблемы ранней эволюции фотосинтеза. М.: ПИН РАН. С. 66–106.
- Жилина Т.Н., Гарнова Е.С., Турова Т.П. и др. 2001а. *Halonatronum saccharophilum* gen. nov., sp. nov.: новая галоалкалофильная бактерия порядка *Haloanaerobiales* из озера Магади // Микробиология. Т. 70. С. 64–72.
- Жилина Т.Н., Гарнова Е.С., Турова Т.П. и др. 2001б. *Amphibacillus fermentum* sp. nov. и *Amphibacillus tropicus* sp. nov., новые алкалофильные и факультативно-анаэробные сахаролитические бациллы из озера Магади // Микробиология. Т. 70. С. 825–837.

- Жилина Т.Н., Кевбрин В.В., Турова Т.П. и др. 2005а. *Clostridium alkalicellum* sp. nov. – облигатно алкалофильный целлюлозолитик из содового озера Прибайкалья // Микробиология. Т. 75. № 5. С. 642–653.
- Жилина Т.Н., Заварзина Д.Г., Колганова Т.В. и др. 2005б. "Candidatus *Contubernalis alkalacetisum*" – облигатно синтрофная алкалофильная бактерия, анаэробно окисляющая ацетат в бинарной культуре с *Desulfonatronum cooperativum* // Микробиология. Т. 74. С. 800–809.
- Жилина Т.Н. 2007. Хемотрофные анаэробы микробных сообществ содовых озер // Труды института микробиологии им. С.Н. Виноградского. Т. 14. М.: Наука. С. 158–224.
- Жилина Т.Н., Заварзина Д.Г., Колганова Т.В. и др. 2009а. *Alkaliphilus peptidofermens* sp. nov., новая алкалофильная бактерия из содового озера, сбраживающая пептиды и восстанавливающая Fe (III) // Микробиология. Т. 78. С. 496–505.
- Жилина Т.Н., Заварзина Д.Г., Осипов Г.А. и др. 2009б. *Natronincola ferrireducens* sp. nov. и *Natronincola peptidovorans* sp. nov. – новые анаэробные алкалофильные пептолитические и железоредуцирующие бактерии из содовых озер // Микробиология. Т. 78. С. 506–518.
- Заварзин Г.А. 1970. К понятию микрофлоры рассеяния в круговороте углерода // Журн. общ. биол. Т. 31. № 4. С. 386–393.
- Заварзин Г.А. 1993. Эпиконтинентальные содовые водоемы как предполагаемые реликтовые биотопы формирования наземной биоты // Микробиология. Т. 62. С. 789–800.
- Заварзин Г.А., Жилина Т.Н., Пикута Е.В. 1996. Вторичные анаэробы в галоалкалофильных сообществах озер Тувы // Микробиология. Т. 65. № 4. С. 546–553.
- Заварзин Г.А., Жилина Т.Н., Кевбрин В.В. 1999. Алкалофильное микробное сообщество и его функциональное разнообразие // Микробиология. Т. 68. С. 579–599.
- Заварзин Г.А. 2004. Лекции по природоведческой микробиологии (ред. Н.Н. Колотилова). М.: Наука. 347 с.
- Заварзин Г.А. 2006. Алкалофильное микробное сообщество как аналог наземной биоты протерозоя. С. 97–119. В сб. Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. М.: КМК. 600 с.
- Заварзин Г.А. 2007а. Образование содовых условий как глобальный процесс / В кн. Алкалофильные микробные сообщества // Труды института микробиологии им. С.Н. Виноградского. Т. 14. М.: Наука. С. 8–57.
- Заварзин Г.А. 2007б. Алкалофильное микробное сообщество / В кн. Алкалофильные микробные сообщества // Труды института микробиологии им. С.Н. Виноградского. Т. 14. М.: Наука. С. 41–63.
- Заварзин Г.А., Жилина Т.Н., Дулов Л.Е. 2008. Алкалофильный сульфидогенез на целлюлозе комбинированными культурами // Микробиология. Т. 77. С. 471–482.
- Заварзин Г.А. 2011. Эволюция прокариотной биосферы: Микробы в круговороте жизни: 120 лет спустя: Чтение им. С.Н. Виноградского / Ред. Н.Н. Колотилова. М.: МАКС Пресс. 144 с.
- Заварзина Д.Г., Колганова Т.В., Булыгина Е.С. и др. 2006. *Geoalkalibacter ferrihydriticus* gen. nov., sp. nov., первый алкалофильный представитель семейства *Geobacteraceae*, выделенный из содового озера // Микробиология. Т. 76. № 6. С. 775–785.

- Заварзина Д.Г., Кевбрин В.В., Жилина Т.Н. и др. 2011. Восстановление синтезированного ферригидрита бинарной анаэробной культурой *Anaerobacillus alkalicacustris* и *Geoalkalibacter ferrihydriticus* при росте на манните, pH 9.5 // Микробиология. Т. 80. № 6. С. 731–746.
- Заварзина Д.Г., Жилина Т.Н. 2012. Анаэробные сообщества содовых озер как аналоги палеоконтинентальной микробиоты докембрия // Ранняя колонизация суши. М.: ПИН РАН. С. 69–91.
- Кевбрин В.В., Жилина Т.Н., Заварзин Г.А. 1999. Разложение целлюлозы анаэробным алкалофильным микробным сообществом // Микробиология. Т. 68. С. 601–609.
- Пикута Е.В., Жилина Т.Н., Заварзин Г.А. и др. 1998. *Desulfonatronum lacustre* gen. nov., sp. nov. – новая алкалофильная сульфатовосстанавливающая бактерия, использующая этанол // Микробиология. Т. 67. С. 123–131.
- 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.
- Труды ИНМИ им. С.Н. Виноградского. 2007. / Ин-т микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН. Вып.14: Алкалофильные микробные сообщества / Отв. ред. В.Ф. Гальченко. М.: Наука. 398 с.
- 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.
- Berg I.A., Kockelkorn D., Buckel W., Fuchs G. 2007. A 3-hydroxypropionate 4-hydroxybutyrate autotrophic carbon dioxide assimilation pathway in Archaea // *Science*. V. 318. H. 1782–1786.
- Berg I.A., Kockelkorn D., Hugo Ramos-Vera W. et al. 2010. Autotrophic carbon fixation in Archaea // *Nature Rev. Microbiol.* V. 8. P. 447–460.
- Garnova E.S., Zhilina T.N., Tourova T.P. Lysenko A.M. 2003. *Anoxynatronum sibiricum* gen. nov., sp. nov. – alkaliphilic saccharolytic anaerobe from cellulolytic community of Nizhnee Beloe (Transbaikal region) // *Extremophiles*. V. 7. P. 2134–220.
- Garnova E.S., Zhilina T.N., Tourova T.P. et al. 2004. Anaerobic, alkaliphilic, saccharolytic bacterium *Alkalibacter saccharofermentans* gen. nov., sp. nov. from a soda lake in the Transbaikal region of Russia // *Extremophiles*. V. 8. P. 309–316.
- Drake H.L. 1994. Acetogenesis, acetogenic bacteria, and the acetyl-CoA “Wood/Ljungdahl” pathway: past and current perspectives // In: *Acetogenesis* / Ed. H.L. Drake. New-York-London: Chapman and Hall. P. 3–60.
- Drake H.L., Gößner A.S., Danie, S.L. 2008. Life at extreme limits: old acetogens, new light // *Ann. New-York Acad. Sci.* V. 1125. P. 100–128.
- Fuchs G. 1986. CO₂ fixation in acetogenic bacteria: variations on a theme. *FEMS* // *Microbiol. Rev.* V. 39. P. 181–213.
- Fuchs G. 1994. Variations of the acetyl-CoA pathway in diversely related microorganisms that are not acetogens / *Acetogenesis*. Ed. H.L. Drake. New-York: Chapman & Hall. P. 507–520.

- Eriksson P.G., Catuneanu O., Sarkar S., Tirsgaard H. 2005. Patterns of sedimentation in the Precambrian // *Sedimentary Geology*. V. 176. P. 17–42.
- 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 lakes deposits // *Curr. Microbiol.* V. 37. P. 94–100.
- Pikuta E.V., Hoover R.B., Bej A.K. et al. 2003a. *Tindallia californiensis* sp. nov., a new anaerobic, haloalkaliphilic, spore-forming acetogen isolated from Mono Lake in California // *Extremophiles*. V. 7. P. 327–334.
- Pikuta E.V., Hoover R.B., Bej A.K. et al. 2003b. *Desulfonatronum thiodismutans* sp. nov., a novel alkaliphilic, sulfate-reducing bacterium capable of lithoautotrophic growth // *Int. J. System. Evol. Microbiol.* V. 53. P. 1327–1332.
- Rainey F.A., Zhilina T.N., Boulygina E.S. et al. 1995. The taxonomic status of the fermentative halophilic anaerobic bacteria: description of Haloanaerobiales ord. nov., *Halobacteroidaceae* fam. nov., *Orenia* gen. nov., and further taxonomic rearrangements at the genus and species level // *Anaerobe*. V. 1. P. 185–199.
- Schink B. 2002. Synergistic interactions in the microbial world // *Antonie van Leeuwenhoek*. V. 81. P. 257–261.
- Schink B., Stams A.J.M. 2002. Syntrophism among prokaryotes / *The Prokaryotes*. Eds M. Dworkin, K.H. Schleifer, E. Stackebrandt. New-York: Springer Verlag.
- Sorokin D.Y., Gorlenko V.M., Namsaraev B.B. et al. 2004. Prokaryotic communities of the north-eastern Mongolian soda lakes // *Hydrobiologia*. V. 522. P. 235–248.
- Sorokin D.Yu., Tourova T.P., Henstra A.M. et al. 2008a. Sulfidogenesis under extremely haloalkaline conditions by *Desulfonatronospira thiodismutans* gen. nov., sp. nov. and *Desulfonatronospira delicata* sp. nov. – a novel lineage of *Deltaproteobacteria* from hypersaline soda lakes // *Microbiology (Reading, England)*. V. 154. P. 1444–1453.
- Sorokin D.Yu., Tourova T.P., Mussmann M., Muyzer G. 2008b. *Dethiobacter alkaliphilus* gen. nov. sp. nov. and *Desulfurivibrio alkaliphilus* gen. nov. sp. nov.: two novel representatives of reductive sulfur cycle from soda lakes // *Extremophiles*. V. 12. P. 431–439.
- Zhilina T.N., Zavarzin G.A. 1994. Alkaliphilic anaerobic community at pH10 // *Current Microbiol.* V. 28. P. 109–112.
- Zhilina T.N., Zavarzin G.A., Rainey F.A. et al. 1996a. *Spirochaeta alkalica* sp. nov., *Spirochaeta africana* sp. nov., and *Spirochaeta asiatica* sp. nov., alkaliphilic anaerobes from the continental soda lakes in Central Asia and the East African Rift // *Int. J. Syst. Bacteriol.* V. 46. P. 305–312.
- Zhilina T.N., Zavarzin G.A., Detkova E.N., Rainey F.A. 1996b. *Natroniella acetigena* gen. nov., sp. nov., an extremely haloalkaliphilic, homoacetic bacterium: a new member of Haloanaerobiales // *Curr. Microbiol.* V. 32. P. 320–326.
- Zhilina T.N., Zavarzin G.A., Rainey F.A. et al. 1997. *Desulfonatrovibrio hydrogenovorans* gen. nov., sp. nov., an alkaliphilic sulfate-reducing bacterium // *Int. J. Syst. Bacteriol.* V. 47. P. 144–149.

- Zhilina T.N., Detkova E.N., Rainey F.A. et al. 1998. *Natronincola histidinovorans* gen. nov., sp. nov., a new alkaliphilic acetogenic anaerobe // *Curr. Microbiol.* V. 37. P. 177–185.
- Zhilina T.N., Appel R., Probian Ch. et al. 2004. *Alkaliflexus imshenetskii* gen. nov., sp. nov. – a new alkaliphilic gliding carbohydrate-fermenting bacterium with propionate formation from a soda lake // *Arch. Microbiol.* V. 182. P. 244–253.
- Zhilina T.N., Zavarzina D.G., Kuever J. et al. 2005. *Desulfonatronum cooperativum* sp. nov., a novel hydrogenotrophic, alkaliphilic, sulfate-reducing bacterium, from a syntrophic culture growing on acetate // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* V. 55. P. 1001–1006.
- Zhilina T.N., Zavarzina D.G., Panteleeva A.N. et al. 2012. *Fuchsiella alkaliacetigena* gen. nov., sp. nov., an alkaliphilic, lithoautotrophic homoacetogen from a soda lake // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* V. 62. P. 1666–1673.

Acetate-metabiotic system in soda lake anaerobic microbial community

T.N. Zhilina, D.G. Zavarzina

Anaerobic destruction of organic matter is performed by a community of microorganisms connected by trophic interactions. The trophic structure of anaerobic community was investigated in details in the Department of microbial communities headed by academician G.A. Zavarzin. Microbial communities of natural ecosystems were studied, as well as those of anthropogenic ones, e.g. waste water treatment plants. It was found that the main pathways of trophic interrelations are universal being similar in microbial communities of different ecosystems; however, there are specific features which, together with species composition, are determined by the physical and chemical factors of the environment. Microbial communities of soda lakes are regarded as the possible analogues of ancient Precambrian biota and represent a trophically autonomous system, in which the complete degradation of allochthonous and autochthonous organic matter is performed by specialized microorganisms. The key intermediate in this system is acetate which is both accumulated in the process of anaerobic organic matter destruction and synthesized de novo by acetogenic bacteria. Degradation of acetate either demands the presence of elements with changing valency acting as the external electron acceptors, or is performed syntrophically with the participation of hydrogenotrophic anaerobes. In this work we are considering the metabiotic pathways of acetate production and destruction by anaerobic alkaliphilic microorganisms isolated from soda lakes sediments. The obtained results could be used for the reconstruction of Precambrian anaerobic microbial community trophic structure, based on the actualistic principle.

Key words: soda lakes, anaerobic microbial community, acetate, acetogens, hydrogenotrophs, syntrophy, sulfidogens, iron reducers, methanogens, biosphere evolution.

ЛИШАЙНИКИ КАК РАННИЕ ОРГАНИЗМЫ-ГУМИФИКАТОРЫ

А.Г. Заварзина

*Московский государственный университет им М.В. Ломоносова
Палеонтологический институт им. А.А.Борисяка РАН, Москва
zavarzina@mail.ru*

Гумусированные почвы служат основой наземной жизни, однако время появления их в истории Земли неизвестно. Ранее появления на суше лигнифицированной растительности (400 Ма) ископаемые гуминовые вещества (ГВ) не найдены. Для образования ГВ и, в особенности, гуминовых и фульвокислот как наиболее характерных и функционально значимых компонентов почвенного гумуса, необходимы: 1) мезофильные аэробные условия; 2) наличие фенольных соединений как основных предшественников; 3) продукция биотой фенолоксидаз, катализирующих гумификацию. Появлению мхов и высших растений предшествовали альго-мико-бактериальные сообщества, в том числе и симбиотические, которые доминировали на суше в течение неопротозоя и раннего палеозоя (1–0.5 млрд. лет назад). Среди представителей микробного мира лишайники можно считать наиболее вероятными первыми организмами-гумификаторами, способствовавшими накоплению ГВ в значимых количествах. В работе с актуалистических позиций рассматриваются процессы гумификации в лишайниковых сообществах, обсуждается возможная роль фенольных метаболитов и окислительных ферментов лишайников в образовании ГВ.

ВВЕДЕНИЕ

Возникновение, функционирование и эволюция наземных экосистем тесно связаны с образованием почв – органо-минерального продукта взаимодействия биоты с минеральным субстратом в субаэральных условиях. В отличие от других рыхлых минеральных образований для почв характерно наличие органического вещества в виде отмерших остатков биоты, гумуса и органо-минеральных соединений (Орлов, 1990). Основу гумуса составляют специфические для почв гуминовые вещества (ГВ), представленные относительно высокомолекулярными (5–100 кДа) и нерастворимыми при pH<2 гуминовыми кислотами (ГК), растворимыми фульвокислотами (ФК, 0.5–5 кДа) и гумином – сборной группой нерастворимых соединений, прочно связанных с почвенными минералами. Гумусовые кислоты являются

наиболее характерными, количественно и функционально значимыми ГВ. В минеральных горизонтах почв они находятся в основном в виде пленок на поверхности минеральных частиц. ГВ обуславливают функции почв в биосфере и представляют собой первый этап превращения органических веществ биоты в устойчивые геополимеры, составляющие основной резервуар $C_{\text{орг}}$ в биосфере. Поэтому появление этих соединений в истории Земли имело принципиальное значение для гео-биологических процессов на суше.

В масштабах геологического времени ГВ представляют динамический резервуар со средним временем пребывания в аэрируемом слое $n' - 10^2 - 10^3$ лет. В погребенных палеопочвах возрастом в миллионы лет содержание гумуса часто составляет не более 0.1 %, содержание гумусовых кислот не превышает нескольких процентов (Ivanov, Khokhlova, 2008), что затрудняет их анализ и идентификацию. Древнейшее ископаемое органическое вещество почв относится к углефицированным торфам позднего силуранского девона (420–400 Ma) (Retallack, 2001). Древнейшие охарактеризованные ископаемые гуминовые и фульвокислоты описаны недавно в составе комплекса с палыгорскитом в палеопочве верхнего карбона (300 Ma) (Алексеева и др., 2009). Таким образом, все ископаемое органическое вещество почв, обнаруженное до сих пор, представляет собой остатки высших растений и продукты их трансформации и относится к периоду развития почв как корнеобитаемого слоя (400 Ma и позднее). Очевидно, что образование почв как поверхностного органического слоя литосферы началось значительно раньше и тесно связано с колонизацией суши аэробной биотой. Считается, что первые примитивные почвы в виде органических пленок на увлажненном грунте и влажных поверхностях горных пород образовались под циано-бактериальными сообществами около 2 млрд. лет назад (Добровольский, 2006). Ранние стадии заселения суши связаны также с альго-бактериальными сообществами, микроскопическими грибами и лишайниками, которые господствовали в напочвенном покрове в протерозое и раннем палеозое 1.5–0.5 млрд. лет назад (Соколов, Федонкин, 1988; Каратыгин, 1993; Заварзин, 2011). В позднем протерозое (около 700 Ma) появились мхи (Neckmann et al., 2001). Таким образом, в течение 2 млрд. лет до появления высших растений представители альго-мико-бактериального мира составляли наиболее устойчивую систему в истории Земли с источником первичной продукции органического вещества в субаэральных условиях. С этими пионерными организмами связаны процессы трансформации минеральной части почв и первичное накопление органического вещества. Однако не ясно, к какому времени в течение протерозоя и какому составу биоты можно отнести гумификацию и образование гумусовых кислот как специфических и функционально значимых соединений гумуса. Подходя к проблеме с актуалистических позиций, необходим анализ существующих гипотез гумификации в их приложении к

условиям ранней биосферы и поиск реликтовых сообществ, способствующих образованию и накоплению ГВ в значимых количествах.

1. ГУМУСОВЫЕ КИСЛОТЫ И ИХ ОБРАЗОВАНИЕ В РАННЕЙ БИОСФЕРЕ

Гумусовые кислоты современных почв – это побочный продукт окислительной трансформации в основном растительной, а также микробной мортмассы и метаболитов. Они представляют собой гетерогенную и полидисперсную смесь темноокрашенных азотсодержащих соединений фенольной природы. В составе гумусовых кислот выделяют ароматические и алифатические компоненты, N- и S-содержащие гетероциклы, а также функциональные группы, в первую очередь карбоксильные и фенольные (Stevenson, 1994). Гетерогенность гумусовых кислот обусловлена разнообразностью исходного материала, но в целом гумификация идет в направлении отбора продуктов, наиболее устойчивых в данных биоклиматических условиях (Орлов, 1990). Синтез гумусовых кислот – гетерофазный стохастический процесс в мезофильных условиях (pH 4–7, t 10–30 °C), в основе которого лежит каталитическое окисление фенольных соединений до фенокси-радикалов, хинонов и семихинонов. Эти предшественники вступают далее в спонтанные реакции конденсации как друг с другом, так и с азотистыми соединениями, липидами и др., что приводит к включению азота, сахаров и алифатических компонентов в структуру образующихся гумусовых кислот. Основными катализаторами процесса служат внеклеточные грибные оксидоредуктазы (лакказы, пероксидазы, тирозиназы). Определенную каталитическую роль могут играть минералы, содержащие элементы с переменной валентностью (Fe, Mn), однако продукты ферментативного катализа обладают большей молекулярной массой.

Гумусовые кислоты могут образовываться: 1) при окислительной трансформации биополимеров (лигнина, меланинов); или 2) при конденсации низкомолекулярных фенольных предшественников (Орлов, 1990; Stevenson, 1994). Первый путь можно считать основным в почвах, развитых под лигнифицированной растительностью. Образование ГК происходит при частичной трансформации лигнина грибами-целлюлолитами. ГК могут быть также результатом трансформации грибных меланинов (Zviagintsev, Mirchink, 1986), однако, вряд ли этот процесс количественно значим в почвах под высшей растительностью. Фульвокислоты образуются при деструкции лигнина или ГК лигнолитическими пероксидазами базидиомицетов белой гнили древесины (Zavarzina et al., 2011), а также являются основным продуктом гумификации растительности, не содержащей лигнина (Абакумов, 2010; Паринкина и др., 1998). Таким образом, существенного накопления высокомолекулярных продуктов гумификации при деструкции мортмассы не следует ожидать ранее появления лиг-

нина как массового устойчивого биополимера (430–400 Ма). Можно полагать, что в отсутствие лигнина в органических остатках (гумификация низших растений) основным путем образования высокомолекулярных ГК является их конденсация из низкомолекулярных фенольных соединений. Нами показано, что в почвах этот процесс идет на/у поверхности твердой фазы, обладающей каталитической активностью, а не в растворе (гетерофазный биокатализ). Синтез макромолекул в разбавленном почвенном растворе невозможен из-за концентрационных и энергетических ограничений; кроме того, и ферменты и абиогенные катализаторы в почвах ассоциированы с твердой фазой (Zavarzina, 2011). Продуктами гетерофазной полимеризации являются высокомолекулярные адсорбционные органо-минеральные комплексы, причем часть ГК необратимо связана с минеральной матрицей. Этот путь образования ГК можно считать основным для альго-мико-бактериальной биосферы. В этом случае для синтеза гумусовых кислот необходимы: 1) аэробные мезофильные условия (t 10–30 °C, pH 4–7); 2) достаточное увлажнение; 3) твердая фаза, обладающая высокой площадью поверхности (например, глинистые и аморфные минералы); 4) каталитический окислительный путь трансформации мортмассы; 5) развитая наземная первичная продукция, служащая источником фенольных предшественников.

Почва с точки зрения геологии представляет собой породы, измененные выветриванием. Гидролитическое выветривание пород с образованием глинистых минералов, аморфных гидроокислов и выносом щелочных и щелочноземельных элементов в раствор появляется в геологической истории очень рано, практически одновременно с началом перехода атмосферы в оксигенированное состояние. Доступный кислород является также необходимым условием функционирования катализаторов гумификации, что ограничивает область их действия аэрируемым слоем коры выветривания. Атмосфера стала аэробной не позднее 2.4 млрд. лет назад, однако достаточное количество кислорода для развития субаэральная жизни следует отнести ко времени после 1.5 млрд. лет назад (Заварзин, 2011). Первичными катализаторами гумификации могли быть ионы металлов с переменной валентностью, входящие в состав минералов. Время появления фенолоксидаз неизвестно, их первыми продуцентами могли быть бактерии (Alexander, Zhulin, 2000). Таким образом, первые четыре условия, необходимые для образования ГВ, могли выполняться уже в раннем протерозое. Единственным ограничением образования ГВ в то время является наличие фенольных соединений. Необходимо установить, для каких реликтовых микробных сообществ характерна продукция фенольных предшественников в значимых количествах. Тогда процесс гумификации можно будет связать со временем развития этих организмов на суше.

2. КОЛОНИЗАЦИЯ СУШИ И ПРОДУКЦИЯ ФЕНОЛОКСИДАЗ И ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ МИКРОБИОТОЙ

В противоположность общепринятому тезису, что жизнь вышла из моря, предполагается, что на внутриконтинентальном пространстве центрами распространения наземной биоты были застойные ультрапресные воды с атмосферным питанием, населенные омброфилами (Заварзин, 2008, 2009, 2011). Омброфилов можно считать первичными мезофильными обитателями суши, поскольку условия для них создались с самого начала возникновения географической оболочки и были более или менее постоянными по своей гидрохимии на протяжении истории биосферы (Заварзин, 2011). Моделью омбротрофного биоценоза может служить дождевая лужа на поверхности глинистого грунта (Заварзин, Алексеева, 2009) или увлажненная поверхность массивных горных пород. Характерными обитателями луж являются цианобактерии и зеленые водоросли с сопутствующими им бактериями-органотрофами и микромицетами. Цианобактерии относятся к древнейшим наземным фототрофным организмам, их первые микрофоссилии и строматолиты датируются археем (3.5 млрд. лет назад). К 2.5 млрд. лет назад разнообразие цианобактерий достигло современного уровня, а цианобактериальные маты, вероятно, стали доминирующим сообществом субэпиральной поверхности суши (Заварзин, 2008). Ранние стадии колонизации суши были представлены и альго-бактериальными сообществами, которые могли образовывать валы по берегам водоемов или пленки на увлажненном грунте. Клеточная стенка цианобактерий и водорослей сложена полисахаридами, фенольных соединений у них очень мало. Продукция фенолоксидаз также не распространена: фермент лакказного типа описан только у одной почвенной зеленой водоросли *Tetracystis aeria* (Otto et al., 2010). Отсутствие достаточного количества фенольных предшественников и малая распространенность фенолоксидаз должна была препятствовать образованию ГВ, аналогичных современным, в биосфере прокариот, цианобактерий и водорослей. Циано-бактериальный и альго-бактериальный гумус, вероятно, был представлен пленками полисахаридов на минеральных частицах, трудногидролизруемыми соединениями водорослей и меланоидинами – темноокрашенными продуктами конденсации сахаров и аминокислот под воздействием УФ излучения (реакция Майярда).

Продукция фенольных соединений и фенолоксидаз характерна для аэробных органотрофов – грибов. Время появления грибов крайне неопределенно. На основе молекулярных данных основные их линии присутствовали на суше уже около 1.2 млрд. лет назад (Neckmann et al., 2001). Микроскопические грибы могли вытеснять бактерий-органотрофов в циано-бактериальных и альго-бактериальных сообществах, что явилось переломным этапом в развитии наземных экосистем (Заварзин, 2011). С появлением мицелиальных организмов можно связывать начало завоевания суши в виде выхода в аэро-

топ – пространство от твердой поверхности до вершины растительного покрова. С грибами, очевидно, связано и начало синтеза собственно гуминовых веществ, поскольку помимо низкомолекулярных фенольных метаболитов и фенолоксидаз для грибов характерен и синтез меланинов – темноокрашенных высокомолекулярных пигментов, сходных с гуминовыми кислотами по ряду признаков – нерегулярной ароматической структуре, стохастическому процессу образования, поведению в растворителях и некоторым физико-химическим свойствам (Zaprometova et al., 1971). Возможная роль грибных меланинов как предшественников гумусовых кислот обсуждалась в ранних работах (Zviagintsev, Mirchink, 1986). Несмотря на наличие всех условий, необходимых для синтеза гумусовых кислот, в настоящее время не существует количественных данных о роли фенольных метаболитов микроскопических грибов в процессах гумификации. Можно предполагать, как уже и было сказано выше, что в почвах под лигнифицированной растительностью вклад фенольных метаболитов микромицетов в почвенный гумус незначителен. Сомнительно также, что биомасса микромицетов составляет существенную для гумификации часть и в почвах под низшей растительностью.

Среди представителей микробного мира особый интерес в аспекте первичных процессов гумификации могут представлять лихенизированные грибы или лишайники – организмы, состоящие из фотобионта (водоросли и/или цианобактерии) как первичного продуцента и микобионта (обычно аскомицета) как структурного компонента. В отличие от свободноживущих грибов многие лишайники накапливают значительные количества наземной биомассы, гумификация которой микромицетами служит источником гумуса фульватной природы (Паринкина и др., 1994, 1998; Абакумов, 2010). Кроме того, недавно впервые установлено, что лишайники продуцируют фенолоксидазы и растворимые фенольные соединения, что предполагает участие этого комплекса в гетерофазном синтезе гуминовых веществ. Фенолоксидазы (лакказы, тирозиназы и у отдельных видов пероксидазы) продуцируют в основном листоватые лишайники порядка Peltigerales (Zavarzina, Zavarzin, 2006; Laufer et al., 2006a, b; Lisov et al., 2007, 2012; Liers et al., 2012), для которых характерен относительно быстрый рост и приуроченность к увлажненным местообитаниям. Установлено, что ферменты легко вымываются из талломов водой, а лакказы почвостабилизирующего лишайника *Solorina crocea* могут сорбироваться тонкодисперсными минералами, сохраняя активность и катализировать гетерофазную полимеризацию растворимых фенольных соединений в гумусоподобные вещества (Заварзина и др., 2012). В отличие от фенолоксидаз, продукция растворимых фенольных соединений (ФС) оказалась характерной как для пельтигеровых лишайников (роды *Peltigera*, *Solorina*, *Nephroma*, *Lobaria*), так и для леканоровых (роды *Cladonia*, *Cetraria*, *Alectoria* и др); однако, содержание этанол- и водорастворимых ФС в пельтигеровых лишайниках было в 2–3 раза больше

(Загоскина и др., 2011; Загоскина и др., в печати). Качественный состав водорастворимых ФС оказался близок у видов, относящихся к одному порядку и представлен фенилпропаноидами в конъюгированном состоянии (Загоскина и др., в печати). После кислотного гидролиза водных экстрактов у всех исследованных видов установлено наличие производных *n*-оксibenзойной кислоты, у цетрарий обнаружены производные ванилиновой кислоты, а у кладоний – протокатеховой. Известно, что фенолкарбоновые кислоты являются предшественниками гумусовых кислот в почвах под высшей растительностью и их обнаружение в лишайниках представляет большой фундаментальный интерес. Следует отметить, что помимо растворимых ФС многие лишайники синтезируют специфические вторичные метаболиты, большинство которых относится к соединениям фенольной природы (депсиды, депсидоны, депсоны антрахиноны), однако большинство лишайниковых веществ нерастворимо или слабо растворимо в воде (Huneck, Yoshimura, 1996), что должно ограничивать их участие в процессах гумификации.

В современной биосфере лишайники часто дают начало образованию торфянистых остатков, ассоциированных с мелкоземом, покрытым гумусовой пленкой. Такие примитивные почвы, характеризующиеся органогенным слоем и органо-минеральным комплексом в виде кутан, могли представлять в прошлом переход от водорослевых и бактериальных биопленок к настоящей почве.

3. РОЛЬ ЛИШАЙНИКОВ В ПЕРВИЧНОМ ГУМУСООБРАЗОВАНИИ НА СУШЕ

Для установления роли лишайников в первичных процессах гумусообразования необходимо располагать количественными данными об образовании продуктов гумификации лишайниками, масштабах распространения лишайников и времени их появления на суше. Имеющиеся данные позволяют предполагать, что среди представителей альго-микробактериального мира продукция гумусовых веществ наиболее значима у лишайников. В современной биосфере покров лишайниковых грибов составляет около 8 % поверхности суши. Лишайники доминируют в основном в экстремальных местообитаниях – полярных и приполярных областях, высокогорьях. Однако в прошлом, в отсутствие конкуренции со стороны высших растений, лишайниковые сообщества могли быть распространены значительно шире, и занимать и «нормальные» местообитания. Время появления лишайников на суше представляет определенную проблему, поскольку находки ископаемых лишайников крайне малочисленны. Это может быть связано как с невозможностью литификации, так и со сложностью идентификации фоссилий симбионтов как единого организма. Первый общепризнанный ископаемый лишайник, *Winfrenatia*, датируется ранним девоном (400 Ma) (Taylor et al., 1995). Однако, на возможность ранней лишайниковой лихенизации косвенно указывают данные молекулярного анализа,

свидетельствующие о появлении аскомицетов в мезо- или неопротерозое (1458–966 млн. лет назад). Аскомицеты могли вступать в ассоциации сначала с цианобактериями, а позднее и с зелеными водорослями, которые появились около 1061±109 млн. лет назад (Neckmann, 2001). Таким образом, лишайники могли появиться около 1 млрд. лет назад. Лихенизация грибов, скорее всего, явилась адаптацией к обитанию на незатененных и часто обсыхающих поверхностях суши, поскольку для лишайников характерна высокая устойчивость к абиотическим стрессам – резким перепадам температур, интенсивному УФ излучению и др. (Nash, 2008). Можно предполагать, что лишайники не вышли из водоемов, как их компоненты, а изначально были приспособлены к обитанию на воздухе; кустистые лишайники следует считать первыми обитателями растительного покрова, вынесшими фотосинтезирующий компонент в атмосферу (Заварзин, 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современные биоценозы мохово-лишайниковой тундры можно рассматривать как реликтовую экосистему, соответствующую длительному периоду развития биоты суши в неопротерозое. Образование и накопление гумусовых кислот, как устойчивых специфических соединений фенольной природы, можно связать с появлением на суше развитого покрова лихенизированных грибов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я благодарна своему отцу, академику Г.А. Заварзину за поддержку, обсуждение результатов научной работы и дискуссии, которые легли и в основу настоящей работы. Работа выполнена при поддержке программы № 28 Президиума РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абакумов Е.В.* 2010. Источники и состав гумуса некоторых почв западной Антарктики // Почвоведение. № 5. С. 538–547.
- Алексеева Т.В., Кабанов П.Б., Золотарева Б.Н.* и др. 2009. Гуминовые вещества в составе палыгорскитового органо-минерального комплекса из ископаемой почвы верхнего карбона Южного Подмосковья // ДАН. Т. 425. № 2. С. 265–270.
- Добровольский Г.В.* 2006. Роль и значение почв в становлении и эволюции жизни на Земле // Эволюция биосферы и биоразнообразие (к 70-летию А.Ю. Розанова). М.: КМК. С. 246–257.
- Заварзин Г.А.* 2008. Планета бактерий // Вестн. РАН. Т. 78. С. 328–336.
- Заварзин Г.А.* 2009. Омброфилы – обитатели равнин // Природа. № 6. С. 3–14.
- Заварзин Г.А.* 2011. Эволюция прокариотной биосферы: «Микробы в круговороте жизни». 120 лет спустя. Чтения им. С.Н. Виноградского. М.: МАКС Пресс. 144 с.
- Заварзин Г.А., Алексеева Т.В.* 2009. Лужа: омброфильное циано-бакетриальное сообщество // Микробиология. Т. 78. № 4. С. 1–6.

- Заварзина А.Г., Лисов А.В., Заварзин А.А.* 2012. Гумусообразование в первичных почвах: роль лакказ лишайников // Докл. Всерос. научн. конф. «Геохимия ландшафтов и география почв» (к 100-летию М.А. Глазовской). Москва, 4–6 апреля 2012 г. М: МГУ. С. 126–127.
- Загоскина Н.В., Николаева Т.Н., Лапшин П.В.* и др. Водорастворимые фенольные соединения у лишайников // Микробиология (в печати).
- Загоскина Н.В., Николаева Т.Н., Лапшин П.В.* и др. 2011. О содержании фенольных соединений в различных видах лишайников Кольского полуострова // Химия растительного сырья. № 4. С. 245–249.
- Каратыгин И.В.* 1993. Козволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеиздат. 115 с.
- Орлов Д.С.* 1990. Гумусовые кислоты почв и общая теория гумификации. М.: Изд-во МГУ. 325 с.
- Паринкина О.М., Переверзев В.Н., Пийн Т.Х.* 1994. Особенности разложения напочвенных лишайников в условиях горной тундры, северной и южной тайги // Почвоведение. № 5. С. 42–48.
- Паринкина О.М., Пийн Т.Х., Переверзев В.Н.* 1998. Минерализация и гумификация лишайников в природных условиях Кольского полуострова // Почвоведение. № 10. С. 1225–1232.
- Соколов Б.А., Федонкин М.А.* 1988. Ранние этапы развития жизни на Земле // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 118–142.
- Alexander G., Zhulin I.B.* 2000. Laccases are widespread in bacteria // Trends in Biotechnology. V. 18. P. 41–42.
- Heckmann D.S., Geiser D.M., Eidell B.R.* et al. 2001. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants // Science. V. 293. P. 1129–1133.
- Huneck S., Yoshimura I.* 1996. Identification of Lichen Substances. Springer. Berlin. 493 p.
- Ivanov I.V., Khokhlova O.S.* 2008. Radiocarbon ages of humic substances in chernozems // Eurasian Soil Sci. № 41. С. 57–61.
- Laufer Z., Beckett R.P., Minibayeva F.V.* 2006a. Occurrence of laccases in lichenized Ascomycetes in the suborder Peltigerineae // Myc. Res. V. 110. P. 846–853.
- Laufer Z., Beckett R.P., Minibayeva F.V.* et al. 2006b. Co-occurrence of the multicopper oxidases tyrosinase and laccase in lichens in sub-order Peltigerineae // Ann. Bot. V. 98. P. 1035–1042.
- Liers C., Ullrich R., Hofrichter M.* et al. 2012. A heme peroxidase of the ascomycetous lichen *Leptogium saturninum* oxidizes high-redox potential substrates // Fungal Gen. and Biol. doi.10.1016/j.fgb.2011.10.004.
- Lisov A.V., Zavarzina A.G., Zavarzin A.A., Leontievsky A.A.* 2007. Laccases produced by lichens of the order Peltigerales // FEMS Microb. Let. V. 275. P. 46–52.
- Lisov A., Zavarzina A., Zavarzin A.* et al. 2012. Dimeric and monomeric laccases of soil-stabilizing lichen *Solorina crocea*: purification, properties and reactions with humic acids // Soil Biol. Biochem. V. 45. P. 161–167.

- Nash T.H. 2008. Lichen Biology. 2 ed. London: Cambridge Univ. Press. 496 p.
- Otto B., Schlosser D., Reisser W. 2010. First description of a laccase-like enzyme in soil algae // Arch. Microbiol. V. 192. P. 759–768.
- Retallack G.J. 2001. Soils of the Past: an Introduction to Paleopedology. 2 ed. Oxford: Blackwell. 600 p.
- Retallack G.J. 2009. Cambrian-Ordovician non-marine fossils from South Australia // Alcheringa. V. 33. P. 355–391.
- Stevenson F.J. Humus chemistry: genesis, composition, reactions. 2 ed. New York: Wiley. 496 p.
- Taylor T.N., Hass H., Remy W., Kerp H. 1995. The oldest fossil lichen // Nature. V. 378. P. 244.
- Zaprometova K.M., Mirchink T.G., Orlov D.S., Yukhnin A.A. 1971. Characteristics of black pigments of the dark-colored soil fungi // Soviet Soil Sci. № 7. P. 22–30.
- Zavarzina A.G. 2011. Heterophase synthesis of humic acids in soils by immobilized phenol oxidases // Soil Enzymology / Eds G. Shukla, A. Varma. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. P. 207–228.
- Zavarzina A.G., Lisov A.V., Leontievsky A.A., Zavarzin A.A. 2011. Fungal oxidoreductases and humification in forest soils // Soil Enzymology / Eds G. Shukla, A. Varma. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. P. 187–205.
- Zavarzina A.G., Zavarzin A.A. 2006. Laccase and tyrosinase activities in lichens // Microbiology. V. 75. № 5. P. 546–556.
- Zviagintsev D.G., Mirchink T.G. 1986. On the nature of soil humic acids // Soviet Soil Sci. № 5. P. 68–75.

Lichens as early humification agents

A.G. Zavarzina

Humified soils form the basis of terrestrial life, however it is unknown when they appeared in the Earth's history. First fossils of organic soils are Early Devonian peats composed of remnants of vascular plants (400 Ma). What was before? Predecessors of plants were represented by algo-mycobacterial communities which are considered to dominate on land during Neoproterozoic and Early Paleozoic (1-1.5 billion years ago). Could microbial communities of Precambrian produce humic substances as most abundant and functionally important components of humus? The present paper considers initial humification processes on land on the basis of actualistic approach. Formation of HS require: 1) aerobic mesophilic conditions; 2) presence of phenolic compounds as main precursors; 3) presence of oxidative catalysts. We argue that lichens (symbiotic associations of a fungus, green algae and/or a cyanobacterium) are most probable organisms among the early land colonizers which could be responsible for the formation and accumulation of HS in noticeable amounts. In particular, we are discussing the possible role of phenolic metabolites and phenol oxidases produced by lichens in the formation of HS.

РЕКОНСТРУКЦИЯ ВЫХОДА НА СУШУ И ВОЗВРАТА В ВОДУ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Ю.В. Гамалей

Ботанический институт им. В.Л. Комарова, С.-Петербург
ygamalei@mail.ru

На материале современных модельных объектов реконструирован выход растений на сушу и вторичный возврат в воду. Представлены результаты сравнительных исследований величины генома, степени микоризации корня, структуры проводящих тканей у наземных и вторично-водных трав. Дана потенциальная оценка степени обратимости их эволюции, частоты повторности этих событий в ходе развития биосферы, способности водной среды выполнять функцию временного убежища для защиты от экстремальных ситуаций в аэротопе и для последующей экспансии при оптимизации условий на суше.

Ключевые слова: эндосимбиогенез, величина генома, микориза, ксилема, апопласт, устьичный аппарат, эволюция, высшие растения, вторично-водные травы.

ВВЕДЕНИЕ

Согласно представлениям Г.А. Заварзина (2008, 2010), биосфера с самых первых шагов эволюции была экосистемной. Исходные экосистемы состояли целиком из прокариотов. Следующая ступень эволюции – включение бактерий в состав одноклеточных протистов. Две группы эукариотов – автотрофные и гетеротрофные – становятся производными симбиогенетической (тоже в принципе экосистемной) комбинаторики прокариотов и протистов. В ходе дальнейшего усложнения экосистем формирующийся автотрофный мир растений – базовый с точки зрения трофической пирамиды. Гетеротрофный мир животных, куда входит и человек, – надстройка, более продвинутая и, в конечном счете, более регуляторная по функции.

Возможность адаптивной макроэволюции путем комбинаторики уже существующих организмов (Фаминцын, 1907; Мережковский, 1909; Козо-Полянский, 1924) поначалу воспринималась современниками с трудом. Симбиогенетическая гипотеза выглядела в их глазах слишком новой и смелой, более того, противоречащей дарвиновской теории эволюции через механизм естественного отбора. Сто лет спустя гипотеза симбиогенеза уже не

обсуждается, она принята в качестве теории (Margulis, 2004; Lewis, McCourt, 2004; Keeling, 2010). Смена сред считается в принципе невозможной без кооперативного взаимодействия нескольких групп организмов (Гамалей, 2011). Функционально роль симбиогенеза сводится к обеспечению адаптации к новой и потому экстремальной среде за счет объединенного ресурса нескольких геномов, типов питания и метаболизма. Экспериментально показано, что удачным по дополнительности типов питания и метаболизма подбором участников симбиогенеза может быть освоена стрессовая среда практически любой степени непригодности (Тихонович, Проворов, 2009).

Эволюция фототрофов насчитывает 0.5 млрд. лет на суше, 2.5 млрд. лет в океане, и, возможно, еще 0.5 млрд. лет – в водных «лужах» конденсатного происхождения, существовавших на поверхности Земли до образования Мирового океана (Розанов, 2010; Заварзин, 2010). В докембрии симбиогенез фототрофных прохлорофитов и хемотрофных протистов привел к появлению высших водорослей и колонизации ими морских и пресноводных мелководий (Пиневиц, Аверина, 2002; Keeling, 2010). В девоне симбиогенез автотрофных водорослей и гетеротрофных грибов завершается формированием высших (сосудистых) растений и колонизацией ими континентов (Каратыгин, 1993; Smith, Road, 1997; Heijden et al., 2003; Lewis, McCourt, 2004). В кайнозое в связи с нарастанием дискомфорта суши по факторам дефицита тепла, осадков и концентрации CO₂ в атмосфере часть сосудистых растений вновь возвращается в воду, теряя при этом частично или полностью признаки, приобретенные при выходе на сушу: микоризу, корень, корневой питание (пост-сосудистые вторично-водные травы: Гамалей, Шереметьев, 2012).

Целью настоящей работы было выяснить: 1) одинаков ли комплекс структурно-функциональных признаков, приобретаемых высшими растениями при выходе в аэроtop и утрачиваемых в ходе вторичного возврата в воду; 2) существуют ли различия пресноводного и соленоводного путей колонизации и деколонизации суши; 3) обратима ли (хотя бы по ряду признаков) эволюция высших растений; 4) может ли быть использована ими водная среда в качестве временного убежища для защиты от экстремальных ситуаций в аэроtopе и последующей новой экспансии при оптимизации условий на суше.

ПРИЗНАКИ НАЗЕМНОГО И ВОДНОГО ОБИТАНИЯ

Ко-эволюция с грибной микоризой привела к развитию у растений, колонизировавших сушу, корневой системы, сосудов ксилемы, устьичного аппарата, апопласта, кутикулы, корневого питания, транспирации. Обладающие этим набором признаков растения именуется наземными, сосудистыми, высшими. Показательно, что плазмодесмы, межклеточная эндоплазматическая сеть для транспорта фотосинтатов, и флоэма, как финал развития этих структур, помимо наземных растений, свойственны многим водным: высшим (многоклеточным) водорослям, мхам, вторично-водным

папоротникам и цветковым (табл. 1), т. е. спецификой именно наземных форм не являются. Они существовали у растений до их выхода на сушу и продолжают сохраняться после вторичного возврата в воду. В более узкую группу настоящих сосудистых растений входят только те, которые содержат ксилему и все ассоциированные с ней структуры: микоризу, корень, корневое питание, устьичный аппарат, транспирацию. К ней относятся плауны, хвощи, наземные папоротники, наземные цветковые (табл. 1). У наземных форм эти признаки есть в полном наборе, у вторично-водных форм отсутствуют. Иными словами, они действительно свойственны только наземным таксонам и формам, и не свойственны водным, независимо от того, исходная это водная форма или вторичная. Исключений, компрометирующих эту классификацию, пока не найдено.

В качестве доказательств коллективного участия обоих партнеров (водорослей и грибов) в формировании набора структур и функций наземного обитания обычно приводятся: сходство состава ксилемного экссудата с продуктами гидролитической активности грибов, общая в онтогенезе сезонная ритмика функционирования ксилемы и грибной микоризы, наличие микоризы или ее ризосферных аналогов, корней, ксилемы, устьиц у всех групп наземных растений, взаимосвязанная утрата микоризы, корней, сосудов ксилемы, устьиц при возвращении в водную среду вторично-водных трав (Каратыгин, 1993; Smith, Road, 1997; Heijden et al., 2003; Гамалей, Шереметьев, 2012). Развитие донорно-акцепторных диполей, запускающих механизмы дифференциации ксилемы, объяснимо принципиально иным в аэротопе градиентом факторов среды, в корне отличным от такового при водном обитании растений с градиентом главным образом по уровню света (Гамалей, 2004).

Таблица 1. Приобретение и утрата признаков наземного обитания по группам сосудистых растений.

Группы растений	Плазмодесмы, ретикулум, флоэма	Микориза	Корни, корневое питание	Сосуды ксилемы	Устьичный Аппарат
Ламинариевые	+	–	–	–	–
Мхи	+	–	–	–	–
Печеночники	+	–	–	–	–
Плауны	+	+	+	+	+
Хвощи	+	+	+	+	+
Папоротники:					
водные	+	–	–	–	–
земноводные	+	+/-	+/-	+/-	+/-
наземные	+	+	+	+	+
Цветковые:					
водные	+	–	–	–	–
земноводные	+	+/-	+/-	+/-	+/-
наземные	+	+	+	+	+

РАЗНООБРАЗИЕ ФОРМ НАЗЕМНЫХ РАСТЕНИЙ

Выход растений в аэротоп сопровождается стремительным расширением разнообразия их форм. Судить об этом приходится в основном по огромному современному их разнообразию. По-видимому, оно могло быть большим и на ранних этапах колонизации суши. Объединенные в экосистемы, наземные формы растений форсируют почвообразовательные процессы (Заварзина, 2010). Далее процессы колонизации суши растениями и почвообразования «идут рука об руку». В качестве апогея экспансии наземных растений обычно рассматривается термофильная флора теплого («оранжерейного») палеогена (Ахметьев, 2004; Morley, 2007). Вечнозеленые древесные формы, деревья и лианы, и сложенные ими мегатермальные леса дождевого типа в палеоцене и эоцене доминируют на всех континентах. Периоду наивысшего процветания сосудистых растений и сложенных ими сообществ соответствуют наиболее совершенная организация элементов флоэмы и ксилемы, максимальное развитие их периферических транспортных коммуникаций в паренхиме, наиболее эффективный транспорт и максимальные для наземных растений показатели фотосинтеза ($25\text{--}30 \mu\text{molCO}_2/\text{m}^2\text{s}$), суточного прироста и продуктивности (данные для доминантов современного тропического дождевого леса: Woodward, Smith, 1995). Венец эволюции термофильных форм – лианы дождевого леса. Их высокие ростовые характеристики (до полуметра в сутки) объяснимы отсутствием необходимости в условиях леса формировать собственные опорные структуры и за этот счет иметь еще больший потенциал роста. Характерным признаком термофильных древесных форм палеогена являются обширные плазмодесменные поля между мезофиллом и флоэмой (Gamalei, 1989). Загрузка флоэмы продуктами фотосинтеза через плазмодесмы – наиболее эффективный механизм экспорта фотосинтатов, не требующий унификации сахаров и не связанный с большими энергетическими потерями на транспорт.

Плавное понижение температуры, связанное с постепенным остыванием поверхности планеты на границе эоцена и олигоцена сменяется резким похолоданием, сопровождаемым быстрым широкомасштабным оледенением (Veizer et al., 1999; Pollard, DeConto, 2005). Земля переходит в режим «холодной» биосферы (Ахметьев, 2004), который продолжается до настоящего времени и является общим фоном для текущих температурных флуктуаций, в том числе и вызванного человеческой деятельностью парникового эффекта (его эфемерность очевидна и в принципе не меняет общей тенденции). В связи с тем, что значительная часть воды, концентрируясь в ледяных шапках на полюсах, выводится из оборота, климат становится не только холодным, но и аридным (Pollard, DeConto, 2005). Его дифференциация по широтам отражена ростом полярно-экваториального температурного градиента (Nikolaev et al., 1998; Salzmann et al., 2008).

Кардинальные изменения среды обитания ведут к смене термофильных флор крио- и ксерофильными. В холодном и аридном неогене термофильные древесные формы и лесные экосистемы сменяются адаптированными к холоду и сухости травяно-кустарниковыми. Коллапс лесных биомов, доминировавших в палеогене на всех континентах, быстро прогрессирует. Их площадь к настоящему времени сокращена до отдельных островов реликтовой флоры. По ее остаткам можно судить о богатстве форм и таксонов палеоценовой термофильной флоры. Но многие группы древесных растений исчезают полностью.

Родиной новых форм растений («аркто-альпийцев») являются горы Арктики в период подъема гор еще просто не было. Подъем в олигоцене и начале миоцена молодых гор Альпийско-Гималайской складчатости в Евразии, Скалистых гор и Анд в Америке инициирует появление криофильной растительности. О горном первичном происхождении криофитов свидетельствуют высокий процент эндемизма современных высокогорных флор, сходство таксономического состава арктических и альпийских флор, миграционная природа промежуточных между Альпами и Арктикой равнинных бореальных флор (Проханов, 1965; Хохряков, 1981). Первая встреча высших растений с холодом несомненно произошла в поднимающихся высокогорьях, там же было сформировано большинство форм и таксонов, составивших криофильные флоры (Камелин, 2010; Schmidt-Lebuhn et al., 2010). Далее, по мере развития охлаждения климата, криофильные травяно-кустарниковые флоры вдоль векторов холода стекают на подгорные бэли и равнины, формируя на огромных пространствах миграционные травяно-кустарниковые биомы степей, лугов, тундр, постепенно занимающие территории, освобожденные к тому времени термофильными лесными биомами (Kellogg, 2001; Bredencamp et al., 2002). Процесс смены флор, видимо, происходит без особой конкуренции: климатическая ниша термофильных форм сворачивается, криофильных – быстро растет и заполняется новыми видами трав и кустарников, спускающимися с гор по градиенту холода.

Снижение численности древесной флоры в олигоцене и миоцене оценивается в 100-150 тысяч видов. Число пришедших на смену древесным видам травяных составляет не более 30-40 тысяч. Баланс видового разнообразия в неогене отрицательный. Процессы редукции растительного покрова и деколонизации суши начинают набирать обороты. Процессы колонизации суши растениями распространялись от побережий вглубь континентов, деколонизация развивается в обратном направлении. Общая филогенетическая тенденция от деревьев к травам и от лесных экосистем к травяным, а затем и пустыням, по-видимому, так же необратима как общая тенденция температурной динамики климата в направлении похолодания на остывающей планете.

Анатомическая организация новой группы наземных растений, сформировавшейся в условиях холодного и аридного климата, в корне отлична от представителей термофильной флоры. Наиболее чувствительны к хо-

лоду процессы экспорта фотосинтатов, фотосинтез и рост тоже зависимы от температуры, но опосредованно через подавление распределение фотосинтатов (Geiger, 1975; Sakai, Larcher, 1987; Gamalei et al., 1994). Различия механизмов экспорта фотосинтатов у термофитов и криофитов очевидны, ими легко пользоваться в целях диагностики: для первых свойствен плазмодесменный транспорт сахаров (диагностика по обилию плазмодесменных полей между мезофиллом и флоэмой), для вторых – трансмембранный перенос унифицированной сахарозы через апопласт (диагностика по апопластным лабиринтам клеточной оболочки, табл. 2).

Низкие температуры вызывают ригидность цитоскелета, дисфункцию и элиминацию плазмодесм. Компенсаторной заменой распадающихся эндоплазматических сетей становится апопласт. Межклеточный транспорт через апопласт чрезвычайно неэффективен, энергозатратен (молекула АТФ на трансмембранный перенос молекулы сахарозы), но он менее подвержен температурной зависимости. В связи с функционированием апопласта в качестве канала межклеточного транспорта сахаров его объем разрастается за счет формирования апопластных лабиринтов (амплификация поверхности

Таблица 2. Развитие признаков криоспециализации наземных трав в неогене.

Семейства криофильных трав	Диапазон возраста филогенетических линий семейства, млн. лет ¹	Содержание ДНК, 2С, пг (число исследованных видов) ²	% видов с апопластным лабиринтом в спутниках СЭ из числа исследованных ³
Ranunculaceae	29.5 – 14.5	2.0 – 4.0 (02)	0
Saxifragaceae	29.5 – 8.5	1.1 – 3.5 (08)	0
Caryophyllaceae	29.5 – 3.0	1.1 – 5.2 (60)	0
Polygonaceae	31.0 – 9.5	0.7 – 3.4 (21)	0
Gentianaceae	13.0 – 8.5	2.5 – 3.5 (19)	5
Boraginaceae	29.5 – 7.5	2.5 – 7.2 (20)	8
Apiaceae	12.5 – 3.5	1.4 – 8.6 (79)	6
Brassicaceae	12.5 – 3.5	1.2 – 3.9 (09)	9
Cistaceae	12.5 – 0.5	3.9 – 7.7 (22)	7
Scrophulariaceae	19.0 – 3.5	1.1 – 16.5 (22)	12
Solanaceae	19.0 – 8.5	1.8 – 7.2 (46)	10
Campanulaceae	19.0 – 8.5	5.3 – 19.2 (13)	10
Valerianaceae	19.5 – 3.5	1.2 – 6.7 (06)	50
Plumbaginaceae	12.6 – 8.5	8.2 – 19.4 (10)	50
Asteraceae	19.5 – 2.2	6.8 – 18.5 (557)	100
Primulaceae	8.5 – 2.5	3.5 – 27.5 (07)	82
Geraniaceae	8.5 – 2.5	7.9 – 16.2 (04)	75
Fabaceae (Faboideae)	8.5 – 0.9	4.0 – 26.7 (927)	100

Примечание. Источники данных: 1 – Paleobiology Database, <http://flatpebble.nceas.ucsb.edu/>; 2 – Bennett, Leitch, 2004, Kew Plant DNA C values Database, <http://www.rbgbkew.org.uk/cval/homepage.html>; 3 – данные из Pate, Gunning, 1969, с дополнением авторских.

трансмембранного переноса). Развитие лабиринтов, интенсифицирующих трансмембранный перебор фотосинтатов из клетки в клетку, компенсирует отсутствие плазмодесм в клеточной оболочке и снижает температурную зависимость экспортного потока фотосинтатов (Gamalei, 1989).

В связи с повышением концентрации сахаров в апопласте, у трав, в отличие от деревьев, появляется возможность эффективно контролировать состояние устьиц (механизм осмотической регуляции устьичных апертур: Гамалей, 2004; Kang et al., 2007). Закупорка устьиц приводит к остановке циркуляции растворов сразу по обоим проводящим тканям. В связи с транзитом сахаров через апопласт крио- и ксерофитные травы приобретают механизм регулируемой смены состояния вегетации на состояние покоя. Более острая реакция устьичного аппарата листьев на изменение внешних параметров позволяет более эффективно уходить от погодных стрессов. Для растений, обитающих в условиях контрастных суточных и сезонных колебаний температуры или водного обеспечения, это очень важная способность.

Частая низкотемпературная блокада оттока сахаров подавляюще влияет на фотосинтез криофильных трав. Его интенсивность у современных аркто-альпийцев не превышает 2–3 $\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2\text{s}$, показатели роста тоже резко снижены (Woodward, Smith, 1995). Вследствие низких ночных температур, блокирующих отток, рост сопровождается частым перевершиниванием осей. Такова природа формирования столь характерных для альпийских и арктических биомов карликовых форм: мелких кустарников и кустарничков, многолетних трав, растений-подушек. В соответствии с фрагментацией и редукцией транспортных сетей полностью реорганизуются клеточные системы и формы их роста. Вторично-водные, сезонные, крио- и ксерофильные сосудистые растения, появившиеся в неогене, судя по структуре транспортных коммуникаций, – шаг назад, связанный с частичной редукцией одной или даже обеих транспортных сетей под влиянием охлаждения и аридизации климата (Гамалей, 2011).

Наземные травы переходят на сезонные формы вегетации, которым свойственны агглютинация пластид в неблагоприятные периоды холода или сухости, длительные паузы фотосинтеза, фрагментация флоэмы и периодичность формирования структур «пищевого тракта», сезонный сброс листьев или всей надземной части, периоды вынужденного покоя. Даже в благоприятные периоды эндоплазматическая периферия флоэмы редуцирована, плазмодесмы отсутствуют, отток ассимилятов из мезофилла полностью апопластный, что отражено развитием апопластных лабиринтов в терминальной флоэме (табл. 2). Переход на сезонную вегетацию характерен и для многих сохранившихся к тому времени древесных и кустарниковых форм.

Уровень микоризации корней зависит от интенсивности фотосинтеза и скорости оборота фотосинтатов. Микоризные грибы являются их потребителями и могут «съесть» до половины пула фотосинтатов целого рас-

тения (Cornelissen et al., 2001). Теоретически у древесных форм с их более высокими показателями фотосинтеза уровень микоризации корней должен быть как будто выше. Но проблема сравнимости данных для разных форм роста в очередной раз упирается в единицы измерения. Миниатюризация трав компенсирует их низкий валовый пул фотосинтатов. У бореальных трав показатель микоризации корней, измеряемый процентом клеток коровой паренхимы, содержащих гифы грибов, варьирует в диапазоне от 10 до 60 % и связан с богатством почв и «жизненной стратегией» видов: травы с конкурентной стратегией имеют наиболее высокие показатели (40–60 %), стресс-толеранты – наиболее низкие (10–20 %) (Grime et al., 1988; Бетехтина, Веселкин, 2011). С учетом небольшого размера последних это тоже немало. По-видимому, нарастающий климатический стресс частично компенсирован расширением симбиотических связей с грибным партнером.

РАЗНООБРАЗИЕ ФОРМ ВТОРИЧНО-ВОДНЫХ ТРАВ

Возврат сосудистых растений в водную среду датируется мелом или палеогеном для большинства однодольных морских трав и неогеном для двудольных пресноводных (табл. 3, 4). Причиной в мелу могли быть неустойчивость климата или распад Пангеи с многократным расширением площади литоральной ниши, в неогене – охлаждение и аридизация климата на континентах. Показательно, что, как и морские водоросли, морские травы устойчивы к соли, менее – к холоду, способны обитать на литорали до глубины 10–20 м. Ограничение по глубине производно от степени прозрачности воды и, по-видимому, от давления. Пресноводные травы, как и пресноводные водоросли, предпочитают прозрачные воды с высоким содержанием извести, неустойчивы к соли, умеренно устойчивы к холоду, распространение ограничено меньшими глубинами (5–6 м), но тоже в зависимости от прозрачности воды.

Формы роста вторично-водных трав отражают ступенчатость их возврата в водную среду. В зависимости от степени погруженности они классифицируются на: (1) укореняющиеся и выносящие листья и/или цветоносы наружу; (2) укореняющиеся и погруженные целиком; (3) плавающие в толще воды без укоренения; (4) плавающие на поверхности без укоренения. Многие из них относятся к многолетним травам. В этом случае, кроме корней, они имеют многолетнее корневище, которое выполняет функции запасаания и вегетативного размножения, но не корневого питания.

Вторично-водные травы – пока единственная группа сосудистых растений, которая по данным микологов претендует быть исключением среди остальных из-за отсутствия симбиотических отношений с грибным мицелием (Каратыгин, 1993; Smith, Road, 1997; Heijden et al., 2003). У многих из них этих отношений, благодаря которым были преодолены трудности выхода в аэротоп, нет вообще. Важно понимать, что они существовали, иначе водные травы совсем не имели бы признаков сосудистых растений.

Таблица 3. Однодольные вторично-водные травы.

Семейство	Род	Среда обитания	Возраст	ДНК 2С, пг
Alismataceae	<i>Alisma, Baldellia, Sagittaria, Butomus</i>	Прв	Мел	–
Limnocharitaceae	<i>Limnocharitas</i>	Мор	«	7.8
Hydrocharitaceae	<i>Enhalus, Thalassia, Halophila*</i>	«	«	4.4
Najadaceae	<i>Najas</i>	«	«	–
Potamogetonaceae	<i>Potamogeton*</i>	Прв/Мор	Олигоцен	1.1
Posidoniaceae	<i>Posidonia</i>	Мор	Мел	–
Juncaginaceae	<i>Triglochin*, Tetroncium, Lilaea</i>	«	«	4.0
Ruppiceae	<i>Ruppia</i>	«	«	–
Zannichelliaceae	<i>Zannichelia</i>	«	«	–
Cymodoceaceae	<i>Cymodocea</i>	«	«	–
Zosteraceae	<i>Zostera</i>	«	«	0.6
Lemnaceae	<i>Lemna*, Wolffia</i>	Прв	?	1.2
Amaryllidaceae	<i>Crinum</i>	«	?	–
Pontederiaceae	<i>Pontederia*, Heteranthera, Zosterella</i>	«	?	1.6
Mayacaceae	<i>Mayaca</i>	«	?	–
Typhaceae	<i>Typha</i>	«	?	0.6
Sparginaceae	<i>Sparganium</i>	«	?	1.1

Примечание: в табл. 3 и 4 Прв – пресноводная, Мор – морская, в списках родов звездочкой помечены те рода, для которых в крайнем правом столбце приведена величина ДНК.

Они оказались утраченными частично или полностью в ходе позднейшей эволюции. В качестве доказательства у некоторых рудиментарные следы этих отношений могут быть найдены (вторично-водные виды из семейств Ranunculaceae, Brassicaceae, Lamiaceae, Scrophulariaceae, табл. 4).

Возврат в водную среду отмечен многими морфолого-анатомическими изменениями. Но завершение взаимовыгодных отношений с грибным партнером (в случае первых двух форм) или полный их разрыв (в случае двух вторых) – признак ключевой для понимания всех остальных метаморфоз. Вместе с микоризой у «возвращенцев» исчезают все те структурные приобретения, которыми был ознаменован выход на сушу: частично или полностью редуцируется корень, сосуды ксилемы и ассоциированные с ними устьица, кутикула, прекращается транспирация. Конечно, после расторжения союза с грибным партнером вторично-водные травы продолжают частично сохранять признаки сосудистых растений. Полностью вернуться к форме водорослей они не могут. Но по всем структурно-функциональным параметрам они представляют собой более примитивную группу высших растений, промежуточную между настоящими водорослями и наземными травами (табл. 1).

В связи с редукцией или полной утратой микоризы и корней, аппарат минерального и азотного питания водных растений перемещается в эпидермальные ткани (Гамалей, Шереметьев, 2012). В основе его организации в любом случае лежит принцип амплификации поверхности поглощения. Клетки, лежащие на границе с пулом азотно-минерального ресурса, фор-

Таблица 4. Двудольные пресноводные травы.

Семейство	Род	Среда обитания	Возраст	ДНК 2С, пг
Ranunculaceae	<i>Batrachium</i>	Прв	Неоген	1.3
Crassulaceae	<i>Crassula</i>	«	«	–
Lythraceae	<i>Lythrum*</i> , <i>Ammannia</i> , <i>Rotala</i>	«	«	0.7
Onagraceae	<i>Ludwigia</i>	«	«	2.1
Haloragaceae	<i>Trapa*</i> , <i>Myriophyllum</i> , <i>Proserpinica</i>	«	«	0.5
Brassicaceae	<i>Rorippa*</i> , <i>Cardamina</i> , <i>Subularia</i>	«	«	1.4
Droseraceae	<i>Aldrovanda</i>	«	«	–
Apiaceae	<i>Sium</i> , <i>Hydrocotile</i> , <i>Lilaeopsis</i>	«	«	1.9
Polygonaceae	<i>Polygonum</i>	«	«	0.9
Primulaceae	<i>Hottonia</i> , <i>Lysimachia*</i> , <i>Samolus</i>	«	«	1.0
Menyanthaceae	<i>Menyanthes</i> , <i>Nymphoides*</i>	«	«	1.4
Scrophulariaceae	<i>Bacopa</i> , <i>Limnophila</i> , <i>Veronica*</i>	«	«	0.5
Lentibulariaceae	<i>Utricularia</i>	«	«	1.0
Acanthaceae	<i>Higrophila*</i> , <i>Nomaphila</i>	«	«	0.8
Lamiaceae	<i>Mentha</i>	«	«	2.0
Hydrostachiaceae	<i>Hydrostachis</i>	«	«	0.5
Plantaginaceae	<i>Litorella</i> , <i>Plantago*</i>	«	«	1.8
Asteraceae	<i>Cotula*</i> , <i>Megalodonta</i>	«	«	4.0

мируют лабиринт клеточной оболочки, многократно увеличивающий поглощающую поверхность апопласта. Структурно такой тип питания не отличается даже от организации поверхности пищевого тракта животных: чем больше поверхность обмена, тем интенсивнее процесс поглощения. Смена локального корневого азотно-минерального питания на тотальное эпидермальное (всей поверхностью тела) сопровождается дислокацией источника питания и, соответственно, изменением локализации апопластных лабиринтов. У наземных трав источником экссудата являются сосуды ксилемы, контактирующие с грибным мицелием. Они получают экссудат практически в готовом виде и распределяют его по телу растения. Апопластные лабиринты в этом случае локализованы в клетках ксилемной пархимы, граничащих с сосудами. Источником азотно-минерального питания водных трав становится внешняя водная среда. В этой ситуации такой же структурный аппарат поглощения в виде апопластного лабиринта формируется в клетках эпидермальных тканей листьев и стеблей. Это надежный анатомический признак перехода на водный тип питания.

НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ГЕНОМА НАЗЕМНЫХ И ВТОРИЧНО-ВОДНЫХ ТРАВ

Миниатюризация наземных форм высших растений в неогене (путь от «деревьев к травам») происходит на фоне гипертрофии ядерного генома в том же направлении (Гамалей, Шереметьев, 2010; Шереметьев и др., 2011, табл. 2). В результате аналитической работы с базами данных (Muller, 1981; Benton, 1993; Bennett, Leitch, 2005) установлено, что древесные формы ро-

ста, происхождение которых датируется мелом, палеоценом и эоценом, имеют величины генома в диапазоне 1–3 пг (2С). В этом же диапазоне находятся величины генома древесных лиан. У кустарников размер генома достигает 4–7 пг, а у многолетних трав – 5–20 пг и более (табл. 2). Последнее особенно характерно для представителей современных арктической и альпийской флор, которым свойственны наиболее высокие значения содержания ДНК в гаплоидном геноме и уровне плоидности (Bennett, 1976, 1987; Brochmann et al., 2004; Bennett, Leitch, 2005). Рост обоих показателей с широтой и высотой обитания интерпретируется исследователями как адаптивная реакция на усиление низкотемпературного стресса.

Судя по литературе, рост величины генома – обычная ответная реакция на ухудшение экологии практически всех исследованных групп организмов, от бактерий до млекопитающих (Gregory, 2005; Ohri, 2005). Экспериментальные исследования деталей этой реакции наиболее удобны на микробиологических объектах. Показано, что криофильные бактерии имеют на порядок более крупный геном, чем термофильные. Снижение температуры в эксперименте ведет к гипертрофии гаплоидного генома за счет увеличения числа фрагментарных тендемных повторов и повышения уровня плоидности за счет полных повторов. Величина бактериального генома меняется обратимо в условиях многократного изменения уровня питания, света, глубины погружения. В этих опытах изменения в сторону дискомфорта ведут к гипертрофии, оптимизация – к редукции генома. Такой же результат получен для эукариотов (грибы, земноводные, рыбы, птицы, мыши) с той разницей, что обратимости изменений в экспериментах добиться не удается и полиплоидия может ограничиваться различными для разных клеточных типов вариантами миксоплоидии (Gregory, 2005). Последнее свойственно и тканям растений, обитающих в условиях стрессовой экологии (Седельникова и др., 2009). На основании этих данных обычно делается заключение о неизбежности и необратимости роста генома в ходе эволюции высших растений (гипотеза «билета в один конец»: Bennetzen, Kellogg, 1997). Гипертрофия генома интерпретируется как расплата за эволюционный процесс (Knight et al., 2005).

Вторично-водные травы и в этом отношении составляют исключение из общего правила для сосудистых растений, отчетливо демонстрируя противоположную эволюционную тенденцию (табл. 5). Обращение к базе данных по величинам генома (Bennett, Leitch, 2005) позволяет убедиться, что у водных трав они в несколько раз меньше, чем у их наземных травяных сородичей (Гамалей, Шереметьев, 2012). У многих водных трав величины генома просто минимальные среди известных – 0.5–1 пг. Причины редукции генома у вторично-водных, как ни странно, те же самые. Возврат в водную среду следует рассматривать как оптимизацию условий: водная среда стабильнее воздушной. Распад симбиоза с грибным мицелием в связи с возвратом в воду также, видимо, должен инициировать сокращение величины генома.

Таблица 5. Величина генома родственных наземных и вторично-водных трав (авторская выборка из Kew Plant DNA C values database: Bennett, Leitch, 2005).

Семейство	Наземные травы	ДНК, 2С, пг	Вторично-водные травы	ДНК, 2С, пг
Ranunculaceae	<i>Ranunculus repens</i>	22.4	<i>Batrachium aquatile</i>	1.2
Ceratophyllaceae			<i>Ceratophyllum demersum</i>	1.4
Lythraceae	<i>Lagerstroemia tomentosa</i>	2.0	<i>Lythrum salicaria</i>	0.7
Onagraceae	<i>Clarkia deflexa</i>	6.3	<i>Ludwigia pilosa</i>	2.1
«	<i>Epilobium tetragonum</i>	1.2	<i>Epilobium palustre</i>	0.3
Trapaceae			<i>Trapa natans</i>	0.5
Haloragaceae			<i>Myriophyllum spicatum</i>	0.5
Brassicaceae	<i>Brassica napus</i>	3.2	<i>Rorippa aquatica</i>	1.4
«	<i>Cardamina pratensis</i>	3.3	<i>Cardamine lirata</i>	0.4
Apiaceae	<i>Selinum vaginatum</i>	8.2	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	1.9
Polygonaceae	<i>Polygonum aviculare</i>	1.7	<i>Polygonum barbatum</i>	0.9
Primulaceae	<i>Anagallis arvensis</i>	3.5	<i>Lysimachia nummularia</i>	1.0
Menyanthaceae			<i>Nymphoides peltata</i>	1.4
Asteraceae	<i>Senecio sempervivum</i>	15.1	<i>Cotula myriophylloides</i>	4.0
Scrophulariaceae	<i>Rhinanthus minor</i>	7.9	<i>Bacopa caroliniana</i>	2.4
«	<i>Melampyrum arvense</i>	16.5	<i>Limnophila aquatica</i>	1.9
«	<i>Veronica Montana</i>	1.7	<i>Veronica anag.-aquatica</i>	0.5
Lentibulariaceae	<i>Pinguicula primulifera</i>	1.4	<i>Utricularia vulgaris</i>	1.0
Acanthaceae	<i>Synnema triflorum</i>	3.4	<i>Hygrophila violacea</i>	0.8
Lamiaceae	<i>Mentha longifolia</i>	3.0	<i>Mentha aquatica</i>	0.7
Callitricheaceae			<i>Callitriche lusitanica</i>	1.8
Hydrostachiaceae			<i>Hydrostachis sp.</i>	0.5

ОБРАТИМОСТЬ ПРОЦЕССОВ ВЫХОДА НА СУШУ И ВОЗВРАТА В ВОДУ

Идеи монофилии происхождения растений постепенно уходят в прошлое. Большинство современных исследователей исповедуют полифилию, или, в качестве промежуточного варианта, парафилию. Аргументов для этого много, они относятся как к ископаемым сосудистым растениям, близким риниофитам (Stewart, Rothwell, 1993; Bateman et al., 1998), так и ко многим из ныне живущих (Rieseberg, Brouillet, 1994; Lewis, McCourt, 2004).

Выход сосудистых растений на сушу в симбиозе с грибами и возврат их обратно в воду, сопровождаемый распадом симбиоза и всех тех структур и функций, которые возникли при выходе, показывает, что эти процессы обратимы и могли повторяться в ходе эволюции многократно (вторично-водные, третично-, четвертично- и т. д.). Некоторые водные травы в ходе возврата в воду способны реализовывать разные формы роста с разной степенью развития комплекса признаков корневого питания и ксилемного транспорта в зависимости от степени затопления водой. У части из них вопрос о степени погружения и соответственно степени редукции микоризы и корневого питания решается по-разному даже в онтогенезе в зависимо-

сти от положения относительно уреза воды в ювенильном возрасте. Автор имел возможность многократно наблюдать такие онтогенетические метаморфозы у видов рода *Batrachium* в регулируемой небольшой плотиной водной системе р. Ижора (в районе ст. Пудость, Ленинградская область). В случае низкой воды на влажном песке формируются мелкие розеточные формы наземных растений со всеми присущими им структурами и функциональными свойствами. После подъема уровня воды определенная возрастная группа всходов трансформируется в нитчатую форму роста с отчетливыми признаками погруженно-водных растений.

Цикличность становления и распада симбиотических отношений с грибным партнером может иметь разную продолжительность, зависящую тоже от динамики природных условий. Такая цикличность отражена и в циклических изменениях величины ядерного генома (Гамалей, Шереметьев, 2012). Косвенным подтверждением этому явлению может быть довольно большой разброс величин генома у некоторых «вторично-водных» трав (Bennett, Leitch, 2005). Вполне вероятной представляется возможность возврата части наземных трав в водную среду, используемую в качестве временного убежища для защиты от экстремальных ситуаций на суше с выходом из него и новой волной экспансии после оптимизации среды. В этом случае описываемая в литературных сценариях тенденция нарастания климатического стресса на континентах не выглядит такой драматичной для сосудистых растений. Им есть куда мигрировать с целью кратковременного или длительного укрытия от губительного для них холода или сухости.

Любопытно, что большинство однодольных вторично-водных под влиянием изменений климата возвращаются с суши на морскую литораль (морские травы, табл. 3), а двудольные – на пресноводные мелководья (пресноводные травы, табл. 4). Естественно было бы допустить, что и на сушу они выходили из вод соответствующей солености и глубины в результате симбиогенеза разных групп морских и пресноводных водорослей и грибов. Не исключено, что освоение суши могло происходить параллельно и независимо по нескольким направлениям: например, из пресноводной среды через харовые или зеленые (типа спиригиры), из морской – через ламинариевые водоросли (Lewis, McCourt, 2004; Wodniok et al., 2011). Число аргументов в пользу полифилии происхождения высших растений непрерывно увеличивается. Теперь эта гипотеза совсем не выглядит полным абсурдом, скорее, наоборот.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На материале вторично-водных трав установлено, что эволюция высших эукариотов частично (по ряду признаков) обратима. При определенных обстоятельствах не только возврат в воду, но и новый выход на сушу (вторичный, третичный, и т. д.) бывших наземных растений – довольно

обычное явление. Связь с грибными партнерами на суше и утрата ее в воде могут циклически повторяться. В ювенильном возрасте переход из одной среды в другую возможен даже в онтогенезе. На вопрос, поставленный в начале статьи, по-видимому, следует ответить положительно. Да, водная среда может быть использована высшими растениями в качестве временного убежища для защиты от экстремальных ситуаций в аэротопе и для последующей экспансии после оптимизации условий на суше.

Данные по величинам генома высших растений укладываются в общую, известную по литературе, тенденцию для всех групп живых организмов, от бактерий до млекопитающих: чем острее стресс, тем крупнее геном. В полном соответствии с этим правилом величины генома вторично-водных трав значительно ниже, чем их наземных родственников, адаптирующихся на суше к ариднему и холодному климату. Дополнительной причиной этих различий может быть то, что водные травы – единственная безмикоризная группа среди высших растений.

Данные положения в равной мере относятся к однодольным и двудольным покрытосеменным с той лишь разницей, что однодольные предпочитают соленоводную среду, а двудольные – пресноводную для обратимых земно-водных переходов с соответствующими анатомо-морфологическими преобразованиями. Это может быть использовано в качестве еще одного аргумента в пользу гипотезы полифилии (парафилии), разделяемой на текущий момент многими специалистами.

Исследования проводились при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы» и Российского фонда фундаментальных исследований (проекты №№ 07-04-00834 и 10-04-01165). Автор благодарит М.В. Пахомову и С.Н. Шереметьева за помощь в исследовательской работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахметьев М.А.* 2004. Климат Земного шара в палеоцене и эоцене по данным палеоботаники // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. М.: Наука. С. 10–43.
- Бетехтина А.А., Веселкин Д.В.* 2011. Распространенность и интенсивность микоризообразования у травянистых растений Среднего Урала с разными типами экологических стратегий // Экология. № 3. С. 176–183.
- Гамалей Ю.В.* 2004. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: СПбГУ. 421 с.
- Гамалей Ю.В.* 2011. Происхождение сосудов и сосудистых растений // Бот. журн. Т. 96. № 7. С. 809–825.
- Гамалей Ю.В., Шереметьев С.Н.* 2010. Филогения биоморф двудольных в кайнозое // Бот. журн. Т. 95. № 6. С. 777–800.

- Гамалей Ю.В., Шереметьев С.Н.* 2012. Направления эволюции генома наземных и вторично-водных трав // *Цитология*. Т. 54. № 6. С. 449–458.
- Заварзин Г.А.* 2008. Планета бактерий // *Вестник РАН*. Т. 78. № 3. С. 328–336.
- Заварзин Г.А.* 2010. Начальные этапы эволюции биосферы // *Вестник РАН*. Т. 80. № 12. С. 1085–1098.
- Заварзина А.Г.* 2010. Реконструкция возникновения палеопочв на основе современных процессов гумусообразования // *Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы*. М.: ПИН РАН. С. 36–75.
- Камелин Р.В.* 2010. Ореокриофитные элементы флоры горной Средней Азии // *Бот. журн.* Т. 95. № 6. С. 730–757.
- Каратыгин И.В.* 1993. Козволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометиздат. 116 с.
- Козо-Полянский В.М.* 1924. Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза. Л.- М. 84 с.
- Мережковский К.С.* 1909. Теория двух плазм как основа симбиогенезиса и нового учения о происхождении организмов. Казань. 102 с.
- Пиневич А.В., Аверина С.Г.* 2002. Оксигенная фототрофия. С.-Петербургский университет. 234 с.
- Проханов Я.И.* 1965. Возникновение двудольных многолетних трав (факты и гипотезы) // *Проблемы филогении растений*. Тр. МОИП. Отд. биол. Т. 13. С. 111–124.
- Розанов А.Ю.* 2010. Когда появилась жизнь на Земле? // *Вестник РАН*. Т. 80. № 5–6. С. 533–541.
- Седельникова Т.С., Муратова Е.Н., Пименов А.В.* 2009. Экологическая обусловленность дифференциации кариотипов болотных и суходольных популяций видов *Ripaseae* // *Структурно-функциональные исследования растений в приложении к актуальным проблемам экологии и эволюции биосферы*. СПб.: ЛТА. С. 47–48.
- Тихонович И.А., Проворов Н.А.* 2009. Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего. СПб.: Наука. 210 с.
- Фаминцын А.С.* 1907. О роли симбиоза в эволюции организмов. Тр. Имп. Акад. наук. физ.-мат. отд. Т. 20. С. 3–35.
- Хохлаков А.П.* 1981. Эволюция биоморф растений. М., 168 с.
- Шереметьев С.Н., Гамалей Ю.В., Слемнев Н.Н.* 2011. Направления эволюции генома покрытосеменных // *Цитология*. Т. 53. № 4. С. 295–312.
- Bateman R.M., Crane P.R., DiMichele W.A.* et al. 1998. Early evolution of land plants: phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* V. 29. P. 263–292.
- Bennett M.D.* 1976. DNA amount, latitude, and crop plant distribution // *Environ. Exp. Bot.* V. 16. P. 93–108.
- Bennett M.D.* 1987. Variations in genomic form in plants and its ecological implications // *New Phytol.* V. 106. P. 177–200.
- Bennett M.D., Leitch I.J.* 2005. Plant DNA C-values database: <http://www.kew.org/cvalues>.

- Bennetzen J.L., Kellogg E.A.* 1997. Do plants have a one-ticket to genomic obesity? // *Plant Cell*. V. 9. P. 1509–1514.
- Benton M.J.* 1993. *The Fossil Record 2*. London: Acad. Press. 845 p.
- Bredencamp G.J., Spada F., Kazmierczak E.* 2002. On the origin of northern and southern hemisphere grasslands // *Plant Ecology*. V. 163. № 2. P. 209–229.
- Brochmann C., Brysting A.K., Alsos I.G.* et al. 2004. Polyploidy in arctic plants // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 82. P. 521–536.
- Cornelissen J.H.C., Aerts R., Cerabolini B.* et al. 2001. Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy // *Oecologia*. V. 129. № 4. P. 611–619.
- Gamalei Yu.V.* 1989. Structure and function of leaf minor veins in trees and herbs. A taxonomic review // *Trees*. V. 3. P. 96–110.
- Gamalei Yu.V., van Bel A.J.E., Pakhomova M.V., Sjutkina A.V.* 1994. Effects of temperature on the conformation of the endoplasmic reticulum and on starch accumulation in leaves with the symplasmic minor-vein configuration // *Planta*. V. 194. P. 443–453.
- Geiger D.B.* 1975. Phloem loading and associated processes // *Phloem transport* / Eds S. Aronoff et al., N.Y.: Plenum Press. P. 251–283.
- Gregory T.R.* 2005. The C-value epigmain plants and animals: a review of parallels and an appeal for parthnership // *Ann. Bot.* V. 95. P. 133–146.
- Grime J.P., Hodson J.G., Hunt R.* 1988. *Comporative plant ecology: a functional approach to common British*. London: Unwin Hyman. 742 p.
- Heijden van der M.G.A., Wiemken A., Sanders I.R.* 2003. Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between cooccurring plant // *New Phytol.* V. 157. № 3. P. 569–578.
- Kang Y., Outlaw W.H., Fiore G.B., Riddle K.A.* 2007. Guard cell apoplastic photosynthate accumulation corresponds to a phloem-loading mechanism // *J. Exper. Bot.* V. 58. № 15/16. P. 4061–4070.
- Keeling P.J.* 2010. The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids // *Phyl. Trans. Roy. Soc. Biol. Sci.* V. 365. P. 729–748.
- Kellogg E.A.* 2001. Evolutionary history of the grasses // *Plant Physiol.* V. 125. № 3. P. 1198–1205.
- Knight Ch.A., Molinari N.A., Petrov D.A.* 2005. The large genome constraint hypothesis: evolution, ecology and phenotype // *Ann. Bot.* V. 95. P. 177–190.
- Lewis L.A., McCourt R.M.* 2004. Green algae and the origin of land plants // *Amer. J. Bot.* V. 91. P. 1535–1556.
- Margulis L.* 2004. Serial endosymbiotic theory (SET) and composite individuality. Transition from bacterial to eukaryotic genomes // *Microbiol. Today*. V. 31. P. 172–174.
- Morley R.J.* 2007. Cretaceous and Tertiary climate change and the past distribution of megathermal rainforests // *Tropical rainforest responses to climate change*. Berlin: Springer. P. 1–31.
- Muller J.* 1981. Fossil pollen record of extant angiosperms // *Bot. Rev.* V. 47. P. 1–142.

- Nikolaev S.D., Oskina N.S., Blyum N.S., Budenschikova N.V.* 1998. Neogene–Quaternary variations of the “Pole–Equator” temperature gradient of the surface oceanic waters in the North Atlantic and North Pacific // *Glob. Planet. Change*. V. 18. № 3–4. P. 85–111.
- Ohri D.* 2005. Climate and growth form: the consequences for genome size in plants // *Plant Biol*. V. 7. P. 449–458.
- Pate J.S., Gunning B.E.S.* 1969. Vascular transfer cells in Angiosperm leaves. A taxonomic and morphological survey // *Protoplasma*. V. 68. P. 135–156.
- Pollard D., DeConto R.M.* 2005. Hysteresis in Cenozoic Antarctic ice-sheet variations // *Global and Planetary Change*. V. 45. P. 9–21.
- Rieseberg L.H., Brouillet L.* 1994. Are many plant species paraphyletic? // *Taxon*. V. 43. № 1. P. 21–32.
- Sakai A., Larcher W.* 1987. Frost survival of plants (responses and adaptation to freezing stress). Berlin: Springer. 321 p.
- Salzmann U., Haywood A.M., Lunt D.J.* et al. 2008. A new global reconstruction and data-model comparison for the Middle Pliocene // *Glob. Ecol. Biogeogr*. V. 17. P. 432–447.
- Schmidt-Lebuhn A.N., Fuchs J., Hertel D.* et al. 2010. An Andean radiation: polyploidy in the tree genus *Polylepis* (Rosaceae, Sanguisorbeae) // *Plant Biol*. V. 12. P. 917–926.
- Smith S.E., Road D.J.* 1997. Mycorrhizal symbiosis. London: Acad. Press. 240 p.
- Stewart W.N., Rothwell G.W.* 1993. Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 536 p.
- Veizer J., Ala D., Azmy K.* et al. 1999. $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ evolution of phanerozoic seawater // *Chem. Geol*. V. 161. № 1–3. P. 59–88 (http://www.science.uottawa.ca/geology/isotope_data).
- Wodniok S., Brinkmann H., Glockner G.* et al. 2011. Origin of land plants. Do conjugating green algae hold the key? // *BMC Evol. Biol*. V. 11. P. 104–117.
- Woodward F.I., Smith S.N.* 1995. Predictions and measurements of the maximum photosynthetic rate, Amax, at the Global scale // *Ecophysiology of Photosynthesis*. Berlin: Springer. P. 491–511.

Reconstruction of higher plants exit to land and return to water

Yu. V. Gamalei

Higher plants exit to land and secondary return to water are reconstructed on the material of modern plant objects. Results of contemporary research of the genome size, root mycorrhization, and conducting system structure are presented for land and secondary water herbs. Their potential capacities to recycling during biosphere evolution are discussed as well as the possibility of water environment to be the temporary reservation for plant protection during extreme situations in aerotop and for next expansion after it.

Key words: endosymbiogenesis, genome size, mycorrhiza, xylem, apoplast, stomata apparatus, evolution, higher plants, secondary-water herbs

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ НА ЮВЕНИЛЬНЫХ ВУЛКАНОГЕННЫХ СУБСТРАТАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ КАМЧАТКИ

А.П. Кораблёв, В.Ю. Нешатаева

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, С.-Петербург

korablev-anton@yandex.ru, vneshataeva@mail.ru

Охарактеризованы пионерные растительные сообщества на молодых лавовых потоках вулкана Толбачик, изучено формирование растительного покрова на датированных лавовых потоках вулканического плато Толбачинский дол. Рассмотрены особенности протекания сингенетических сукцессий на ювенильных вулканогенных субстратах в зависимости от типа лавы, структуры лавового потока, степени подвижности субстрата, высоты над уровнем моря. Приведена геоботаническая характеристика пионерных, серийных и длительнопроизводных сообществ на 7 лавовых потоках возраста от 35 до 1 800 лет. Установлены последовательные стадии формирования растительных сообществ на разновозрастных лавовых субстратах. Дана оценка продолжительности различных стадий первичных сукцессий.

Современный вулканизм оказывает значительное воздействие на структуру и динамику растительного покрова Камчатки. В настоящее время на полуострове площадью 350 тыс. км² насчитывается 30 действующих и 120 потухших вулканов. Под воздействием вулканогенных факторов происходит уничтожение и повреждение растительного покрова на обширных территориях. При эффузивных извержениях, сопровождающихся излияниями лавовых потоков, происходит полное уничтожение растительности. При эксплозивных извержениях на поверхность выпадают значительные объемы рыхлого пирокластического материала – тефры, шлака и пемзы. Небольшие извержения (объем выбросов 1–10 млн. м³) отмечаются на Камчатке почти ежегодно. Крупные извержения объемом до 1 км³ наблюдаются каждые 20–50 лет, уничтожая растительный покров на территории свыше 100 км² и нарушая его на площади до 1 тыс. км². Катастрофические извержения объемом свыше 1 км³ происходят, в среднем, каждые 400 лет. При этом площадь поражения растительности составляет 1 000–10 000 км². Гигантские катастрофические извержения объемом 10–100 км³ случаются, в среднем, раз в 1000 лет (Мелекесцев и др., 1997). Установлено, что на

протяжении голоцена на Камчатке имели место 24 гигантские вулканогенные катастрофы, уничтожившие растительный покров на площади более 100 тыс. км² и нарушившие его на территории около 400 тыс. км² (Grishin, del-Moral, 1996). За последние 100 лет вулканическими извержениями была уничтожена растительность на территории около 2 тыс. км², что составляет 0.6 % от площади полуострова (Гришин, 2003).

Плоский Толбачик является одним из наиболее активных вулканов Камчатки. К югу от его подножья расположено обширное лавовое плато Толбачинский дол, образованное многочисленными лавовыми потоками и шлаковыми конусами, тянущимися вдоль 30-километрового разлома. Тефрохронологический анализ лавовых потоков позволил восстановить историю извержений, происходивших здесь в голоцене (Брайцева и др., 1984). Толбачинская региональная зона шлаковых конусов возникла в раннем голоцене (10 тыс. л. н.). Установлено, что вулканическая активность проявлялась прерывисто, импульсами: периоды наиболее крупных извержений Толбачика происходили в раннем голоцене, а затем около 6.9, 3.5, 2.6, 1.9, 1.3 и 1.0 тыс. л.н. (по данным радиоуглеродного датирования C¹⁴). Современный период вулканической активности начался около 300 лет назад, с извержениями в 1740, 1904, 1941 и 1975–1976 гг. (Брайцева и др., 1981, 1997). Последнее из них, Большое трещинное Толбачинское извержение 1975–1976 гг., является одним из самых мощных трещинных извержений на планете, зафиксированных в историческое время. Объем изверженных пород составил 2.2 км³, растительность была полностью уничтожена на площади около 100 км² и частично повреждена на площади более 400 км² (Grishin, del Moral, 1996).

Влияние пеплопадов на растительность, а также пионерные стадии зарастания шлаковых полей и лавовых потоков Толбачика кратко охарактеризованы в ряде работ (Быкасов, 1981, 1990; Сидельников, Шафрановский, 1981, 1983; Гришин, 1992, 1996; Гришин, Шляхов, 2009). Возрастное расчленение голоценовых лавовых потоков Толбачинского дола проведено О.А. Брайцевой, И.В. Мелекесцевым и В.В. Пономаревой с использованием тефрохронологических и геохронологических методов (Braitseva et al., 1997). Ими установлено пять возрастных групп лавовых потоков, образовавшихся 500–10 000 л.н. (Брайцева и др., 1978, 1981). К шестой группе мы относим современные лавовые потоки извержений 1975–1976 и 1941 гг.

Цель настоящей работы – детальная геоботаническая характеристика сообществ и анализ формирования лесной растительности на разновозрастных лавовых потоках на высотах 100–900 м над ур. моря. Задачи исследования: выявление основных закономерностей формирования растительных сообществ на лавовых потоках и анализ особенностей восстановительной динамики в ходе первичных сукцессий. Серийные сообщества тополевых редколесий и пионерный растительный покров свежих лавовых покровов охарактеризованы нами ранее (Нешатаева и др., 2007а,б, 2008; Кораблёв, Нешатаева, 2011).

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Ключевская группа вулканов (площадь 6 500 км²), расположена в северо-восточной части Центральной Камчатской депрессии и включает 12 крупных вулканов четвертичного возраста и около 400 мелких вулканических конусов. Наиболее активными являются вулканы Ключевской, Безымянный и Плоский Толбачик.

Климат района исследований характеризуется как умеренно-континентальный с продолжительной холодной малоснежной зимой и теплым летом. Для юго-западных склонов вулкана Плоский Толбачик и плато Толбачинский дол характерна низкая среднегодовая температура воздуха: на высотах около 1000 м над уровнем моря она составляет –3–4 °С. Средняя температура января – –18–22 °С, что на 5–10 °С ниже, чем на восточных склонах. Средняя температура июля +11–12 °С. Продолжительность вегетационного периода 50–60 дней, в зависимости от высоты над уровнем моря. Годовая сумма осадков 600 мм. Средняя высота снежного покрова не более 0.7 м. Длительность залегания снежного покрова на высотах 500–600 м составляет 225 дней в году, на высотах 900–1000 м – 240 дней в году (Кондратюк, 1974; Научно-прикладной..., 2001).

Высотная поясность растительности наиболее полно выражена на западном склоне вулкана Ушковский и плато Ушковский дол, которые длительное время (около 9 тыс. лет) не были подвержены катастрофическим вулканогенным нарушениям (Мелекесцев и др., 2001). На высотах до 200 м над ур. моря здесь распространены кустарниково-разнотравные, бруснично-зеленомошные и багульниковые лиственничники из *Larix cajanderi* и производные белоберезняки из *Betula platyphylla*. На высотах 200–400 м встречаются низкотравно-зеленомошные ельники из *Picea ajanensis*. На высотах 400–600 м преобладают лиственничники голубичные с подлеском из кедрового стланика (*Pinus pumila*). На высотах 600–950 м распространены кустарниково-разнотравные и вейниковые каменноберезняки из *Betula ermanii*. Верхняя граница леса (950–1000 м) образована лиственничными редколесьями с подлеском из кедрового стланика. Подгольцовый пояс стлаников выражен на высотах 1000–1200 м, он представлен рододендроновыми кедровостланиками и ольховниками вейниковыми. Горно-тундровый пояс расположен на высотах до 1600 м, снеговая линия находится на высоте около 2000 м над ур. моря. В окрестностях действующих вулканов закономерности высотной дифференциации растительности несколько нарушены, значительные территории занимают лавовые потоки и шлаковые поля.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В 2006–2010 гг. проведены детально-маршрутные исследования растительного покрова плато Толбачинский Дол. На 200 пробных площадях (20x20 м для лесов и редколесий и 10x10 м для травянистых, кустарниковых и

стланиковых сообществ), заложенных вдоль высотного градиента (70–900 м над ур. моря), проведены детальные геоботанические исследования. Координаты пробных площадей и высоту над уровнем моря определяли с помощью персонального GPS-навигатора. Для лесных и стланиковых сообществ проводили инструментальную подеревную таксацию древостоя, стланикового и кустарникового ярусов. Для определения возраста древостоев отбирали керны с помощью бура Преслера. Подрост и возобновление древесных пород и кустарников учитывали на круговых площадках по стандартной методике.

Принадлежность лавовых субстратов к возрастной группе устанавливали методом изучения морфологии почвенно-пирокластического чехла с помощью выявления прослоев маркирующих пеплов, датированных с применением радиоуглеродного (^{14}C) метода. Кроме того, проводили привязку пробных площадей к крупномасштабной топографической основе (масштаб 1:25 000) и схеме датированных лавовых потоков, составленной сотрудниками Института вулканологии и сейсмологии ДВО РАН (Брайцева и др., 1994). Нами рассмотрены первичные сукцессии на 7 разновозрастных лавовых потоках возраста от 35 до 1 800 лет.

При камеральной обработке геоботанических описаний использовали метод табличного эколого-фитоценотического анализа в программе EXEL с учетом видов-доминантов и дифференцирующих видов высокой константности. Латинские названия сосудистых растений приведены по «Каталогу...» (Якубов, Черныгина, 2004), листостебельных мхов – по И.В. Чернядьевой (Chernyadjeva, 2005), печеночников – по Константиновой (Konstantinova et al., 1992), лишайников – по Сантесон (Santesson et al., 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Первичные сукцессии на лавах изучены на современных лавовых потоках – Северный Прорыв (1975 г.), Южный Прорыв (1976 г.), а также на позднеголоценовых лавовых потоках, которые не подвергались воздействию пеплопадов. Это молодые лавовые потоки, излившиеся из конусов Звезда (270 лет) и Высокая (около 950 лет); средневозрастной поток г. Каменная (около 1300 лет); старые лавовые потоки конусов Недоступный (около 1500 лет) и Потерянный (около 1800 лет).

Современные лавовые потоки VI группы (возраст 35–36 лет)

В результате извержения 1975–1976 гг. образовались два обширных лавовых поля, расположенные на разных высотах в 18 км друг от друга и характеризующиеся различной структурой и составом лав. Лавовый поток Северного Прорыва (СП) находится на западном склоне плато на высотах 500–880 м над ур. моря (рис. 1), его длина 5 км. Лавы аа-типа (обломочные, вязкие), поверхность потока шлаково-глыбовая (Федотов и др., 1991). По петрохимическому составу лав СП преобладают магнезиальные базальты



Рис. 1. Лавовый поток Северного Прорыва (выделен темной заливкой) на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Условные обозначения: 1 – границы лавовых потоков, 2 – шлаковые конусы, 3 – конусы стратовулканов Острого и Плоского Толбачиков.

умеренной щелочности, также представлены магнезиальные промежуточные базальты (Брайцева и др., 1984). Заращение потока СП через 10 лет после извержения охарактеризовано С.Ю. Гришиным (1992). По его данным, поселение растений на потоке в 1985 г. было крайне незначительным. Он отметил единичные 4-летние всходы тополя и отдельные особи *Salix pulchra*, *Chamerion angustifolium*, *Papaver microcarpum* и *Poa* sp.

По нашим данным, через 35 лет после извержения на лавовом потоке СП сформировался разреженный растительный покров, представленный разреженными моховыми и лишайниково-моховыми группировками со средним проективным покрытием около 10 %. Из мхов преобладает *Racomitrium lanuginosum* – вид, характерный для молодых лавовых субстратов многих вулканических областей Северного полушария; его покрытие составляет 5–20 %. В местах с мелкоземом также обилён *Niphotrichum canescens*. Из лишайников высокого проективного покрытия (до 25 %), достигает *Stereocaulon vesuvianum*, широко распространенный на вулканогенных субстратах по всему миру (вулканы Европы, Исландии, Японии, Камчатки, Новой Зеландии, Чили). Поселяющиеся на лавах мхи и лишайники способствуют удержанию мелкозема и участвуют в формировании

первичной почвы. Сосудистые растения встречаются редко. С уменьшением высоты над уровнем моря и с продвижением от центра к периферии потока общее проективное покрытие и видовое разнообразие сосудистых растений увеличивается. В верхней части лавового потока СП, расположенной в поясе стлаников, отмечены единичные особи *Ermania parryoides*, *Papaver microcarpum*, *Chamerion angustifolium* и *Poa malacantha*, характерные для шлаковых полей. Из древесных растений отмечен подрост тополя душистого (*Populus suaveolens*) и каменной березы. В нижней части лавового потока СП, расположенной в лесном поясе, разнообразие сосудистых растений значительно выше. По периферии лавового потока встречаются всходы и подрост тополя, древовидных ив (*Salix udensis*, *S. caprea*, *S. bebbiana*) и кустарников (*Spiraea beauverdiana*, *Ribes triste* и др.). Реже встречается подрост березы каменной и лиственницы. Из трав обычны *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsdorffii*, *Poa malacantha*, *Chamerion angustifolium*, *Saxifraga cherlerioides* и др. На бортах лавового потока, граничащих с лиственничным лесом, отмечено значительное количество подраста лиственницы, встречаются молодые кусты *Pinus pumila*. На участках мелкоглыбовых лав (размер глыб 10–50 см) с колючей поверхностью, а

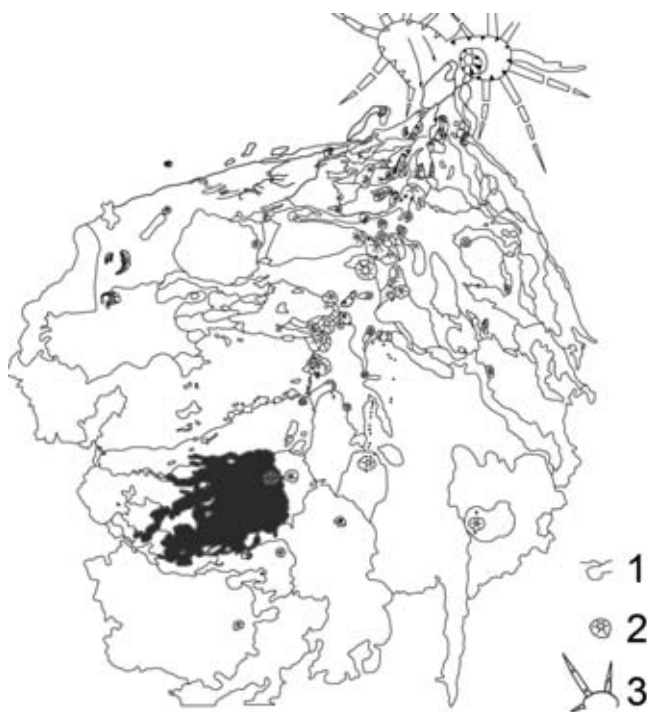


Рис. 2. Лавовый поток Южного Прорыва (выделен темной заливкой) на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Условные обозначения: 1 – границы лавовых потоков, 2 – шлаковые конусы, 3 – конусы стратовулканов Острого и Плоского Толбачиков.

также в провалах и микропонижениях лавового потока формируются сомкнутые моховые (асс. *Racomitrium lanuginosii*) и мохово-лишайниковые сообщества (асс. *Stereocaulium vesuvianum racomitriosum*).

Обширное лавовое поле Южного Прорыва (ЮП) расположено на юго-запад от шлакового конуса ЮП на высотах 150–385 м над ур. моря (рис. 2). По петрохимическому составу лавы относятся к субщелочным глиноземистым базальтам (Брайцева и др., 1984). Поток представлен лавами аа и пахоэное (гладкие, менее вязкие лавы) (Федотов и др., 1991). Лавовые глыбы и плиты имеют пористую, колючую и мелкобороздчатую поверхность, которая активно заселяется мхами и лишайниками. Растительный покров на лавах ЮП в целом более сомкнутый, чем на лавах СП. Через 35 лет после извержения здесь сформировались разреженные моховые и лишайниково-моховые группировки с общим проективным покрытием 15–30 %. Видовой состав мохообразных и лишайников сходен с таковым на лавах СП. Сомкнутый покров мхи образуют на мелкобороздчатой поверхности волнистых и канатных лав пахоэное, а также в ложбинах глыбовых и плоскоглыбовых аа-лав. В этих местообитаниях растительность представлена ракомитриевыми и ракомитриево-стереокаулевыми сообществами проективным покрытием около 75 %. В трещинах лавовых плит, где накапливается мелкозем, формируются сильно разреженные травяные группировки с участием злаков (*Calamagrostis purpurea* s.l., *Festuca altaica*, *Poa malacantha* и др.), папоротников (*Dryopteris fragrans*, *Gymnocarpium dryopteris*), камнеломок и мезофильного разнотравья. К этим местообитаниям приурочены редкие всходы и подрост древесных растений – тополя, древовидных ив и других деревьев и кустарников.

Молодые лавовые потоки V группы (возраст до 1000 лет)

Лавовый поток конуса Звезда (возраст 270 лет) расположен на юго-западном склоне плато на высотах 100–600 м над ур. моря (рис. 3). Преобладающий тип лав – пахоэное, встречаются и лавы аа. Поверхность потока представлена волнистыми и канатными лавами с мелкобороздчатой поверхностью, встречаются участки глыбовых и плитчатых лав с колючей и пористой поверхностью. По петрохимическому составу они относятся к субщелочным глиноземистым базальтам. В верхней части лавовый поток перекрыт чехлом пеплово-шлаковых отложений СП мощностью 20–30 см. На расстоянии 7–10 км от СП растительный покров на потоке не был нарушен пеплопадами, толщина пеплового чехла на поверхности лав – не более 3 см. Через 270 лет после извержения в нижней, слабо затронутой пеплопадом 1975 г., части лавового потока Звезды на канатных и волнистых лавах преобладают разреженные группировки кедрового стланика с единичными деревьями лиственницы, березы белой, рябины (*Sorbus sibirica*), тополя и древовидных ив. Из кустарников наиболее характерны *Juniperus sibirica* и *Spiraea beauverdiana*, из трав – *Pulsatilla nuttalliana*, *Poa malacantha* и *Dryopteris*

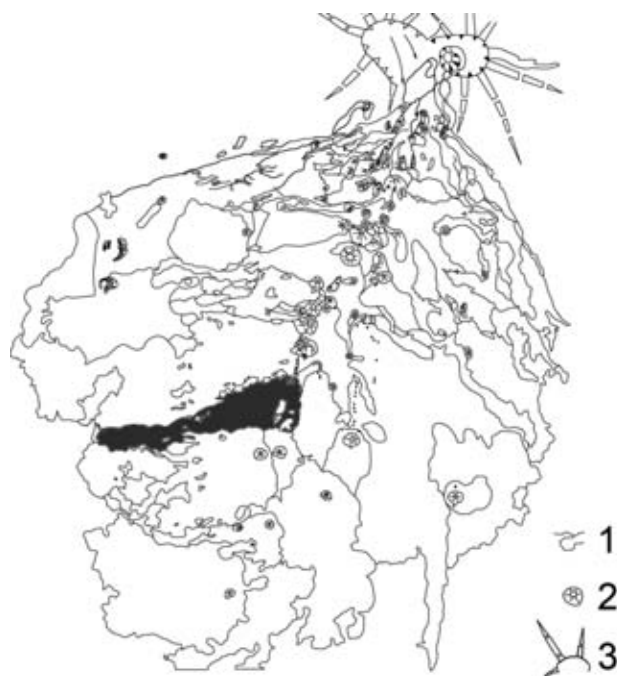


Рис. 3. Лавовый поток конуса Звезда (выделен темной заливкой) на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Условные обозначения: 1 – границы лавовых потоков, 2 – шлаковые конусы, 3 – конусы стратовулканов Острого и Плоского Толбачиков.

fragrans. Общее проективное покрытие 20–30 %. Наибольшая сомкнутость растительного покрова отмечена в понижениях между грядами лавового потока, здесь сформировались сообщества можжевельниковых кедровостлаников (асс. *Pinetum pumilae juniperosum*) с сомкнутостью стланикового яруса 0.6. На открытых участках встречаются сообщества кедровостлаников стереокаулевых (асс. *Pinetum pumilae stereocaulosum*), сомкнутость стланикового яруса 0.2–0.3. На ровных плитах лавовых гряд, возвышающихся над общей поверхностью потока, формируются разреженные мохово-лишайниковые группировки с крупными пятнами *Racomitrium lanuginosum* и *Stereocaulon vesuvianum*. Единично встречаются *Dryopteris fragrans*, *Pulsatilla nuttalliana* и *Saxifraga cherlerioides*. Сомкнутый мохово-лишайниковый покров формируется на глыбовых и плоскоглыбовых лавах потока Звезды и представлен сообществами стереокаулена везувийского (асс. *Stereocaulium vesuvianii*) и ракомитриево-стереокаулевыми сообществами – покрытие до 90 %. Судя по остаткам погибшей растительности и аэрофотоснимкам 1971 г., в верхней части лесного пояса (500–600 м) растительный покров до извержения 1975–1976 гг. был представлен кедровостланиковыми группировками в понижениях и провалах и мохово-лишайниковыми группировками на лавовых грядах. Деревья практически отсутствовали. В результате пеплопада

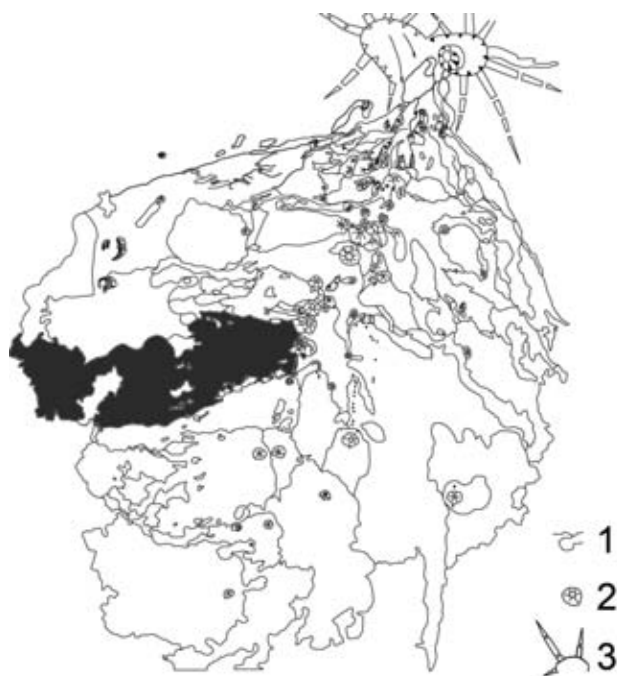


Рис. 4. Лавовый поток г. Высокая (выделен темной заливкой) на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Условные обозначения: 1 – границы лавовых потоков, 2 – шлаковые конусы, 3 – конусы стратовулканов Острого и Плоского Толбачиков.

при извержении СП поток Звезды был перекрыт пеплово-шлаковым чехлом мощностью до 30 см, что способствовало активному возобновлению тополя, лиственницы, кедрового стланика, спиреи и других видов. В результате через 35 лет здесь сформировались тополевые и лиственничные группировки, которые постепенно смыкаются, образуя тополевые и лиственничные редколесья (Кораблёв, Нешатаева, 2009, 2011).

Лавовый поток г. Высокая представляет собой обширное лавовое поле протяженностью 18 км, образовавшееся около 950 лет назад (рис. 4). Поток Высокой сложен субщелочными глиноземистыми базальтами, преимущественно глыбовыми и плоскоглыбовыми аа-лавами с колючей поверхностью лавовых отделеностей. Поток тянется в западном направлении, спускаясь с высоты 700 м в долину р. Озерная (50 м); с юга он перекрыт потоком Звезды. На расстоянии 3–4 км от вершины потока преобладают волнистые, реже – канатные лавы пахоезое с мелкобороздчатой структурой поверхности. В верхней части поток перекрыт пеплово-шлаковыми отложениями СП, мощностью до 1 м и более, уничтожившими и сильно нарушившими растительный покров на расстоянии до 8 км от центра извержения. Судя по остаткам погибшей растительности и материалам аэрофотосъемки 1971 г., до извержения 1975–1976 гг. в верхней части потока (выше 500–550 м) на волнистых

лавах были распространены кедровостланиковые группировки с куртинами *Pinus pumila* в понижениях и в трещинах между плитами. Местами встречались отдельные экземпляры *Larix cajanderi*. На глыбовых лавках были распространены лишайниковые сообщества (асс. *Stereocaulum vesuvianii*).

Ниже 500 м над ур. моря лавовый поток Высокой представлен глыбовыми и плоскоглыбовыми россыпями аа-лав. По своему внешнему облику и характеру растительного покрова он резко контрастирует с более молодым лавовым потоком Звезды. Растительный покров здесь довольно однообразен, большая часть лавовых глыб и плит покрыта лишайниковыми и мохово-лишайниковыми «коврами» (асс. *Stereocaulum vesuvianii*, асс. *Stereocaulum vesuvianii racomitriosum*), общее покрытие мохообразных и лишайников 60-90 %. На возвышающихся грядках лавового потока проективное покрытие меньше, чем в понижениях. Здесь встречаются разреженные мохово-лишайниковые группировки с преобладанием *Racomitrium lanuginosum* и *Stereocaulon vesuvianum* и значительным участием накипных лишайников родов *Rhizocarpon* и *Lecanora*. Единично отмечены *Dryopteris fragrans*, *Pulsatilla nuttalliana* и *Poa malacantha*. В провалах и понижениях лавового потока, где накапливаются пепел и мелкозем, формируются кедровостланиковые группировки. В целом, видовое разнообразие и участие сосудистых растений на лавовом потоке Высокой ниже, чем на более молодом потоке Звезды. Это объясняется однообразием экотопов и менее благоприятным для поселения сосудистых растений типом поверхности лав. Следует отметить, что пеплопад СП 1975 г. также отразился на ходе пионерных сукцессий на потоке Высокой (в его верхней части). Территорию, где выпало от 10–15 см тефры, быстро заселили тополь и лиственница; в настоящее время здесь распространены разреженные кедровостланиково-тополевые группировки. В местах, где тефры выпало больше, сформировались тополевые и лиственничные редколесья.

Средневозрастные лавовые потоки IV группы (возраст 1 000–1 500 лет)

Изучен растительный покров лавовых потоков конусов Клешня, Каменистая, Алайд, датируемых возрастом 1000–1500 лет. Первичные сукцессии на лавках, не перекрытых пепловым чехлом, прослеживаются только на потоке г. Каменистая.

Извержение прорыва г. Каменистая произошло примерно 1300 лет назад. Лавовый поток Каменистой находится на юго-западе плато и спускается с 400 до 70 м над ур. моря в долину р. Озерная (рис. 5). Он представлен магнезиальными промежуточными базальтами преимущественно санторианского типа (крупноглыбовые лавы с размером отдельностей 2–6 м и гладкими поверхностями разлома). В верхней части лавовый поток неоднократно подвергался пеплопадам от извержений в осевой части плато, здесь мощность почвенно-пирокластического чехла (ППЧ) на поверхности лав составляет около 30 см, нижняя часть потока была удалена от основ-

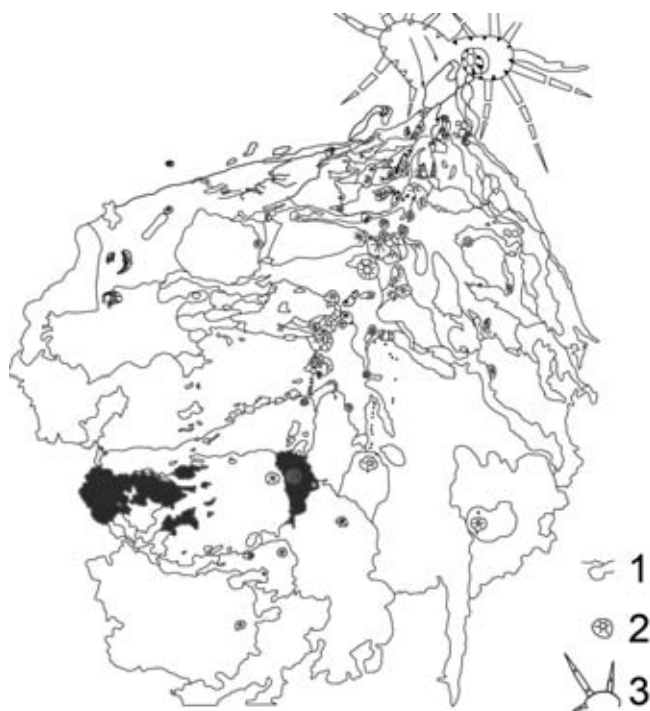


Рис. 5. Лавовый поток г. Каменистая (выделен темной заливкой) на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Условные обозначения: 1 – границы лавовых потоков, 2 – шлаковые конусы, 3 – конусы стратовулканов Острога и Плоского Толбачиков.

ных пеплопадов и средняя мощность ППЧ здесь составляет не более 5 см. В 1976 г. значительная часть лавового поля Каменистой была перекрыта лавами Южного прорыва. В верхней части потока растительный покров был уничтожен и значительно нарушен пеплопадами. Первичные сукцессии на лавах Каменистой выражены в юго-западной оконечности дола, в долине р. Озерная, где они не были перекрыты отложениями пепла и шлака. Крупноглыбовые лавы с глубокими провалами между глыбами и гладкой поверхностью, а также плоскоглыбовые россыпи препятствуют накоплению пепла, мелкозема и органики, что существенно затрудняет поселение растений. За 1300 лет в понижениях лавового потока сформировались сообщества кедровостлаников можжевельников (асс. *Pinetum pumilae juniperosum*) с сомкнутостью полога стлаников не более 0.15. На плоскоглыбовых лавах преобладают стереокаулевые сообщества с проективным покрытием лишайников до 80 %. Растительный покров на крупноглыбовых лавах с гладкой поверхностью разрежен (покрытие 15–30 %) и представлен мохово-лишайниковыми группировками с преобладанием *Stereocaulon vesuvianum* и *Racomitrium lanuginosum* и участием накипных лишайников (виды родов *Rhizocarpon*, *Lecanora* и *Xanthoparmelia*). На лавах Каменистой почва успела

сформироваться лишь в понижениях потока, под сообществами кедрового стланика, мощность почвенного профиля здесь составляет около 10 см.

Верхняя часть потока Каменистой (на высотах 300–400 м) подвергалась воздействию пеплопадов мощных извержений конусов Алаид и Песчаные горки (1200–1250 лет назад). О растительном покрове, существовавшем до извержения 1976 г., мы можем судить по аэрофотоснимкам 1971 г. и остаткам погибшей растительности. В верхней части потока растительный покров был более сомкнут, чем в нижней части. В провалах и понижениях лавового потока, а также на лавовых плитах, задерживающих мелкозем, произрастали сообщества кедростлаников можжевельников с отдельными лиственницами; местами встречались сомкнутые лиственничники кедростланиковые (асс. *Laricetum sajanderi pumilae pinosum*) и лиственничники багульниково-кедростланиковые (асс. *Laricetum sajanderi ledoso-pumilae-pinosum*). На большей части лавового потока, там, где не накапливались пепел и шлак, растительный покров соответствовал покрову, описанному в его нижней части.

Старые лавовые потоки III группы (возраст 1 500–2 000 лет)

Лавовый поток конуса Недоступный (возраст около 1500 лет) находится в юго-западной части Толбачинского дола и граничит с потоком Каменистой (рис. 6). Он расположен на высотах 70–280 м над ур. моря и сложен

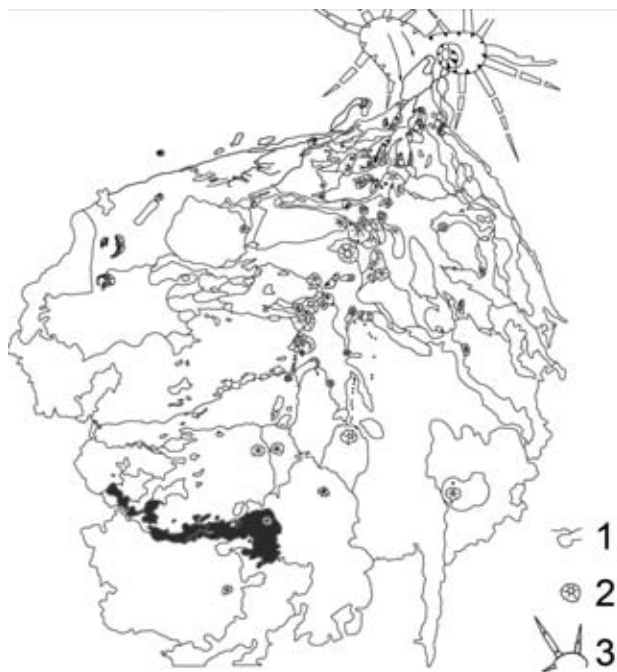


Рис. 6. Лавовый поток конуса Недоступный (выделен темной заливкой) на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Условные обозначения: 1 – границы лавовых потоков, 2 – шлаковые конусы, 3 – конусы стратовулканов Острого и Плоского Толбачиков.

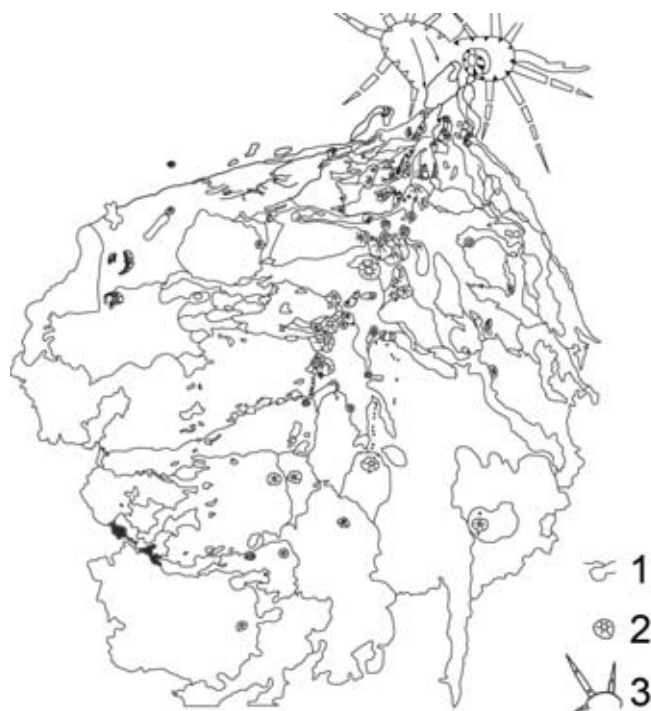


Рис. 7. Лавовый поток конуса Потерянный (выделен темной заливкой) на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Условные обозначения: 1 – границы лавовых потоков, 2 – шлаковые конусы, 3 – конусы стратовулканов Острого и Плоского Толбачиков.

магнезиальными промежуточными базальтами. Преобладают волнистые лавы пахозное с мелкобороздчатой поверхностью, часто встречаются вертикально стоящие крупные плиты и глыбы, возвышающиеся над потоком, и глубокие (до 4 м) провалы. Мощность ППЧ на поверхности лав около 20 см, в почвенном профиле обнаруживается присутствие мелкой тефры извержений конусов Толбачинского дола и прослой пеплов вулкана Шивелуч. Накопление на поверхности потока мелкозема способствовало более быстрому формированию лесных сообществ.

Растительный покров потока Недоступного значительно отличается от покрова более молодых потоков, описанных выше. Здесь распространены лиственничные редколесья кедровостланиковые и багульниковые (асс. *Sublaricetum sajanteri ledosum*), сомкнутость древесного яруса 0.2–0.3. На вертикальных лавовых плитах и глыбах, выходящих на поверхность, преобладают синузии эпилитных лишайников *Stereocaulon vesuvianum* и *S. symphycheilum*. Столь заметное отличие растительного покрова 1500-летнего потока Недоступного от 1300-летнего потока Каменистой, объясняется различным типом поверхностей лав. Волнистые лавы с бороздчатой поверхностью лучше задерживают мелкие частицы пепла, мелкозема и органики, чем крупноглыбовые

и плитчатые лавы. Это подтверждается наличием значительно более мощного почвенно-пирокластического чехла на потоке Недоступного.

1800-летний лавовый поток конуса Потерянный расположен на высотах 70–250 м над ур. моря в юго-западной части Толбачинского дола (рис. 7). Он в значительной степени перекрыт лавами Недоступного и более поздних извержений и выходит на поверхность лишь в нижней части, у истоков р. Озерная. Поток Потерянного сложен магнезиальными промежуточными базальтами, преобладают волнистые лавы с отдельными крупными плитами и глубокими провалами, структура поверхности лав колючая и мелкобороздчатая. По облику он сходен с потоком Недоступного, но отличается более мощным почвенно-пирокластическим чехлом (25–30 см) и значительно более сомкнутым растительным покровом. Растительность в нижней части потока представлена сообществами лиственничников багульниково-брусничных (асс. *Laricetum cajanderi ledosum*, субасс. *vaccinosum*) и лиственничников багульниково-кедровостланиковых (асс. *Laricetum cajanderi ledoso-pumilae-pinosum*). Сомкнутость древесного яруса 0.4–0.5. В составе лиственничников на лавовом потоке Потерянного отмечены единичные экземпляры ели (*Picea ajanensis*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сингенетические сукцессии на свежих лавовых субстратах начинаются через 3–5 лет после извержения с поселения пионерных видов растений, способных произрастать при отсутствии почвенного покрова. Особенностью пионерных сукцессий на молодых лавовых потоках является одновременное поселение видов различных жизненных форм и видовых стратегий – от накипных лишайников до кустистых и листоватых лишайников и листостебельных мхов, от пионерных видов розеточных трав до подроста древесных и кустарниковых пород – потенциальных ценозообразователей. В настоящее время, на молодых лавовых потоках (возраст до 1 000 лет) в лесном поясе формируется разреженный растительный покров, образованный эпилитными мохово-лишайниковыми сообществами, реже кедровостланиковыми группировками с участием лиственницы, березы белой, рябины. При выпадении рыхлой тефры, перекрывающей лавовый субстрат, идет активное возобновление тополя и лиственницы. На средневозрастных лавовых потоках (1 000–1 500 лет) в понижениях распространены кедровостланики можжевельные, на плоскоглыбовых лавах преобладают сообщества стереокаулена везувийского. В верхней части плато, перекрытой пеплами, сомкнутость растительного покрова выше, присутствуют отдельные участки сомкнутых лиственничников. На старых лавовых потоках (возраст 1 500–2 000 лет) распространены лиственничные редколесья кедровостланиковые и багульниковые, а также встречаются лиственничники багульниково-брусничные и багульниково-кедровостланиковые.

Скорость и характер протекания первичных сукцессий на лавах, в первую очередь определяются типом поверхности лавового потока, а также структурой поверхности лав. Наименее благоприятными для поселения растений являются пахоэное и санторианские лавы с гладкой структурой поверхности. В первом случае принесенный мелкозем уносится ветром, во втором – проваливается в расселины между глыбами. На крупноглыбовых санторианских лавах даже через 1.5 тыс. лет после извержения не успевает образоваться сомкнутый мохово-лишайниковый покров. Глыбовые и плоскоглыбовые аа-лавы с пористой и колючей структурой поверхности зарастают преимущественно мохообразными и лишайниками и очень медленно заселяются сосудистыми растениями. Здесь довольно быстро поселяются эпилитные мхи и лишайники, и уже через 30–50 лет образуются сомкнутые мохово-лишайниковые сообщества, которые при отсутствии внешних воздействий (пеплопады, пожары и др.) неопределенно долгое время могут оставаться неизменными. Формирование лесной растительности быстрее всего идет на широких плитах волнистых и канатных лав пахоэное с шероховатой, бороздчатой и колючей структурой поверхности, которая способствует удержанию мелкозема. Уже через 250–300 лет после извержения на таких лавах в лесном поясе формируются сообщества кедрового стланика с участием отдельных деревьев. Под воздействием умеренных пеплопадов здесь через 1 500–1 800 лет формируются сомкнутые лиственничные леса.

Другим существенным фактором, влияющим на скорость и характер протекания первичных сукцессий на лавах, является возможность привноса мелкозема, в первую очередь, пепла и шлака. Образование локальных отложений пепла и шлака мощностью до 20 см на поверхности лавового потока способствует частичному повреждению растительного покрова, однако при этом усиливается возобновление древесных и кустарниковых пород, опад которых формирует лесную подстилку на поверхности лав, способствуя почвообразованию и ускорению хода сукцессий. В то же время, более мощные отложения тефры (свыше 50 см) уничтожают растительный покров и перекрывают лавовые потоки пирокластическим чехлом, инициируя первичные сукцессии на рыхлой тефре, которые мы в настоящей работе не рассматриваем.

Близость источников поступления семян также сказывается на скорости формирования сообществ. При наличии поблизости стены леса, «окон» в лавовом потоке с фрагментами сохранившихся старых сообществ или «рефугиумов» с сохранившимися отдельными растениями на лавах отмечается более богатый видовой состав и более высокое проективное покрытие видов. При удалении от краевых частей лавовых потоков к их центру видовой состав и сомкнутость растительного покрова уменьшаются.

Влияние высотной поясности растительности на процессы зарастания лавовых субстратов также прослеживается. При рассмотрении зарастания лавовых потоков, не перекрытых пеплом последнего извержения (поток

Звезды до 1975 г., потоки СП и ЮП), отмечено замедление скорости сукцессий на больших высотах над уровнем моря, что выражается в меньшей сомкнутости растительного покрова. Кроме того, высотное положение во многом определяет видовой состав формирующихся растительных сообществ.

На основании проведенных исследований построены таблица встречаемости растительных сообществ и группировок на лавовых потоках разного возраста (табл. 1) и обобщенная схема первичных сукцессий на лавовых потоках (рис. 8). Последовательность и продолжительность сукцессионных стадий определяли на основании сравнительного анализа растительного покрова на современных лавовых потоках (СП и ЮП) и на лавовых потоках различных возрастов, не подвергавшихся интенсивным пеплопадам. Кроме того, использовали ретроспективную карту растительности лесного пояса плато Толбачинский дол до извержения (1971 г.), составленную с использованием старой аэрофотосъемки, а также результаты раскопок растительных остатков на пробных площадях. Установлено, что заключительной стадией сукцессионной динамики лесной растительности Центральной Камчатки на нормально дренированных местообитаниях являются ельники зеленомошные (Нешатаева и др., 2010). Однако формирование значительных площадей ельников в условиях Толбачинского дола маловероятно, поскольку ель является породой, неустойчивой к вулканогенным и пирогенным нарушениям. Учитывая, что извержения на Толбачинском долу происходят, в среднем, каждые 400 лет (Большое..., 1984), а также то, что в вулканических районах часто происходят лесные пожары, можно считать, что формирование ельников на Толбачинском долу крайне

Таблица 1. Растительный покров на лавовых потоках плато Толбачинский дол.

Сообщества и группировки	Лавовые потоки			
	Современные (35-36 лет)	Молодые (до 1000 лет)	Средневозрастные (1000-1500 лет)	Старые (1500-2000 лет)
Эпилитно-лишайниковые группировки	+	+	+	
Серийные мохово-лишайниковые группировки	+	+	+	
Мохово-лишайниковые сообщества	+	+	+	
Серийные травяные группировки		+	+	
Серийные кустарниковые группировки		+	+	
Сообщества кедрового стланика		+	+	
Топольевые редколесья		+		
Лиственничные редколесья			+	+
Лиственничные леса				+



Рис. 8. Обобщенная схема первичных сукцессий растительности лесного пояса на лавовых потоках плато Толбачинский дол. Стрелками показаны направления сукцессий.

маловероятно. В качестве заключительной стадии сукцессий в лесном поясе плато Толбачинский дол мы рассматриваем лиственничники, на верхней границе леса – лиственничные редколесья.

Таким образом, видовой состав и структура растительного покрова вулканогенных субстратов будут зависеть не только от возраста подстилающего лавового потока, но и от типа и структуры поверхности лав, количества привнесенного мелкозема и наличия источников семян. Кроме того, состав и структура растительного покрова зависят от давности последнего нарушения и от мощности почвенно-пирокластического чехла. Под воздействием слабых и умеренных пеплопадов, при наличии источников семян, усиливаются процессы возобновления лиственницы и тополя, чему благоприятствует наличие рыхлого субстрата. Продолжительность сингенетических сукцессий на лавовых потоках от поселения пионерных видов до формирования сомкнутых лесных сообществ может быть оценена, в среднем, периодом 2 000–2 500 лет и более. Наши данные в целом согласуются с выводами С.Ю. Гришина с соавторами, оценивающих длительность первичной сукцессии на склонах вулкана Ксудач (Южная Камчатка) в 1 500–2 000 лет (Гришин и др., 1996, 1997; Grishin et al., 1996).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность к.б.н. И.В. Чернядьевой и к.б.н. Е.Ю. Кузьминой (БИН РАН) за определение образцов листостебельных мхов, к.б.н. М.В. Дулину (Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН) – печеночников, Д.Е. Гимельбранту и И.С. Степанчиковой (СПбГУ) – лишайников. Приносим нашу сердечную благодарность коллегам и товарищам по

186

экспедициям – П.И. Алексееву, М.П. Вяткиной, Л.Б. Головневой, П.Г. Ефимову, Э.М. Мачсу, Л.Л. Несову, В.Н. Тюрину и С.В. Щепетову, принимавшим участие в полевых исследованиях разных лет.

Работа поддержана Программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы» и РФФИ (проекты №№ 11-04-00027 и 12-04-32157).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Большое трещинное Толбачинское извержение 1975–1976 гг., Камчатка. 1984. М.: Наука. 638 с.
- Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Пономарева В.В.* 1978. Возрастное расчленение голоценовых вулканических образований Толбачинского дола // Геологические и геофизические данные о Большом трещинном Толбачинском извержении. М.: Наука. С. 64–72.
- Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Пономарева В.В.* и др. 1981. Тефрохронологические и геохронологические исследования Толбачинской региональной зоны шлаковых конусов // Вулканология и сейсмология. № 3. С. 14–28.
- Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Флеров Г.Б.* и др. 1984. Голоценовый вулканизм Толбачинской региональной зоны шлаковых конусов // Большое трещинное Толбачинское извержение. Камчатка. 1975–1976. М.: Наука. С. 177–209.
- Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Пономарева В.В.* и др. 1994. Возраст действующих вулканов Курило-Камчатского региона // Вулканология и сейсмология. № 4–5. С. 5–32.
- Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Пономарева В.В.* и др. 1997. Геохронология и параметры крупнейших эксплозивных извержений на Камчатке за последние 10 000 лет // Российская наука: Выстоять и возродиться. М. С. 237–244.
- Быкасов В.Е.* 1981. Шлаково-пепловый чехол извержения 1975 г. и поражение растительности Толбачинского дола // Вулканология и сейсмология. № 1. С. 76–78.
- Быкасов В.Е.* 1990. Восстановление растительности на шлаково-пепловых отложениях Толбачинского дола // Вопр. геогр. Камчатки. Вып. 10. С. 193–194.
- Гришин С.Ю.* 1992. Сукцессии подгольцовой растительности на лавовых потоках Толбачинского дола // Бот. журн. Т. 77. № 1. С. 92–100.
- Гришин С.Ю.* 1996. Растительность субальпийского пояса Ключевской группы вулканов. Владивосток. Дальнаука. 154 с.
- Гришин С.Ю., Крестов П.В., Верхолат В.П., Левус А.П.* 1997а. Влияние катастрофического извержения вулкана Ксудач (Камчатка, 1907) на лесную растительность // Комаровские чтения. Владивосток. Вып. 43. С. 210–244.
- Гришин С.Ю., Крестов П.В., Якубов В.В., дел Морал Р.* 1997б. О восстановлении растительности в районе катастрофического извержения вулкана Ксудач (Камчатка) // Бот. журн. Т. 82. № 6. С. 92–103.
- Гришин С.Ю.* 2003. Крупнейшие извержения XX века на Камчатке и Курильских островах и их влияние на растительность // Известия РГО. Т. 135. Вып. 3. С. 19–28.
- Гришин С.Ю., Шляхов С.А.* 2009. Растительность и почвы Толбачинского дола (Камчатка) // Вестн. КРАУНЦ. Науки о Земле. № 2. Вып. 14. С. 130–142.

- Кондратьев В.И. 1974. Климат Камчатки. М.: Гидрометеиздат. 204 с.
- Кораблёв А.П., Нешатаева В.Ю. 2009. Роль мощных вулканических пеплопадов в формировании растительности на лавах (п-ов Камчатка) // Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата. Тез. Междунар. научн. конф. Апатиты. С. 68–69.
- Кораблёв А.П., Нешатаева В.Ю. 2011. Динамика лесной растительности на лавовых потоках плато Толбачинский дол (Ключевская группа вулканов, Камчатка) // Бот. журн. Т. 96. № 11. С. 1440–1457.
- Мелекесцев И.В., Брайцева О.А., Пономарева В.В., Сулержицкий Л.Д. 1997. Крупнейшие эксплозивные извержения на Камчатке за последние 10 тысяч лет // Вестн. РФФИ. № 1. С. 21–29.
- Мелекесцев И.В., Хренов А.П., Кожемяка Н.Н. 1991. Тектоническое положение и общий очерк вулканов Северной группы и Срединного хребта // Действующие вулканы Камчатки. Т. 1. М.: Наука. С. 74–83.
- Научно-прикладной справочник по климату. 2001. Камчатская область. Вып. 27. СПб.: Гидрометеиздат. 597 с.
- Нешатаева В.Ю. Растительность полуострова Камчатка. М.: КМК. 2009. 537 с.
- Нешатаева В.Ю., Кораблёв А.П., Вяткина М.П. 2010. Еловые леса из *Pinus ajanensis* (*Pinaceae*) Центральной Камчатки и их классификация // Бот. журн. Т. 95. № 11. С. 1521–1549.
- Нешатаева В.Ю., Вяткина М.П., Головнева Л.Б. и др. 2007а. Тополевые редколесья на вулканических отложениях Толбачинского дола в Ключевской группе вулканов (Центральная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Докл. 7 науч. конф. Петропавловск-Камчатский. С. 92–119.
- Нешатаева В.Ю., Вяткина М.П., Головнева Л.Б. и др. 2007б. Формирование пионерного растительного покрова на лавовых потоках Северного и Южного прорывов (Толбачинский дол, Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Мат-лы 8 науч. конф. Петропавловск-Камчатский. С. 78–82.
- Нешатаева В.Ю., Вяткина М.П., Головнева Л.Б. и др. 2008. Формирование лесной растительности на лавовых потоках Толбачинского дола // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Докл. 8 науч. конф. Петропавловск-Камчатский. С. 167–227.
- Сидельников А.Н., Шафрановский В.А. 1981. Влияние извержения вулкана Толбачик 1975–1976 гг. (Камчатка) на растительность // Лесоводственные исследования на Сахалине и Камчатке. Владивосток, ДВНЦ АН СССР. С. 107–144.
- Сидельников А.Н., Шафрановский В.А. 1983. Зарастание пеплово-шлаковых отложений вулкана Толбачик (Камчатка) // Бот. журн. Т. 68. № 6. С. 812–817.
- Федотов С.А., Балеста С.Т., Двигало В.Н. и др. 1991. Новые Толбачинские вулканы // Действующие вулканы Камчатки. Т. 1. С. 214–274.
- Якубов В.В., Черныгина О.А. 2004. Каталог флоры Камчатки (Сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 165 с.
- Braitseva O.A., Ponomareva V.V., Sulerzhitsky L.D. et al. 1997. Holocene key-marker tephra layers in Kamchatka, Russia // Quaternary Research. 1. 47. P. 125–139.

- Chernyadjeva I.V.* 2005. A Check-list of the mosses of Kamchatka Peninsula (Far East) // *Arctoa*. V. 14. P. 13–34.
- Grishin S., R. del Moral.* 1996. Dynamics of forests after catastrophic eruptions of Kamchatka's volcanoes // I.M. Turner et al. (eds). Biodiversity and dynamics of ecosystems. National University of Singapore. V. 1. P. 133–146.
- Grishin S.Yu., del Moral R., Krestov P.V., Vercholat V.P.* 1996. Succession following the catastrophic eruption of Ksudach volcano (Kamchatka, 1907) // *Vegetatio*. V. 127. P. 129–153.
- Konstantinova N.A., Potemkin A.D., Schljakov R.N.* 1992. Check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSR // *Arctoa*. V. 1. № 2. P. 87–127.
- Santesson R., Moberg R., Nordin A.* et al. 2004. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala: Uppsala University, Museum of Evolution. 359 p.

The Patterns of Pioneer Vegetation Formation and Dynamics on the Juvenile Volcanogenic Substrata of Central Kamchatka

A.P. Korablev, V.Yu. Neshataeva

The pioneer plant communities on the young lava-flows of Tolbachik volcano (formed after the eruptions in 1975-76 and 1941) are characterized. The detailed floristic and plant community characteristics of the serial and subclimax woodlands and forest communities at the different-aged lava-flows (from 35 to 1800 yrs) on the volcanic plateau Tolbachinsky Dol are given. The specific serial and subclimax volcanogenic forest communities – pioneer herb aggregations, epilithophyte lichen and moss communities, poplar (*Populus suaveolens*) and larch (*Larix cajanderi*) open-forests were studied in details. They were typical on the young volcanic substrata in the forest belt (at the altitude 150-700 m a.s.l.). At the slopes of the volcanic plateau Tolbachinsky dol the poplar, larch and Siberian dwarf-pine (*Pinus pumila*) pioneer open-woodlands were formed at young lava-flows replacing the former stone-birch and larch forests with the under storey of Siberian dwarf-pine and dwarf-alder (*Alnus fruticosa* subsp. *kamtschatica*) shrubs that had been destroyed by the recent volcanic eruptions. The patterns of the pioneer plant successions on lava-flows are discussed. They depend on the type of lava, the structure of lava flow, the extent of mobility of substrata, the altitude above the sea level. The sequences of stages of pioneer successions were established. A scheme of primary successions on lava flows was compiled. The duration of pioneer successions were estimated.

Key words: vegetation, volcanism, lava flows, pioneer successions, Kamchatka.

Проблемы эволюции биосферы.

Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2013. С. 190–205.

<http://www.paleo.ru/institute/files/biosphere.pdf>

ПОЗДНЕДЕВОНСКИЕ РИФОВЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ: СПЕЦИФИКА СООБЩЕСТВ И БИОГЕННЫХ СТРУКТУР (НА ПРИМЕРЕ ТИМАНО-СЕВЕРОУРАЛЬСКОГО РЕГИОНА)

А.И. Антошкина

Институт геологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар

Antoshkina@geo.komisc.ru

Для позднедевонского этапа палеозойского рифообразования Тимано-Североуральского региона характерно формирование своеобразных мощных органогенных сооружений с распространением биогермных строматолитовых, спонгиостроматовых и фенестровых известняков с кальцисферами, природа которых до настоящего времени обсуждается. Показана специфика представителей рифовых сообществ и обосновывается классификационный генетический тип микробных холмов – образования пионерных стадий экологической сукцессии, как особенность гео-биосферных событий позднего девона.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Рифообразование на северо-востоке Европейской платформы было инициировано раскрытием на границе кембрия–ордовика Палеоуральского океана, располагавшегося в северных приэкваториальных широтах, и его дальнейшим развитием. Верхнедевонские рифогенные образования в виде массивных морфологически выраженных толщ карбонатов, достигающих мощности 700 м и более, отмечались многими исследователями при проведении стратиграфических исследований на территории севера Урала, поднятий Чернова и Чернышева и при изучении разрезов скважин Предуральского краевого прогиба и Печорской синеклизы для выявления перспектив их нефтегазоносности (Першина и др., 1971; Соломатин и др., 1976; Рифогенные зоны..., 1991; Беляева и др., 1998; Пармузина, 2007; Цыганко, 2011; House et al., 2000 и др.). Литолого-палеоэкологическим изучением охвачена лишь часть разрезов рифогенных толщ (Кушнарева, 1977; Тихий, 1984; Меннер и др., 1991; Антошкина, 2003; Antoshkina, 2006; Menner et al., 1996; Skompski et al., 2001 и др.). В естественных выходах верхнедевонские рифогенные толщи представлены линзовидным чередованием серых и светло-серых массивно-

го облика биогермных строматопорово-микробиальных, микробиальных и строматолитовых, ооидных, биокластовых, онколитовых и фенестровых известняков и их доломитовых разновидностей и т. д. Присутствуют обломочные разности в виде небольших участков, часто ярко пятнистые на фоне светлых кристаллов неоморфного карбоната, или маломощных линзочек (2–5 см). Их ошибочно принимали за склоновые обломочные фации биогермов и приводили в обоснование рифовой природы верхнедевонских карбонатных толщ. Микроскопическое изучение известняковых псевдобрекчий из разреза среднефранско-фаменской рифогенной толщи на р. Шарью поднятия Чернышева выявило вадозную природу их цементов (Antoshkina, 2006). Проведенные спектроскопические исследования методом ЭПР подтвердили автохтонное образование и эпигенетическую цементацию псевдобрекчий в условиях наименее мористых, где воздействие континентального сноса весьма ощутимо (Лютоев, Антошкина, 2009). Псевдобрекчии отражают обстановки литорали и супралиторали. Оолитовые известняки, отмечаемые исследователями в большинстве разрезов, за исключением разрезов на севере Урале (Елисеев, 1978; Skompski et al., 2001 и др.), не образуют крупных линзовидных или пластовых тел с хорошей сортировкой, косослоистыми текстурами и однородных по строению. Как показали исследования, «оолиты» имеют несовершенные формы, микробиальную оторочку или микробиальное ядро и ассоциируются с микробиальными сгустками и комками в перекристаллизованном кальцитовом цементе или пелитоморфном карбонате. Это не типичные оолитовые образования подвижководных условий отмели, а особый тип ооидов, которые являются конкреционными образованиями (кониатоидами) вадозных обстановок, отражающих многочисленные периодические колебания уровня моря во время накопления массивных толщ. Они могут представлять собой переотложенные в вадозных обстановках микробиальные онколиты, сформировавшиеся в условиях сублиторали (Антошкина, 2003; Flügel, 2004). Датирование конодонтами и другими фоссилиями, по мнению специалистов-палеонтологов, свидетельствует о начале формирования рифогенных образований в Тимано-Североуральском регионе в доманиковое время (Пармузина, 2007; Цыганко, 2011 и др.). Целью данной работы является анализ имеющихся новых данных для обоснования специфики представителей позднедевонских рифовых сообществ и генетического типа органогенных сооружений, как отражения гео-биосферных событий позднего девона.

ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СООБЩЕСТВ

В рифогенных толщах присутствует таксономически довольно разнообразный комплекс фоссилий (табл. 1), но их распространение и сохранность (целостность, фрагментарность) различаются в зависимости от стратиграфической и палеоэкологической приуроченности. Коралловая фауна в биогермных микробиальных известняках представлена ругозами

Таблица 1. Основные представители верхнедевонских рифогенных толщ.

Таксономический состав	Средний фран	Верхний фран	Нижний фамен	Верхний фамен
Неопределимы кальцимикробы				
Суанобактерия (Cyanophyta)				
<i>Girvanella</i>				
<i>Renalcis</i>				
<i>Izhella</i>				
<i>Epiphyton</i>				
<i>Shuguria</i>				
<i>Chabakovia</i>				
<i>Rothpletzella</i>				
<i>Sphaerocodium</i>	---	---	---	---
<i>Coactilum</i>	---	---	---	---
<i>Ortonella</i>	---	---	---	---
<i>Garwoodia</i>	---	---	---	---
<i>Hedstroemia</i>	---	---	---	---
Chlorophyta				
<i>Shariuphyton</i>	---	---		
<i>Kamaena</i>	---			---
<i>?Whetheredella</i>	---			---
<i>Кодиевые неопределимые</i>	---			---
Rhodophyta				
<i>Solenopora</i>	---	---	---	---
<i>Соленопориды неопределимые</i>	---	---	---	---
Charophyta				
<i>Umbella</i>	---	---	---	---
<i>Quasiumbella</i>	---	---	---	---
Губки				
<i>Строматопороидеи</i>	---	---	---	---
<i>Амфипоры</i>	---	---	---	---
<i>Рецептакулиты</i>	---	---	---	---
<i>Кальциспонгии неопределимые</i>	---	---	---	---
Ругозы	---	---	---	---
Табуляты	---	---	---	---
Радиолярии	---	---	---	---
Форамниферы	---	---	---	---
Криноидеи	---	---	---	---
Брахиподы	---	---	---	---
Остракоды	---	---	---	---
Двустворки	---	---	---	---
Альгоплактон	---	---	---	---
Аммонидеи	---	---	---	---
Рыбы	---	---	---	---
Миоспоры	---	---	---	---
Органоминеральные образования	---	---	---	---
<i>Palaeomicrodium</i>	---	---	---	---

Примечание: — Часто встречаются --- Присутствуют

(до 9 родов) и табулятами (3 рода) лишь во франской части; существенно беднее многочисленная и разнообразная фауна брахиопод (37 родов), фораминифер (17 родов) и конодонтов (11 родов). Реже отмечаются известковые губки, остракоды, двустворки, гастроподы, гониатиты, трилобиты, позвоночные, ортоцератиды, членики криноидей и амфипор. В биогермных известняках франской части разреза на гр. Чернышева в разрезе р. Шернядейта, например, из известковых губок указываются разные экологические типы строматопороидей – караваевидные, пластинчатые и ветвистые, приуроченные к разным частям биогермов (Меннер и др., 1991), и скопления рецептакулитов, размер кубков которых достигает 20 см (Цыганко, 2005). Строматопорово-микробиальные биогермы и биостромы среднего-верхнего франа и оолитовые известняки фамена более характерны для разрезов Урала. В Предуральском краевом прогибе и Печорской синеклизе биостромы, редко биогермы, сложены обильным биокластовым материалом, остатками раковинных организмов, строматопороидеями с редкими кубками одиночных ругоз в ассоциации со строматолитоподобными микробиальными образованиями. Преобладают в целом микробиальные биогермные разности, включающие широкий набор цианобактериальных сообществ. Фоссилии зеленых, красных и харовых водорослей в основном присутствуют в сферозорчатых и ооидных разностях пород. Среди микробиальных и метазойно-микробиальных биогермных известняков присутствуют линзы (от 10–15 см до 1.5–2 м в длину и от 2–3 см до 10–30 см мощностью) брахиоподовых ракушняков из представителей разнообразных родов (Антошкина, 2003; Цыганко, 2011). В разрезе р. Шарью в ракушняках встречены фрагменты стеблей криноидей до 4–8 см в длину, а на р. Шернядейта вместе с брахиоподовыми отмечены линзы амфипоровых и криноидных известняков. В верхнефранских рифогенных отложениях Южного Тимана выявлено, что остракоды поселялись в условиях внутрибиогермных полостей (гнездовидный характер распределения фоссилий). Число их родов достигало 11, представленных преимущественно крупноразмерными и обычно толстостенными формами (Юдина и др., 2005). Брахиоподы в этих сообществах принадлежали к двум экологическим типам: якорному и супербентосу.

Несколько подробнее остановимся на характеристике биогермных тел, встречаемых во франской части толщ поднятия Чернышева, так как в фаненских толщах развиты преимущественно биостромы. Они имеют высоту 1–6 м и ширину 1.5–10 м и выделяются массивностью сложения среди слоистых толщ (Меннер и др., 1991, рис. 2; Антошкина, 2003, рис. 97). Основание таких тел слагают несортированные биокластовые известняки с пятнистыми текстурами. Выше их сменяют сгустково-комковатые известняки, перекрываемые биогермными микробиальными разностями из ассоциаций *Shuguria*–*Renalcis*–*Epiphyton*–*Chabakovia*–*Izhella* (определения В.П. Шуйского). На р. Шернядейта авторы указывают в них присутствие

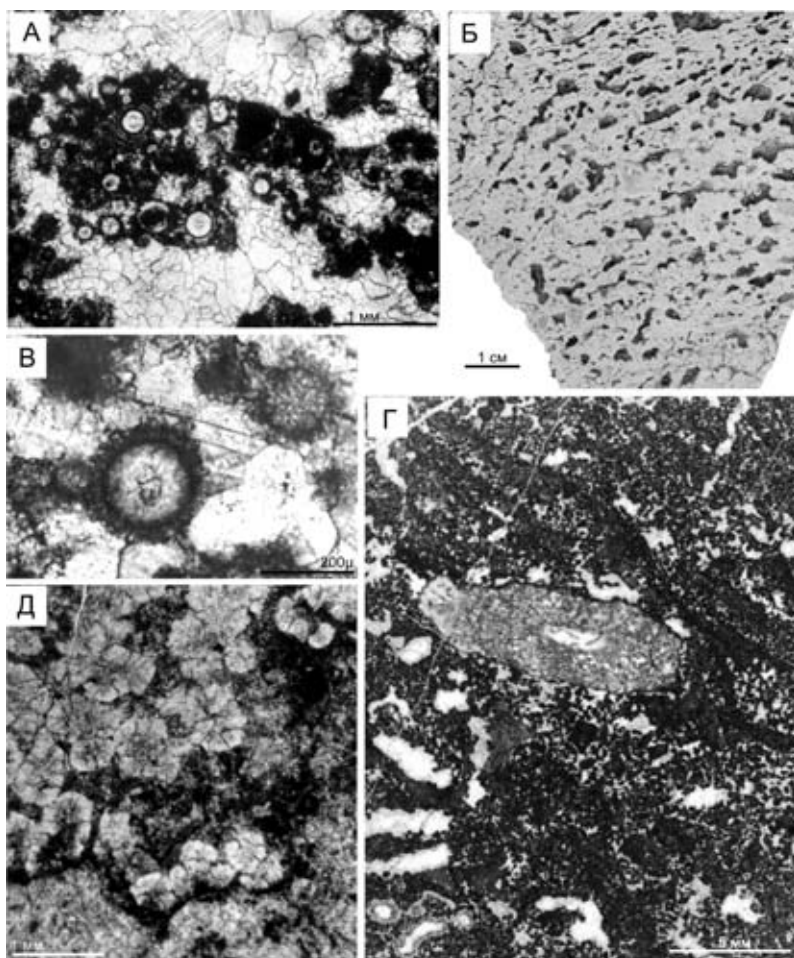


Рис. 1. Характерные литотипы среднефранско-фаменских рифогенных толщ: А – фенестровый (сферо-узорчатый) известняк, в центральной части отчетливо видны сферы, являющиеся остатками радиолярий; шлиф, р. Унья, Северный Урал, фаменский ярус; Б – фенестровый известняк, где фенестры имеют субпараллельную ориентировку и выполнены новообразованным спаритовым кальцитом; р. Седью, Южный Тиман, франкий ярус; В – микроитизированные в разной степени остатки радиолярий; шлиф, р. Шарью, гр. Чернышева, фаменский ярус; Г – известняк фенестровый конаитоидно-интракластовый с амфипорой (в центре); интракласты представлены пелитоморфным известняком, включают кальцисферы; кониатоиды, ядра представлены кальцисферами и интракластами, корка сложена радиальным кальцитом по первичному арагониту; шлиф, р. Седью, Южный Тиман, франкий ярус; Д – *Palaeomicrocodium*, нарастающий на колонии *Renalcis* в брекчированном биогермном микробальном известняке. Шлиф, р. Шарью, гр. Чернышева, франкий ярус.

разных морфотипов строматоропоидей. Затем в них появляются скопления несортированного скелетного материала, участки микробально-сгустковых и ооидных структур. В кровле преобладают биогермные строматолитоподобные известняки из корок обрастания *Girvanella*

и *Sphaerocodium-Rothpletzella* вокруг участков микробильного известняка с *Shuguria-Renalcis* и скоплений мелких биокластов. Перекрывают биогермные тела чаще всего известняковые гравелито-песчаники с ооидами и биокластовым материалом (рис. 2Е). Вмещающие породы характеризуются широким развитием микросгустковых структур с участками комковатых микробильных скоплений псаммито-гравийной размерности. На Южном Тимане давно известна верхнефранская доломитизированная и пористо-кавернозная рифогенная толща на р. Седью (рис. 2Д), часто посещаемая исследователями разных направлений. Биогермноподобные тела, относимые Н.В. Беляевой и другими авторами к образованиям предрифового склона (Цыганко, Безносков, 2010), развиты вверх по реке, в районе пос. Изьюр. Микроскопические исследования «биогермных» тел и вмещающих их отложений показали присутствие в них известняков фенестровых, интракластово-пелоидных и кониатоидно-интракластовых (рис. 1Г).

Среди биогермных микробильных известняков отмечаются и собственно эпифитоновые разности. Разной формы колонии *Epiphyton* нарастают друг на друга (рис. 2Г), достигая в пределах шлифа 17–26 мм. Отмечаются строматолитоподобные обрастания вокруг скоплений несортированного скелетного материала и цианобактерий *Chabakovia*, *Shuguria*, *Renalcis* или *Izhella*. В каркасных строматолитовых (спонгиастроматовых) известняках можно различить чередование слоев цианобактерий *Sphaerocodium/Rothpletzella* и *Girvanella* (рис. 2А, Б). Альгологи отмечали сложность в разграничении *Izhella* и *Epiphyton*, *Izhella* и *Shuguria*, *Renalcis* и *Chabakovia* и т. д. как отдельных таксономических категорий и делали предположения об их однородности. В.А. Лучинина (2009) обосновывает разнообразие *Izhella*, *Shuguria*, *Renalcis*, *Chabakovia* как гетероморфные ступени жизненного цикла *Epiphyton*, устойчивого к смене среды существования. Кустистые формы *Epiphyton* образовывал в благоприятной окружающей среде. Появление эпифитоновых и ренальцисо-эпифитоновых биогермных известняков можно связывать в этом случае со временем расцвета этих микробильных сообществ, обусловленного устойчивыми условиями погружения и гидрохимии. Возможно, подобная интерпретация условий существования относится и к роду *Shariuphyton* sp. nov. (Антошкина, 2003, рис. 95), который предварительно был отнесен Шуйским к багряным водорослям. Это вид также характеризуется кустистыми формами колоний, достигающими в пределах большого шлифа высоты до 2.5–3 см и ширины до 4 см. Вывод о таксономическом единообразии широко распространенного в рифогенных толщах разного возраста микробильного сообщества является подтверждением родовой и видовой бедности позднедевонских рифовых сообществ.

Необходимо остановиться на палеоценозе фациально-обособленных фенестровых (=сферо-узурчатых) известняков. Природа этих своеобразных пород интересовала многих исследователей. Почему важно рассмотрение

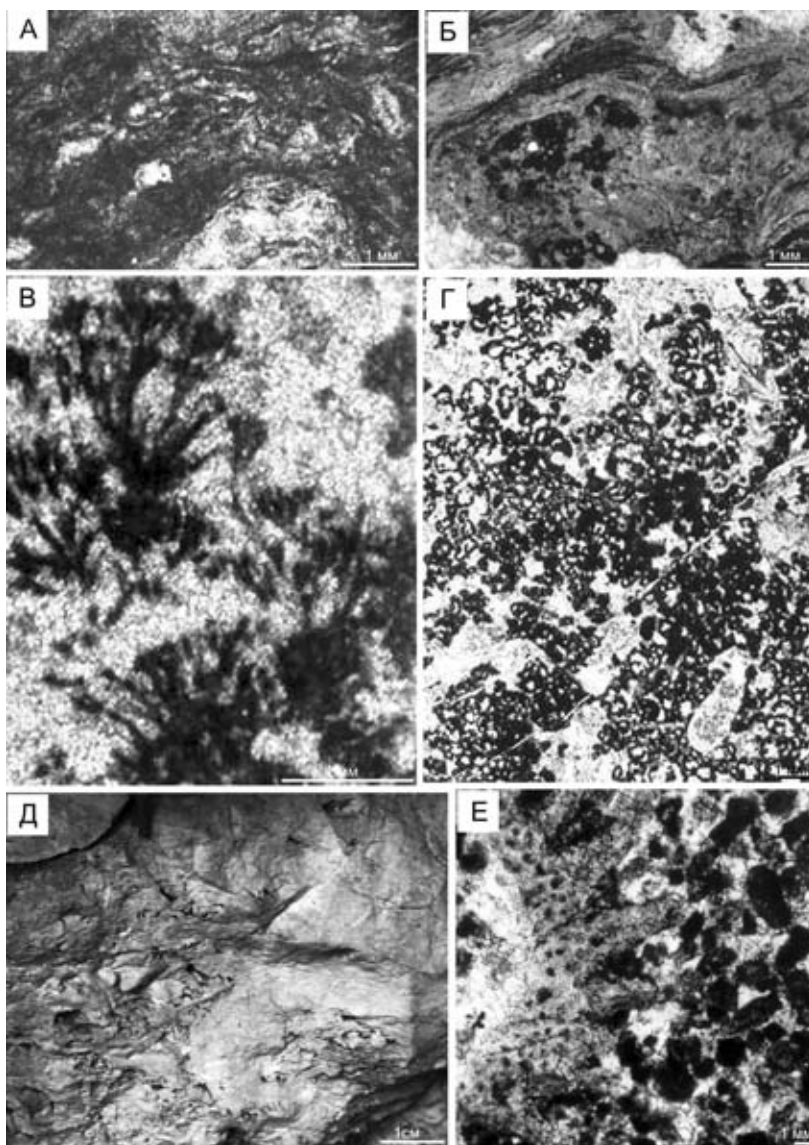


Рис. 2. Характерные литотипы и представители биогермных ассоциаций средне-франско-фаменских рифогенных толщ: А – биогермный строматолитовый известняк, образованный цианобактериальной ассоциацией *Rothpletzella-Girvanella*; шлиф, скв. 22 Ошкотынская, Хорейверская впадина, фаменский ярус; Б – биогермный строматолитовый известняк, образованный чередованием *Sphaerocodium* и *Girvanella* вокруг скоплений *Renalcis* и *Shuguria*; шлиф, р. Шарью, гр. Чернышева, франкий ярус; В, Г – биогермные микробные известняки, сложенные: В – *Eriphyton*, Г – *Renalcis-Shuguria-Chabakovia* ассоциацией; шлифы, р. Шарью, гр. Чернышева, фаменский ярус; Д – фрагмент строения верхнефранской рифогенной толщи, сложенный строматолитоподными обрастаниями, в разной степени выщелоченными; р. Седью, Южный Тиман; Е – пелоидный известняк с фрагментом кальциспонгии; шлиф, р. Шарью, гр. Чернышева, фаменский ярус.

фенестровых (=сферо-узорчатых) разностей верхнедевонских рифогенных пород? Свое первоначальное название «сферо-узорчатые» известняки получили в связи с тем, что в них повсеместно присутствуют шаровидные образования – кальцисферы, систематическая принадлежность которых до настоящего времени обсуждается (рис. 1А). Их определяют как органы размножения харовых, зеленых дзикаладиевых водорослей, сферические водоросли, колонии жгутиковых водорослей, однокамерные фораминиферы и радиолярии. Эти микрофоссилии всегда имеют микритовую оболочку разной толщины и конфигурации, что позволяет считать ее структурной особенностью кальцисфер. Как полагают (Verkuova, Munnecke, 2010), эта микритовая оболочка первоначально представляла собой растительное слизистое покрытие кальцисфер. Однако это также не проливает свет на способность кальцисфер. Имеются данные специалистов-палеонтологов, что большинство представителей кальцисфер и 11 родов однокамерных фораминифер, для которых предполагался планктонный образ жизни, представляют собой скелеты кремневых радиолярий, подвергшихся процессам биокоррозии (Вишневская, Седаева, 2002). Во франских и фаменских фенестровых известняках из разных разрезов региона присутствуют кальцисферы разного генезиса и совершенно определенно значительная часть из них принадлежат скелетам радиолярий (рис. 1А, В; рис. 3). Данный факт позволяет более определенно говорить об особенностях позднедевонских рифовых сообществ и их палеоэкологических реконструкциях.

Радиолярии по способу питания являются гетеротрофами – активными хищниками. Основную пищевую базу радиолярий составляют одноклеточные водоросли и другие живые и отмершие микроскопические объекты (Афанасьева и др., 2005). Согласно современным исследованиям максимальные значения биомасса планктона, в том числе и радиолярий-полицистин, достигает на глубинах 75–100 м до 150 м. На эти слои в тропических широтах приходится максимум фотосинтеза планктонных водорослей. Существование радиолярий и микроводорослей может быть связано не только с бюджетом углерода в организме радиолярий, но и с использованием их как пищи. Изучение донных танато- и тафоценозов радиолярий показало уменьшение от 15 до 55 % от общей продуктивности популяций радиолярий в приповерхностном слое водяного столба. Поэтому, несмотря на широкое распространение кальцисфер/радиолярий в фенестровых известняках, в итоге мы имеем достаточно ограниченную информацию об их былом распространении. Первичный скелет радиолярий представлен опалом и, помимо естественной трансформации в кварц, он может замещаться кальцитом и другими разными минералами. При этом в одних случаях структура скелета радиолярий сохраняется целиком, как, например, пиритовые замещения, а в других остается видимой оболочка, образуются просто сферы. Попадая при отмирании радиолярий в щелочную среду карбонатного субстрата,

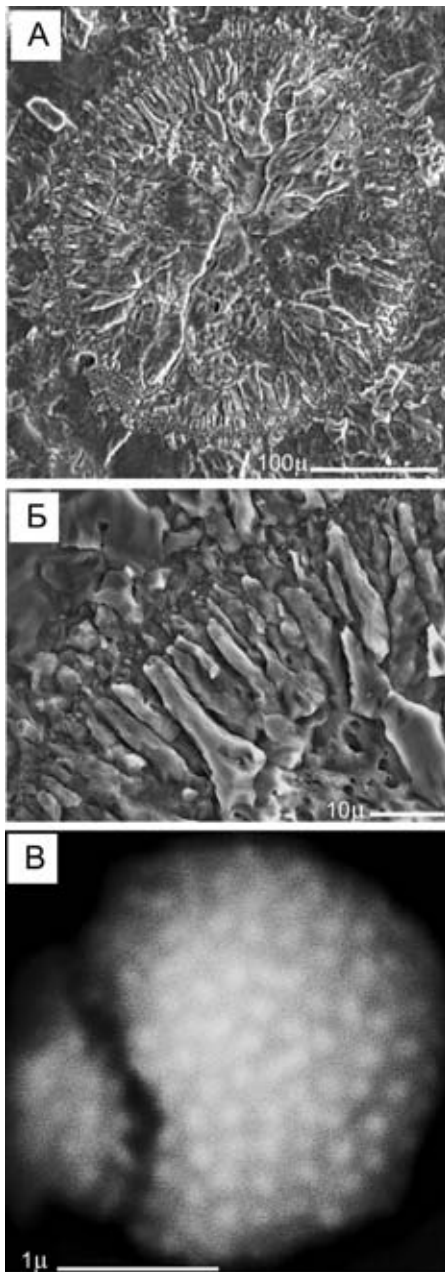


Рис. 3. Электронномикроскопическое изображение во вторичных электронах структур радиолярий в фенестровом известняке после травления. А – разнокристаллическая структура кальцитовых кристаллов оболочки, внутренней краевой и центральной частей радиолярии; Б – контакт кальцитовых зерен оболочки и внутренней зоны раковины радиолярии; В – характер стенки раковины губчатой радиолярии; р. Шарью, гр. Чернышева, доманиковый горизонт франского яруса.

опал начинает растворяться. Однако замещение кальцитом происходит, скорее всего, диффузионным путем, т. к. кальцит стенок и раковинного пространства выполнен кальцитом разной структуры (рис. 3А, Б). Причем у одних раковин могут сохраняться шипы и фрагменты внутренней зоны скелета радиолярий, а у других мы видим лишь пелитоморфную оболочку – результат биокоррозии (рис. 1А, В).

Начиная с девона, аллохтонная органика континентов – остатки высшей флоры – характерны для трансгрессивных эпох. Доманиковая формация верхнего девона Тимано-Североуральского региона характеризуется обилием альгопланктона, который представлен тасманитидами и акритархами. Тасманитиды относятся к прازیнофитам – зеленым водорослям, которые в разнофациальных верхнедевонских отложениях региона представлены родами *Tasmanites*, *Inderites* и *Leiosphaeridia* (Тельнова, 2011). В условиях околорифовых обстановок тасманитесы присутствуют вместе со спорами и растительным детритом, в рифогенных толщах они найдены в небольшом количестве. Концентрация леосферидиевого фитопланктона значительно повышается в периоды регрессий, когда повышенная соленость вод ограни-

чивает развитие тасманитесов. Широкое распространение акритарх и тасманитид позволяет говорить, что наряду с другими микроорганизмами они могли быть пищей радиолярий, чем обеспечивали их широкое развитие в спокойноводных обстановках. Благодаря морским течениям альгопланктон может переноситься на большое расстояние. Распространение остатков ооспоронгий харофитов *Umbella* в фенестровых известняках может свидетельствовать о некогда пышном развитии умбелловых харовых водорослей на мелководных часто опресненных участках, обитателями которых они являются. Так изучение экосистемы карстового озера показало обилие зарослей пресноводных харовых водорослей, наибольшее распространение которых приурочено к мелководным хорошо освещенным отмелям до глубин 4–5 м (Ткаченко, Таразанов, 2009). Приведенный палеоэкологический анализ сообществ верхнедевонских рифогенных образований показывает, что палеобиоценозы в целом характеризуются качественной бедностью, тогда как важной особенностью рифовых сообществ является их богатство и разнообразие. Распространение микробиальных каркасообразующих ассоциаций свидетельствует о неблагоприятных обстановках для формирования рифовой экосистемы, так как именно эти сообщества обладают высокой способностью к выживанию и восстановлению.

АБИОТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ОБРАЗОВАНИЯ ПОЗДНЕДЕВОНСКИХ БИОГЕННЫХ КАРКАСОВ

Сукцессия рифовых экосистем – организованный и направленный процесс развития сообществ и видов от пионерной стадии до климаксной, который осуществляется там, где внешние физико-химические факторы не претерпевают значительного изменения, т. е. приводит к возрастанию биологического контроля среды и стабилизации экосистемы при росте рифа. Преобладание мелких органогенных построек и микробиальных карбонатов свидетельствует о стрессовых ситуациях во время формирования рифовой экосистемы (Соорег, 1994). Это могло быть связано с частыми региональными и глобальными колебаниями уровня позднедевонского моря и в гидрохимическом составе вод (Беляева и др., 2002; Антошкина, 2003; House et al., 2000; Yudina et al., 2002 и др.). Трансгрессивно-регрессивная цикличность строения рифогенных толщ проявляется присутствием в породах кровли циклитов субаэральных процессов: а) – брекчирование биогермных, биокластовых или фенестровых известняков с образованием вадозных неоморфных структур и органоминеральными образованиями *Palaeomicrocodium* (Antoshkina, 2006); б) – интенсивное выщелачивание и карстование биокластовых и биогермных разностей и в) – эрозионные карманы в микробиальных карбонатах, заполненные аллохтонным глинистым материалом (Жемчугова, 2002).

Еще одним фактором, отражающим распространение неблагоприятных условий для сукцессии позднедевонских рифовых экосистем, является

широкое распространение фенестровых разностей. После анализа данных по фенестровым известнякам Э. Флюгель (Flügel, 2004) сделал вывод, что фенестры могут быть образованы в результате увлажнения и высыхания карбонатного ила в условиях супралиторали; подсыхания поверхности цианобактериальных матов в результате сминания, поднимания и отделения от смежных осадков и дегазации разложенного органического вещества в спокойноводных защищенных обстановках. Разнообразный скелетный материал и кальцисферы в фенестровых известняках чаще всего заключены в пелитоморфные сгустки и комки. Наличие в осадке углерода, образовавшегося в результате скопления отмерших организмов, служит источником появления и размножения бактериальных колоний, разлагавших первичный известковый осадок и насыщавших его органическим веществом. Газообразные продукты гниения создавали пузыри или камеры разного размера, которые изменяли свою конфигурацию под давлением вышележащего осадка. Отмершая масса вегетативных частей харовых водорослей также могла периодически создавать аномальный газовый режим придонных вод в пределах карбонатных плато.

Абиотические стрессы определялись разными факторами. Тектонический фактор – внутриплитный активный рифтинг в среднем девоне-раннем фране, сопровождавшийся базальтовым вулканизмом и формированием системы палеошельфов и палеопрогибов в среднефранско-турнейское время, как продолжение Камско-Кинельской системы прогибов. Палеогеоморфологический фактор – дифференциация дна бассейна, когда мелководные карбонатные плато или отмели на палеоподнятиях обрамлялись эвксинными областями, нарушив тем самым существовавшую ранее систему водной циркуляции в морском бассейне. Гидро-биохимический фактор – обилие газообразных продуктов гниения в аноксичных водах – вызывал изменение водного газового режима (дефицит O_2 и появление сероводородного заражения). Климатический фактор – колебания климата, проявлявшиеся в низких приэкваториальных широтах его периодической аридизацией или гумидизацией.

Для выявления колебаний химического состава морских вод в позднедевонском бассейне были проведены исследования стабильных изотопов углерода и кислорода на масс-спектрометре Delta V Advantage (аналитик И.В. Смолева). Значения $\delta^{13}C$ даны в промилле относительно стандарта PDB, $\delta^{18}O$ – стандарта SMOW. Ошибка определений ^{13}C и ^{18}O не превышает ± 0.1 ‰ (1σ). Установлено, что содержания изотопов углерода в средневерхнефранских рифогенных известняках разреза р. Шарью составляют 0.8 ‰...3 ‰, а кислорода – 23.8 ‰...26.3 ‰. В фаменских карбонатах несколько понижены значения по углероду 1.6 ‰...2.4 ‰ и существенно облегчены по кислороду 20.4 ‰...24.6 ‰. Верхнефранские микробальные известняки Восточно-Колвинской площади Хорейверской впадины имеют изотоп-

ные величины по углероду 0.8 ‰...5.1 ‰, по кислороду – 24.0 ‰...27.1 ‰ (Палеозойское осадконакопление..., 2011). В целом фаменские известняки из разрезов центральной части Хорейверской впадины характеризуются меньшими вариациями объемов изотопов углерода (–2.0 ‰...3.5 ‰), тогда как по кислороду они составляют 4 ‰ (23 ‰...27.1 ‰). Смещение изотопных кривых в сторону утяжеления или облегчения определяется прежде всего различием обстановок осадконакопления. В разрезе р. Шарью в распределении изотопов углерода и кислорода в среднефранских породах отмечается прямая корреляционная связь. Положительная тенденция кривой по кислороду характерна для верхнефранских отложениях – 23.5 ‰...27.1 ‰, а по углероду отрицательная – от 2.6 ‰ до 0.8 ‰. Колебания изотопной кривой углерода в фаменских породах невыразительны и отмечаются лишь в основании (1.6 ‰...2.0 ‰) и в верхних слоях (1.6 ‰...2.4 ‰) разреза, однако присутствуют отрицательные смещения кривой кислорода, соответственно 22.0 ‰...24.4 ‰ и 20.4 ‰...24.6 ‰. В целом абсолютные значения $\delta^{18}\text{O}_{\text{carb}}$ являются облегченными по сравнению с типичными для карбонатов нормальноморского происхождения (28–30 ‰). Эти значения в среднем на 3–3.5 ‰ ниже, чем в других низкоширотных разрезах (Joachimski et al., 2004; Van Geldern et al., 2006). Одним из факторов, обуславливающих низкие содержания $\delta^{18}\text{O}_{\text{carb}}$ в карбонатных породах, является поступление изотопно-легких вод с речным стоком, а другим – повышение солёности вод морского бассейна. Основным источником в образовании изотопно-легкой CO_2 служит углекислота микробиального происхождения, основным процессом которого является сульфатредукция (Кулешов, 2001).

В регрессивные фазы моря облегчение изотопов кислорода (22.8 ‰ в пограничных породах верхнего франа и 20.4 ‰ верхнего фамена) могло быть также связано и с повышением солёности морских вод в условиях аридизации. Это поддерживается накоплением гипсов в ливенское время позднего франа и терригенно-глинистых толщ в позднем фамене (Беляева и др., 1998; Пармузина, 2007). Полученные величины изотопов кислорода –3.8–5.3 ‰, PDB и углерода 0.4–2.6 ‰ PDB по раковинам брахиопод рода *Cyrtospirifer* (Дорофеева и др., 2002), широко распространенного в верхнедевонских рифогенных толщах региона, показывают сходство с данными по углероду и кислороду из карбонатов р. Шарью. Температурный эквивалент этим данным показывает 6–22 °С, а солёность вод – 27–29 ‰, что соответствует океаническим водам низких широт (20° с.ш.), близких палеоширотному расположению позднедевонских морей Европейской платформы. Изменения температуры и солёности вод во времени соответствуют чередованию трансгрессивно-регрессивных фаз развития бассейна. Средние значения $\delta^{18}\text{O}$ 22.8–23.5 ‰ в карбонатах верхнего девона в Тимано-Североуральском регионе являются аномально низкими и свидетельствуют о сильном влиянии сульфатредукции и образовании бикарбонат-ионов в поровой воде.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные выше данные позволяют классифицировать верхнедевонские рифогенные толщи как крупные латерально недифференцированные органогенные тела типа микробиальных холмов, представляющие собой линзовидные наслоения биогермных и межбиогермных образований без типичной рифовой зональности. Холмы формировались на склонах карбонатных платформ в окружении аноксичных вод, в условиях, когда частые колебания уровня моря, гидрохимические отклонения и холодные придонные апвеллинговые воды препятствовали развитию рифовой экосистемы, которая в течение длительного времени (~20 млн. лет) существовала на начальных (пионерных) стадиях экологической сукцессии (James, Bourque, 1992). Именно поэтому экологический состав строителей и обитателей микробиально-строматолитовых каркасов за исключением среднефранской части был весьма беден в видовом отношении и представлен преимущественно сообществом цианобактерий в ассоциации с проблематическими кальцисферами, радиоляриями, фораминиферами и альгопланктоном. Глобальные падения уровня моря на границах франа-фамена и фаменатурне, сопровождавшиеся кельвассерским и хангенбергским биотическими событиями вымирания, не отразились на структурах сообществ рифовых экосистем (Антошкина, 2008) в отличие от планктонных (House et al., 2000; Zhuravlev, Tolmacheva, 1995, и др.). В среднефранско-фаменских рифовых экосистемах массовое распространение микробиальных сообществ и нескелетных кальцимикробных карбонатов определялось нестабильным тектоническим режимом, частыми колебаниями уровня моря, проводившими к формированию поверхностей перерыва и субаэральных вадозных обстановок. Итак, среднефранско-фаменские рифогенные толщи Тимано-Североуральского региона отражают в себе признаки региональных и глобальных тектонических и биосферных событий не только в специфике рифовых сообществ и строении биогенных каркасов, но и в искажении (отклонение от нормы) глобальной изотопной характеристики морской воды.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН, № 28/2, проект № 12-П-5-1006.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антошкина А.И. 2003. Рифообразование в палеозое (на примере севера Урала и сопредельных территорий). Екатеринбург: УрО РАН. 303 с.
- Антошкина А.И. 2008. Эволюция рифообразования и биогенных каркасов в палеозое северо-востока Европейской платформы // Вестн. ИГ Коми НЦ УрО РАН. № 5. С. 10–13.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О., Болтовской Д. 2005. Экология и биогеография радиолярий: новый взгляд на проблему. Ч. 1. Экология и тафономия // Литосфера. № 3. С. 31–56.

- Беляева Н.В., Корзун А.Л., Петрова Л.В.* 1998. Модель седиментации франко-турнейских отложений на северо-востоке Европейской платформы (в связи с формированием рифовых резервуаров). СПб: Наука. 154 с.
- Беляева Н.В., Петренко Е.Л., Москаленко К.А., Куранова Т.И.* 2002. Перерывы в позднедевонском осадконакоплении Тимано-Печорского седиментационного бассейна // Геология девонской системы. Мат-лы междунар. симпоз. Сыктывкар, 9–12 июля 2002 г. С. 252–257.
- Вишневская В.С., Седаева К.М.* 2002. Ревизия некоторых таксонов фораминифер отряда Parathuramminida и вопросы эволюции фораминифер и радиолярий // Палеонтол. журн. № 6. С. 15–24.
- Дорофеева Л.А., Сорикин Е.В., Малковский К.* 2002. Изотопно-геохимические данные раковин брахиопод Восточно-Европейской платформы: значение для реконструкции условий формирования и корреляции позднедевонских отложений // Геология девонской системы. Мат-лы междунар. симпоз. Сыктывкар, 9–12 июля 2002 г. С. 153–156.
- Елисеев А.И.* 1978. Формации зон ограничения северо-востока Европейской платформы. Л.: Наука. 204 с.
- Жемчугова В.А.* 2002. Природные резервуары в карбонатных формациях Печорского нефтегазоносного бассейна. М.: МГГУ. 243 с.
- Кулешов В.Н.* 2001. Эволюция изотопных углекислотно-водных систем в литогенезе. Сообщение 1. Седиментогенез и диагенез // Литология и полезные ископаемые. № 5. С. 491–508.
- Кушнарева Т.И.* 1977. Фаменский ярус Тимано-Печорской провинции. М.: Недра. 135 с.
- Лучинина В.А.* 2009. Renalcis и Epiphyton – различные формы единого жизненного цикла известковых водорослей // Палеонтол. журн. № 4. С. 101–105.
- Лютюев В.П., Антошкина А.И.* 2009. Спектроскопические маркеры стадийности формирования карбонатных псефитолитов // Литосфера. № 6. С. 107–116.
- Меннер В.В., Михайлова М.В., Шувалова Г.А.* и др. 1991. Верхнедевонские карбонатные банки на севере Предуральяского краевого прогиба // Рифогенные зоны и их нефтегазоносность. М.: ИГиРГИ. С. 122–136.
- Палеозойское осадконакопление на внешней зоне шельфа пассивной окраины северо-востока Европейской платформы / А.И. Антошкина, В.А. Салдин (ред.). Сыктывкар: Геопринт. 2011. 200 с.
- Пармузина Л.В.* 2007. Верхнедевонский комплекс Тимано-Печорской провинции (строение, условия образования, закономерности размещения коллекторов и нефтегазоносность). СПб: Недра. 152 с.
- Першина А.И., Цыганко В.С., Щербаков Э.С., Боринцева Н.А.* 1971. Биостратиграфия силурийских и девонских отложений Печорского Урала. Л.: Наука. 130 с.
- Рифогенные зоны и их нефтегазоносность. Сб. научных трудов / В.И. Громека, В.В. Меннер (ред.). М.: ИГиРГИ. 1991. 176 с.
- Соломатин А.В., Матвиевская Н.Д., Вассерман Б.Я., Грачевский М.М.* 1976. Верхнедевонские барьерные рифы ТПП и методы их поисков // Рифогенные

- образования нефтеносных областей Русской платформы. М.: Гостоптехиздат. С. 140–149 (Тр. ВНИИГРИ. Вып. 194).
- Тельнова О.П.* 2011. Девонские празиофиты // Палеострат-2011. Москва, 24–26 января 2011 г. Тез. докл. М.: ПИН РАН. С. 66–67.
- Тихий В.Н.* 1984. О природе девонских карбонатных массивов в бассейне Печоры // Сов. геол. № 6. С. 57–64.
- Ткаченко К.С., Таразанов В.В.* 2009. Экосистема голубого озера как пример карстового серного водоема с изолированной биотой // Изв. Самарского научного центра РАН. Т. 11. № 1. С. 140–145.
- Цыганко В.С.* 2005. Роль кораллов ругоз в девонских органогенных постройках // Геология рифов. Мат-лы междунар. совещ. Сыктывкар, 4–6 июля 2005 г. Сыктывкар: Геопринт. С. 186–188.
- Цыганко В.С.* 2011. Девон западного склона севера Урала и Пай-Хоя (стратиграфия, принципы расчленения, корреляция). Екатеринбург: УрО РАН. 256 с.
- Цыганко В.С., Безносов П.А.* 2010. Верхнедевонские рифы Южного Тимана // Путеводитель полевой экскурсии Всероссийского литологического совещания «Рифы и карбонатные псефитолиты» 1–4 июля 2010 г. Сыктывкар: Геопринт. 49 с.
- Юдина Ю.А., Москаленко М.Н., Мельникова Л.И., Москаленко К.А.* 2005. Экологические особенности некоторых групп позднедевонской фауны в Тимано-Печорском бассейне // Геология рифов. Мат-лы междунар. совещ. Сыктывкар, 4–6 июля 2005 г. Сыктывкар: Геопринт. С. 115–119.
- Antoshkina A.I.* 2006. Palaeoenvironmental implications of Palaeomicrocodium in Upper Devonian microbial mounds of the Chernyshev Swell, Timan-northern Ural Region // Facies. V. 52. P. 611–625.
- Berkyova S., Munnecke A.* 2010. “Calcspheres” as a source of lime mud and peloids – evidence from the early Middle Devonian of the Prague Basin, the Czech Republic // Bul. Geosciences. V. 85. № 4. P. 585–602.
- Cooper P.* 1994. Reefs under stress: the fossil record // Cour. Forsh. Senc. № 72. P. 87–94.
- Flügel E.* 2004. Microfacies of carbonate rocks: analysis, interpretation and application. Berlin: Heidelberg-Springer-Verlag. 976 p.
- House M.R., Menner V.V., Becker R.T. et al.* 2000. Reef episodes, anoxia and sea – level changes in the Frasnian of the southern Timan (NE Russian platform) // Geol. Soc. Spec. Publ. № 178. P. 147–176.
- James N.P., Bourque P.A.* 1992. Reefs and Mounds / R.G. Walker, N.P. James (eds). Facies Models – Response to Sea-Level Change // Geol. Ass. Can. P. 323–347.
- Joachimski M.M., van Geldern R., Breisig S. et al.* 2004. Oxygen isotope evolution of biogenic calcite and apatite during the Middle and Late Devonian // Intern. J. Earth Sci. (Geol. Rundsch.). V. 93. P. 542–553.
- Menner V.V., Mikhailova M.V., Baranova A.V., Shuvalova G.A.* 1996. Evolution of Upper Devonian Reef and Bank paleoecosystems in the Timan-Pechora Province // Paleontol. Journ. V. 30. P. 701–704.

- Skompski S., Paszkowski M., Krobicki M.* et al. 2001. Depositional setting of the Devonian/Carboniferous biohermal Bolshaya Nadota Carbonate Complex, Subpolar Urals // *Acta Geol. Polonica*. V. 51. P. 217–235.
- Van Geldern R., Joachimski M.M., Day J.* et al. 2006. Carbon, oxygen and strontium isotope records of Devonian brachiopods shell calcite // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 240. P. 47–67.
- Yudina A.B. Racki G., Savage N.M.* et al. 2002. The Frasnian-Famennian events in a deep-shelf succession, Subpolar Ural: biotic, deposition and geochemical records // *Acta Palaeontol. Polonica*. V. 47. P. 352–372.
- Zhuravlev A.V., Tolmacheva T.Ju.* 1995. Ecological recovery of conodont communities after the Cambrian/Ordovician and Devonian/Carboniferous eustatic events // *CFS*. V. 182.P. 313–323.

**Late Devonian reef ecosystems: Peculiarity of communities and biogenic fabrics
(on an example of the Timan-northern Ural region)**

A.I. Antoshkina

Original thick organic constructions composed of biohermal stromatolites, spongiostromates and fenestral limestones with problematic calcispheres are characteristic for the Late Devonian stage of Paleozoic reef-building in the Timan-northern Ural region. Peculiarity of reef communities is shown and a microbial mound genetic type – a production of ecological succession pioneer stages as a feature of the Late Devonian geo-biospheric events is proved.

Key words: communities, reef ecosystem, biogenic fabric, paleoecology, Late Devonian, Timan-northern Ural region.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ТЕТРАПОДНЫХ СООБЩЕСТВ ПОЗВОНОЧНЫХ (ДЕВОН – РАННИЙ КАРБОН)

О.А. Лебедев

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

Тетраподы входили в сообщества позвоночных по мере их развития на протяжении среднего-позднего девона. В девоне – раннем карбоне выделены крипто-, архео-, прото- палео- и эутетраподные сообщества позвоночных. Собственно тетраподные сообщества сформировались только в карбоне, при отделении от водных биоценозов. Водный блок сообщества позвоночных позднего палеозоя и мезозоя является продолжением палеотетраподного сообщества, появившегося в позднем фамене. В ходе зоогеографического процесса происходило поддержание экологической структуры сообщества за счет замещения роли вымерших нативных групп иммигрантами. Кризис тетраподных сообществ позднего девона связан с воздействием внешних экологических факторов. На рубеже франа/фамена произошло вымирание элементов, связанных с бентосом, а на границе девона/карбона – с nektonom. Появление тетрапод должно было происходить в то время и в том месте, где формировались свойственные им сообщества, скорее всего, в Лавруссии в начале среднего или конце раннего девона.

ВВЕДЕНИЕ

Происхождение древнейших четвероногих – одна из важнейших и наиболее дискуссионных тем в современной палеонтологии. Особенно много внимания различные авторы уделяли вопросам морфологических трансформаций элементов скелета и физиологических систем, филогенезу, условиям обитания (например, Воробьева, 1977; Jarvik, 1980; Clack, 2002, 2007; Long, Gordon, 2004). Неоднократно отмечалась коррелятивная зависимость между глобальными биосферными факторами, происхождением и ранней диверсификацией четвероногих. Особое внимание авторами уделялось эвстатическим колебаниям уровня Мирового океана, климатическим изменениям, соотношению уровня кислорода и углекислого газа в атмосфере, тектоническо-орогенной активности земной коры. Формирование четверо-

ногих происходило в условиях низкого содержания атмосферного кислорода, значительного потепления и появления лесов, состоящих из древних сосудистых растений (Clack 2002, 2006, 2007; Long, Gordon 2004; Blicek, 2011; Blicek et al., 2010).

Работы, отмечающие связь тетрапод с определенными группами позвоночных и рассматривающие их экологические отношения, пока редки (Лебедев, 1985; Lebedev, 1992, 2004; Clack, 2006; Young, 2006; Blicek, 2010, 2011; Blicek et al., 2007) и не затрагивают вопросов формирования этих сообществ.

Вхождение тетрапод в сообщества позвоночных происходило на протяжении среднего – позднего девона. Собственно тетраподные сообщества сформировались только в карбоне, с выходом на сушу и отделением от биоценозов, в которых доминировали рыбы. Значительная часть амфибий в позднем палеозое – мезозое осталась в водной среде, сохранив традиционную ихтиофагию. Вышедшие на сушу тетраподы получили возможность почти неограниченной диверсификации объектов питания.

В настоящей статье рассмотрены эволюция тетраподных сообществ позвоночных на протяжении периода их первичного становления и фаунистические процессы, происходившие на территории Лавруссии (палеогеографические провинции Лаврентия и Балтика) с конца силура по начало карбона.

ЭВОЛЮЦИЯ ТЕТРАПОДНЫХ СООБЩЕСТВ, ГЛОБАЛЬНЫЕ СОБЫТИЯ И КЛИМАТИЧЕСКИЕ ОБСТАНОВКИ В СРЕДНЕМ ДЕВОНЕ – РАННЕМ КАРБОНЕ

На границе эйфеля/живета произошло важное событие Качак, отмеченное сильными явлениями гипоксии и подъемом уровня Мирового океана. Последний привел к затоплению значительных территорий суши, что благоприятно сказалось на распространении бентосных фаун (House, 1996). Это же могло благоприятствовать и расселению прибрежно-морских фаун позвоночных, поскольку тогда же группы рыб, определяющие в дальнейшем состав сообществ четвероногих, иммигрировали в Лавруссию.

Крупнейшим биосферным событием среднего-позднего девона было появление древовидных форм сосудистых растений и формирование ими лесов. Развитие корневой системы и появление листопадных форм привело к значительному ускорению формирования почв и их накоплению. Интенсификация химического выветривания приводила к увеличению выноса органики в различные водоемы, что усиливало их эвтрофикацию, водорослевые «цветения» и, как следствие, «черносланцевые» события. Развитие континентальной растительности могло стать причиной биотических кризисов Кельвассер (фран/фамен) и Хангенберг (девон/карбон) и последовавших глобальных изменений климата (Algeo et al., 1995), повлиявших на условия существования сообществ позвоночных в пределах прибрежно-морских, эстуарных и речных экосистем приморских равнин (Blicek et al., 2010).

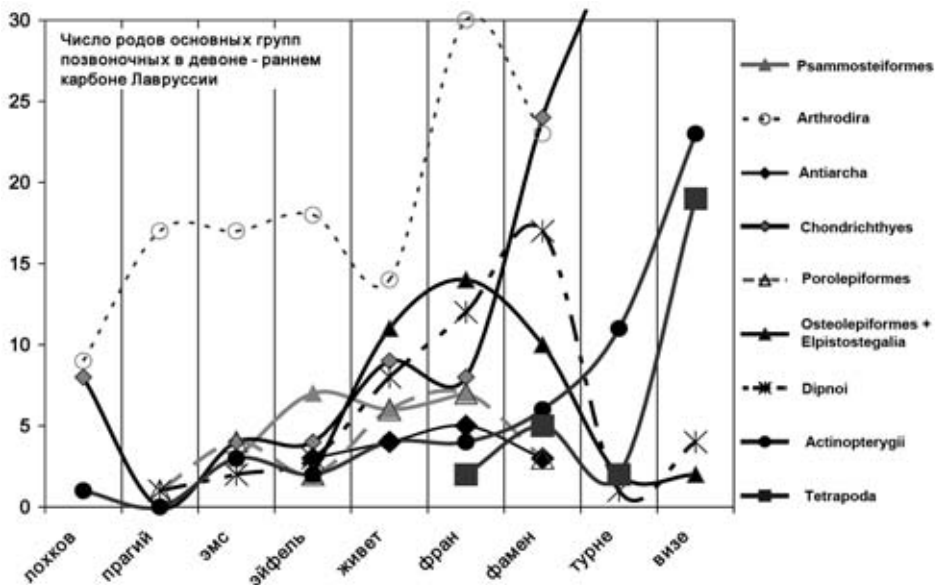


Рис. 1. Динамика изменения численности основных групп позвоночных в девоне – раннем карбоне Лавруссии. Различные группы по-разному реагируют на внешние события. Вероятнее всего, что события Качак, Кельвассер и Хангенберг затрагивали различные экологические ниши, что приводило к снижению численности или вымиранию одних и последующему расцвету других групп. Не учтены данные по бесчелюстным (кроме псаммостеиформ), акантодам, струниформам и актинистиям.

Причиной девон/каменноугольного вымирания могли стать глобальная регрессия Мирового океана и похолодание в Южном полушарии. При этом не во всех районах мира это событие отмечается в виде накопления черносланцевых пород; в мелководных разрезах не наблюдается и перерыва. Для девон/каменноугольного вымирания более характерно исчезновение nektonной, чем benthic фауны беспозвоночных, в противоположность событию Кельвассер (Sandberg et al., 2002).

Возможно, что кризис тетраподных сообществ конца девона связан с избирательностью тех же факторов. На рубеже франа/фамена произошло исчезновение элементов, связанных с бентосом (бесчелюстных псаммостеид и телодонтов), а на границе девона/карбона – с nektonом (большая часть саркоптеригий, акантод и все плакодермы, хотя последние и включали придонных антиарх, филлолепид, птиктодонтов и артродир-склерофагов). Вместе с исчезновением этих позвоночных вымерли и почти все девонские четвероногие (рис. 1, 5).

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ОБСТАНОВКИ И ТЕТРАПОДНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛАВРУССИИ

Для установления последовательности формирования сообществ позвоночных, включающих тетрапод, фаунистическая история на территории Лавруссии рассмотрена уже с конца силура, – той эпохи, когда закладывались основы фауны позвоночных.

Конец силура – эмс

Во второй половине силура на территории Лавруссии существовали крупные группы позвоночных: бесчелюстные гетеростраки, остеоостраки, анаспиды и телодонты, а также челюстноротые: акантоды и костные рыбы. Радиация происходила на окраинах континента и в мелких эпиконтинентальных морях (Blieck, 2011).

В начале девона (лохкове) фауны дополнились плакодермами (артродиры, акантоторациды и, возможно, петалихтииды). В прагии–эмсе увеличилось разнообразие акантод и плакодерм, появились саркоптеригии поролепиформы. Акантоторацидные и птиктодонтные плакодермы, наравне с перечисленными выше группами бесчелюстных, были нативны для Лавруссии, но артродиры и поролепиформы иммигрировали из Южного Китая, что подтверждается наличием этих групп уже с силура (Zhao, Zhu, 2007).

К среднему девону, после значительного падения численности всех основных групп позвоночных в Лавруссии, начинается восстановление и рост численности хрящевых, двоякодышащих и лучеперых, а, главное, появление новых крупных групп: псаммостеиформов среди бесчелюстных, антиарх среди плакодерм, поролепиформов и остеолепиформов среди саркоптеригий (рис. 1).

Эйфель–живет

Начало эйфеля ознаменовано древнейшим хорошо интерпретируемым свидетельством появления четвероногих: точно датированными следовыми дорожками и отдельными отпечатками следов конечностей с пальцами, найденными в Свентокшских горах Польши (Niedzwiedzki et al., 2010). К сожалению, включающие отложения лишены других остатков позвоночных, что не дает возможности соотнести животное, оставившее следы, с их комплексом. В отсутствие конкретных фаунистических данных для этого региона рассмотрим состав эйфельских фаун Лавруссии в целом. Последние включали бесчелюстных псаммостеид, плакодерм-артродир, а также акантод, хрящевых, голоптихтиидных поролепиформов, двоякодышащих и древних актиноптеригий (Mark-Kurik, 2000). Особое значение имело появление плакодерм-антиарх и саркоптеригий-остеолепиформов (рис. 1, 5). Сходный фаунистический состав на уровне таксонов высокого ранга наблюдается и в позднедевонских сообществах, включающих тетрапод. Сформированность

этой фаунистической среды позволяет говорить о наличии уже в эйфеле криптотетраподных сообществ (рис. 5; табл. 5), включавших еще пока не найденных тетрапод, и уже содержащих характерные элементы. Фаунистически важные группы: плакодермы антиархи и саркоптеригии: остеолепиформы, а также голоптихийдные поролепиформы в это время были нативны для Лавруссии, крупных иммиграций в это время не наблюдалось.

К живету почти полностью вымерли важнейшие силурийские – раннедевонские бесчелюстные (а, соответственно, и определявшиеся ими сообщества) и начали формироваться фауны, включающие спутников тетрапод, характерных уже для сообществ позднего девона: артродир *Groenlandaspis*, антиарх *Bothriolepis*, голоптихийдных поролепиформов *Holoptychius* (Воробьева, 2004) и двоякодышащих *Soederberghia*. С этого момента формируются археотетраподные сообщества (рис. 5; табл. 5), включающие как древние, нативные, так и новые элементы – иммигрантов. Этот дуализм постепенно исчез к середине франа. Остатки определенно живетских тетрапод пока не найдены, либо не распознаны в коллекциях. Накопление информации позволяет реидентифицировать ранее непонятные остатки, как, например, шотландского *Elginerpeton* или ихтиостегиды из Бельгии, раньше считавшиеся саркоптеригиями (Ahlberg, 1995; Clément et al., 2004).

Единственным четвероногим из переходного живет-франского аматского горизонта Ленинградской области является новая, еще не описанная форма (Lebedev, Clément, 2011). Комплекс аматских отложений включает как унаследованные, эйфельские элементы из криптотетраподных сообществ: псаммостеид, антиарх *Asterolepis*, саркоптеригий *Glyptolepis* и *Dipterus*, так и появившиеся в Лавруссии только в живете элементы прототетраподных сообществ: антиарх *Bothriolepis* и саркоптеригий *Holoptychius* (Ivanov, Lebedev, 2011). Таким образом, древнейшее из известных по костным остаткам четвероногое существовало в составе переходного археотетраподного сообщества.

Фран

Во фране наблюдается резкое возрастание разнообразия позвоночных, связанное с глобальной морской трансгрессией (Long, 1993; Blicek, 2011). Увеличение разнообразия, в основном, связано с радиацией и диверсификацией плакодерм – артродир, которые доминируют в мелководных и относительно глубоководных морских сообществах (рис. 1). В меньшей степени диверсификация затронула эпиконтинентальные неморские фауны. Здесь доминировали не артродиры, а антиархи, причем не (или не только) по разнообразию таксонов, а и количественно, что, вероятнее всего, объясняется меньшим разнообразием пищевой базы, но значительной ее продукцией.

Для прототетраподных сообществ неморских позвоночных франа характерно наличие таких основных элементов, как бесчелюстные-

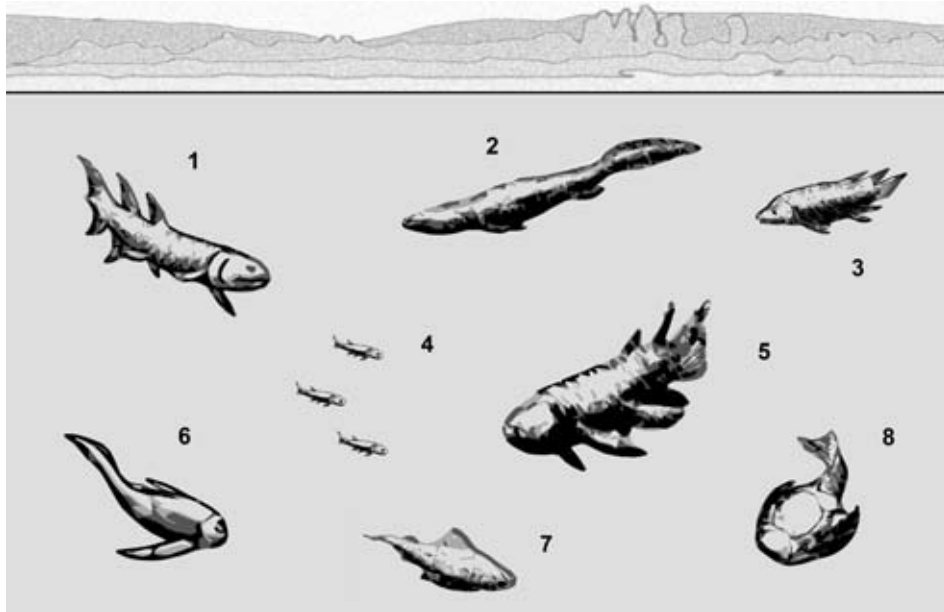


Рис. 2. Франское прототетраподное сообщество Лавруссии. 1 – тристихоптеридный остеолепиформ; 2 – четвероногое; 3 – диптериформная двоякодышащая; 4 – акантодиформные акантоды; 5 – поролепиформная рипидистия; 6 – ботриолепидоидный антиарх; 7 – гренландаспидидная артродира; 8 – псаммостеиформ.

псаммостеиды, антиархи (преимущественно *Bothriolepis*) и поролепиформы *Holoptychius* (рис. 2, 5; табл. 1, 5). Эти сообщества отличаются от архететраподных отсутствием уже вымерших эйфельских нативов. Позднефранские прототетраподные сообщества известны из шотландского местонахождения Скот-Крэйг (Ahlberg, 1995; Newman, 2005), откуда происходят остатки четвероногого *Elginerpeton*, а также Велна-Ала (Латвия) и Сондала (Ленинградская область), где встречены челюсти четвероногого *Obruchevichthys* (Воробьева, 1977; Lebedev, Clément, 2011; Lukševičs et al., 2011). Второй комплекс отличается от первого отсутствием «гренландаспидидных» артродир *Cosmacanthus*, зато в нем высоко разнообразие антиарх, а вместо второго поролепиформа даффихта и ризодонта имеется остеолепиформ платицефалихт. Такие отличия, скорее всего, связаны с некоторыми отличиями фауны Лаврентии и Балтики.

Фамен

На рубеже франа и фамена произошло крупное событие Кельвассер, приведшее к биотическому кризису (Sandberg et al., 2002). Вымирание в большей степени задело морские, чем «неморские» группы. В составе последних исчез важный компонент прототетраподных сообществ – псаммостеиформы, но это почти не изменило трофическую структуру сообществ.

Таблица 1. Состав комплексов позвоночных в позднефранских местонахождениях Лавруссии.

Местонахождение	Скат-Крэйг (Ahlberg, 1991, Newman, 2005)	Велна-Ала (Lukševičs et al., 2011)	Сондала (Lebedev, Clement, 2011)	Жонгнинь (Zhu et al., 2002)
Условия обитания/ захоронения				
Бесчелюстные	Psammosteus Traquairosteus	Psammosteus Obruchevia	Psammosteus	Galeaspidia indet.
Артродиры	Cosmacanthus			
Антиархи	Bothriolepis	Bothriolepis Asterolepis Grossilepis Walterilepis	Bothriolepis	Bothriolepis Remigolepis Sinolepis
Акантоды	Acanthodei	Devononchus		
Поролепиформы	Holoptychius Duffichthys	Holoptychius	Holoptychius	Sarcopterygii
Остеолепиформы		Platycephalichthys		
Ризодонты	Rhizodontidae			
Дипнои	Conchodus	‘Dipterus’		
Лучеперые				
Четвероногие	Elginerpeton	Obrucheovichthys	Obrucheovichthys	Sinostega

Эти фильтраторы и придонные микрофаги были заменены антиархами, акантодами или двоякодышащими со сходной трофической ориентацией. В западной части Лавруссии (Гренландия, Бельгия и Пенсильвания) эту эконошу могли занять мигранты из Восточной Гондваны – филлолепидные плакодермы, вероятно, схожие по образу жизни с псаммостеидами (Young, 2003). При этом другие основные компоненты прототетраподных сообществ продолжили существование (рис. 5).

Раннефаменские комплексы нового четвероногого (пока не описанного) из местонахождения на Южном Тимане (р. Ижма: Безносков, 2009; Beznosov et al., 2011) и Jakubsonia (Орловская область: Lebedev, 2004) наследуют франскую структуру прототетраподного сообщества (табл. 2). Состав первого выделяется большим разнообразием акантод, хотя обеднен по другим группам, что может быть связано с недостаточностью сборов. Помимо основных родов во втором присутствуют иммигранты из Северного Китая (Zhao, Zhu, 2007) антиархи ?Remigolepis (Moloshnikov, 2008). Появление этого элемен-

Таблица 2. Сравнение систематического состава комплексов позвоночных в фаменских местонахождениях Лавруссии.

Местонахождение	Ижма (Безносов, 2009; Beznosov et al., 2011)	Горностаевка (Lebedev, 2004, Moloshnikov, 2008)	Струд (Clement et al., 2004; Blicek, 2010)	Айна Дал/ Бригга-Дал (Blom et al., 2007; Clack et al., 2012)	Кетлери/Павари (Lukševičs, Zariņš, 2004)	Хайнер (Elliott et al., 2000; Blicek et al., 2010)	Андреевска-2 (Lebedev, 1992; Lebedev, Clack, 1993)
Условия обитания/захоронения	Лагуна в зарифовой части прибрежной зоны	Дельтовый/прибрежно-морской	Речные водоёмы/эстуарии	Речные водоёмы межгорной котловины	Прибрежно-морской	Речные водоёмы приморской низменности	Эпиконтинентальный лиман с непостоянной соленостью
Хрящевые		Protacrodus		Stenacanthiformes indet.		Ageleodus Stenacanthus	Chondrichthyes gen. nov.
Артродиры		"Dinichthys"	Groenlandaspis Ardennosteus*	Groenlandaspis		Groenlandaspis Turrisaspis	Arthrodira*
Плитокопты		Chelovophorus	Phyllolepis				
Филлолепиды				Phyllolepis		Phyllolepis	
Антиархи	Bothriolepis	Livnolepis Rossolepis Bothriolepis ?Remigolepis	Bothriolepis	Remigolepis Bothriolepis	Bothriolepis	Bothriolepis	Remigolepis Bothriolepis
Акантолы	Haplacanthus Devononchus "Cheiracanthus" "Acanthodes"	Devononchus		Acanthodei ind.	Devononchus Cheiracanthus Acanthodes	Gyracanthus	Devononchus "Cheiracanthus"
Поролепиформы	Holoptychius Duffichthys	Holoptychius	Holoptychius	Holoptychius	Holoptychius Glyptolepis Ventalepis	Holoptychius	Holoptychius
Остеолепиформы		Megaromus Glyptoromus	Glyptoromus "Megalichthyidae" ?Tristichopteridae	Eusthenodon Tristichopteridae	Cryptolepis Platycephalichthys Glyptoromus	"Megalichthyidae" Hyneria Glyptoromus	Eusthenodon Osteolepidae
Струниформы		Strunius					Strunius
Ризодонты			Rhizodontidae	Rhizodus		Sauripterus Rhizodontidae	
Дипнои	cf. Jarvikia cf. Andreyevichthys	Conchodus Holodipterus "Dipterus"	Soederberghia Jarvikia "Dipterus"	Soederberghia Jarvikia Oervigia	Orlovichthys	Soederberghia Apatorynchus	Andreyevichthys
Лучеперые			Actinopterygii Osorioichthys*	Cuneognathus	Actinopterygii	Limnomis	Moynthomasia
Четвероногие	tetrapod	Jakubsonia	? Ichthyostega	Ichthyostega Acanthostega Ymeria	Ventastega Tetrapoda	Densignathus Hynerpeton Whatcheriidae	Tulerpeton Tetrapoda

*найденны в других близлежащих и одновозрастных местонахождениях.

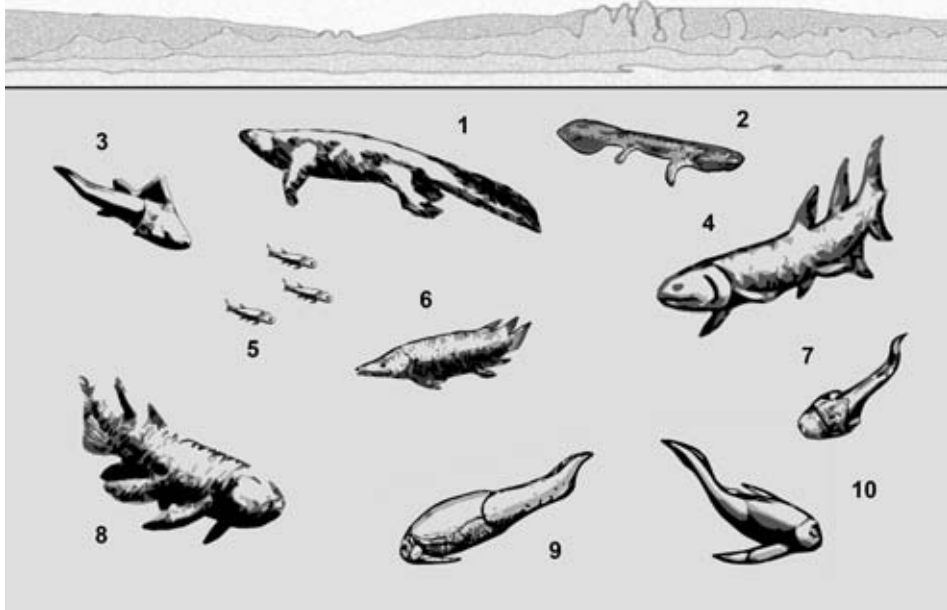


Рис. 3. Фаменское палеотетраподное сообщество Лавруссии. 1-2 – четвероногие; 3 – гренландаспидная артродира; 4 – тристихоптеридный остеолепиформ; 5 – акантодиформные акантоды; 6 – ринходиптеридная двоякодышащая; 7 – филлолепидная плакодерма; 8 – поролепиформная рипидистия; 9 – ремиголепидный антиарх; 10 – ботриолепидоидный антиарх.

та в Лавруссии указывает на начало формирования следующего типа тетраподных сообществ (см. ниже), характерного для позднего фамена. Оба местонахождения сформировались в прибрежно-морских условиях, первое в лагуне в зарифовой части прибрежной зоны, а второе – в речной дельте в условиях непостоянной береговой линии. Особенностью второго сообщества является наличие морских индикаторов: протакродонтные хрящевые, плакодермы-птиктодонты и саркоптеригии-струниIFORMы.

В среднефаменском местонахождении Струд (Бельгия) найден фрагмент челюсти, определенный как ?*Ichthyostega* (Clément et al., 2004; Blicek, 2010). В этом сообществе отсутствуют доминирующие в восточногренландском антиархе *Remigolepis*, но впервые в фаменских комплексах появляются плакодермы *Groenlandaspis*, *Phyllolepis* и ризодонтиды (табл. 2). В отличие от описанных выше восточных, комплекс Струда обитал в речных и/или эстуарных, пресноводных или солоноватоводных условиях.

Состав комплексов позвоночных в восточно-гренландских верхнефаменских формациях Айна-Дал и Бритта-Дал (Clack, 2002) почти одинаков (табл. 2). Впервые в летописи в этом сообществе появляются три формы четвероногих, что является шагом вперед по сравнению с прототетраподным сообществом. Новый тип сообщества может быть назван палеотетраподным (рис. 3, 5; табл. 5). Вероятно, в это время произошла первичная

морфоэкологическая дифференциация тетрапод, освоивших как различные трофические ниши, так и разнообразные биотопы. Показано, например, что *Ichthyostega* и *Acanthostega* захоранивались и, скорее всего, обитали в различных обстановках сложных речных систем (Clack, 2006). Для этого сообщества характерно доминирование антиарха *Remigolepis* (Blom et al., 2007) при сохранении в структуре *Bothriolepis*.

Позднефаменский комплекс позвоночных местонахождений *Ventastega* Кетлери и Павари (Латвия) не включает такие характерные для западных тетраподных комплексов таксоны, как ризодонты, филлолепидиды и артродиры, зато содержит разнообразных акантод и рипидистий (табл. 2). Помимо собственно вентастеги, в состав сообщества входило по крайней мере еще одно четвероногое, представленное небольшим фрагментом нижней челюсти (Ahlberg et al., 1994).

Североамериканское сообщество *Densignathus/Huynepeton* (Хайнер, Пенсильвания), включает по крайней мере трех четвероногих (табл. 2). Здесь к известным из Струда ризодонтам впервые добавляются характерные уже для каменноугольных сообществ хрящевые *Ageleodus* и *Stenacanthus*, а также гиракантные акантоды (Elliott et al., 2000; Blicek et al., 2010). Остальные элементы типичны для палеотетраподных сообществ.

В комплекс *Tulerpeton* (Андреевка-2, Тульская область) входит еще одно, не получившее формального названия четвероногое (Lebedev, Clack, 1993). Ассоциация позвоночных отличается редкостью антиарха (табл. 2), хотя в малых количествах здесь присутствует *Remigolepis*, а также преобладанием остеолепиформов и двоякодышащих (Lebedev, 1992).

Все палеотетраподные сообщества, будучи весьма близкими по составу основных элементов, отличаются разнообразием непостоянных членов. Это может говорить как об обитании в различных экологических условиях, от прибрежно-морских до речных систем межгорных котловин (табл. 2; Lebedev, 2004; Clack, 2006), так и о значительной экологической пластичности самих четвероногих.

Карбон

Тектонические, климатические и биотические события конца девона (событие Хангенберг) привели к глобальному вымиранию как морских, так и континентальных фаун, в том числе позвоночных (Sallan, Coates, 2010). В конце периода исчезли все плакодермы, большая часть саркоптеригий и акантод. Из этих групп границу преодолели акантодидные и гиракантные акантоды, ризодонты, некоторые остеолепиформы, ктенодонтные и сагенодонтные двоякодышащие. На фоне этого вымирания резко возросла численность палеонискоидных актиноптеригий и преимущественно морских хрящевых, что становится особенно заметно в визе (рис. 1, 5). Вымирание привело к освобождению как морских, так и неморских экологических

Таблица 3. Сравнение систематического состава комплексов позвоночных турнейских местонахождениях Канады и Шотландии.

Местонахождение	Хортон-Блафф (Sallan, Coates, 2010)	Аухенреох-Глен (Clack, Finney, 2005)
Условия обитания/ захоронения	Озера с морским влиянием	Лагуна/эстуарий
Хрящевые	Stethacanthus	
Акантоды	Gyracanthides Acanthodes	
Ризодонты	Letognathus	Strepsodus
Дипнои	Ctenodontidae	
Лучеперые	Elonichthys Rhadinichthys Acrolepis "Palaeoniscus"	Actinopterygii
Четвероногие	Anthracosauromorpha	Pederpes

ниш, которые заняли эти рыбы, что и послужило толчком для начала их радиации (Blicek, 2011).

Радиация четвероногих, по сравнению с ними, запаздывала. Временной интервал, истекший с начала карбона до древнейших турнейских находок тетрапод получил название «Ромеров провал» («Romer's Gap»: Clack, 2002). Только недавно из раннего-среднего турне стали известны находки в восточной Канаде (Clack, 2002) и Шотландии (Clack, Finney, 2005; Smithson et al., 2012), так что длительность этого «немого» интервала значительно уменьшилась.

Выживание тетрапод на рубеже девона/карбона связано не только с их морфоэкологической пластичностью и обитанием в различных условиях (табл. 2–4), но, вероятнее всего, и с выживанием объекта питания (вероятнее всего, дипнои и актиноптеригий). В визе наблюдается резкий рост численности тетрапод (рис. 1).

Преимущество девонских тетрапод в карбоне пока остается неизученной. Изучение четвероногих «девонского облика» не указывает очевидно на их родственные связи с раннекаменноугольными семействами и родами (Clack, 2002). Исключением является протерогиринидный Tulerpeton, родственник позднепелеозойским антракозавроморфам.

В турне–визе эндемичность четвероногих на родовом уровне сохранилась, распространение ограничено Британскими островами и Северной Америкой, поэтому возможности зоогеографических построений малы. За пределами Лавруссии известно единственное местонахождение в визе Австралии (Ossinodus: Warren, Turner, 2004), комплекс позвоночных которого сходен с европейским.

Турне

Для начала карбона характерно широкое развитие мелководно-морских фаун позвоночных, преимущественно включающих разнообразных хрящевых, акантодидных акантод, ризодонтных и мегалихтидных рипидистий, ктенодонтных и сагенодонтных двоякодышащих, а также низших лучеперых (см., например, Lebedev, 1996). В неморских биотопах последние доминировали как по разнообразию, так и количественно, тогда как в морских обстановках преобладали хрящевые. Как и в девоне, обстановки обитания тетраподных сообществ варьировали от пресноводных до прибрежно-морских.

В богатом комплексе позвоночных Хортон-Блаффа, Канада (табл. 3) встречены изолированные остатки пока не получившего названия антракозавроморфного четвероногого (Clack, 2002). Этот комплекс в значительной мере сохраняет в составе гиракантидных акантод и ризодонтидных рипидистий, которые пережили фамен-турнейское вымирание (Schultze, Bolt, 1996).

Уотчериидное четвероное Pederges (Шотландия) из Аухенреох-Глен (Шотландия) найдено в составе обедненного, либо пока слабо изученного комплекса (табл. 3). Помимо позвоночных, в ориктоценоз входят только остатки беспозвоночных и растений (Clack, Finney, 2005). Уотчерииды в раннем карбоне известны, помимо Шотландии, лишь в Северной Ирландии (Occidens), но остатки плохо привязаны и обсуждать его сообщество невозможно.

Новые находки остатков тетрапод сделаны и в нескольких других местонахождениях Шотландии: Бёрнмут, Уиллиз-Хоул и др. (Smithson et al., 2012). Отсюда, пока предварительно описаны черепные и посткраниальные кости, относящиеся к разным группам четвероногих из верхней части курсейского яруса.

Все эти находки говорят об уже довизейской радиации этих животных.

Визе

Визейские четвероногие встречены в местонахождениях двух регионов мира: Шотландии и США (Айова, Кентукки, Невада). В это время происходили два важнейших события в истории четвероногих: морфоэкологическая диверсификация и выход в наземные биотопы. В среднем-позднем визе появились такие важные и крупные группы палеозойских тетрапод, как темноспондилы, бафетиды, лепоспондилы и амниоты (рис. 5), произошла диверсификация по размерным классам от крошечных кирктонекты и казинерии до огромного крассигирина (Clack, 2002).

Отличительной чертой средне-поздневизейских комплексов позвоночных является относительное постоянство систематического состава рыб versus состава четвероногих как географически, от Шотландии до Айовы,

Таблица 4. Сравнение систематического состава комплексов позвоночных в средне-поздневизейских местонахождениях Шотландии и США (по Sallan, Coates, 2010; Schultze, Bolt, 1996).

Местонахождение	Урди	Чиз-Бэй	Дельта	Бёрдихаус	Гилмертон	Инчкейт	Ист-Кёрктон
Условия обитания/ захоронения	Солоноватоводная лагуна	Солоноватоводные водоёмы	Пресно/ солончатые водоёмы	Алловиально-озерные	Алловиально-озерные	Озерные	Озерные
Хрящевые	Sphenacanthus Onychoselache Stenacanthus Diplodoseelache		Sphenacanthus aff Dicotrodus Calloptistodus Synopodius Ageleodus	Sphenacanthus Cladodus Ageleodus	Harpacanthus	“Pleuracanthus” Synopodius Ageleodus	Tristychius Diplodoseelache
Акантоды	Acanthodes	Acanthodes	Gyracanthidae gen. nov.	Gyracanthides. Acanthodes	Acanthodes	Gyracanthus	Acanthodes Gyracanthidae ind.
Остеолепиформы	Megalichthys		“Osteolepiform”	Megalichthys	Megalichthys		
Ризодонты	Rhizodus	Rhizodus	Rhizodontidae gen. nov.	Rhizodus Screbinodus	Rhizodus Screbinodus	Rhizodus Strepsodus	Rhizodontidae ind.
Актинистии		Rhabdoderma					
Дипнои	Dipnoi ind.		Tranodis	Uronemus Ctenodus	Uronemus Ctenodus Sagenodus	Uronemus Sagenodus	
Лучеперые	Elonichthys Rhadimichthys Nematoptychius Gonatodus Cosmoptychius Eurynotus Wardichthys Chirodus	Elonichthys Rhadimichthys Nematoptychius Gonatodus Cosmoptychius Wardichthys	Actinopterygii gen. nov.	Elonichthys Rhadimichthys Nematoptychius Gonatodus Eurynotus	Elonichthys Eurynotus Pseudogonatodus	Elonichthys Nematoptychius Eurynotus Pseudogonatodus	Elonichthys Rhadimichthys Cosmoptychius Eurynotus Watsonichthys Mesopoma
Четвероногие	Lethiscus	Casineria	Whatcheeria Sigournea Deltatherpeton	Pholidogaster Dolichopareias	Pholidogaster Crassigyrinus Eoherpeton Loxomma	Doragnathus Palaeomolgophis	Eucritta Balnearpeton Ophiderpeton Kirktonecta Eldeceon Silvanerpeton Westlothiana

так и на протяжении всего этого времени. Основные группы рыб почти неизменно входят в сообщества, несмотря на некоторые отличия экологических или тафономических условий (табл. 4). Состав же комплексов тетрапод отличается весьма значительно, то есть продолжается характерная для девона ситуация. Только находки *Pholidogaster* встречены в комплексе как Бёрдихауса, так и Гилмертона.

Незначительные отличия подмечаются между солоноватоводным комплексом Уорди, включающим 4 рода эласмобранхий и остальными, где эти рыбы представлены 1–2 родами; остальные или не относятся к пластинчатожаберным, или занимают неясное систематическое положение. Намечается связь между разнообразием таксонов двоякодышащих рыб и четвероногих. Возможно, что, наряду с актиноптеригиями, дипнои составляли часть пищевой базы для каких-то водных тетрапод (впрочем, как и для саркоптеригий: ризодонтид и мегалихтид).

Приспособление части тетрапод к наземному образу жизни привело к выделению наземного и водного блоков сообщества (рис. 4, табл. 5),

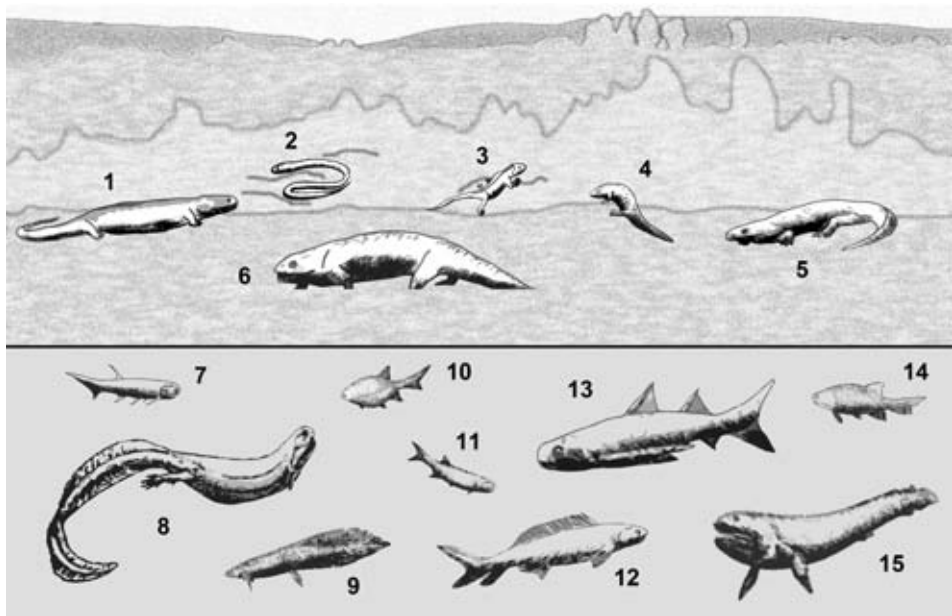


Рис. 4. Визейское водное палеотетраподное и наземное эутетраподное сообщество Лавруссии. 1 – бафетидное четвероногое; 2 – аистоподное четвероногое; 3 – амниотное четвероногое; 4 – уотчеридное четвероногое; 5 – темноспондильный лабиринтодонт; 6 – антракозавроморфное четвероногое; 7 – акантодиформная акантода; 8 – крассигиринидное четвероногое; 9 – ктенодонтидная двоякодышащая; 10 – радинихтидная лучеперая (*Rhadinichthys*); 11 – стреофеошемидная лучеперая; 12 – диплodosеляхидная акула; 13 – гиракантидная акантода; 14 – радинихтидная лучеперая (*Aetheretmon*); 15 – ризодонтидная саркоптеригия.

Таблица 5. Тетраподные сообщества позвоночных среднего девона – раннего карбона.

Тип сообщества	Время существования	Четвероногие	Члены сообщества (рыбы и бесчелюстные)	Признаки сообщества и характерные рыбы
Эутетраподное	средний визе – «ныне»	Westlothiana Ophiderpeton Adelospondylus Kirktonectia Palaeomolgophis Casineria	-----	Только тетраподы, «наземный блок»
Палеотетраподное	средний визе – «мезозой»	Whatcheeria Loxomma Crassigyridus Pholidogaster Eoherpeton Doragnathus Lethiscus Balanerpeton Eucritta Antlerpeton Sigournea Deltaherpeton	хрящевые акантоды ризодонты мегалихтиды дипнои лучеперые	Сочетание рыб и тетрапод-ихтиофагов, «водный блок». Фаунистически свойственны: Megalichthys Rhizodus Uronemus Ctenodus Sagenodus Elonichthys Rhadinichthys Nematoptychius Gonatodus Eurynotus
	турне	? Pederpes ? Occidens	хрящевые акантоды ризодонты мегалихтиды лучеперые	Фаунистически свойственны: Гиракантичные акантоды Strepsodus
	поздний фамен	Tulerpeton Acanthostega Ichthyostega Ymeria Densignathus Hunerpeton Ventastega	Хрящевые Артроиды Филлолепидиды Антиархи Акантоды Поролепиформы Остеолепиформы Ризодонты Дипнои Лучеперые	Более одного четвероногого в сообществе. Фаунистически свойственны: Groenlandaspis Phyllolepis Bothriolepis Remigolepis Гиракантичные акантоды Holoptychius Ризодонты Soederberghia
Прототетраподное	фран–фамен	Jakubsonia Tetrapoda gen. nov. Obruchevichthys Elginerpeton	Псаммостеиды (фран) Хрящевые Артроиды Филлолепидиды (фамен) Антиархи Акантоды Поролепиформы Остеолепиформы Ризодонты(фамен) Дипнои Лучеперые	Все фаунистически свойственные элементы – иммигранты: Bothriolepis, Remigolepis Holoptychius Soederberghia
Археотетраподное	живет–фран	Tetrapoda gen. nov.	Псаммостеиды Артроиды Антиархи Акантоды Поролепиформы Остеолепиформы Дипнои Лучеперые	Сообщества включают древних нативов и новых иммигрантов. Фаунистически свойственны: Groenlandaspis, Bothriolepis, Asterolepis Glyptolepis Holoptychius Soederberghia
Криптотетраподное	?Эйфель–живет	следы	Псаммостеиды Артроиды Антиархи Хрящевые Акантоды Поролепиформы Остеолепиформы Дипнои Лучеперые	сообщества включают древних нативов Фаунистически свойственны: Asterolepis Glyptolepis

структура и состав которых эволюционировали в позднем палеозое. Строение кисти еще турнейского *Pederpes* рассматривается авторами (Clack, Finney, 2005) как приспособленное к передвижению по суше. Совершенно уверенно как наземное животное интерпретируется *Casineria* (Clack, 2002). В сообществе Ист-Кёрктона *Westlothiana*, *Eldeceon* и лепоспондилы *Ophiderpeton* и *Kirktonecta* составили наземный блок четвероногих, *Eucratta* и *Silvanerpeton* входили в состав его водного блока. Экологическое положение *Balanerpeton* трактуется как промежуточное (Clarkson et al., 1993). Члены наземного блока могли перейти к питанию наземными артроподами и/или высокопитательными семенами сосудистых растений. Наземный блок сообщества тетрапод имеет смысл выделять в отдельное эутетраподное общество, существующее поныне.

Члены водного блока, скорее всего, диверсифицировали питание. К ихтиофагии могли добавляться питание разнообразными водными беспозвоночными, как членистоногими, так и моллюсками. По сути, водный блок позвоночных является продолжением палеотетраподного сообщества, появившегося в позднем фанерозое.

ФАУНИСТИЧЕСКАЯ И ПАЛЕОЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ ПОЗДНЕДЕВОНСКИХ-РАННЕКАМЕННОУГОЛЬНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ В ТЕТРАПОДНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Девонские и раннекаменноугольные позвоночные, входящие в состав различных типов тетраподных сообществ Лавруссии, разделены здесь на две крупные группы: нативов, просуществовавших в пределах одного зоогеографического региона на протяжении всей своей истории и иммигрантов, пришедших в Лавруссию из других регионов мира (рис. 5). И те, и другие сыграли важную экологическую роль в становлении тетраподной экобиоморфы. Важнейшей закономерностью на протяжении девона было поддержание трофической структуры сообщества. Внешние катастрофические события, элиминировавшие какие-то элементы, приводили к миграции фаунистических элементов извне Лавруссии, которые восстанавливали разрушенную связь. Например, вымирание псаммоидов повлекло иммиграцию их возможного экологического плакодермного аналога – филлолепидид, а вместе с ними и ризодонтид из Восточной Гондваны (Young, 2003), а, возможно, и *Remigolepis* из Северного Китая (Zhao, Zhu, 2007).

Перестройки сообществ позвоночных происходили как за счет возникновения и развития нативных таксонов, так и за счет иммиграции фаунистических элементов из других регионов мира (рис. 5). Количество нативов в фауне Лавруссии примерно равно количеству иммигрантов. И к той, и к другой категории относятся представители всех основных групп позвоночных, за исключением нативов-бесчелюстных. Подавляющее большинство иммигрантов, как девона, так и карбона, переселилось из Восточной и Северной Гондваны. Имми-



Рис. 5. Фаунистическая схема формирования тетраподных сообществ в девоне – раннем карбоне Лавруссии. Название провинции означает территорию происхождения фаунистической группы.

грация происходила, преимущественно, двумя волнами: в живете и в фамене. Живетская миграция происходила как вторжение элементов Филлолепидно-Телодонтного царства (Гондвана) в Птиктодонтное (Лавруссия), а фаменская – как межпровинциальный взаимообмен внутри Филлолепидно-Тетраподного региона Поролепиформного царства (Лавруссия+Восточная Гондвана: Lebedev, Zakharenko, 2010). Этот обмен мог происходить как традиционным западным путем, через Северную Гондвану и Арморику (Young, 2003, 2006), так и восточным, вдоль южного берега Панталассы.

Нативы (рис. 5)

Гетеростраки-псаммостеиды появились в прагии–эмсе, а начиная с эйфеля распространились в пределах Псаммостеидно-Поролепидного региона Птиктодонтного царства. Последние представители отряда (и одновременно гетерострак) вымерли в конце франа (Tarlo, 1964), вероятно, в результате кельвассерского биотического кризиса.

Вместе с псаммостеидами угасали поролепиформы *Glyptolepis*, по-видимому, специализировавшиеся на питании этими бесчелюстными. Хотя глиптолепы дожили до фамена, к этому времени они перешли на питание

другой добычей, возможно, составляя слабую конкуренцию родственным им голоптихам.

Хрящевые *Stenacanthus*, известные с живета, широко распространены в верхнем девоне, но в турне–визе ареал этого рода сужается до Лавруссии, хотя редкие находки есть в Австралии и Казахстане. *Sphenacanthus*, впервые встреченный в фамена Тимана, в карбоне распространен в Лавруссии и проник в Гондвану.

Древнейшие роды тристихоптерид известны из живета Лавруссии (Воробьева, 2004). Позднефаменский род *Eusthenodon* был важным элементом палеотетраподных сообществ Гренландии, Тульской области, Бельгии, Пенсильвании и Австралии, являясь постоянным их членом (Lebedev, 1992; Elliot et al., 2000; Clément, 2002). Эти крупные рыбы, наравне с голоптихами, были терминальными хищниками и, по-видимому, также охотились на антиарх, либо на двоякодышащих.

Двоякодышащие – один из самых распространенных фаунистических элементов тетраподных сообществ (Лебедев, 1985; Lebedev, 1992). Двоякодышащая *Soederberghia* является типичным фаменским компонентом прототетраподных и палеотетраподных сообществ Гренландии, США, Западной Европы и Австралии (Лебедев, 1985; Ahlberg et al., 2001). Древнейшая находка зарегистрирована в живете Невады (Schultze, 2010). *Sagenodontidae* – нативное для Лавруссии семейство, его древнейший род *Proceratodus* (Schultze, Bolt, 1996) описан из фамена Огайо.

На протяжении девона лучеперые были широко распространены по земному шару, древнейшие их представители известны как из Лавруссии, так и из Гондваны и Южного Китая. Почти все лаврусийские роды нативны. Максимального разнообразия эти рыбы достигли в верхнем девоне, но в конце девона вымерли почти все роды, за исключением *Rhadinichthys*. Начиная с турне, началось резкое увеличение численности этих рыб.

Иммигранты

Плакодермы – артродиры, как правило, входили в состав прототетраподных сообществ, и чаще всего были представлены полидевичным родом *Groenlandaspis*. Этот род появился в эмсе Северной Гондваны (Blicek et al., 1980), а в Лавруссию проник в живете (Young, 2006), но не прошел в ее восточную часть (Балтику). Другие артродиры входили в состав некоторых сообществ тетрапод факультативно, в зависимости от местных экологических условий в бассейне.

Ключевую роль в эволюции сообществ четвероногих играл антиарх *Bothriolepis*, мигрируя из Южного Китая в Лавруссию в живете. Эта рыба входила в состав почти всех известных сообществ, хотя была широко распространена и в других, например, более мористых, комплексах. Антиарх *Remigolepis*, самые ранние находки которого зарегистрированы во фране

Северного Китая, характеризует комплексы фаменских тетрапод северо-востока Лавруссии и Восточной Гондваны.

Один из основных постоянных членов сообществ тетрапод, поролепиформ *Holoptychius*, иммигрировал в Лавруссию в эйфеле–живете из Северной Гондваны. В Восточной Гондване эта рыба зарегистрирована только в фамене (Lebedev, Zakharenko, 2010). Голоптихи, предположительно, специализировались на питании антиархами *Bothriolepis* и выполняли функцию терминального консумента.

Филлолепидные плакодермы, иммигранты из Гондваны (Young, 2003, 2006), появились в Лавруссии только в фамене. Их ареал в Лавруссии доходил с запада до Главного девонского поля, а с севера – до Тимана. В состав позднефаменского сообщества *Ventastega* Латвии *Phyllolepis* уже не входил, хотя был широко распространен в сообществе Хайнера, Струда и Айна-Дал.

Хрящевые *Stethacanthus* иммигрировали в Лавруссию и были широко распространены в фамене (Lebedev, Zakharenko, 2010), пережили вымирание, в турне–визе их распространение сузилось до Лавруссии. В девоне роль хрящевых в неморских сообществах незначительна, но с начала карбона они стали одним из их важнейших элементов.

Разнообразные остеолепиформы отмечены во многих позднефаменских прото- и палеотетраподных сообществах. Эти рыбы относятся или к тристихоптеридам, или к остеолепидадам (мегалихтиидам?), и представлены факультативно. Появление остеолепидид связано с эйфелем Лавруссии (Воробьева, 2004), или даже с эмс–эйфелем Восточной Гондваны (Young, Schultze, 2005). В карбоне трофическая роль этой группы, представленной, в основном, родом *Megalichthys*, сохранилась. Возможно, остеолепиформы охотились на двоякодышащих, как в девоне, так и в карбоне, хотя и на различные их группы.

Ризодонтиды встречаются в живете–фамене Гондваны, фране Казахстана и в фамене Лаврентии (Lebedev, Zakharenko, 2010). Представители этого семейства в турне известны из Белоруссии, Минусы, Австралии и Канады. В визе распространение отряда ограничено Британскими островами и Австралией (Sallan, Coates, 2010).

Двоякодышащие ктенодонтиды, в отличие от сагенодонтид, имеют иммигрантские корни. Возможно, предковый для *Stenodus* род *Eostenodus* известен из франа Австралии (Long, 1987). Их иммиграция могла произойти благодаря занятию не занятой сагенодонтидами экониши.

Актиноптеригии встречаются в большинстве тетраподных сообществ как девона, так и карбона. Возможно, в эйфеле из Южного Китая, через Арморику иммигрировала *Mouythomasia*, входившая в состав комплекса *Tulerpeton*. Шотландские роды актиноптеригий *Elonichthys*, *Cosmoptychius*, *Gonatodus* и *Eugynotus* распространены в карбоне на Британских островах и, частично, в США и Австралии (Coates, 1993).

ЦЕНТР ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ВРЕМЯ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ТЕТРАПОД

Вопрос о месте и времени происхождения четвероногих неоднократно ставился в литературе (например, Clack, 2002; Blicek et al., 2007, 2010). По мере появления новых находок время происхождения группы постепенно удревнялось, однако пока не удалось обосновать предлагаемые интервалы. Примерно такая же ситуация существует и с выяснением центра происхождения, поскольку новые находки не только уточняют, но и расширяют зоогеографию девонских тетрапод.

Одним из важных факторов, влияющих на фаунистические и зоогеографические представления, является степень геологической изученности территории. Не исключено, что именно она привела к «перекосу» в наших представлениях о распределении фаун позвоночных в целом и древнейших тетрапод в частности. Из фауны Лавруссии и Гондваны на настоящий момент известно 9 родов тетрапод (Blicek et al., 2010; Clack et al., 2012), из франа с первой территории описаны только два: *Obruchevichthys* с Главного девонского поля (Воробьёва, 1977; Lebedev, Clément, 2011) и *Elginerpeton* из Шотландии (Ahlberg, 1995), а из Северного Китая *Sinostega* (Zhu et al., 2002). В живете находки четвероногих неизвестны вовсе, хотя в эйфеле Польши известны их следы и следовые дорожки (Niedźwiedzki et al., 2010). По появлению палеонтологических свидетельств возникновение группы можно датировать началом среднего или даже концом раннего девона, а его местом, скорее всего, следует считать Лавруссию.

Выделение «криптотетраподных» сообществ на протяжении эйфеля поддерживает эту гипотезу. Основываясь на том, что возникновение четвероногих тесно связано с формированием сообществ позвоночных, можно предположить, что формирование тетрапод происходило в то время и в том месте, где формировались свойственные им сообщества. Можно прогнозировать, что дальнейшие находки среднедевонских четвероногих будут сделаны в крипто- и археотетраподных ассоциациях позвоночных Лавруссии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безносков П.А.* 2009. Новые палеонтологические находки из слоя «рыбного доломита» // Структура, вещество, история литосферы Тимано-Североуральского сегмента. Материалы 18-й научной конференции ИГ Коми НЦ УрО РАН, 9–10 декабря 2009 г. Сыктывкар: Геопринт. С. 17–20.
- Воробьёва Э.И.* 1977. Морфология и особенности эволюции остеолепиформных кистеперых рыб // Тр. ПИН. Т. 161. С. 3–239.
- Воробьёва Э.И.* 2004. Класс *Sarcopterygii*. Мясистолапастные // Л.И. Новицкая, О.Б. Афанасьева (ред.). Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы. М.: ГЕОС. С. 271–372.
- Лебедев О.А.* 1985. Первые четвероногие: поиски и находки // Природа. № 11. С. 26–36.

- Ahlberg P.E. *Elginerpeton pancheni* and the earliest tetrapod clade // Nature. 1995. V. 373. № 6513. P. 420–424.
- Ahlberg P.E., Johanson Z., Daeschler E. 2001. The Late Devonian lungfish *Soederberghia* (Sarcopterygii, Dipnoi) from Australia and North America, and its biogeographical implications // J. Vertebr. Paleontol. V. 21. № 1. P. 1–12.
- Ahlberg P.E., Lukševičs E., Lebedev O.A. 1994. The first tetrapod finds from the Devonian (Upper Famennian) of Latvia // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. V. 343. P. 303–328.
- Algeo Th.J., Berner R.A., Maynard J.B., Scheckler S.E. 1995. Late Devonian oceanic anoxic events and biotic crises: “rooted” in the evolution of vascular land plants? // GSA TODAY. V. 5. № 3. P. 45. C. 64–66.
- Beznosov P., Lukševičs E., Ahlberg P.E. 2011. A unique vertebrate community from the Sosnogorsk Formation (Lower Famennian, South Timan) // O. Lebedev, A. Ivanov (eds). Palaeozoic Early Vertebrates. 2 International Obruchev Symposium dedicated to the 110 anniversary of Dmitry Vladimirovich Obruchev. St.-Petersburg – Luga, August 1–6, 2011. Abstracts vol. St.-Petersburg. 27 p.
- Blieck A. 2010. Origine des tétrapodes, scénarios, théories erronées et évènements évolutifs // Ann. Soc. Géol. Nord. T. 17. 2 sér. P. 37–46.
- Blieck A. 2011. **From adaptive radiations to biotic crises in Palaeozoic vertebrates: a geological approach** // Geol. Belgica. T. 14. № 3–4. P. 203–227.
- Blieck A., Clément G., Blom H. et al. 2007. The biostratigraphical and palaeogeographical framework of the earliest diversification of tetrapods (Late Devonian) // R.T. Becker, W.T. Kirchgasser (eds) / Devonian Events and Correlations. Geol. Soc. London Spec. Publ. 278. P. 219–235.
- Blieck A., Clément G., Streef M. 2010. The biostratigraphical distribution of earliest tetrapods (Late Devonian): a revised version with comments on biodiversification // M. Vecoli, G. Clément, B. Meyer-Berthaud (eds) / The Terrestrialization Process: Modelling Complex Interactions at the Biosphere-Geosphere Interface. Geol. Soc. London Spec. Publ. 339. P. 129–138.
- Blieck A., Golshani F., Goujet D. et al. 1980. A new vertebrate locality in the Eifelian of the Khush-Yeilagh Formation, Eastern Alborz, Iran // Palaeovertebrata. № 9. P. 133–154.
- Blom H., Clack J.A., Ahlberg P.E., Friedman M. 2007. Devonian vertebrates from East Greenland: a review of faunal composition and distribution // Geodiversitas. V. 29. № 1. P. 119–141.
- Clack J.A. 2002. Gaining ground: the origin and early evolution of tetrapods // Bloomington: Indiana Univ. Press. 369 p.
- Clack J.A. 2006. The emergence of early tetrapods // Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology. № 232. P. 167–189.
- Clack J.A. 2007. Devonian climate change, breathing, and the origin of the tetrapod stem group // Integrative and Comparative Biology. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 1–14.

- Clack J.A., Finney S.M. 2005. *Pederpes finneyae*, an articulated tetrapod from the Tournaisian of Western Scotland // Journal of Systematic Palaeontology. V. 2. № 4. P. 311–346.
- Clack J.A., Ahlberg P.E., Blom H., Finney S.M. 2012. A new genus of Devonian tetrapod from North-East Greenland, with new information on the lower jaw of *Ichthyostega* // Palaeontology. V. 55. Iss. 1. P. 73–86.
- Clarkson E.N.K., Milner A.R., Coates M.I. 1994. Palaeoecology of the Visean of East Kirkton, West Lothian, Scotland // Trans. Roy. Soc. Edinburgh: Earth Sciences (for 1993). V. 84. P. 417–425.
- Clément G. 2002. Large Tristichopteridae (Sarcopterygii, Tetrapodomorpha) from the Late Famennian Evieux Formation of Belgium // Palaeontology. V. 45. Pt 3. P. 577–593.
- Clément G., Ahlberg P.E., Blicek A. et al. 2004. Devonian tetrapod from western Europe // Nature. V. 427. P. 412–413.
- Coates M.I. 1993. Actinopterygian and acanthodian fishes from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland // Trans. Roy. Soc. Edinburgh: Earth Sciences. V. 84. P. 317–327.
- Elliott D.K., Johnson H.G., Cloutier R. et al. Middle and Late Devonian vertebrates of the western Old Red Sandstone Continent // A. Blicek, S. Turner (eds.) / Palaeozoic Vertebrate Biochronology and Global Marine-Non-Marine Correlation. Courier Forsch.-Inst. Senckenberg. 2000. V. 223. P. 291–308.
- House M.R. 1996. The Middle Devonian Kačák Event // Proc. Ussher Soc. V. 9. P. 79–84.
- Ivanov A.O., Lebedev O.A. 2011. Vertebrate localities in the Luga River basin (Leningrad Region, Russia) // Guidebook for the field trip. St. Petersburg: Depart. Palaeontol., Geol. Fac., St.-Petersburg University. 37 p.
- Jarvik E. 1980. Basic structure and evolution of vertebrates // V. 1. London: Academic Press. 575 p.
- Lebedev O.A. 1992. The latest Devonian, Khovanian vertebrate community of Andreyevka-2 locality, Tula Region, Russia // E. Mark-Kurik (ed.) / Fossil Fishes as Living Animals. Proceedings of the 2 International Colloquium on the study of the Palaeozoic fishes, Tallinn, 1989. Academia. V. 1. P. 265–272.
- Lebedev O.A. 1996. Fish assemblages in the Tournaisian-Visean environments of the East-European platform // P. Strogon, I.D. Somerville, G.L. Jones (eds.) / Recent Advances in Lower Carboniferous Geology. Geol. Soc. London Spec. Publ. 107. P. 387–415.
- Lebedev O.A. 2004. A new tetrapod *Jakubsonia livnensis* from the Early Famennian (Devonian) of Russia and palaeoecological remarks on the Late Devonian tetrapod habitats. 2 Gross Symposium “Advances of Palaeoichthyology” // Acta Universitatis Latviensis, Earth and Environment Sci. Spec. V. 679. P. 79–98.
- Lebedev O.A., Clack J.A. 1993. Upper Devonian tetrapods from Andreyevka, Tula Region, Russia // Palaeontology. V. 36. Pt 3. P. 721–734.
- Lebedev O., Clément G. 2011. Upper Devonian (Frasnian) tetrapods of the Leningrad Region, Russia // O. Lebedev, A. Ivanov (eds). Palaeozoic Early Vertebrates. 2 International Obruchev Symposium dedicated to the 110 anniversary of Dmitry Vladi-

- mirovich Obruchev. St.-Petersburg – Luga, August 1–6, 2011. Abstr. vol. St. Petersburg. P. 33.
- Lebedev O.A., Zakharenko G.V. 2010. Global vertebrate-based palaeozoogeographical subdivision for the Givetian–Famennian (Middle–Late Devonian); endemism-cosmopolitanism spectrum as an indicator of interprovincial faunal exchanges // *Palaeoworld*. V. 19. Iss. 1–2. P. 186–205.
- Long J.A. 1987. A redescription of the lungfish *Eoetenodus* Hills 1929, with reassessment of other Australian records of the genus *Dipterus* Sedgwick & Murchison, 1828 // *Rec. Western Australia Museum*. V. 13. № 2. P. 297–314.
- Long J.A. 1993. Early-Middle Palaeozoic vertebrate extinction events // J.A. Long (ed.). *Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography*. London: Belhaven Press. P. 54–63.
- Long J.A., Gordon M.S. 2004. The greatest step in vertebrate history: a paleobiological review of the fish-tetrapod transition // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 77. № 5. P. 700–719.
- Lukševičs E., Ahlberg P.E., Stinkulis G. 2011. Frasnian vertebrate taphonomy and sedimentology of macrofossil concentrations from the Langsēde Cliff, Latvia // *Lethaia*. V. 45. P. 356–370.
- Mark-Kurik E. 2000. The Middle Devonian fishes of the Baltic States (Estonia, Latvia) and Belarus // A. Blicek, S. Turner (eds) / *Palaeozoic Vertebrate Biochronology and Global Marine-Non-Marine Correlation*. Courier Forsch.-Inst. Senckenberg. V. 223. P. 309–324.
- Moloshnikov S.V. 2008. Devonian antiarchs (Pisces, Antiarchi) from Central and southern European Russia // *Paleontol. J.* V. 42. № 7. P. 691–773.
- Newman M.J. 2005. A systematic review of the placoderm genus *Cosmacanthus* and a description of acanthodian remains from the Upper Devonian of Scotland // *Palaeontology*. V. 48. Iss. 5. P. 1111–1116.
- Niedźwiedzki G., Szrek P., Narkiewicz K. et al. 2010. Tetrapod trackways from the early Middle Devonian period of Poland // *Nature*. V. 463. P. 43–48.
- Sallan L.C., Coates M.I. 2010. End-Devonian extinction and a bottleneck in the early evolution of modern jawed vertebrates // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. V. 107. № 22. P. 10131–10135.
- Sandberg C.A., Morrow J.R., Ziegler W. 2002. Late Devonian sea-level changes, catastrophic events, and mass extinctions // C. Koeberl, K.G. MacLeod (eds). *Catastrophic Events and Mass Extinctions: Impacts and Beyond*. Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 356. P. 473–487.
- Schultze H.-P. 2010. The late Middle Devonian fauna of Red Hill I, Nevada, and its paleobiogeographic implications // *Fossil Rec.* V. 13. P. 285–295.
- Schultze H.-P., Bolt J.R. 1996. The lungfish *Tranodis* and the tetrapod fauna from the Upper Mississippian of North America // *Palaeontology. Spec. Pap.* № 52. P. 31–54.
- Smithson T.R., Wood S.P., Marshall J.E.A., Clack J.A. 2012. Earliest Carboniferous tetrapod and arthropod faunas from Scotland populate Romer's Gap. *PNAS*. V. 109. № 12. P. 4532–4537.

- Tarlo L.B.H.* 1964. Psammosteiformes (Agnatha): a review with descriptions of new material from the Lower Devonian of Poland. I. General part // *Paleontol. Polonica*. V. 13. P. 1–135.
- Warren A., Turner S.* 2004. The first stem tetrapod from the Early Carboniferous of Gondwana // *Palaeontology*. V. 47. № 1. P. 151–184.
- Young G.C.* 2003. North Gondwana mid-Palaeozoic connections with Euramerica and Asia: Devonian vertebrate evidence // *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg*. V. 242. P. 169–185.
- Young G.C.* 2006. Biostratigraphic and biogeographic context for tetrapod origins during the Devonian: Australian evidence // *Alcheringa. Spec. iss.* 1. P. 409–428.
- Young G.C., Schultze H.-P.* 2005. New osteichthyans (bony fishes) from the Devonian of Central Australia // *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Geowissenschaften, Reihe 8*. P. 13–35.
- Zhao W.-j., Zhu M.* 2007. Diversification and faunal shift of Siluro-Devonian vertebrates of China // *Geol. J.* V. 42. P. 351–369.
- Zhu M., Ahlberg P.E., Zhao W., Jia L.* 2002. First Devonian tetrapod from Asia // *Nature*. V. 420. P. 760–761.

Origin and evolution of tetrapod vertebrate communities (Devonian - Early Carboniferous)

O.A. Lebedev

Tetrapods entered the vertebrate communities as they had emerged during the Middle-Late Devonian. During the Devonian – Early Carboniferous the crypto-, archaeo-, proto-palaeo- and eutetrapod vertebrate community types are recognised. The tetrapod communities sensu stricto arose only in the Carboniferous, when separated from the aquatic biocenoses. The aquatic block of the vertebrate community during the Late Paleozoic and Mesozoic is a continuation of the palaeotetrapod community that emerged in the late Famennian. Maintaining the ecological community structure occurred during the process of zoogeographical faunal exchanges by replacing the extinct native groups by immigrants. Late Devonian tetrapod communities crisis had been influenced by external environmental factors. At the Frasnian/Famennian boundary the extinction effected the faunistic elements associated with the benthos, but at the Devonian/Carboniferous one mostly nektonic animals suffered. The emergence of tetrapods should have coincided in time and place with the formation of the peculiar vertebrate community, most likely in Laurussia at the beginning of the Middle or at the end of the Early Devonian.

РАЗВИТИЕ НАЗЕМНЫХ СООБЩЕСТВ ЧЕТВЕРОНОГИХ В ПЕРМИ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

М.Ф. Ивахненко

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

Проведен анализ эволюции наземных тетраподных сообществ территории Восточной Европы на протяжении средней-поздней перми. Реконструирован ряд последовательно сменявших друг друга сообществ – пионерные сообщества побережий Мезенское и Голюшерминское; олигобиоморфные мегасообщества приморских плакатных низменностей Очерское, Ишеевское и Сундырское; полибиоморфные мегасообщества плакатных равнин Котельничское, Ильинское, Соколовское и Вязниковское. Высказаны предположения о соотношении биотических и абиотических факторов, вызывавших смены сообществ.

Первые тетраподы, независимо от причин их формирования, безусловно, входили в уже существовавшие сообщества, как водные (сообщества рыб), так и наземные (сообщества преимущественно членистоногих). Лишь, видимо, к концу девонского периода формируются первые тетраподные сообщества из трофически связанных между собой консументов. Однако первые примитивные сообщества могли составлять хищники и тетраподные нанофаги. Только после появления растительноядных групп тетрапод возникали настоящие «пионерные» сообщества, имевшие в составе тетраподных консументов первого порядка и связанных с ними хищников. В начальных пионерных сообществах побережий эпиконтинентальных бассейнов формируются примитивные представители практически всех крупных групп тетрапод. Наиболее ксерофильные (диапсидные рептилии) или реофильные (уродели) дериваты уходят в неизвестные пока экотопы плакоров и временно практически исчезают из палеонтологической летописи. Гидрофильные группы (водные батрахоморфы, антракозавроморфы и дискозаврискоморфы), гигрофилы и мезофилы (эотерапсиды и амфибионты никтеролетероморфы) образуют сообщества прибрежных низменностей.

При суммировании данных по ориктоценозам местонахождений определенных стратиграфических подразделений формируются списки фаунистических комплексов (Ивахненко, 1990). Анализ комплексов позволяет

как уточнять и корректировать стратиграфические границы, так и реконструировать состав сообществ тетрапод. Сообщество представляет собой комплекс трофически связанных между собой групп, и, соответственно, его реконструирование и анализ для палеозоя может быть только весьма условным и поверхностным. Поэтому далее рассматриваются более или менее вероятные соотношения между группами, составляющими фаунистический комплекс. Например, водные (в основном рыбоядные) группы тетрапод явно могут рассматриваться как особое сообщество, равно как и очень своеобразная трофическая пара очень крупных хищника и растительнояда, характерная для позднего палеозоя («доминантное сообщество»). Такое сообщество хотя бы по размерам составляющих его форм могло быть связано с остальными группами только через ювенильных особей (для крупных хищников палеозоя, для которых известен онтогенез, есть обоснованные предположения об особом способе питания ювенильных особей: см. Bakker, 1982; Ивахненко, 1999). Все остальные группы, входящие в фаунистический комплекс, приходится пока рассматривать как единое «наземное сообщество». Фаунистические группировки, включающие несколько таких сообществ, обозначаются далее как «мегасообщество». Биоморфный анализ конкретных групп выявляет विकариантов, появление или исчезновение новых групп. Разумеется, восстановление биоморф столь древних групп может быть только примитивным и предположительным, хотя, как будет показано далее, и такой подход позволяет получить определенные интересные данные. Более или менее уверенно можно реконструировать крупные биоморфные подразделения – нанофага, растительнояда и хищника, обозначаемые как мегабиоморфы (Ivakhnenko, 2008). Внутренние подразделения, биоморфы и микробиоморфы, определяются конкретными направлениями специализации и редко достаточно ясны для ископаемых форм. Мегабиоморфа нанофага может рассматриваться как наиболее примитивная, исходная для остальных. Формально нанофаги в основном хищники, однако размеры «добычи», потребляемого корма, совершенно несопоставимы по размерам с самим животным, и он скорее является собирателем. Собственно мелкие энтомофаги вряд ли могут рассматриваться как исходные для других мегабиоморф. Это, прежде всего, связано с необходимостью сохранения относительно мелкого размера, оптимального для питания мелкими насекомыми. Однако, возможно, при поедании насекомых и их личинок, находившихся в растительном субстрате (например, фруктификациях, плодовых телах грибов и тому подобном) мог произойти постепенный переход к факультативной растительноядности (Hotton et al., 1977). Начальная стадия этого процесса, при питании любой доступной по размерам добычей, от мелких беспозвоночных до наиболее питательных частей растений, могла привести к своего рода омнифагии. Активный переход на растительный корм требует увеличения размеров тела, в связи с необходимостью удлинения пищеварительного тракта. Это вызывает и увеличение размера у форм хищных специализаций, поскольку для при-

митивных групп наиболее эффективен размер хищника, сопоставимый с размером добычи. Увеличение размера постепенно ведет к отказу от такой добычи, как мелкие насекомые, и к переходу к облигатным хищничеству или растительнойядности. Этим путем могли формироваться начальные стадии мегабиоморф растительнойяды и хищника. У хищников добыча достаточно однородна по физическим свойствам и различия между ними в значительной степени определяются почти не доступным для нашего анализа поведением при охоте. В то же время следует отметить, что часть палеозойских хищников имела «разрезающий» аппарат клыков, и могли питаться только очень крупной добычей (специализированные хищники), тогда как ряд групп (преимущественно хищные тероцефалы) имели «разрывающий» аппарат, и, соответственно, объектом охоты могли быть любые доступные жертвы (не специализированные хищники-генералисты).

В отличие от хищничества, питание растительностью связано с той или иной обработкой очень разнообразного по физическим свойствам субстрата, поэтому морфологически растительнойяды значительно более разнообразны, чем хищники. К формированию облигатной растительнойядности должно было привести увеличение доли растительного компонента в питании у примитивных омнифагических форм. Для позднего палеозоя, с его специфическим составом растительности, первичная фитофагия могла быть связана в основном с различными относительно питательными и легко усваиваемыми компонентами – молодыми побегами, фруктификациями и другими генеративными органами растений, корневыми частями. Для такого уровня растительнойядности было предложено название фруктифагия (Ivakhnenko, 2005, p. 457). Этот термин не связан с конкретным питанием фруктификациями, а охватывает все группы примитивных растительнойядов, не вышедших на уровень питания твердоволокнистой растительностью.

Совершенно особую, не имеющую никаких современных аналогий биоморфу могли образовывать наиболее крупные по размерам растительнойяды (Edaphosauridae, Tapinocephalidae, Estemmenosuchidae). Эти группы были определены как своеобразные «сапрофаги», питавшиеся частично перегнившей растительностью (Ivakhnenko, 2003, p. 390, 414; 2005, p. 458). Этап сапрофагии мог иметь большое значение при постепенном формировании настоящей растительнойядности – вегетофагии (Hotton et al., 1977). Частично перегнившие мортмассы растений могли быть первичным источником микрофлоры, необходимой для усвоения твердоволокнистой растительности. Существование обширных мелких водоемов, покрытых матами мортмасс членистостебельных, превратившихся в своеобразный ферментированный «силос», вполне допустимо для позднего палеозоя (см. Ivakhnenko, 2003). Такой способ питания непременно вызывал существенное увеличение размера тела, что связано с удлинением пищеварительного тракта. В то же время он не требовал значительных специализаций в строении челюстного аппарата, и был доступен для примитивных представителей разных групп. Однако основную биомассу почти во всех экотопах обычно составляют ве-

гетативные части растений, поэтому наиболее прогрессивной биоморфой для наземных тетрапод является биоморфа вегетофага. В позднем палеозое такой группой стали Dicynodontida. Группа заменила примитивный зубной аппарат ороговением покровов челюстей, образующем постоянно нарастающую рамфотеку, приобрела мощную челюстную мускулатуру, обеспечивавшую усиленное давление челюстей и особое строение челюстного сустава, с широкой амплитудой пропалинальных движений. Можно предположить, что конструкция дицинодонта была оптимальной для того типа растительности, который преобладал в позднем палеозое.

Экоморфный анализ входящих в состав сообщества групп дает возможность с той или иной степенью достоверности реконструировать набор необходимых для существования конкретного сообщества экотопов. Обязательная связь биоморфы с определенным типом экотопа (экоморфа) может обозначаться так же, как и соответствующий экотоп – гидрофилы (водные), гигрофилы (амфибионты), мезофилы (прибрежно-наземные, в той или иной степени связанные с водоемами), ксерофилы (обитатели сухих территорий, удаленных от водоемов). В определенные эпохи по различным причинам происходили изменения в наземных сообществах, как связанные с биотическими причинами (разрешение конфликтов внутри сообществ, переделки экониш, чаще всего, локальные), так и с абиотическими (тектонические или климатические, как локальные, так и глобальные). Наиболее заметны такие изменения (кризисы) при совпадении по времени и территориально биотических и абиотических факторов.

Новые сообщества формировались, конечно же, на протяжении более или менее длительных промежутков времени. Но эти промежутки могли быть значительно короче времени существования «климаксных» сообществ, что и позволяет разбить процесс на этапы, реконструируя возможные причины изменений. В этом отношении особый интерес представляет анализ истории наземных сообществ тетрапод, существовавших в средней – поздней перми на территории Восточной Европы. Здесь реконструируется ряд последовательно сменявших друг друга сообществ – Мезенское, Голушерминское, Очерское, Ишеевское, Сундырское, Котельничское, Ильинское, Соколовское и Вязниковское. Их возрастное положение на глобальной и региональной шкалах и соотношение с фаунистическими зонами Южной Африки показано на рис. 1 (положение зон Южной Африки на глобальной шкале см. Rubidge, 2005, рис. 5; соотношение фаунистических комплексов Восточной Европы см. Golubev 2005, рис. 2, 3, с некоторыми изменениями). За исследуемый период времени (интервал между примерно 270–250 Ma) территория прошла путь от морского бассейна с прибрежными шорами (примерно до 265 Ma), обширных приморских низменностей (до 260 Ma), плакатных (placket: Высоцкий, 1927; распространение термина на ископаемые типы экотопов см. Ивахненко, 2001) низменных равнин (до 250 Ma), и далее плакорной равнины. Первые «пионерные» прибрежные сообщества возникают, видимо, уже в начале карбона, с появлением более или ме-

Млн. лет	International		Assemblage Zones S. Africa	Русская платформа		Фаунистические сообщества В. Европа			
	Series	Stage		Отдел	Ярус				
251.0	Пермь	Lopingian	Dicynodon	Татарский	Вятский	Вязниковское			
260.4						Wuchiapingian	Cistecephalus	Северодвинский	Соколовское
							Tropidostoma		Ильинское
		Pristerognathus	Котельничское						
		Capitanian	Tapinocephalus		Сундырское				
			Wordian		Eodicynodon	Ишеевское			
		Roadian				Уральский	Очерское		
			270.6		Казанский	Голушерминское			
Мезенское									

Рис. 1. Возрастное положение тетраподных сообществ Восточной Европы на международной и региональной стратиграфических шкалах и соотношение с фаунистическими зонами Южной Африки.

нее обширных распресненных континентальных водоемов (Пономаренко, 2007) и экспансией растительности на окружающие их низменные участки суши, но столь древние отложения на территории Восточной Европы пока не известны. Для раннепермского сообщества Затиманья (Интинское) фактически изучен только водный блок (Intasuchidae, Eryopidae, Eogyrinidae), из наземного известны лишь мелкие омнифаги Captorhinidae, и, возможно, Bolosauridae. Однако стратиграфически верхнепермские местонахождения бассейна р. Мезень по составу комплекса тетрапод являются аналогами по крайней мере, нижнепермских местонахождений других регионов. Мезенское сообщество занимало территорию пологой низменной заболоченной равнины северо-западного берега Казанского бассейна. По структуре сообщество является типичным пионерным. Здесь мы наблюдаем большое разнообразие мелких примитивных нанофагов (Nycteroleteridae, Lanthaniscidae, Varanopidae, Nikkasauridae), омнифагов (Nyctiphretidae,

Niaftasuchidae) и мелких не специализированных хищников-генералистов (Tokosauridae, Alrausuchidae). Наиболее характерно появление относительно крупных примитивных растительноядов-фруктифагов (Caseidae), явно еще не имевших специализированного хищника.

Близко по структуре, видимо, синхроничное Голюшерминское сообщество восточного побережья Казанского бассейна. Здесь также известны нанофаги (Captorhinidae, Enosuchidae), омнифаги (Bolosauridae), мелкие неспециализированные хищники (Dissorophidae, Phthinosuchidae). Крупный примитивный растительнояд представлен Rhopalodontidae (Parabradysaurus), но, возможно, уже начинает формироваться относительно крупный специализированный хищник – Phthinosuchidae. Для этого времени известно и водное сообщество (Melosauridae, Platyoposauridae, Leptorophidae), в которое так же входят вторичноводные Archaeosyodontidae, образовавшие вершину рыбоядной цепи и специализированные на мелкую фолдированную добычу – рыб или лабиринтодонтов.

Расширение площади этой территории и появление крупных внутренних распресненных бассейнов привело к формированию здесь нового сообщества, типичного для обширных приморских плаккатных низменностей – олигобиоморфного мегасообщества, обозначенного так по биоморфному и таксономическому однообразию доминантного слоя (Ivakhnenko, 2005). Характерным для него является наличие трофической пары из очень крупного растительнояда и специализированного крупного хищника. Первое известное нам в летописи такое, явно эндемичное, сообщество известно для ранней перми территории Северной Америки (доминантная пара Edaphosaurus – Dimetrodon). На территории Восточной Европы сначала сформировалось Очерское мегасообщество (доминантная пара Estemmenosuchus – Biarmosuchus), его сменило Ишеевское (доминантная пара Ulemosaurus – Titanophoneus). Своеобразный слой «доминантной трофической пары» был обозначен как особое доминантное сообщество (Olson, 1966, 1984). Тетраподы прежнего пионерного сообщества образуют субдоминантное сообщество, трофически факультативно не связанное с доминантным. Набор биоморф обычен для пионерного сообщества – в Очерском мегасообществе это нанофаги (Nycteroleteridae, Tokosauridae, Enosuchidae, Thrinaxodontidae), омнифаги (Belebeyidae), примитивные растительнояды-фруктифаги (Rhipaeosauridae, Venyukoviidae) и не специализированные хищники (Dissorophidae, Phthinosuchidae). Соответственно, в Ишеевском – так же нанофаги (Lanthanosuchidae, Enosuchidae, Microuraniidae, Perplexisauridae), омнифаги (Belebeyidae), растительнояды-фруктифаги (Ulemicidae) и не специализированные хищники (Deuterosauridae, Lycosuchidae). Водные сообщества обеих мегасообществ также почти идентичны – в основном это лабиринтодонты (Melosauridae, Archegosauridae, Platyoposauridae), но вершину рыбоядной пищевой цепи в Очере представляют вторичноводные примитивные Archaeosyodontidae, в Ишееве – их прямые потомки Syodontidae. Мы видим, что основные отличия в составе мегасообществ связаны с доми-

нантным сообществом. Возможно, одна из основных причин смены Очерского мегасообщества Ишеевским на территории Восточной Европы связана с общим поднятием Русской платформы и существенной регрессией Казанского моря (см. Форш и др., 1985). В результате регрессии вся южная часть территории между Палеоуралом и поднятием Фенно-Сарматии превращается в обширную приморскую низменность и появляется устойчивая связь с югом Западной Европы. В результате эндемичные группы Очерского доминантного сообщества (*Estemmenosuchidae* и *Biarmosuchidae*) сменяют общие с Гондваной *Tarinocephalia* и *Anteosauridae* из единого центра филлиции диноцефалов (Ивахненко, 2005).

В последнее время обнаружено местонахождение (Сундырь-1: см. Буланов, Голубев, 2011; Голубев, Куркин, Сенников, 2011), фаунистический комплекс которого по составу занимает промежуточное положение между комплексами Ишеевского и более позднего Котельничского мегасообществ – *Tarinocephalia* и *Anteosauridae* в доминантном сообществе и сочетание *Syodontidae*, *Dvinosauridae* и *Chroniosuchidae* в водном. Видимо, дальнейшее изучение позволит более твердо обосновать необходимость выделения на основе этого местонахождения особого, Сундырского мегасообщества.

К началу поздней перми приурочена существенная перестройка физико-географической обстановки на низменностях Восточной Европы. Формируются обширные, хорошо обводненные низменные равнины, с неустойчивым гидрорежимом и распресненными очень мелководными внутренними бассейнами, не связанными с морем. На территории Восточной Европы формируется особая природная геосистема, природный территориальный комплекс, для которого было предложено название «Восточно-Европейский плаккат» (Ивахненко, 2001). Соответственно, климат территории становится более континентальным. Эти процессы приводят к формированию особых, полибиоморфных мегасообществ плаккатных равнин (Ивахненко, 2005). В таких сообществах нет резкого трофического разделения между отдельными слоями и выделение особого доминантного сообщества невозможно, можно лишь несколько условно говорить о «доминантном» слое. Обозначено мегасообщество по биоморфному разнообразию «доминантного» слоя. Скорее всего, в этих сообществах столь прочной трофической связи хищник–жертва, как в доминантном сообществе олигобиоморфных мегасообществ, не было. В реальных полибиоморфных, например, современных, сообществах тетрапод, жесткая связь крайне редка, и активный хищник использует любую подходящую добычу. В поздней перми сформировались первые настоящие вегетофаги (*Dicynodontida*) и образовали большое число разнообразных по размерам микробиоморф, быстро занимая все подходящие экониши, вытесняя прежние группы доминантного и большинство групп субдоминантного слоев. Трофически с ними связаны хищники, так же разнообразные по размерам и микробиоморфам (*Gorgonopioidea*). Появление вегетофагов *Dicynodontida*, питавшихся твердоволокнистыми частями наземных растений, сыграло поистине

революционную роль. Это позволило дицинодонтам впервые в известной нам истории наземных групп сформировать широкую радиацию очень разнообразных по микробиоморфам и по размерам форм, видимо, практически без лакун перекрывавших все поле подходящих экотопов, существенно потеснив в поздней перми остальные группы растительноядов. Появление широкого спектра разноразмерных вегетофагов в поздней перми привело к формированию и особого слоя хищников, так же разнообразных по размерам *Gorgonopioidea*. Как любое нормальное, хорошо организованное сообщество, занимавшее территорию с большим количеством разнообразных экониш, полибиоморфные сообщества поздней перми имели в своем составе большое количество акцессорных групп. Представители этих групп занимали те ниши, которые оставляли относительно свободными доминанты – разнообразные мелкие нанофаги-насекомояды и омнифаги, в основном из прежних субдоминантных слоев. По своей структуре полибиоморфные сообщества плаккатных низменностей поздней перми были в определенной степени аналогичны современным плакорным сообществам. На территории Восточной Европы формирование принципиально нового типа сообществ представляло собой достаточно длительный и сложный процесс, возможно, начально связанный с многокомпонентной инвазией с территории Гондваны. Об этом может говорить тот факт, что для многих новых групп не известны предки в предыдущих сообществах, в то же время на территории Южной Африки эти группы представлены либо теми же семействами, либо очень близкими к ним. Контакт территорий должен приходиться на период существования фауны зоны *Tarinoscephalus*, когда в Гондване распространяются *Scaloposauria*, *Galeopidae*, *Dicynodontia*, *Gorgonopidae* – адвентивные для Восточной Европы группы, не имеющие корней в ранних фаунах. Разумеется, между изученными в отношении пермских фаун территориями Восточной Европы и юга Африки находятся пока неведомые огромные территории, значительно превышающие по протяженности и Восточно-Европейский плаккат, и плато Карру. Эти территории могли играть роль фильтра, не допустившего полного обмена компонентами, и с разной скоростью пропускавшего разные формы. Видимо, было бы наивно полагать, что можно расшифровать все особенности этого контакта при полном отсутствии данных для юга Европы, севера Африки, очень скудных для Центральной и Юго-Восточной Азии. Возможно, одни и те же глобальные тектонические причины обеспечили пространственный контакт удаленных территорий и вызвали расширение территории Восточно-Европейского плакката с соответствующим изменением климата и физико-географической обстановки. Это перестроило структуру сообщества, освободило какие-то ниши, и позволило войти в сообщества адвентивным компонентам из иных регионов.

Первичной стадии этого события, видимо, соответствует пока слабо изученное Котельничское сообщество. Здесь сочетаются как унаследованные аборигенные группы (например, *Nycteroleteridae*, *Perplexisauridae*,

Phthinosuchidae), эндемики сообщества (Karenitidae, Kotelcephalonidae, возможно, Moschorhinidae) и явно гондванские адвентикаторы (Scaloposauridae, Ictidosuchidae, Galeopidae, Nanictidopidae, Bradysauridae). Особенно показательно появление настоящих дицинодонтов (Oudenodontidae – Tropidostominae), поскольку восточноевропейские Anomodontia (Ulemicia) не могут рассматриваться в качестве их предков, и их источником может являться только территория Гондваны, где эта группа широко представлена в явно более древних комплексах.

Водное сообщество пока почти не известно, однако, насколько можно судить, в него входили известные и ранее Chroniosuchidae.

Интересно наличие в Котельничском сообществе Phthinosuchidae (Viatkogorgon). Возможные дериваты семейства – Rubidgeidae и Inostranzeviidae – характерны для более поздних сообществ Восточной Европы, а в фаунах Южной Африки Rubidgeidae появляются позже зоны Tapinocerphalus (Rubidge, 1995). То же следует сказать и о хищных тероцефалах семейства Moschorhinidae (Viatkosuchus). В Южной Африке эта группа появляется только в фауне Dicynodon AZ, то есть, значительно позже (Ivakhnenko, 2011). Следовательно, обе группы могут быть для Южной Африки результатом фаунистического обмена с Восточной Европой.

Главным итогом смены сообществ является полное исчезновение Dinocerphalia, до того широко распространенных в разных сообществах. Поэтому полное исчезновение группы в Котельничском сообществе никак нельзя связать с элиминацией инвазиантами, скорее, физико-географическая обстановка на территории изменилась настолько, что это привело к вымиранию всех Dinocerphalia, как определенной морфофизиологической группы. Исчезновение Dinocerphalia в Южной Африке связано с границей зон Tapinocerphalus – Pristerognathus (Rubidge, 1995). Если эти процессы на обеих, весьма удаленных, территориях связаны с действием какого-то глобального фактора, то они могли быть приблизительно одновременными, и определять время фаунистического контакта.

Дальнейшая континентализация территории Восточно-Европейского плакката приводит к расширению площади и увеличению разнообразия экотопов обитания тетрапод. Формируется Ильинское сообщество, на которое приходится максимальная нивелировка наземных фаун Восточной Европы и Южной Африки. В наземном сообществе уже сложно выявить какие-либо слои с предпочтительными трофическими связями, и различные доминантные и акцессорные группы облигатно связаны друг с другом. Здесь представлены нанофаги Ictidorhinidae, Procynosuchidae, Protorosauridae, не специализированные хищники-генералисты Scylacosuchidae, омнифаги Ictidorhinidae, мелкие фитофаги-субфоссоры Galeopidae, видимо, всеядные Burnetiidae. Примитивных растительноядов Bradysauridae предыдущего сообщества сменяют Pareiasauridae. Возможно, доминантный слой составляют растительноядные вегетофаги, крупные Dicynodontidae (Oudenodontinae) и их трофические партнеры хищные Gorgonopidae (Scylacopinae). Развитие

полибиоморфное сообщество характеризуется большим разнообразием по размерам, и, видимо, микробиоморфам, кондоминантов, как растительных одной таксономической группы, так и трофически связанных преимущественно с ними хищников. В данном сообществе отсутствие существенного размерного и таксономического разнообразия среди Gorgonopidae и Dicynodontidae может говорить о том, что такой слой здесь только начал формироваться, тогда как даже для более ранних комплексов Южной Гондваны как раз характерно большое разнообразие в этих группах.

Именно для этого времени могут быть выявлены наиболее тесные фаунистические связи с Гондваной – появление Gorgonopidae, Ictidorhinidae и Burnetiidae, для которых неизвестны филогенетические предшественники в Восточной Европе. Интересно, что в Южной Африке начинает заметно сокращаться разнообразие Gorgonopidae, но сохраняются как раз Scylacopinae. Кроме того, в Южной Африке в это время распространяются Rubidgeidae, не имевшие здесь ранних предшественников (Phthinosuchidae: Ivakhnenko, 2005). Все это явно свидетельствует о сохранении весьма тесного контакта фаун обеих территорий.

Водное сообщество видимо, в основном аборигенное (Dvinosauridae, Kotlassiidae, Karpinskiosauridae, Chroniosuchidae). Появление Dvinosauridae, сильно фетализованных форм, возможно, даже сохранявших дефинитивно жаберное дыхание, может означать, что предпочитаемые ими станции обитания, несмотря на крупные размеры животных, в чем-то могли быть близки к станциям «нормальных» личинок батрахоморфных лабиринтодонтов предшествовавших сообществ. Станции такого типа, безусловно, существовали в регионе всегда, но пока мы не знаем ни одного соответствующего местонахождения. Может быть, поэтому, когда нужные условия распространились на территории плакката, неотеники-двизозавры и появились внешне совершенно неожиданно.

К этому времени на территории Восточной Европы полностью формируется типичная обстановка Восточно-Европейского плакката. Это обширная низменность с гумидным континентальным климатом. Многочисленные речные потоки, в основном с западного склона Палеоурала, прорезая русла на склонах возвышенных участков, спускались к плоской низменности. При отсутствии коннекторной растительности потоки широко разливались по низменности, образуя обширные заболоченные участки и мелководные пресные или вторично засоленные водоемы. Потоки не имели постоянных русел, меняя их, возможно, ежесезонно, что вызывало частые смены локальной обстановки. Могли существовать очень крупные по площади бассейны, не содержавшие рыб и рыбоядных тетрапод («визэсы»: Ивахненко, 2001), не известные для Гондваны. Видимо, на территории существовали и возвышенные участки с почти плакорными экотопами, заставшие высокой древесной растительностью, экотопом обитания представителей арбореального сообщества, для которого пока известны только планирующие Weigeltisauridae. В такой обстановке формируется сложное

Соколовское мегасообщество. Наземный блок характеризуется заметным нарастанием эндемизма (*Annatherapsididae*, *Dviniidae*) относительно фауны Гондваны и явно малой ролью *Rubidgeidae*, фактически вытесняющих к этому времени *Gorgonopidae* в Южной Африке.

Наземное мезофильное сообщество имело сложную, не ясную пока до конца, внутреннюю структуру доминантных и акцессорных слоев. Основу сообщества составляли различного размера растительнояды-вегетофаги *Dicynodontidae*. Возможно, относительно облигатными трофическими партнерами для них являлись хищные *Gorgonopidae*. *Dicynodontidae* образовывали большое количество микробиоморф, морфологически различавшихся в основном размерами (*Dicynodontinae*, *Elphinae*: Куркин, 2010). *Gorgonopidae*, с их «разрезающим» челюстным аппаратом, так же образовали относительно широкий спектр биоморф специализированного хищника, охотящегося на добычу, сопоставимую с ним по размерам тела.

Группы акцессорных слоев сообщества, нанофаги-насекомояды (*Spondylolestidae*, *Perplexisauridae*, *Procynosuchidae*, *Thrinaxodontidae*), омнифаги (*Dviniidae*), мелкие фитофаги (*Elginiidae*, *Hofmeyriidae*), амфибиотические растительнояды (*Parciasauridae*) и хищники-генералисты (*Scaloposauridae*, *Moschorhinidae*), занимали те ниши, которые оставляли относительно свободными доминанты. Интересно, что хищники-тероцефалы (*Scylacosuchidae* и *Moschorhinidae*), в отличие от *Gorgonopidae*, имели зубной аппарат «разрывающего» типа, что позволяло иметь более широкий размерный спектр добычи, и не быть так жестко связанным с определенным размерным уровнем (Ivakhnenko, 2011). Возможно, более ксерофильные слои (или даже особое сообщество) составляли редкие в ориктоценозах очень крупные *Dicynodontidae* (типа *Vivaxosaurus*) и хищные *Rubidgeidae* (*Leogorgon*). Не исключено, что этот слой являлся переходным к настоящим ксерофильным сообществам проплакоров. Очень необычна явная трофическая пара из водных альгофагов *Scutosaurus* и крупных водных специализированных саблезубых хищников *Inostranzevia*. Фактически эта пара имеет все черты реликтового олигобиоморфного сообщества. Не исключено, что его формирование могло быть связано с наличием на территории Восточной Европы крупных распресненных внутриконтинентальных бассейнов (возможно, именно «виэсс»?), не характерных для территории Карру. Соответственно, спецификой этого этапа для Восточной Европы является наличие очень своеобразного олигобиоморфного сообщества в составе полибиоморфного по своей общей структуре мегасообщества.

В водном сообществе прежние нативные группы – *Dvinosauridae*, *Kotlassiidae*, *Karpinskiosauridae*, *Leptorophidae*, однако появляются эндемичные водные рыбающие тероцефалы *Annatherapsididae*, как биморфа близкие к *Syodontidae*.

К терминалу перми наблюдаются определенные признаки существенных перестроек в наземном сообществе (Голубев, 2004; Sennikov, Golubev, 2005, 2006). В определенной мере это может быть связано с дальнейшей континен-

тализацией климата вследствие подъема территории, что вызвало отодвигание морского побережья, по крайней мере, до современного уровня, и с исчезновением мелководных, но обширных «визсс». Континентализация климата может означать появление более резких сезонных колебаний температуры и влажности, а так же засушливостью или даже некоторым похолоданием в определенные периоды. Поднятие территории должно было привести к сокращению площадей плаккатных экотопов, и широкому распространению континентальных бассейнов (озер) и водотоков (речных русел) близкого к современному типу. Явно определенную роль могли сыграть и биотические факторы, а именно несоответствие ограниченного разнообразия слоя продуцентов конца палеозоя и слишком дробной нарезкой экониш консументами. В результате образуется новое Вязниковское мегасообщество.

В составе наземного сообщества мелкие нанофаги (*Scaloposauridae*), примитивные растительояды (*Nanictidopidae*) и некрупные не специализированные хищники (*Moschowahitsiidae*). Сохраняются вегетофаги *Dicynodontidae*, но исчезают их трофические партнеры *Gorgonopida* (*Gorgonopidae* и *Rubidgeidae*). Бесспорно, элиминационный фактор для этих групп не был связан ни с давлением конкурентов, ни с вымиранием трофического партнера. Дефицит крупного хищника компенсируется появлением новых хищников, либо из числа прежних аксессуаров, быстро выходящих в крупный размерный класс (*Whaitsiidae*), либо из принципиально новых ксерофильных групп (*Proterosuchidae*), в своей предшествующей эволюции связанных, вероятно, с неизвестными пока фаунами плакоров. Относительное нивелирование условий на «плакорах» и «плаккатах» позволило архозаврам войти в сообщества плакката. Интересно, что группа представлена далеко не самой примитивной формой (*Archosaurus*: см. Сенников, 1995). Видимо, начальная эволюция текодонтосов проходила на совершенно иных территориях, и не столько географически (примитивные дериваты не обнаружены пока нигде в позднепермских местонахождениях), сколько экотопически. Можно предполагать, что диапсидные рептилии, наиболее ксерофильная группа палеозоя, населяла более возвышенные участки (плакоры, если можно применить этот термин для экотопа палеозойских водоразделов). Совершенно очевидно, что появление новых крупных хищников произошло после вымирания прежних, и не может рассматриваться как результат конкурентной борьбы.

Возможно, особое сообщество гигрофилов-амфибионтов побережий составляют мелкие растительоядные *Elginiidae* и крупные хищные амфибии *Bystrowianidae*. Обе группы явно связаны с прибрежными экотопами относительно пресных внутренних бассейнов, возможно, значительно сокративших свои площади.

Очень важным событием явилось исчезновение олигобиоморфного реликтового сообщества с трофической парой *Scutosaurus* – *Inostranzevia*, что можно связать только с исчезновением соответствующих экотопов, больших по площади мелководных бассейнов («визсс»).

Водное сообщество практически сохраняется без заметных изменений, с теми же группами (*Chroniosuchidae*, *Karpinskiosauridae*, *Dvinosauridae*) и с той же вершиной пищевой пирамиды (*Annatherapsididae*).

На границе пермского и триасового периодов происходят резкие изменения в тетраподных сообществах, несущее явные черты катастрофы и ведущие, в конечном счете, к вымиранию почти всех пермских семейств тетрапод. Береговая линия сдвигается далеко в сторону современного севера – на широте острова Колгуев скважины вскрывают нижнетриасовые отложения, содержащие остатки тетрапод (*Procolophonidae*, *Prolacertilia*). Климат, видимо, становится резко континентальным, может быть, даже с некоторыми элементами аридности, например, в «сухие» периоды. Видимо, именно на это время приходится наложение описанного выше биотического кризиса в сообществах и глобального абиотического (см. Алексеев и др., 2001). По структуре сообщество становится близким к примитивному пионерному. Эта примитивность структуры раннетриасового сообщества может быть связана с вымиранием большей части гидрофилов и амфибионтов, составлявших основу позднепермского сообщества, и с еще недостаточным разнообразием ксерофилов, приспособившихся к новым обстановкам. Видимо, такая перестройка вызвала начало формирования экотопов современного типа, с преобладанием площадей плакорных экотопов и подчиненной ролью прибрежных плаккатных. Формируется начальное плакорное сообщество. Оно состоит из различных мелких насекомоядов и нанофагов (*Procolophonidae*, *Paliguanidae*, *Prolacertidae*), мелких не специализированных хищников (*Bystrowianidae*, *Proterosuchidae*), а также особой группы очень высоко специализированных дицинодонтов (*Lystrosauridae*).

Водный блок составляют только очень необычные неотенические нанофаги *Tupilacosauridae*.

Кризис заметен и на фаунах территории Южной Африки (например, полное исчезновение представителей *Gorgonopida* и *Pareiasaurida*), однако для фаун Восточной Европы последствия оказались намного более значительны. Первичное сообщество самого начала триаса фактически представляет собой яркий пример катастрофических последствий сильного кризиса с элиминацией практически всех групп, игравших сколько-нибудь значительную роль в предыдущем сообществе.

Резкое изменение обстановки в триасе с существенной перестройкой сообществ, появлением принципиально новых биоморф, ведет к исчезновению Восточно-Европейского плакката как природной геосистемы, и формированию здесь нового природного территориального комплекса. Постепенно, на протяжении раннего и среднего триаса, на территории Восточной Европы складывается новое, плакорное полибиоморфное мегасообщество.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г.* 2001. Эволюция таксономического разнообразия // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 5. М.: Геос. 126 с.
- Буланов В.В., Голубев В.К.* 2011. Водный блок Сундырского сообщества позднермских позвоночных Восточной Европы // Пермская система: стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы. Пермь: изд-во Пермского гос. ун-та. С. 47–55.
- Высоцкий Г.Н.* 1927. Очерки о почвах и режим грунтовых вод // Бюлл. Почвоведения. № 1-2. С. 5–13; № 3-4. С. 74–84; № 5-8. С. 104–119.
- Голубев В.К.* 2004. Граница перми и триаса на Восточно-Европейской платформе // Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы общей стратиграфической шкалы. Казань: изд-во Казанского гос. ун-та. С. 19–21.
- Голубев В.К., Куркин А.А., Сенников А.Г.* 2011. О возрасте Сундырского комплекса пермских тетрапод Восточной Европы // Пермская система: стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы. Пермь: изд-во Пермского гос. ун-та. С. 299–302.
- Ивахненко М.Ф.* 1990. Фаунистические комплексы тетрапод поздней перми Восточной Европы // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. Т. 65. Вып. 6. С. 55–60.
- Ивахненко М.Ф.* 1999. Биармозухи Очерского фаунистического комплекса Восточной Европы // Палеонтол. журн. № 3. С. 79–86.
- Ивахненко М.Ф.* 2001. Тетраподы Восточно-Европейского плакката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 283. Пермь: изд-во Пермского Гос. ун-та. 200 с.
- Ивахненко М.Ф.* 2005. Сравнительный мониторинг фаун позднепермских тетрапод территорий Восточной Европы и Южной Африки // Палеонтол. журн. № 1. С. 69–75.
- Куркин А.А.* 2010. Позднепермские дицинодонты Восточной Европы // Палеонтол. журн. № 6. С. 72–80.
- Пономаренко А.Г.* 2007. Эволюция экосистем континентальных водоемов // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран. Воронеж: изд-во Воронежского Гос. ун-та. С. 228–259.
- Сенников А.Г.* 1995. Ранние текодонты Восточной Европы // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 263. М.: Наука. 140 с.
- Фориш Н.Н., Кириков В.П., Мораховская Е.Д.* 1985. Средне-позднепалеозойский этап. Эмерсивная стадия // Геологическое строение СССР и закономерность размещения полезных ископаемых. Т. 1. Русская платформа. Л.: Недра. С. 134–136.
- Bakker R.T.* 1982. Juvenile-adult habitat shift in Permian fossil Reptiles and Amphibians // Science. V. 217. P. 53–55.

- Golubev V.K.* 2005. Permian tetrapod stratigraphy // The nonmarine Permian / New Mexico Museum Nat. History Sci. Bull. № 30. P. 9599.
- Hotton III N., Olson E.C., Beerbower R.* 1977. Amniote Origin and Discovery of Herbivory // Amniote Origins: Completing the Transition to Land. New York: Acad. Press. P. 207–264.
- Ivakhnenko M.F.* 2003. Eotherapsids from the East European placket (Late Permian) // Paleontol. J. V. 37. Suppl. 4. P. 339–465.
- Ivakhnenko M.F.* 2005. Morphology of the Gorgonopidae and evolution of Permian Dinomorpha (Eotherapsida) // Paleontol. J. V. 39. Suppl. 4. P. 393–511.
- Ivakhnenko M.F.* 2008. Cranial morphology and evolution of the Permian Dinomorpha (Eotherapsida) of Eastern Europe // Paleontol. J. V. 42. № 9. P. 859–995.
- Ivakhnenko M.F.* 2011. Permian and Triassic Therocephals (Eutherapsida) of Eastern Europe // Paleontol. J. V. 45. № 9. P. 981–1144.
- Olson E.C.* 1966. Community evolution and the origin of mammals // Ecology. V. 47. № 2. P. 291–308.
- Olson E.C.* 1984. Origine et evolution des communautes biologiques de vertebres permo-carboniferes // Ann. paleontol. (Vertebr.-Invertebr.). V. 20. Fasc. 1. P. 41–82.
- Rubidge B.S.* 1995. (Ed.) Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup). Biostratigraphic, ser. 1. Witwatersrand: B. Price Inst. Palaeontol. Press, 46 p.
- Rubidge B.S.* 2005. Re-uniting lost continents – Fossil reptiles from the ancient Karoo and their wanderlust // South Afr. J. Geol. V. 108. P. 135–172.
- Sennikov A.G., Golubev V.K.* 2005. Unique Vyazniki biotic complex of the Terminal Permian from central Russia, and the global ecological crisis at the Permo-Triassic boundary // The Nonmarine Permian. New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull. №. 30. P. 302–304.
- Sennikov A.G., Golubev V.K.* 2006. Vyazniki Biotic Assemblage of the Terminal Permian // Paleontol. J. V. 40. Suppl. 4. P. 475–481.

Development of the tetrapod Faunal Communities in Permian of East Europe

M.F. Ivakhnenko

Is carried out the analysis of the evolution of the tetrapods Faunal Communities of the territory of East Europe for the elongation of middle – late Permian. Is reconstructed a number of the consecutively changed each other communities – pioneer communities of marine sors Mezen FC and Golyusherma FC; the oligobiomorphic mega-communities of seaside lowlands placket lowlands Otcher FC, Isheevo FC and Sundyr FC; the polybiomorphic mega-communities of placket plains Kotelnichs FC, Ilinskoe FC, Sokolki FC and Vyazniki FC. Are assumed about the combination of the biotic and abiotic factors, which caused the changes of communities.

Keywords: Permian, East Europe, Tetrapods, Faunal Communities.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ГЛОБАЛЬНЫХ И РЕГИОНАЛЬНЫХ КРИЗИСОВ ФАНЕРОЗОЯ

**С.В. Попов¹, М.А. Ахметьев², И.А. Гончарова¹, Л.Б. Ильина¹,
А.В. Мазаев¹, М.Г. Сладковская¹**

¹*Палеонтологический институт РАН, Москва, serg.pop@mail.ru*

²*Геологический институт РАН, Москва*

Последствия глобальных кризисов фанерозоя обсуждаются на примере истории класса двустворчатых моллюсков. Развитие последнего глобального кризиса при переходе от теплой к холодной биосфере в эоцене–олигоцене рассматривается на разных группах ископаемой биоты Западной Евразии. В качестве региональных рассмотрены кризисы развития биот среднего – позднего миоцена Паратетиса. Резкое сокращение биоразнообразия во время кризиса и последующее восстановление его за счет немногих видов-основателей, детально прослеженные в Восточном Паратетисе, носят общий характер и помогают понять события в других бассейнах прошлого, в том числе историю развития бентоса эпиконтинентальных средне- и позднекаменноугольных морей Восточно-Европейской платформы и наиболее разнообразной здесь группы гастропод.

В истории палеозойской, мезозойской и кайнозойской биот, на группах, сохраняющихся в ископаемом состоянии, можно видеть результаты как глобальных (Sepkoski, 1979, 1990; Raup, Sepkoski, 1982; Алексеев, 1989а, б; Алексеев и др., 2001, Расницын, 2012 и др.), так и региональных кризисов. Эволюционные последствия основных глобальных кризисов на динамику таксономического разнообразия бентосных сообществ и одной из основных групп бентоса – двустворчатых моллюсков – обсуждались в серии работ Л.А. Невесской (1994, 1995, 2003, 2004, 2006, 2008; Nevesskaya, 2003) и Невесской с соавторами (Афанасьева, Невеская, 1994; Дмитриев, Невеская, 2006; Невеская и др., 2006, 2009). В них было показано, что наибольшее влияние на эволюцию бентоса оказал кризис конца палеозоя. Несмотря на резкое возрастание интенсивности вымирания двустворчатых моллюсков, за кризисом каждый раз следовал пик появления новых таксонов и группа в целом продолжала наращивать степень биоразнообразия. Этолого-трофическая структура сообществ также постепенно восстанавливалась в послекризисное время, хотя таксономический состав бентоса заметно менялся.

Последним крупным глобальным событием, повлиявшим на всю биоту Земли, был переход от теплой биосферы первой половины палеогена (Green House) к холодной (Ice House) с наиболее резкими изменениями на рубеже эоцена / олигоцена. Эти события и их влияние на морскую планктонную, бентосную и континентальную биоты, растянутые во времени более чем на 25 млн. л. (с 50 млн. л. назад до 23 млн. л. – начала неогена), рассматривались в ряде монографий (Pomerol, Premoli Silva (eds), 1986; Prothero, Berggren (eds), 1992; Крашенинников, Ахметьев (ред.), 1997, 1998; Popov et al., 2001, 2002; Akhmetiev et al., 2005; Попов и др., 2009). Тем не менее, кризисный характер этого перехода недостаточно оценен.

К глобальным событиям второго порядка, эволюционные последствия которых сказались в основном на низших таксономических уровнях, следует отнести существенные колебания климата и эвстатики, а также плиоцен – четвертичное похолодание, вызвавшее значительное вымирание на уровне видов.

Ведущую роль в формировании биот эпиконтинентальных водоемов, и особенно внутриконтинентальных морей Средиземноморской системы, играли региональные факторы: палеогеографические связи с открытыми водами, гидрологический режим, течения, внутренние колебания уровня моря (Невесская и др., 1986, 2009 и др.). Историю этих водоемов и взаимодействий абиотических и биотических факторов в эволюции их биоты можно назвать подлинными экспериментами Природы, причем повторенными с некоторыми вариациями многократно. Изучение особенностей формо- и видообразования в этих, часто экстремальных, условиях, подробно датированных ископаемым материалом, очень важно для понимания причин, хода и механизмов эволюции.

КРИЗИСЫ ФАНОРОЗОЯ И ИХ РОЛЬ В РАЗНООБРАЗИИ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Абсолютные величины общего числа таксонов ранга надсемейств, семейств и родов двустворок (данные Невесской) росли в течение фанерозоя почти непрерывно для надсемейств, а для семейств и особенно родов наблюдался ряд максимумов и минимумов (рис. 1). Интенсивное увеличение числа родов происходило в ордовике, в триасе–юре, позднем мелу, в эоцене и миоцене, уменьшение – в конце перми – раннем триасе, палеоцене и олигоцене. Особенно выделяются среднеордовикский, пермский, позднемеловой и позднекайнозойский максимумы и раннетриасовый и палеоценовый минимумы. Для числа семейств коммулятивная кривая близка к динамике изменений числа родов, но более сглажена, число надсемейств показывает уже почти непрерывный рост.

Для отрядов, надсемейств и семейств скорости формообразования и общего изменения состава были наивысшими в раннем ордовике. Следую-

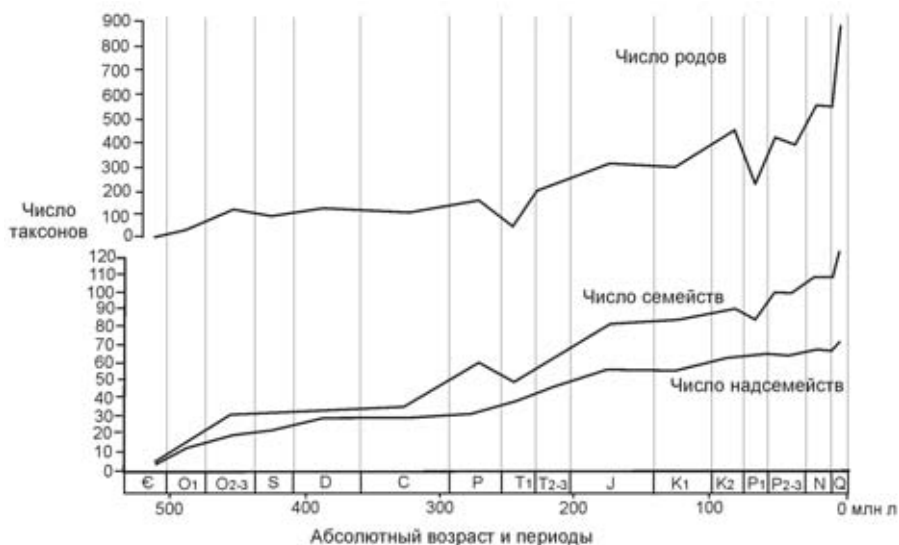


Рис. 1. Рост таксономического разнообразия двустворчатых моллюсков в течение фанерозоя на уровне надсемейств, семейств и родов (по данным Л.А. Невесской).

ший максимум обновления отмечен в триасе. Скорость появления новых таксонов в раннем ордовике сопровождалась низкой скоростью вымирания, тогда как в раннем триасе обновление состава всех таксонов (кроме отрядов) проходило при интенсивном вымирании.

В конце позднемелового времени, также как в конце палеозоя, скорость вымирания была выше скорости появления новых надсемейств, семейств и родов. В эоцене и миоцене скорости обновления состава были довольно высокими, а в олигоцене – низкими, особенно резко упала скорость появления таксонов (Невесская, 2008).

Исследования динамики таксономического разнообразия разных групп морской биоты в течение фанерозоя показали, что наиболее резкие изменения происходили в палеозое: в кембрии (на границах раннего и среднего и среднего и позднего), на границах кембрия и ордовика, раннего и среднего ордовика, ордовика и силура, перми и триаса, а также на границе триаса и юры. Эти кризисы проявляются на таксонах различного ранга, тогда как кризис на границе мела и палеогена отмечается в основном для таксонов семейственного и родового уровней (Newell, 1967; Boucot, 1990; Sepkoski, 1978, 1990; Алексеев, 1989а, б; Невесская, 1999 и др.).

Сравнение динамики таксономического разнообразия двустворчатых моллюсков с таковой других групп морских животных выявляет значительные различия. Только события ордовика (резкое увеличение числа таксонов всех рангов, за которым последовал заметный спад) и пермско-триасовое вымирание были глобальными биотическими событиями, общими с дру-

гими группами. При этом, число отрядов, семейств и родов двустворчатых моллюсков, после резкого увеличения в раннем ордовике, возрастало более постепенно до современного времени. Оно не показывает заметного уменьшения на границах ордовика и силура, девона и карбона, как у других морских организмов (Алексеев и др., 2001, рис. 6). В течение перми намечается увеличение разнообразия, что не характерно для других групп. Резкое же падение численности семейств и родов на границе перми и триаса было общим для всех морских и многих наземных организмов. С раннего триаса и до поздне мелового времени происходило постепенное увеличение числа надсемейств, семейств и родов, не нарушавшееся падением на границе триаса и юры (рис. 1). Увеличение числа таксонов в позднем мелу и резкое падение на границе мела и палеогена были общими для большинства морских групп так же, как и резкое увеличение разнообразия, начиная с палеогена вплоть до настоящего времени, со слабым падением в олигоцене.

После интервала с редким появлением новых таксонов в раннем триасе, произошло максимальное повышение скоростей общего изменения таксономического состава двустворок. Тем не менее, и этот кризис был значительно менее выражен, чем для других групп беспозвоночных (см. Невеская, 1999, рис. П. 3, 1; Алексеев и др., 2001, рис. 6), и проявился только на уровне низших таксонов, не затронув отрядного уровня. События на мел / палеоценовой границе для двустворок отразились в основном на уровне семейств и родов. С начала палеогена начали преобладать представители современных родов, а с середины олигоцена родовой состав стал почти тождествен современному, и изменения шли лишь путем замещения видов в пределах тех же родов.

КРИЗИС КОНЦА ЭОЦЕНА – НАЧАЛА ОЛИГОЦЕНА

Перестройка биоты второй половины палеогена несомненно носила глобальный характер, хотя и слабо сказалась на высоких таксономических уровнях. Отложения и биота палеогена достаточно детально изучены, что позволяет восстановить причины кризиса. Тектонические перестройки в зоне Альпийской складчатости привели к воздыманию горных сооружений вдоль всего южного побережья Евразии и закрытию свободной связи Атлантики и Индийского океана. Эти события, наряду с открытием пролива Дрейка между Южной Америкой и Антарктидой и формированием циркумантарктического течения, коренным образом изменили весь ход океанической и воздушной циркуляции и климат Земли. Более ровный, «безледниковый» климат Земли начал меняться на ледниковый. В результате опускания плотных холодных вод в высоких широтах возникла психросфера – резкая термическая стратификация океана. По данным Н. Шеклетона (Shackleton, 1984), температура глубинных вод, составлявшая в позднем палеоцене – начале эоцена 12 °С, к концу эоцена упала до 8 °С,

а в олигоцене – до 3–4 °С, какой остается и поныне. Поверхностные воды средних широт Атлантики, достигавшие 15–16 °С в позднем палеоцене – среднем эоцене, к началу олигоцена стали прогреваться лишь до 8 °С. В конце эоцена – начале олигоцена резко повысился термический градиент от полюса к экватору. На континентах Северного полушария, в высоких широтах по флористическим данным похолодание конца эоцена оценивается в 4–6 °С, а в средних – в 2–4 °С (данные Ахметьева в Попов и др., 2009). Столь резкое похолодание на этом интервале вызвало развитие оледенений на полюсах и серию гляцио-эвстатических регрессий, привело к той резкой широтно-климатической зональности, которую мы видим на современной нам Земле. Изменение характера циркуляции воды в океане отразилось на коренной перестройке областей карбонато- и кремненакопления: именно тогда сформировались экваториальный, южный и северный умеренные пояса кремненакопления.

Кардинальная перестройка климата повлекла за собой и изменение биоты, которое началось еще в эоцене и для многих групп продолжалось в течение всего олигоцена. Непосредственным результатом похолодания стало вымирание биот раннепалеогенового типа и формирование сообществ существенно иного таксономического состава. Эволюционная трансформация разных групп биоты происходила существенно не одновременно и часто не носила катастрофического характера.

Планктон. Смена характера циркуляции воды в океане отразилась на изменениях таксономического состава всех групп зоо- и фитопланктона, сохраняющихся в ископаемом состоянии. Состав начал существенно меняться с середины палеогена, продолжался до начала неогена и происходил не синхронно в разных группах.

Резкое обеднение состава диатомовой флоры произошло уже в конце среднего эоцена, когда во внетропической зоне Северного полушария перестали встречаться представители 41 рода богатейшей среднеэоценовой флоры, а появился лишь один род (Стрельникова, 1992). Позднеэоценовая диатомовая флора этой области была сходна по составу со среднеэоценовой, но значительно беднее ее. В ранний олигоцен перешло лишь 11 транзитных родов (31 %) и 30 видов (36 % от общего числа видов олигоцена), появилось шесть новых родов (Стрельникова в Крашенинников, Ахметьев (ред.), 1998). В олигоценовой флоре началось постепенное увеличение роли пennisных диатомовых, что отражает крупную перестройку в структуре фитопланктона. В позднем олигоцене – неогене сформировалась диатомовая флора нового типа, в которой доминирующее положение заняли представители порядка *Thalassiosirales* и класса *Pennatophyceae*. Формирование этой флоры закончилось только в конце раннего миоцена, позже даже на видовом и родовом уровнях не происходило массового появления или исчезновения таксонов (Гладенков, 2007).

Комплексы наннопланктона также были наиболее разнообразны в среднем эоцене, когда число известных видов достигло 120. С позднего эоцена начали вымирать типично эоценовые виды дискоастеров, почти полностью вымерли представители рода *Chiasmolithus* (за исключением *Ch. oamaruensis*), поменялся видовой состав родов *Sphenolithus*, *Helicosphaera*, *Reticulofenestra* и др. (Андреева-Григорович в Попов и др., 2009). Зональная шкала нижнего олигоцена основана лишь на отрицательных признаках - уровнях исчезновения отдельных видов. Принципиальные изменения состава наннопланктона произошли значительно позже – в середине рюпеля, в подошве зоны *Sphenolithus praedistentus* (NP23), когда процесс обеднения комплексов закончился и широко расселилась новая термофильная группа – сфенолиты. Тем не менее, в олигоцене – раннем миоцене разнообразие наннопланктона оставалось низким, за это время не появилось ни одного нового рода. Типично неогеновые виды дискоастеров и сфенолитов появились с начала миоцена, когда преобладающими еще оставались виды, унаследованные от олигоцена. Их роль и богатство комплексов увеличилось со второй половины раннего миоцена (до 35 видов в северо-восточной Атлантике – данные Л.А. Головиной в Крашенинников и др., 1999). Разнообразии среднемиоценовой наннофлоры определялось расцветом рода *Discoaster* и продолжало увеличиваться в позднем миоцене.

Смена динофлагеллят с вымиранием более половины эоценовых таксонов совпадает с границей эоцена – олигоцена (в подошве зоны *Phthanoperidinium amoenum*). В это время появились новые таксоны, получившие широкое распространение в раннем олигоцене – *Phthanoperidinium amoenum*, *Areosphaeridium pectiniforme*, *Membranophoridium aspinatum* и др. В результате состав органикостенного фитопланктона в начале олигоцена на видовом уровне обновился более чем наполовину. В олигоцене Средиземноморского бассейна наиболее характерным родом стал *Chiropteridium*, получивший практически глобальное распространение. Увеличилась численность видов родов *Spiniferites*, *Operculodinium*, *Systematophora* и *Deflandrea* (Запорожец, Андреева-Григорович в Крашенинников, Ахметьев (ред.), 1998).

Еще более значимые изменения в этой группе произошли в конце олигоцена – начале миоцена. На этом рубеже наиболее заметно проявляется элиминация палеогеновых таксонов, в то время как появление новых было растянуто во времени и заняло всю первую половину миоцена. Элиминация прежде всего коснулась доминировавших в палеогене групп коватных цист – дефландрей (за исключением мелких цист из группы *Deflandrea spinulosa*), ветцелиелл, киселевий и пр. В неоген практически не перешли *Areoligera*, *Chiropteridium*, *Enneadocysta*, *Phthanoperidinium*, *Thalassiphora* и др., но с начала миоцена стали доминировать таксоны, оставшиеся в палеогене малочисленными: *Selenopemphix*, *Distatodinium*, *Impagidinium*, *Operculodinium*, *Lingulodinium*, *Dinopterygium* и пр. Особенно заметно воз-

росла роль *Spiniferites* и *Cordosphaeridium*. Непосредственно у границы олигоцена / миоцена в средних широтах исчезли цисты группы *Deflandrea phosphoritica*, которые в низких широтах вымерли в раннем аквитане. Дефландрии, объединяемые в группу *D. spinulosa*, дали эпиболь в начале аквитана и полностью исчезли в этом веке.

Планктонные фораминиферы также были наиболее многочисленны и разнообразны в середине эоцена и их состав обеднился в позднем эоцене. Наиболее существенные изменения состава комплексов произошли еще в конце приабона, внутри зоны *Turborotalia centralis* – *Globigerina gortanii* (P17). В основании этой зоны в основном вымерли высокоспециализированные группы – *Globigerapsis*, *Cribrohantkenina*, группы видов *Turborotalia* и *Globigerina*, т. е. таксоны, доминировавшие в первой половине палеогена, редкими стали *Hantkenina*. В то же время широкое развитие видов, характерных для олигоцена, началось позже, с уровня эоцен / олигоценовой границы, понимаемой, как подошва зоны *Globigerina tapuriensis* (P17/18) (Крашенинников в Крашенинников, Ахметьев (ред.), 1998). Олигоценовые комплексы отличались обедненным составом, в них преобладали глобигериниды и глобороталииды малых и средних размеров. Раннемиоценовые комплексы также характеризовались невысоким видовым разнообразием. Внетропические комплексы северо-восточной Атлантики насчитывали 36 видов, среди которых много унаследованных от олигоцена (Крашенинников и др., 1999). Вновь появившиеся виды родов *Globigerinoides*, *Globoquadrina*, *Praeorbulina* в аквитане были редкими, а стали доминировать только в бурдигале.

Североевропейская биогеографическая область, занимавшая северо-западную Европу и почти весь Паратетис (рис. 2), в связи с обеднением комплексов планктона на рубеже эоцена / олигоцена, вся вошла в бореальную зону (Попов и др., 2009). В олигоцене здесь встречены лишь крайне однообразные комплексы планктонных фораминифер с преобладанием мелких глобигеринид (*Globigerina officinalis*) и глобороталиид, комплексы наннопланктона, в которых отсутствовали дискоастеры и доминировали толерантные виды родов *Reticulofenestra*, *Cyclicargolithus*, *Coccolithus*, бореальные диноцистовые комплексы с участием *Wetzelliella simmetrica*, *Deflandrea phosphoritica*, *Enneadocysta rectiniformis*. Последняя группа водорослей была наиболее толерантной к изменениям температуры и солености, но и в ней таксономическое разнообразие в комплексах Паратетиса сократилось до 60–80 видов в морских условиях, против 100–120 в позднем эоцене.

В миоцене, в связи с потеплением, разнообразие планктонных групп существенно увеличилось как в океане, так и в морях, примыкавших к Тетису и северо-восточной Атлантике. Состав этой биоты отражал общие особенности эволюции групп в тепловодной области, но с выпадением или единичными находками наиболее стенотермных таксонов (Крашенинников и др., 1999).

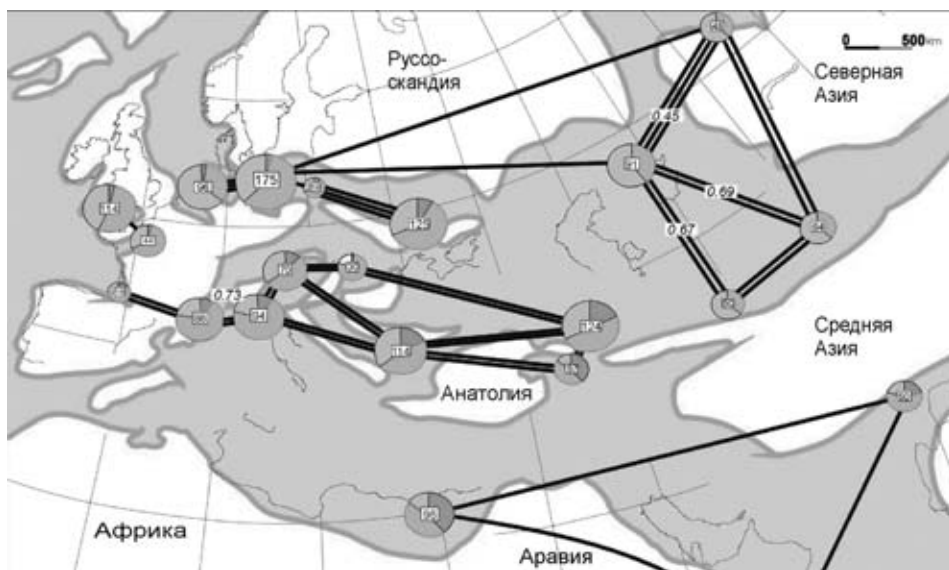


Рис. 3. Круговые диаграммы богатства и степени тепловодности комплексов двустворчатых моллюсков позднего эоцена. Площадь кругов соответствует числу видов в комплексе, показанному цифрой в центре круга. Площадь секторов отражает долю видов разной биогеографической приуроченности: правый верхний сектор – тропические, правый нижний – тропическо-субтропические, левый – широкого распространения. Соединительные линии и цифры на них показывают степень сходства комплексов в соответствии с пороговыми значениями (Попов, 1994).

Комплексы морских моллюсков позднего эоцена не показывают картины убывания биоразнообразия от низких широт к высоким (рис. 3), столь характерной для современных и неогеновых сообществ. Тем не менее, широтная зональность фауны выражена достаточно резко, что отражается на степени сходства комплексов и зоогеографическом районировании (рис. 4). Появление современных видов, становление системы доминирования в сообществах бентоса, характерное для миоцена – плейстоцена, складывались постепенно и не одновременно в разных климатических поясах. В позднем эоцене – начале олигоцена в тепловодной области происходило в основном обеднение комплексов, характерных для эоцена, со смещением биогеографических границ к югу (рис. 4). Ко второй половине олигоцена таксономический состав бентоса и доминирующие таксоны существенно изменились, родовой состав уже стал близок к таковому в миоцене. В то же время бореальные сообщества всего олигоцена были достаточно сходны и специфичны по таксономическому составу. Здесь резкие изменения комплексов определялись изменениями палеогеографии (Popov et al., 2004), климата и характера осадконакопления, и были приурочены к бурдигалу, когда в бассейн Северного моря пришла тетисная (Средиземноморская) фауна.

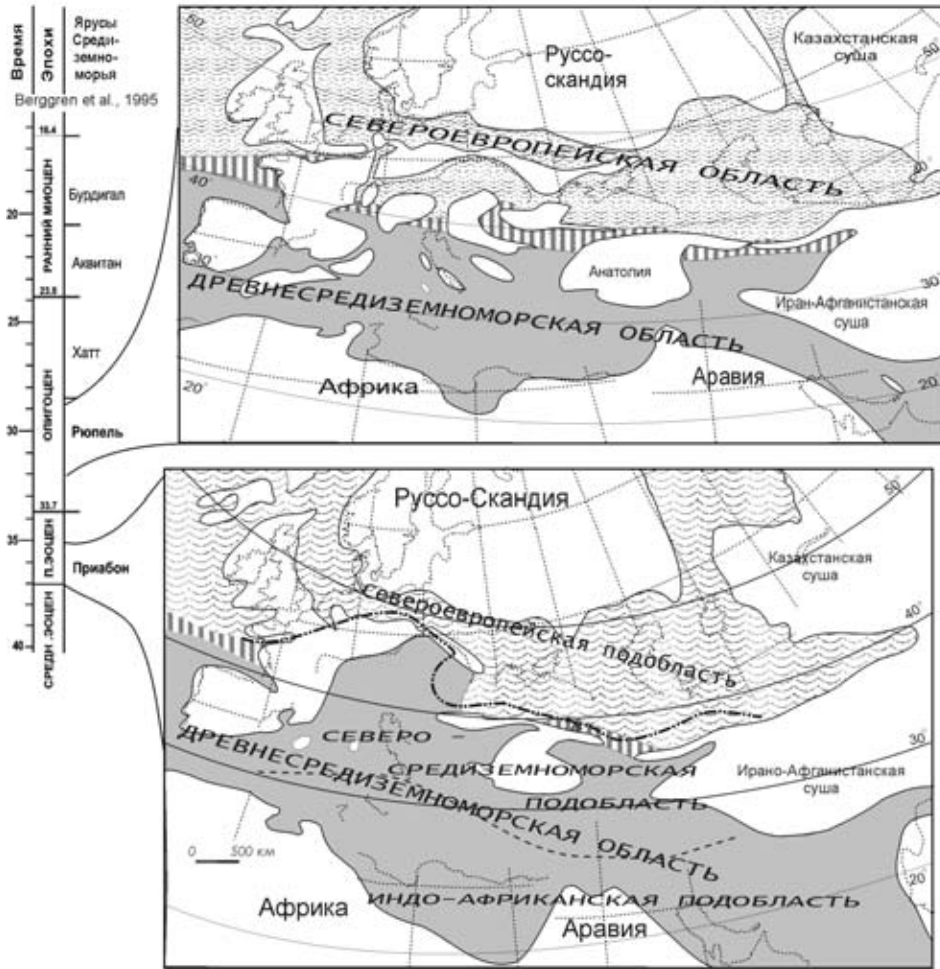


Рис. 4. Схемы биогеографического районирования Западной Евразии по бентосной фауне для позднего эоцена и раннего олигоцена.

Наземная флора и фауна. Крупнейшее изменение флоры – переход от палеокайнофита к неокайнофиту, когда стали преобладать типы растительности, господствующие ныне, представленные современными таксонами, происходило постепенно (Крашенинников, Ахметьев (ред.), 1998; Akhmetiev et al., 2005). Оно началось в середине позднего эоцена, причем уровень наиболее значительной элиминации термофильных таксонов примерно отвечает эоцен – олигоценовой границе. Более быстрому разрушению флоры палеокайнофита способствовали частые колебания температуры и влажности климата. Последние подтверждаются противофазным распределением в палинокомплексах Армении споровых, как показателей увлажнения, и пыльцы трав, эфедры, кипарисовых и некоторых других растений, харак-

теризующих засушливые фазы. Смена флор происходила в обеих основных фитохориях Голарктика – Бореальной и Тетической областях, а также в разделявшем их экотонном поясе. В начале раннего олигоцена флора каждой из областей характеризовалась более или менее равным участием в ее составе представителей палео- и неокайнофита. Завершился этот процесс во второй половине рюпеля становлением умеренно-теплой листопадной мезофильной флоры олигоцена, названной А.Н. Криштофовичем тургайской.

Изменения состава флор вело к трансформации фитохорий. Североевропейская провинция, в растительном покрове которой с начала рюпеля основное место заняли листопадные растения, становится частью Бореальной области. Граница Тетической и Бореальной областей стала примерно совпадать с бывшей границей Северо- и Центрально-Европейской провинций. Место дубово-лавровых лесов заняли хвойно-широколиственные и широколиственные леса полидоминантного состава с участием листопадных буковых, ореховых, березовых.

Также постепенно происходили эволюционные преобразования наземных млекопитающих, для которых более значимой является граница раннего и позднего олигоцена. В это время сформировалась индикаторная фауна и началась активная радиация грызунов и насекомых, занявших важную роль в ценозах неогена (Решетов в Крашенинников, Ахметьев (ред.), 1998).

РОЛЬ РЕГИОНАЛЬНЫХ КРИЗИСОВ В ЭВОЛЮЦИИ БИОТЫ ПАРАТЕТИСА

Значение региональных факторов на эволюцию биоты удобно рассмотреть на примерах внутриконтинентальных водоемов Паратетиса, для которых хорошо известен состав предковой морской фауны и на массовом материале можно проследить все этапы формирования высоко эндемичных полуморских и солоноватоводных биот, получавших в них свое развитие.

Олигоцен. Бассейны Паратетиса в эоцене – олигоцене были заселены морской фауной североатлантического происхождения с небольшой долей эндемичных видов (20 % в рюпеле). Первое резкое нарушение связи Паратетиса с океаническими бассейнами произошло во второй половине рюпеля (соленовское время) и привело к почти полному вымиранию морской биоты олигоцена: из 175 видов двустворчатых моллюсков, известных в ранне-рюпельском (пшехском) бассейне (рис. 5), осталось лишь семь. Но уже в лагунах пшехского морского водоема стали формироваться эндемики вплоть до родового и семейственного ранга, которые составили 61 % (11 видов из 18) и стали доминировать в сообществах в раннесоленовское время. Позднее видовое разнообразие увеличилось до 47 видов, а эндемизм сократился до 53 % за счет вселения морских эвригаллиных форм при частичном восстановлении палеогеографических связей с открытыми водоемами.

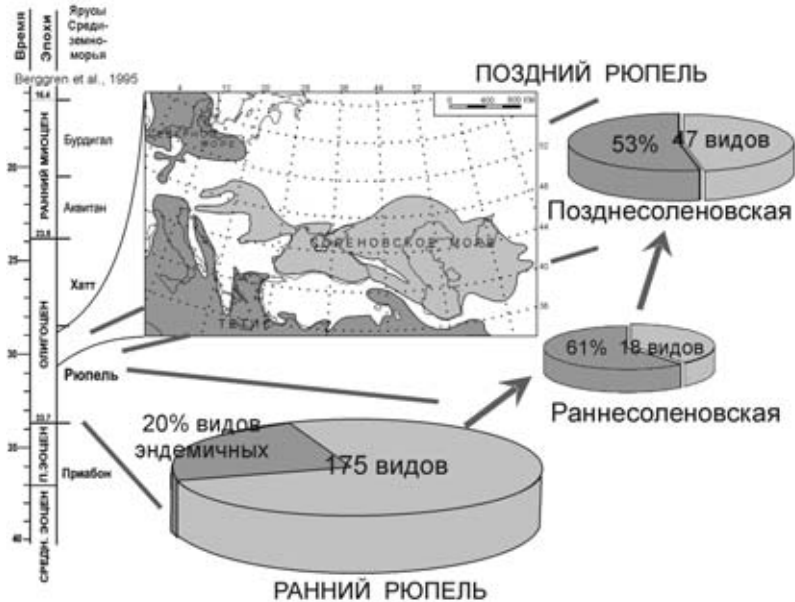


Рис. 5. Динамика изменения разнообразия и степени эндемизма олигоценовых комплексов двустворчатых моллюсков в результате позднерюпельского (соленовского) замыкания бассейна.

В составе гастропод (22 вида – данные Л.Б. Ильиной в Попов и др., 1985) доминировали лагунные формы широкого стратиграфического и географического распространения. Среди остракод морские эвригалинные роды составляли 3/4 таксонов соленовского комплекса, однако в количественном отношении преобладало несколько солонатоводных видов, из которых наиболее характерен *Disopontocypris oligocaenica* (И.А. Николаева в Попов и др., 1985).

В составе фитопланктона также резко доминировали несколько эврибионтных видов: пороодообразующее значение приобрели виды наннопланктона *Reticulofenestra ornata* и *Transversopontis fibula*.

Биота среднемиоценовых бассейнов (тархан – чокрак – караган). На протяжении тархана наблюдается небольшое снижение разнообразия биоты в связи с постепенным ухудшением гидрологии морского водоема. Особенно оно сказалось на снижении разнообразия наннопланктона (Головина, Гончарова, 2004) и планктонных гастропод (птеропод – Gontsharova, 2001). Комплекс планктонных фораминифер в это время относительно разнообразен, хотя и представлен малорослыми видами. Присутствуют 15 видов шести родов (*Globigerina*, *Globorotalia*, *Paragloborotalia*, *Planorotalia*, *Globigerinoides*, *Globoquadrina*) и лишь один эндемичный вид (Крашенинников и др., 2003). Семейственный и родовой состав донных сообществ был более обедненным, чем в полносоленых морях. Тем не менее, комплекс

бентосных фораминифер, среди которых эндемики Восточного Паратетиса составляли не менее 1/3, был довольно разнообразен (Крашенинников и др., 2003) и незначительно обеднен к концу тархана. Возникновение новых таксонов среди двустворчатых моллюсков в тархане (Gontsharova, 2001) было ограничено появлением эндемичных видов (табл. 1).

Заметный подъем биоразнообразия в раннем чокраке произошел как благодаря вселению новых иммигрантов из открытых бассейнов, так и за счет интенсификации формообразования (Гончарова, 1989; Гончарова и др., 2002): среди двустворок возник один монотипический род кардиид *Chokrakia* и 10 эндемичных видов.

Численность гастропод в раннем чокраке возросла до 85 видов, относимых к 41 роду 29 семейств, тогда как из тархана известно около 45 видов, принадлежащих 30 родам. Число, истинных эндемиков, для которых прослеживается их происхождение, было одинаковым (12–13) для каждого из этих интервалов. Обогащение раннечокракских гастропод происходило также в результате вселения в бассейн ряда родов и видов, связанных корнями с индо-пацифическими таксонами (Ильина, 2004).

Для бентосных фораминифер также отмечается подъем биоразнообразия в раннем чокраке, особенно за счет милиолид, среди которых появился и новый эндемичный род *Tschokrakella* (Богданович, 1950, 1965)

Последующее глубокое обеднение фауны в позднем чокраке–карагане было обусловлено неблагоприятной гидрологией бассейна. Здесь обитало лишь шесть эндемичных видов двустворчатых моллюсков и три вида бентосных фораминифер. Тем не менее, формообразование оставалось ограниченным: в позднем чокраке новые таксоны вообще не зарегистрированы, а в раннем карагане среди двустворок возник лишь один монотипический подрод – *Lutetia* (*Spaniodontella*), который стал резко доминирующим (Гончарова, 1989). Из гастропод в караганском море господствовали представители эндемичного рода *Zhgentia* (5 эндемичных видов), происходящего от чокракского подрода *Rissoa* (*Turboellina*) (Ильина, 2006). Во второй полови-

Таблица 1. Динамика таксономического разнообразия двустворчатых моллюсков в тархане – раннем карагане.

Возраст	Общее число					
	семейств	родов	видов	эндемичных / возникших		
				родов	видов	подвидов
Ранний тархан	33	58	65	0	3/3	0
Средний тархан	32	49	57	0	10/7	3/
Поздний тархан	32	47	57	0	12/3	4/
Ранний чокрак	32	53	72	1/1	21/10	8/
Поздний чокрак	4	5	6	0	6/0	2/
Ранний караган	2	2	2	1/1	2/1	0

не карагана среди двустворчатых моллюсков возник новый род – *Savanella* от *Lutetia* (*Spaniodontella*), а среди гастропод – *Archaschenia* с двумя эндемичными видами (Жгенти, 1981). Тем не менее, биоразнообразие оставалось крайне низким.

Биота среднего – позднего миоцена (сарматского бассейна). Сарматское море конца среднего – начала позднего миоцена протягивалось в широтном направлении от Альп до Арала и Копетдага (рис. 6). Открытые морские связи и богатая полигалинная фауна, характерные для предшествовавшего конкско-баденского бассейна, к сарматскому времени были утрачены и бассейн стал постепенно опресняться. Однако находки морского фитопланктона, планктонных и морских бентосных фораминифер свидетельствуют, что замыкание бассейна было неполным.

В составе моллюсков вблизи границы бадена–конки и сармата вымерли более 240 полигалинных видов 130 родов и 40 семейств двустворок и более 300 видов и подвидов 130 родов 55 семейств гастропод. В постепенно опреснявшемся морском бассейне стали доминировать немногие эвригалинные виды семейств *Cardiidae*, *Mactridae*, *Veneridae*, *Mesodesmatidae*, *Mytilidae*, *Scorbiculariidae* среди двустворок и *Trochidae*, *Rissoidea*, *Nassariidae*, *Ceritiidae*, *Potamididae*, *Scaphandridae*, *Retusidae* среди гастропод (Колесников, 1935; Парамонова, 1994; Ильина, 1998 и др.). Предковые формы сарматских эндемиков в этих группах, некоторые рода, эндемичные для Паратетиса (*Obsoletiformes*, *Plicatiformes* среди кардиид), впервые появились в опресненных и лагунных комплексах баденско-конкского бассейна (14 % в позднеконкском бассейне – рис. 6).

В раннесарматский бассейн смогли перейти лишь наиболее эвригалинные из перечисленных выше групп моллюсков и образовались многочисленные новые эндемики Паратетиса, которые составляли 40 % среди двустворок (рис. 6) и 67 % гастропод. Всего в нем жили представители 45 видов двустворчатых моллюсков и более 75 видов гастропод. Больше всего эндемичных видов дали семейства кардиид, мактрид, трохид, риссоид и нассариид. Начало им дали немногие виды-основатели, которых Р.Л. Мерклин (1966) называл прогрессивными эврибионтами, в отличие от консервативных эврибионтов, которые обитали в бассейне, но формообразования не испытывали. Всего здесь появилось 26 эндемичных видов двустворок и 50 видов гастропод, образовались новые эндемичные рода – *Cryptomactra*, *Planacardium* и *Sinzowia* – основной расцвет которых начался в среднем сармате.

В среднесарматском бассейне разнообразие моллюсков еще возросло за счет эндемиков: здесь жили представители 78 видов из 17 родов двустворчатых моллюсков и не менее 75 видов 10 родов гастропод. Из раннесарматского бассейна перешли 30 видов двустворчатых и около 35 видов брюхоногих моллюсков, вновь возникли 48 видов двустворок и более 40 видов гастропод. Солоноватоводные виды оставались редкими (Парамонова, 1994;

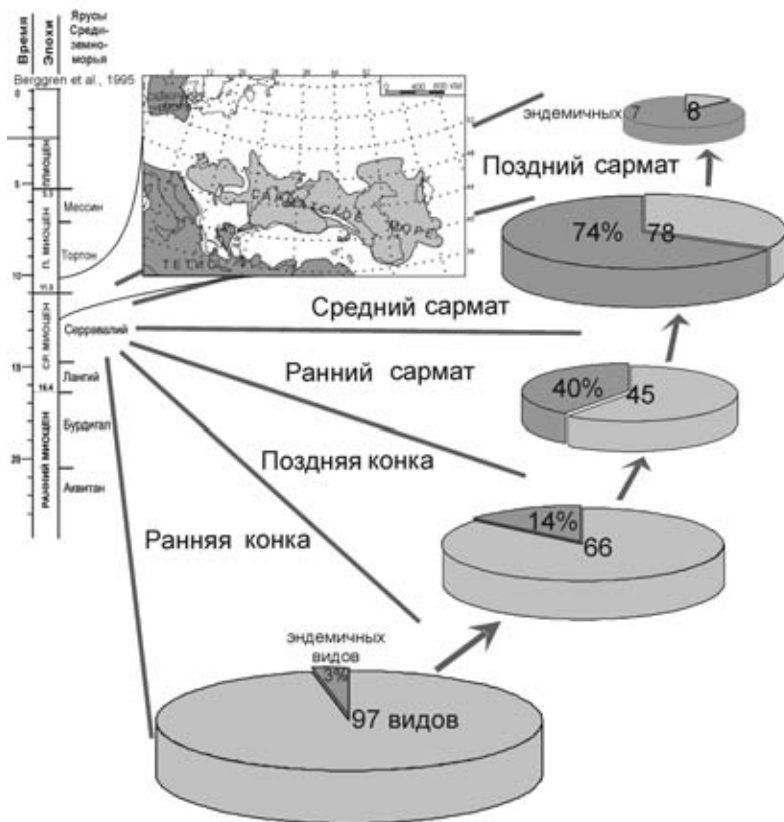


Рис. 6. Динамика изменения разнообразия и степени эндемизма средне-позднемиоценовых комплексов двустворчатых моллюсков при переходе от открытого конкского бассейна к полузамкнутому сарматскому.

Ильина, 1998). Эндемичными для всего Паратетиса среди двустворок были 7 родов (40 %), а для Восточного Паратетиса – четыре рода (24 %). Среди гастропод эндемиками Восточного Паратетиса были два рода (20 %). Процент эндемичных видов в этом бассейне для двустворок был 85, а для гастропод – около 90 (Невесская и др., 2006).

Примерно такая же степень эндемизма была характерна для среднесарматских бентосных фораминифер, где расцвета достигла группа милиолид, относившихся к появившимся новым эндемичным родам *Sarmatiella*, *Dogielina* и *Meandroloculina*. Подобным же образом эволюционировали мшанки, диатомовые, для остракод доля эндемичных видов была меньше – около 25 %.

Малакофауна позднесарматского бассейна была крайне обеднена. Двустворчатые моллюски были представлены пятью вновь появившимися эндемичными видами эндемичного подрода *Mastra* (*Chersonimastra*) и рода *Pseudomastra*. Морские гастроподы отсутствовали, если не считать экзотических находок рода *Potamides* (*Pirenella*) (Ильина, 1998), но в окраинных

частях бассейна часто встречались солоноватоводные и пресноводные формы. Бентосные фораминиферы были более разнообразны и включали преимущественно эндемичные виды *Quinqueloculina*, эврибионтных космополитов родов *Elphidium* и *Ammonia* (Богданович, 1965, данные Т.Н. Пинчук). Разнообразными оставались диатомеи.

Особенности эволюции в замкнутых и полузамкнутых водоемах. В тех случаях, когда это удастся непосредственно проследить на материале, видно, что формообразование начиналось еще в неполносоленых заливах и лагунах предшествовавшего морского бассейна. Вероятно, в таких экстремальных условиях, где непрерывно формируются незанятые экологические ниши, этот процесс идет постоянно, но в большинстве случаев новые формы гибнут при очередном изменении условий, не успев стабилизироваться (как это произошло с родом *Chokrakia* (кардииды) в предкавказской части раннечокракского бассейна с пониженной соленостью). И только формирование огромных внутриконтинентальных водоемов с более стабильной гидрологией давали им шанс закрепиться и создать таксономически значимые единицы. Таковы, например, представители родов *Obsoletiformes* и *Plicatiformes* среди кардиид, появившиеся еще в конкско-баденское время, которых в этой фауне, вероятно, рассматривали бы как абберантные формы или варианты изменчивости, не получи они своего дальнейшего развития в сарматское время, где стали доминирующими.

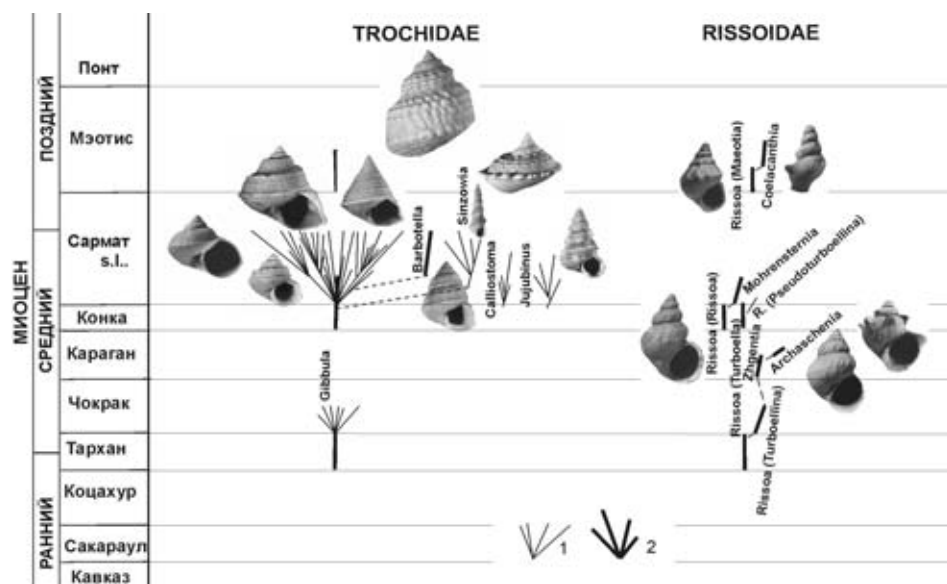


Рис. 7. Схема филогении и стратиграфического распространения средне- и позднемиоценовых гастропод семейства Trochidae и Rissoidae. 1 и 2 – дивергенция: 1 – на уровне видов, 2 – на уровне родов и подродов.

В полуморских ранне- и среднесарматском бассейнах, эпизодически соединявшихся с открытыми водами, за 2.5–3.5 млн. лет появились более 10 родов и подродов и около 160 видов моллюсков. Формообразование было еще более интенсивным в солоноватоводных практически замкнутых водоемах позднего миоцена–плиоцена и четвертичного Каспия. В Паннонском позднемиоценовом озере-море за интервал около 8 млн. лет появилось 18 родов лимнокардиин, а в Эвксинском бассейне в позднепонтическо-киммерийское время (2.2–3 млн. лет) – более 20 родов (Невесская и др., 2006). В большинстве случаев при этом формировались новые морфологические признаки: эпибионтные фолладиды потеряли скульптуру, а сверлящие *Huранis* и *Venerupis*, наоборот, приобрели резкие радиальные ребра. У зарывавшихся в грунт кардиид и дрейссенид появился заметно развитый синус мантийной линии в связи с развитием длинных сифонов; эпибиссусные *Aviculocardium Bagd.*, *Avicardium* (Koles.), *Andrusovocardium* (Param.), *Kubanocardium Muskh.* и *Avimactra* (Andrus.) имели крыловидную форму раковины, характерную для морских птериид.

Эволюцию гастропод в полузамкнутых бассейнах с образованием таксонов видового и родового ранга можно продемонстрировать на примере миоценовых трохид и риссоид (рис. 7). Трохиды первую вспышку видов дали в раннечокракском водоеме, где образовалось семь эндемичных видов рода *Gibbula*. Затем, в первой половине среднего сармата, разнообразие трохид достигло 28 видов четырех родов и они из семейства, имеющего подчиненное значение в морских бассейнах, стали одной из доминирующих групп. Появившиеся в среднесарматское время виды эндемичных родов *Barbotella* Cossm. и *Sinzowia* Koles. были сходны с морскими *Turbinidae* и *Turritellidae* (Невесская и др., 1986).

Для эволюции моллюсков полуморских и солоноватоводных бассейнов было характерно развитие путем фетализации, когда вновь возникшие таксоны характеризовались признаками зрелых особей, соответствовавшими ранним стадиям онтогенеза их предков. В результате фетализации могли возникать таксоны разного ранга от морф до родов или более высоких таксонов. Стадии формирования новых видов на основе изменения скульптуры, могут быть прослежены на истории конкско-сарматского рода *Plicatiformes*, в ряду видов и подвидов *P. praeplicatus praeplicatus* (Hilb.) – *P. praeplicatus pseudoplicatus* (Friedb.) – *P. plicatus* (Eichw.) – *P. fittoni* (Orb.). Сходство раковины взрослых членов этого ряда (рис. 8) с раковинкой молодых форм предкового вида, объясняется задержкой развития признаков молодых стадий до взрослого состояния (Невесская и др., 2009). Другими примерами такой эволюции могут служить редукция наружного слоя раковины и замка у кардиид, развитие скульптуры и септы у дрейссенид. Видимо, формообразование на основе фетализации было наиболее быстрым способом выхода из тупика специализации, позволявшим приспособиться к жизни в новых нишах, открывшихся после вымирания стенобионтных форм.

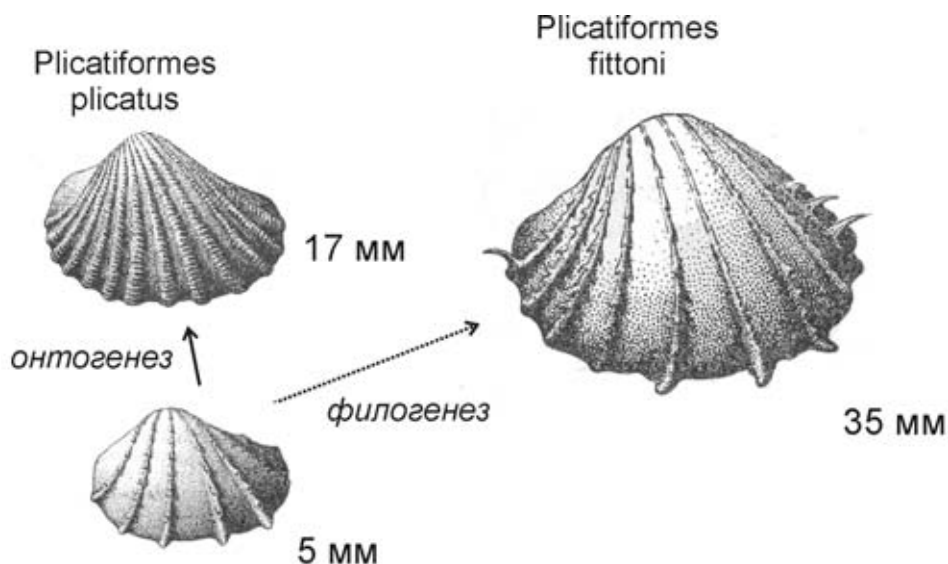


Рис. 8. Онтогенетическое и филогенетическое развитие скульптуры у видов конкско-сарматских кардийд рода *Plicatiformes* с закреплением ювенильных черт строения предков.

При повторных замыканиях бассейнов и дивергенции от близких исходных форм, выясняется, что важной особенностью такого развития является его канонизированность, предопределенность направленности морфологической эволюции, в результате которой в разновремененно существовавших бассейнах возникали гомеоморфно сходные формы. В полуморских водоемах Паратетиса гомеоморфия наиболее ярко проявлялась у видов семейств *Mastridae*, *Cardiidae*, *Rissoidea*. Так, среди сарматских и акчагыльских мастрид, Л.А. Невеская (Невеская и др., 2009) выделяла следующие гомеоморфы: удлиненно-овальные – сарматские *Mastra* (*Chersonimastra*) *caspia* Eichw. и акчагыльские *Aktschagylya karabugasica* (Andrus.), треугольные – *Mastra* (*Chersonimastra*) *bulgarica* Toula и *Aktschagylya nazarlebi* (K. Alizade), резко килеватые – *Mastra* (*Sarmatimastra*) *fabreana* (Orb.) и *Andrussella acutecarinata* (Andrus.). То же относится и к сарматским и акчагыльским лимнокардиянам, среди которых также выделяется ряд гомеоморфных пар: треугольно-овальные густо ребристые сарматские *Obsoletiformes obsoletus* (Eichw.) и акчагыльские *Cerastoderma dombra* (Andrus.), крыловидные уплощенные сарматские *Kubanocardium laevigatoloweni* (Koles.) и акчагыльские *Andrusovicardium radiiferum* (Andrus.) и др. В эволюции гастропод гомеоморфное сходство демонстрировали риссоиды, давшие сходные формы с шипами в среднемиоценовом-караганском (*Archaschenia*) и позднемиоценовом-раннемэотическом (*Coelacanthia*) водоемах (Ильина, 1979; Ильина, 2006, рис. 7). Вероятно, все эти пары, часто не будучи связаны генетически, были приспособлены к сходному образу жизни (Невеская и др., 2009).

Эволюционные преобразования моллюсков в замкнутых морских и солоноватоводных бассейнах, за редкими исключениями (*Dreissena*), оказывались тупиковыми и возникшие эндемичные таксоны вымирали при прекращении изоляции и изменении условий, при столкновении с более конкурентоспособными эврибионтами из открытых водоемов. Однако эта особенность определяется не неполноценностью такой эволюции, а прежде всего эфемерностью тех водоемов, к которым приспособлена такая биота.

НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ ЭВОЛЮЦИИ СРЕДНЕ- И ПОЗДНЕКАМЕННОУГОЛЬНЫХ ГАСТРОПОД

На территории центральной части Русской плиты после длительного перерыва в башкирское время, сформировался эпиконтинентальный бассейн, который прекратил свое существование лишь в начале пермского периода. Его развитие сопровождалось регулярными относительно кратковременными субаэральными экспозициями (Kabanov, Varanova, 2003), циклический характер которых был обусловлен эвстатикой и образованием ледяных шапок на полюсах планеты (Shi, Waterhouse, 2010).

Развитие бентосных сообществ в данном бассейне можно проследить как внутри отдельных циклитов, так и на протяжении всего рассматриваемого мегацикла. Гастроподы в данных ориктоценозах являлись самой разнообразной бентосной группой, по предварительной оценке их общее разнообразие для всего мегацикла достигало примерно 150 видов.

В наиболее полно представленных циклотемах (коробчеевская, домодедовская, песковская свиты мячковского подъяруса московского яруса) наблюдается закономерная последовательность смены основных комплексов гастропод (Mazaev, 1994, 1997, 2003). В трансгрессивной части – ядре циклотемы – разнообразие гастропод (и малакофауны в целом) достигало максимума, тогда как в регрессивной части резко уменьшалось. Центральные части циклотем, как правило, отвечающие наиболее глубоководным обстановкам осадконакопления, характеризуются относительно бедными комплексами, в которых доминирующую роль играли виды-долгожители (*Straparollus* (*Euomphalus*) *marginatus* (Eichw., 1860), *Goniasma lasallensis* (Worthen), *Microdoma anomalum* (Yakowlew) и др.). Если регрессивная часть циклотемы представлена грейнстоунами с *Meekella* (характеризующие конечную стадию регрессивной фазы), то в этой части циклотем наблюдается специфичный, очень обедненный комплекс гастропод. Формирование данного комплекса обусловлено резкими изменениями гидрологии палеобассейна: уменьшением глубины, замыканием, изменением ионного состава воды в сторону увеличения концентрации хлоридов. При этом численность эврибионтных видов в условиях пониженной конкуренции и роста эвтрофности водоема резко возрастала. В таких условиях некоторые «прогрессивные эврибионты» давали вспышки формообразования с появлением

не свойственных для этих таксонов морфологических признаков, а иногда формообразование приводило к появлению новых эндемичных видов, таких как *Microdoma pagoda* Mazaev, 1997, *M. laschmaensis* Mazaev, 1997, *M. longum* Mazaev, 1997, *Altadema altadema* Mazaev, 2003, *A. cryptocarina* Mazaev, 2003, *A. lira* Mazaev, 2003, *Laschmaspira rara* Mazaev, 2003. Перечисленные эндемики характеризовались узким стратиграфическим распространением, их появление было связано с замыканием отдельных участков палеобассейна во время регрессивной фазы развития, а их отсутствие в вышележащих слоях свидетельствует о полном вымирании всего этого сообщества, сформировавшегося во время фазы регрессии. Следует отметить, что осушение, вероятно, захватывало огромные территории в несколько тысяч километров.

С наступлением последующей трансгрессивной фазы быстро восстанавливались палеосообщества иного – открытоморского – типа. Видовой состав гастропод в этих частях циклотем в основном соответствовал видовому составу трансгрессивной части предыдущего циклита. В первую очередь это касается видов-долгожителей. При этом эндемики, возникшие на конечных стадиях регрессивной фазы, исчезали, но появлялись новые виды, отсутствовавшие в предыдущих циклитах. В целом, начиная с верейского времени, разнообразие комплексов гастропод неуклонно росло вплоть до конца московского века за счет появления новых видов в трансгрессивных частях циклотем. При этом виды, появившиеся в начале трансгрессивной фазы (в отличие от эндемиков из конечных регрессивных фаз), занимали устойчивое положение в палеосообществах, и успевали настолько широко распространиться, что их ареал превышал территории, подвергавшиеся последующим субаэральным экспозициям.

В касимовском веке видовой состав гастропод заметно изменился, а разнообразие упало. Переход в гжельский век также характеризуется дальнейшим изменением состава и падением биоразнообразия. К сожалению, в касимовских и гжельских разрезах сохранность ископаемого материала значительно хуже, чем в московских, а число местонахождений фауны этого возраста резко сокращается. Тем не менее, те эпизодические выборки, которые мы можем наблюдать, определенно отражают постепенный спад разнообразия комплексов гастропод, что коррелируется с общими изменениями в биоте, связанными с постепенным переходом планеты в безледниковую фазу.

ДИСКУССИЯ И ВЫВОДЫ

Общим для всех разобранных кризисных ситуаций было резкое сокращение биоразнообразия в разных группах флоры и фауны, далеко не всегда синхронное по времени. Начальные причины кризиса, как правило, абиотические (тектонические, климатические, палеогеографические и т. д.), с эффектом домино, когда одна причина порождает другую, среди которых большую роль играют и биотические. Из последних важнейшей является

разрушение сложившихся стабильных сообществ и появление свободных экологических ниш. Хотя причинные события могут развиваться как медленно, так и стремительно, восстановление нарушенных биоценозов всегда занимает существенное геологическое время, что четко прослеживается как на истории таксономической диверсификации класса двустворчатых моллюсков, так и в развитии рассмотренных кризисов.

Так, кризис палеогена начинался очень медленно и постепенно и начальная его фаза заняла всю вторую половину эоцена. Пик кризиса пришелся на границу эоцена / олигоцена и в средних широтах Евразии был очень резким. Можно предположить, что быстрая смена климатических и биологических условий в конце эоцена – начале олигоцена проходила через интервал чередующейся, нестабильной смены водной и воздушной циркуляции. Нестабильность первой проявилась в регионально прослеживаемом перерыве и перемыве осадков на этом уровне, наблюдаемом как в разрезах, так и на сейсмопрофилях, даже в условиях глубоководных прогибов (в черноморских впадинах – Gillet et al., 2005, Западно-Кубанском прогибе – Антипов, Курина в Попов и др., 2010). Частая резкая смена воздушной циркуляции зафиксирована в истории флоры с частым чередованием фаз резких колебаний температуры и влажности в начале олигоцена (Ахметьев в Попов и др., 2009).

На протяжении кризиса все четыре основных группы планктона, определявшие объем первичной продукции в океане, хорошо изученные в кайнозойских разрезах, испытали коренную перестройку таксономического состава. Эта смена комплексов происходила через сходные стадии резкого обеднения и вымирания таксонов в конце среднего эоцена – диатомей, в течение приабона – планктонных фораминифер, приабона – начале рупеля – наннопланктона, и на границе эоцена / олигоцена – динофлагеллят, существования обедненных промежуточных комплексов в олигоцене и постепенного роста разнообразия в олигоцене – неогене.

Становление новой системы доминирования в сообществах бентоса, характерное для миоцена – плейстоцена, появление видов, доживающих доныне, формировались постепенно и не одновременно в разных климатических поясах. Так, бореальные сообщества бентоса всего олигоцена были достаточно специфичны по таксономическому составу и еще существенно отличались от современных. Основные изменения таксономического состава по пути формирования современных фаун происходили в тепловодной области, в Средиземноморье. Здесь со второй половины олигоцена состав моллюсков стал близок к таковому в миоцене, появились довольно многочисленные виды, обитающие и в современных морях.

Очень существенная перестройка биот при переходе от олигоцена к миоцену, вероятно, не была результатом непосредственных событий этого времени, а являлась дальним следствием восстановления сообществ после кризиса эоцена–олигоцена.

В замкнутых и полужамкнутых бассейнах Паратетиса эволюция протекала ускоренными темпами, была вызвана в основном изменениями палеогеографических связей и гидрологии водоемов, приводивших к вымиранию биоты предшествующего водоема. Появление новых освободившихся ниш давало возможности диверсификации тех немногих видов-основателей, которые могли существовать в новых условиях. Только часть таких групп («прогрессивные эврибионты») давали в подобных условиях вспышки формообразования. Таким образом, основным фактором ускоренной эволюции была экологическая неполнота экосистемы, возникавшая в результате вымирания, но важную роль играла степень и продолжительность изоляции.

Не всегда вымирание и освобождение ниш вело к интенсивному видообразованию. Так, динамика разнообразия моллюсков среднего миоцена на интервале поздний чокрак – ранний караган представляет пример подавленного формообразования, когда длительно существовали бассейны с крайне низким разнообразием (6 видов двустворок в позднем чокраке и 2 – в раннем карагане).

Катастрофические для региональной биоты события наблюдались и для более древних этапов геологической летописи. Таковыми были гляцио-эвстатические регрессии в центральных частях Русской плиты, регулярно повторявшиеся на протяжении московского века карбона. Многократные трансгрессивно-регрессивные циклы в итоге не приводили к резкой смене морских палеосообществ бентоса, в том числе гастропод, а напротив, способствовали росту их разнообразия. На фоне продолжавших существовать видов-долгожителей, имевших огромные ареалы, протягивавшиеся от Северной Америки до Китая, постоянно возникали новые формы. В регрессивные этапы периодическая изоляция отдельных акваторий приводила к бурному (взрывному) видообразованию. Пересыхающие водоемы со сдвинутым ионным составом воды способствовали появлению новых форм, которые, однако, либо вымирали в связи с пересыханием изолированных акваторий, либо исчезали в связи с их узкой специализацией.

Прослеживание на массовом материале резких изменений биоты изолированных бассейнов, неоднократно повторявшихся в разновременных существовавших водоемах, может служить хорошей моделью для изучения эволюции в условиях нарушенной структуры сообществ.

Статья основана в значительной степени на материалах, собранных и опубликованных Л.А. Невеской или исследованных под ее руководством и при участии.

Работа выполнена при поддержке программы 28 Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы» и проекта РФФИ, № 11-05-00408.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.С.* 1989а. Массовые вымирания и их места в развитии биосферы // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени // Стратигр. и палеонтол. М.: Наука. С. 27–34.
- Алексеев А.С.* 1989б. Глобальные биотические кризисы и массовые вымирания в фанерозойской истории Земли // Биотич. события на основных рубежах фанерозоя. М.: ПИН РАН. С. 22–47.
- Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г.* 2001. Эволюция таксономического разнообразия. М.: ГЕОС. 125 с.
- Афанасьева Г.А., Невеская Л.А.* 1994. Анализ причин различных последствий кризисных ситуаций на примере замковых брахиопод и бивалвий // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра. Вып. 1. С. 101–108.
- Богданович А.К.* 1950. Чокракские фораминиферы Западного Предкавказья // Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. Вып. 51. С. 129–176.
- Богданович А.К.* 1965. Стратиграфическое и фациальное распределение фораминифер в миоцене Западного Предкавказья и вопросы их генезиса // Тр. Краснодар. филиала ВНИИ Нефть. Вып. 16. С. 300–350.
- Гладенков А.Ю.* 2007. Детальная экостратиграфия и морские экосистемы позднего кайнозоя севера Тихоокеанского региона (по диатомеям). М.: ГЕОС. 294 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 571).
- Головина Л.А., Гончарова И.А.* 2004. Планктон и бентос (наннопланктон и двустворчатые моллюски) в тарханских отложениях Керченского полуострова и Западного Предкавказья // 36. Проблеми стратиграфії фанерозою України, НАН Укр., Ін-т геол. наук, Львів: Палеонт. Тов-во. С. 147–150.
- Гончарова И.А.* 1989. Двустворчатые моллюски тарханского и чокракского бассейнов. М.: Наука. 200 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 23).
- Гончарова И.А., Хондариан С.О., Щерба И.Г.* 2001. Тархан-караганский этап развития Эвксино-Каспийского бассейна (Восточный Паратетис). Часть первая // Стратиграфия. Геол. Корреляция. Т. 9. № 5. С. 94–108.
- Гончарова И.А., Щерба И.Г., Хондариан С.О.* 2002. Тархан-караганский этап развития Эвксино-Каспийского бассейна (Восточный Паратетис). Ч. 2 // Стратиграфия. Геол. Корреляция. Т. 10. № 2. С. 100–112.
- Дмитриев В.Ю., Невеская Л.А.* 2006. Таксономическая диверсификация нормально морских двустворчатых моллюсков в фанерозое // Палеонтол. журн. № 3. С. 22–29.
- Жгенти Е.М.* 1981. Эволюция и стратиграфическое значение некоторых среднемиоценовых брюхоногих Грузии. Тбилиси: Мецниереба. 177 с.
- Ильина Л.Б.* 1979. Особенности развития гастропод в опресненных бассейнах Восточного Паратетиса // Палеонтол. журн. № 3. С. 47–52.
- Ильина Л.Б.* 1998. Зоогеография сарматских гастропод // Палеонтол. журн. № 4. С. 22–30.

- Ильина Л.Б.* 2004. О составе и происхождении раннечокракских (средний миоцен) гастропод Восточного Паратетиса // Палеонтол. журн. № 6. С. 33–40.
- Ильина Л.Б.* 2006. Морфогенез Rissoidae (Gastropoda) во внутриконтинентальных бассейнах Восточного Паратетиса // Палеонтол. журн. № 4. С. 54–63.
- Колесников В.П.* 1935. Сарматские моллюски. Л.: 507 с. (Палеонтология СССР. Т. 10. Ч. 2).
- Крашенинников В.А., Басов И.А., Головина Л.А.* и др. 1999. Миоцен Северо-Восточной Атлантики и Восточного Средиземноморья (Биостратиграфия, палеоэкология, палеогеография). М.: Наука. 204 с.
- Крашенинников В.А., Басов И.А., Головина Л.А.* 2003. Восточный Паратетис: тарханский и конкский региоярус. М.: Научный мир. 193 с.
- Мерклин Р.Л.* 1966. О некоторых особенностях изменения состава родов и видообразования у двустворчатых моллюсков в связи с колебанием солености в третичных морях юга СССР // Организм и среда. М.: Наука. С. 181–189.
- Невеская Л.А.* 1994. Динамика систематического и этолого-трофического состава бентосных сообществ в течение палеозоя и мезозоя // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра. Вып. 1. С. 94–104.
- Невеская Л.А.* 1995. Динамика таксономического разнообразия морских беспозвоночных в фанерозое // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: ПИН РАН. Вып. 2. С. 16–29.
- Невеская Л.А.* 1999. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Мезозой. Кайнозой. М.: Наука. 501 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 274).
- Невеская Л.А.* 2003. Основные этолого-трофические группировки бентоса и изменение их состава в фанерозое // Палеонтол. журн. № 5. С. 1–11.
- Невеская Л.А.* 2004. Пермо-триасовый и мел-палеогеновый кризисы биоты: различие и сходство // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. № 6. М.: ПИН РАН. С. 51–56.
- Невеская Л.А.* 2006. Этолого-трофические группировки двустворчатых моллюсков и их распространение в течение фанерозоя // Палеонтол. журн. № 4. С. 25–41.
- Невеская Л.А.* 2008. Динамика таксономического разнообразия двустворчатых моллюсков в фанерозое // Палеонтол. журн. № 4. С. 1–11.
- Невеская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б.* и др. 1986. История неогеновых моллюсков Паратетиса. М.: Наука. 208 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 220).
- Невеская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б., Попов С.В.* 2009. Эволюционные преобразования малакофауны в неогеновых бассейнах Паратетиса как пример развития экосистем островного типа // Журн. общ. биол. Т. 70. № 5. С. 396–414.
- Невеская Л.А., Попов С.В., Гончарова И.А.* и др. 2006. Ускоренная эволюция моллюсков Восточного Паратетиса в условиях пониженной конкуренции // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Наука. С. 334–358.

- Парамонова Н.П.* 1994. История сарматских и акчагыльских моллюсков. М.: Наука. 212 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 280).
- Попов С.В.* 1994. Зоогеография позднеэоценовых бассейнов Западной Евразии по двустворчатым моллюскам // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 2. № 6. С. 103–118.
- Попов С.В., Антипов М.П., Застрожных А.С.* и др. 2010. Колебания уровня моря на северном шельфе Восточного Паратетиса в олигоцене–неогене // Стратиграфия. Геол. Корреляция. Т. 18. № 2. С. 3–26.
- Попов С.В., Ахметьев М.А., Лопатин А.В.* и др. 2009. Палеогеография и биогеография бассейнов Паратетиса. Ч. 1. Поздний эоцен – ранний миоцен. М.: Научный мир. 178 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 292).
- Попов С.В., Ильина Л.Б., Николаева И.А.* 1985. Моллюски и остракоды соленовского горизонта Восточного Паратетиса // Палеонтол. журн. № 1. С. 28–41.
- Расницын А.П.* 2012. Когда жизнь и не думала умирать // Природа. № 9. С.40–48.
- Стрельникова Н.И.* 1992. Палеогеновые диатомовые водоросли. С.-Пб: Изд-во СПб ун-та. 336 с.
- Akhmetiev M.A., Lopatin A.V., Sytchevskaya E.K., Popov S.V.* 2005. Biogeography of the Northern Peri-Tethys from the Late Eocene to the Early Miocene. Pt.4 Late Oligocene – Early Miocene. Terrestrial surroundings. Conclusions // Paleontol. Journ. Suppl. 1. P. S1–S54.
- Boucot A.J.* 1990. Phanerozoic extinctions: How similar are they to each other? // E.G. Kauffman, O.H. Walliser (eds). Lecture notes in Earth science. V. 30: Extinction events in Earth history. Berlin: Springer. P. 5–30.
- Gillet H., Laricolais G., Rehault J.-P., Dinu C.* 2005. La stratigraphie oligo-miocène et la surface d'érosion messinienne en mer Noire, stratigraphie sismique haute résolution // R.C. Geoscience. V. 335. S. 907–916.
- Gontsharova I.A.* 2001. Tarkhanian and Chokrakian of the Eastern Paratethys: state of knowledge and correlation // Bericht. Inst. Geol. Palaont. K-F-Univ. Graz. Bd. 4. P. 14–23.
- Kabanov P., Baranova D.* 2003. Cyclothems and stratigraphy of the Upper Moscovian – basal Kasimovian (Pennsylvanian) succession of central and northern European Russia // Proc. 15 Intern. Congr. Carboniferous and Permian Stratigr. Utrecht, Netherlands, August 10–16 Roy. Nether. Acad. Arts and Sci. / Th.E. Wong (ed.). P. 147–160.
- Mazaev A.V.* 1994. Middle and Late Carboniferous Gastropods from the Central Part of the Russian Plate. Pt 1. Euomphalacea // Ruthenica. V. 4. № 1. P. 21–33.
- Mazaev A.V.* 1997. Middle and Late Carboniferous gastropods from the central part of the Russian Plate. Pt 3. Microdomatidae and Anmphalidae // Ruthenica. V. 7. № 2. P. 91–110.
- Mazaev A.V.* 2003. The family Orthonemidae (Gastropoda) from Middle and Upper Carboniferous of the central part of the Russian Plate // Ruthenica. V. 13. № 2. P. 89–101.
- Nevevskaya L.A.* 2003. Morphogenesis and ecogenesis of bivalves in the Phanerozoic // Paleontol. J. V. 37. Suppl. 6. P. 597–741.

- Newell N.D.* 1967. Revolutions in the history of life // Spec. Pap. Geol. Soc. Am. № 89. P. 63–91.
- Popov S.V., Akhmetiev M.A., Bugrova E.M.* et al. 2001. Biogeography of the Northern Peri-Tethys from the Late Eocene to the Early Miocene: Pt 1. Late Eocene // Paleontol. Journ. V. 35. Suppl. 1. P. S1–S68; Pt 2. Early Oligocene // Paleontol. Journ. 2002. V. 36. Suppl. 3. P. S185–S259.
- Popov S.V., Shcherba I.G., Ilyina L.B.* et al. 2004. Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys // Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt a. M. V. 250. S. 1–46. 10 maps.
- Pomerol Ch., Premoli Silva I.* (eds). 1986. Terminal Eocene events // Development in Paleontol. and Stratigr. 9. Amsterdam: Elsevier. 414 p.
- Prothero D.R., Berggren W.A.* (eds). 1992. Eocene – Oligocene climatic and biotic evolution. Princeton: Princeton Univ. Press. 568 p.
- Raup D.M., Sepkoski J.J.* 1982. Mass extinctions in the marine fossil records // Science. V. 215. № 4539. P. 191–196.
- Sepkoski J.J.* 1979. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria // Paleobiology. V. 5. № 3. P. 222–251.
- Sepkoski J.J.* 1990. Periodicity // Palaeobiology: A synthesis. Oxford etc: Blackwell sci. publ. P. 171–179.
- Shackleton N.J.* 1984. Oxygen isotope evidence for Cenozoic climatic change // Fossils and climate. Chichester, NY, Brisbane, Toronto, Singapore: Wiley. P. 27–36.
- Shi G.R., Waterhouse J.B.* 2010. Late Paleozoic global changes affecting high-latitude environments and biotas: An introduction // Paleogeogr., Paleoclimat., Paleoecol. V. 298. P. 1–16.

Evolutionary consequences of global and regional Phanerozoic crises

**S.V. Popov, M.A. Akhmetiev, I.A. Goncharova, L.B. Ilyina,
A.V. Mazaev, M.G. Sladkovskaya**

The consequences of global Phanerozoic crises are discussed on the example of Bivalvia history. Development of the last global crisis during the transition from green-house to ice-house biosphere in Eocene–Oligocene is examined for different groups of Western Eurasia fossil Biota. The crises of Biota development during Middle-Late Miocene of Paratethys history are considered as regional ones. Sharp biodiversity reduction in crisis times and its subsequent restoration thanks to a few founder species, which were described in details in Eastern Paratethys, have global character and help to understand similar events in other basins of the past, including the history of benthos development of epicontinental Middle- and Late Carboniferous seas of East-European Platform and gastropods – the most broad-ranging group in this Biota.

Key words: fossil Biota, green-house, ice-house biosphere, Bivalvia history, biodiversity.

ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ПОЧВООБРАЗОВАНИЯ В ПОСЛЕДНЕМ (ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВОМ) КЛИМАТИЧЕСКОМ МАКРОЦИКЛЕ НА ПЕРЕХОДАХ МЕЖДУ ХОЛОДНЫМИ И ТЕПЛЫМИ БИОСФЕРАМИ В ЦЕНТРЕ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ

В.М. Алифанов, Л.А. Гугалинская

*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Москва
alifanov_v@mail.ru; gugali@rambler.ru*

Переход от последней холодной (ледниковой) биосферы к современной теплой (межледниковой) осуществлялся с начала отступления последнего (поздневалдайского) ледникового покрова примерно 20–18 тыс. л. н. и продолжался до начала голоцена. В это время на дневной поверхности формировались покровные лёссовидные суглинки, являющиеся почвообразующими породами голоценовых почв. Эти суглинки формировались не только процессами осадконакопления в сопровождении процессов палеокриогенеза, но и процессами перигляциального почвообразования. Результаты исследования перигляциальных почв показали, переход от холодной позднеплейстоценовой биосферы к голоценовой теплой не был постепенным, а состоял из чередования более холодных и менее холодных биосфер, развивавшихся в климатическом цикле наиболее низкого ранга – фазиально-межфазиальном.

Ключевые слова: почвообразование, палеопочвоведение, почвообразующие породы, палеогеография, палеокриогенез, поздний плейстоцен.

ВВЕДЕНИЕ

В современной теории эволюции органического мира все более утверждается идея о том, что анализ биологической эволюции может быть успешным только с обязательным исследованием эволюции биогеоценозов, неотъемлемой частью которых являются почвы. Следовательно, изучение роли древних почв и протекающих в них процессов представляет важную задачу не только почвоведения, но и общей теории эволюции биосферы (Добровольский, 2006). В последнее время изучение почвенного покрова, функционирующего в современных условиях природной среды, но тесно

связанного с изменчивостью палеогеографических и палеоэкологических условий его формирования, привлекает все большее внимание исследователей. Взаимоотношение почвы и формирующей ее природной среды становится одной из актуальных проблем изучения закономерностей развития не только почвенного покрова, но и всего природного процесса в плейстоцене и голоцене. Эта проблема экологии почв решается путем изучения свойств не только современных и древних (погребенных и реликтовых) почв, но также и их почвообразующих пород. Поскольку почвообразующие породы формируются на переходах между холодными и теплыми биосферами их изучение является основой одного из важнейших направлений генетического почвоведения – палеопочвоведения, потому что позволяет не только получать наиболее полную палеоэкологическую информацию об условиях формирования экосистем в прошлом, но и понимать особенности их современного функционирования (Алифанов, Гугалинская, 1993; Соколов, 2004; Таргульян, 2005; Демкин и др., 2007; Память почв..., 2008; Алифанов, Гугалинская, Овчинников, 2010 и др.).

Одним из самых интересных регионов для изучения современных и погребенных почв является центр Восточно-Европейской равнины. Эта территория, находясь в перигляциальных условиях последнего (валдайского) оледенения, унаследовала многие признаки природных процессов того времени, достаточно полно изученных палеогеографами, палеоботаниками, геологами и другими специалистами (Величко, 1973, 2002; Болиховская, Молодьков, 1999; Добровольский, 2006; Климаты и ландшафты..., 2010; Svendsen et al., 1999, 2004 и др.).

ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ

В последнее время в науках о ландшафтах геологического прошлого и развитии географической среды появилось много новых фактов, вскрыты закономерности и тенденции развития природной среды, особенно детальные для последних 100–10 тыс. лет. Показано, что важнейшие изменения природы в плейстоцене имеют следующие главные закономерности: направленность, ритмичность, местную индивидуальность развития. Эти основные особенности изменения природы в плейстоцене происходили на фоне прогрессивного, направленного нарастания похолодания и континентальности климата (Бреслав и др., 1971; Величко, 1973; Свиточ, 1987; Лаврушин, Спиридонова, 2002; Болиховская, Молодьков, 1999, 2007; Палеоклиматы и палеоландшафты..., 2009) (рис. 1). Индивидуальность развития природы отдельных территорий выражалась как в запаздывании или опережении равнонаправленных процессов, так и в разнонаправленности развития однородных явлений. Эту закономерность изменения природы в четвертичном периоде К.К. Марков определил понятием метакронность явлений (Марков, Величко, 1967).

В центре Восточно-Европейской равнины в плейстоцене (включая эоплейстоцен) выделено не менее восьми оледенений и разделяющих их межледниковий, в сумме составляющих крупные климатические циклы. Последний климатический макроцикл позднеплейстоценовый) оценивается по длительности около 115 тыс. лет (125–10 тыс. лет назад). Этот относительно непродолжительный цикл по содержанию и ходу изменений природных событий может рассматриваться как драматический. Он состоял из микулинского межледниковья (закончившегося 70 тыс. лет назад, более теплого по сравнению с современным межледниковьем – голоценом) и валдайского ледниковья.

Внутри валдайского ледниковья выделяют достаточно теплый средневалдайский мегаинтерстадиал (24–35 тыс. лет назад), в который сформировалась погребенная сложная брянская почва, но который был заметно холоднее по сравнению не только с микулинским межледниковьем, но и с голоценом. Таким образом, в позднеплейстоценовом макроцикле можно проследить следующие переходы между теплыми и холодными биосферами:

- микулинское межледниковье – ранневалдайское (калининское) ледниковье; ранг: межледниковье – ледниковый стадиал;

- средневалдайский мегаинтерстадиал – поздневалдайское (осташковское) ледниковье, рассматриваемое многими исследователями как термический минимум всего плейстоцена; ранг: ледниковый интерстадиал ледниковый стадиал;

- поздневалдайское (осташковское) ледниковье голоценовое межледниковье; ранг: ледниковье – межледниковье.

Рассматриваемый переход относится к заключительной стадии валдайской эпохи, на которую приходится время деградации покровного оледенения на Восточно-Европейской равнине, соответствующее интервалу времени от 20–18 тыс. лет назад до начала голоцена. Главный пик похолодания всего плейстоцена приходится на эпоху именно последнего (наименее развитого) валдайского оледенения на его вторую половину, когда ледник уже находился практически в фазе деградации» (Величко, 1973, 2002; Палеоклиматы и палеоландшафты..., 2009).

Изучение перигляциальных (палеокриогенных – по Величко, 1975) явлений в перигляциальной зоне (зоне устойчивого охлаждения Земли – по Попову, 1975) выросло в самостоятельное направление четвертичной геологии – перигляциальную морфологию (Марков, Величко, 1967). Палеокриологические исследования сопровождались разработкой методик анализа следов криогенных явлений, поскольку механизм их образования в различной фациальной, климатической или геоморфологической обстановке был разный. Такой подход позволил увереннее и шире использовать результаты и методы геокриологии для целей четвертичной стратиграфии, палеогеографии и, как выяснилось, почвоведения (Величко, 1973; Данилова, Баулин, 1973; Катасонов, 1973; Попов, 1973; Морозова, 1981; Алифанов, 1986, 1995; Алифанов и др., 2010).

КРИОГЕННЫЕ ПРОЦЕССЫ, ЯВЛЕНИЯ И СВОЙСТВА ПОКРОВНЫХ ЛЕССОВИДНЫХ СУГЛИНКОВ

Криогенные процессы относятся к категории экзогенных, главными из которых считаются процессы литогенеза, (седиментогенез, диагенез, выветривание). Процессы седиментогенеза по своей природе не являются криогенными; диагенез и выветривание могут быть некриогенными и криогенными. Криогенное выветривание или, по определению криолитологов (Попов, Розенбаум, Тумель, 1985), криогенное элювиирование, есть главнейший, если не единственный результат многократного сезонного промерзания–оттаивания любой породы или осадка. Криогенное выветривание как совокупность главным образом физико-механических процессов при смене фаз развивается в деятельном, то есть в приповерхностном, следующем рельефу местности, покровном слое или горизонте активного криогипергенеза.

Верхняя часть вечномерзлой толщи, подвергающаяся ежегодному зимнему выхолаживанию с возникновением больших температурных градиентов, является зоной проявления криодиагенеза. Криодиагенез здесь выражается формированием морозобойных трещин, образованием в них льда и другими процессами, сказывающимися в рельефе земной поверхности в виде длительно существующих образований. Этот слой или, по определению криолитологов, горизонт активного криодиагенеза, может быть разной мощности или вовсе отсутствовать в пределах вечномерзлой толщи.

К числу наиболее характерных палеокриогенных образований, достаточно давно обсуждающихся в литературе и оказавших наибольшее влияние на почвообразование, относят крупные клиновидные грунтовые структуры (ККГС). Эти структуры, под названиями «ледяные клинья» или «клиновидные псевдоморфозы» по А.А. Москвитину (1940, 1947), «земляные клинья» или «жилы» по А.И. Попову (1957), являются результатом действия процессов активного криодиагенеза. У криолитологов и мерзлотоведов сформировались достаточно обоснованные положения об условиях происхождения и развития ископаемых криогенных, ныне (или всегда) ККГС (Достовалов, 1952; Попов, 1957, 1975; Каплина, Романовский, 1960; Романовский, 1977). Тем не менее, критерии для выделения изначально-грунтовых жил, ледогрунтовых жил или псевдоморфоз по ледяным жилам до сих пор считаются недостаточными. Однако, было установлено, что двухъярусное строение большей части ККГС свидетельствует о формировании их верхней расширенной части в пределах деятельного слоя, а нижней – суженной, отчетливо клиновидной части - в толще вечной мерзлоты. Таким образом, двухъярусное строение ККГС обосновывает наличие процессов сезонного промерзания–оттаивания, глубину их распространения и бывшее существование вечной мерзлоты.

Было обнаружено также, что палеокриогенные явления прослеживаются не только в виде ККГС, но что эти образования имеют пространственную организацию в форме полигонов и формируют целый морфологический

комплекс микронеровностей современного рельефа, названный реликтовой криогенной морфоскульптурой (Величко, 1964, 1965). Было установлено, что широкое распространение реликтового криогенного микрорельефа на Восточно-Европейской равнине предопределено развитием полигональных трещинных систем с повторно-жильным льдом или грунтовых (Величко, 1965, 1973; Бердников, 1976). На месте вытаявших полигональных ледяных включений формировались углубления (канавы, межблочные понижения), которые вместе с буграми (блоками) на месте полигонов образовали полигональный микрорельеф.

Суровые резкоконтинентальные условия на заключительных этапах плейстоцена проявлялись не только в широком распространении многолетней мерзлоты и ККГС за счет активного морозного трещинообразования. Важным следствием этих условий являлся процесс криогенного выветривания, обусловленный систематической сменой процессов промерзания и оттаивания. Возникающие при этом особенности состава осадочных пород создавали геохимические и минералогические условия последующих процессов литогенеза (Конищев, 1981), то есть процессов формирования почвообразующих пород, поскольку речь идет о поверхностных отложениях, на которых сформирован современный почвенный покров. Литература о природе криогенного выветривания весьма обширна. В частности, в почвоведении в работах М.А. Глазовской (1953), В.В. Добровольского (1969, 2005), В.О. Таргульяна (1971) на примере самых различных территорий показаны глубина, интенсивность и многообразие продуктов гипергенного преобразования плотных пород в холодных и суровых климатических условиях. Наши исследования в центре Восточно-Европейской равнины от южно-таежных до степных ландшафтов позволили вскрыть тесную связь современной комплексности почвенного покрова с реликтовым криогенным микрорельефом, предложить концепцию палеокриогидроморфности начальных стадий развития голоценовых почв, уходящих началом своего развития в позднеледниковье (Алифанов, 1979, 1980а, б, 1986, 1989, 1995).

Согласно исследованиям В.Н. Конищева (1981, 1988), криогенная дезинтеграция включает два механизма: расклинивающее действие льда и криогидратационное диспергирование, вызываемое колебанием расклинивающего давления тонких пленок воды, адсорбированной в микротрещинах. При этом лед определяет крупнодисперсное дробление, а тонкие водные пленки – тонкодисперсное. Конищевым (1981) выстроен ряд минералов по их устойчивости к криогенному разрушению, согласующейся с величиной удельной поверхностной энергии минералов различной дисперсности. Так, под влиянием физико-химических процессов в криогенных условиях накопление кварца идет во фракции крупной пыли (0.05–0.01 мм), а полевые шпаты накапливаются во фракции мелкого песка (0.01–0.05 мм). Кварц в составе песчаных фракций при воздействии температуры от +20 до –10 °С при пол-

ном водонасыщении оказывается менее устойчивым минералом, чем полевые шпаты. Кварц, роговая обманка интенсивнее разрушаются во влажном, а не в воздушно-сухом состоянии. Минералы со слоистой структурой (биотит, мусковит, хлорит) сильнее разрушаются в воздушно-сухом состоянии, а при полном насыщении водой они агрегируются, то есть влажность играет определенную роль при криогенном разрушении минералов (Конищев, 1981).

Вторым важным проявлением усреднения гранулометрического состава пород при криогенном воздействии является агрегирование, в результате которого возникают криогенные микроагрегаты, типичный размер которых соответствует размеру пылеватой фракции (0.05–0.01 мм), хотя при постановке опытов (Полтев, 1968) наблюдались и более крупные агрегаты. Возникновение льда при промерзании вызывает дегидратацию и соответственно коагуляцию коллоидов, глинистых минералов и реже микрообломков первичных пород (Тютюнов, 1961). Важная роль при коагуляции принадлежит ионам-коагулянтам, концентрация которых в почвенных растворах растет при вымораживании пленок воды (Sollanpaa, Webber, 1961; Pawluk, 1988).

Таким образом, криогенные процессы, являясь следствием определенных географических условий, формировали в заключительную стадию позднего плейстоцена криогенный микрорельеф и обуславливали некоторые свойства рыхлых покровных отложений севера и центра Восточно-Европейской равнины. Именно палеокриогенные процессы и обусловленные ими палеокриогенные явления (системы морозобойных трещин и полигонально-блочный микрорельеф). А также свойства отложений (пылеватый гранулометрический состав, оструктуренность) определяли соподчиненность и степень участия других экзогенных процессов (таких, как размыв, промывание, выветривание, а в дальнейшем и почвообразование) в общем преобразовании почвообразующих пород, почвенных образований и почвенного покрова в конце позднего плейстоцена и в голоцене.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Отложения времени последнего ледникового покрова (поздневалдайские) и заключенные в них слабовыраженные погребенные почвы являются одними из самых информативных объектов для выявления переходов от холодных биосфер к теплым, поскольку объекты исследования не успели подвергнуться значительным диагенетическим изменениям. По данным палеогеографов (Изменение климата..., 1999) в поздневалдайское время были выявлены несколько слабовыраженных потеплений низкого ранга – интерфазиальных. Однако количество, степень потепления и даже само наличие этих потеплений до сих пор являются предметом дискуссии.

В поздневалдайских отложениях нами были выявлены слабовыраженные погребенные палеокриоморфные простые (пионерные, эмбриональные, элементарные) почвы с индивидуальными признаками, по которым

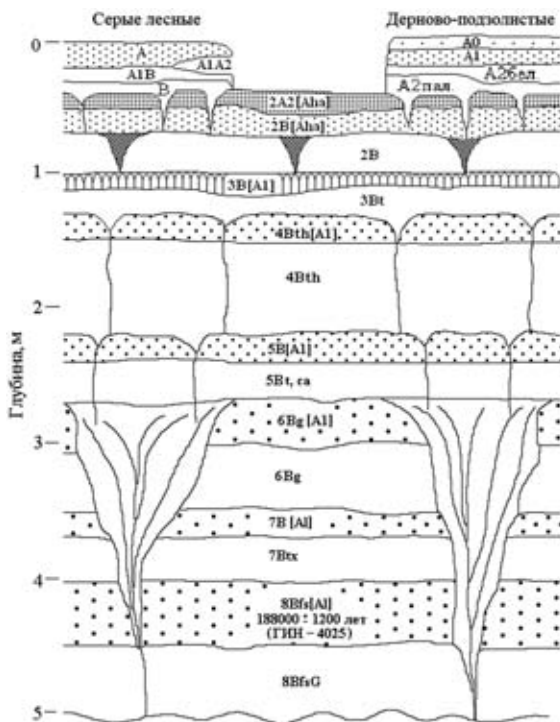


Рис. 2. Гипотетический литологический профиль серых лесных и дерново-подзолистых почв центра Восточно-Европейской равнины (радиоуглеродный возраст 2 ЭПО – $9\ 200 \pm 200$ лет, Ки-15156; 5 ЭПО – $14\ 570 \pm 300$ лет, ИГН-3808; 8 ЭПО – $18\ 800 \pm 1200$ лет, ГИН-4025).

Отличительной особенностью всех позднеплейстоценовых почв является их криоморфизм, то есть наличие в них признаков воздействия криогенных процессов. Переходы от ледниковой к теплым эпохам и от теплых эпох к ледниковым сопровождались сильным проявлением палеокриогенеза в начальные и заключительные стадии почвообразования. Палеокриогенез как источник палеогеографической информации начальных стадий формирования голоценовых почв в последние годы является объектом активных исследований (Алифанов, 1995; Величко и др., 1996; Алифанов, Гугалинская, 2005; Alifanov et al., 2008).

В качестве примера приведем процесс восстановления истории формирования выщелоченных и оподзоленных черноземов, используя полученные разрабатываемым нами методом ЭПО характеристики почвообразующих и подстилающих пород – покровных лёссовидных суглинков, сформировавшихся в период перехода поздневалдайской холодной (ледниковой) эпохи

можно восстановить условия формирования почв (Гугалинская, Алифанов, 2000, 2005; Гугалинская и др., 2001). Кроме того, эти элементарные почвенные образования (ЭПО) составляют определенную хронологическую последовательность (рис. 2). Наличие ЭПО свидетельствует, что в границах холодной (ледниковой) биосферы существовали биосферы не только холодные и более теплые (стадиальные и межстадиальные), но и биосферы более холодные и менее холодные (фазиальные и межфазиальные). Следовательно, изучение ЭПО может иметь результатом получение более конкретной схемы перехода от холодной ледниковой биосферы к теплой межледниковой.



Рис. 3. Черноземы выщелоченные и оподзоленные; погребенные почвы; палеокриогенная структура. Разрез-обнажение № 1-2009.

к голоценовой теплой (межледниковой). Почвенный разрез-обнажение расположен на северо-восточной окраине Среднерусской возвышенности; в Тульской области. Разрез-обнажение длиной 15 м, глубиной 7.5 м. (рис. 3) был заложен в стенке карьера. Разрез охватывает стратиграфические горизонты современной почвы, толщи позднеплейстоценовых покровных лёссовидных суглинков с заключенными в них погребенными почвами и подстилающей эту толщу морены. В толще суглинков до глубины 3.6 м насчитывается восемь погребенных почв разной степени выраженности и сохранности и столько же -разделяющих их литогенных прослоев (рис. 4). В разрезе была вскрыта палеокриогенная крупная клиновидная грунтовая структура (ККГС), внедряющаяся из позднеплейстоценовых покровных лёссовидных суглинков с заключенными в них погребенными почвами и подстилающей эту толщу морены. Такие структуры встречаются редко, несут в себе очень большую палеогеографическую информацию, однако, практически не отмечаются и, следовательно, не изучаются при традиционных почвенных исследованиях. Аналогичные ККГС расположены в стенках карьера с определенной закономерностью: повторяемость ККГС в среднем составляет 16–20 м. Такое расположение ККГС свидетельствует о существовании на территории исследования в крупной палеокриогенной полигональной трещинной системе, по которой формировались клиновидные грунтовые структуры. Большие размеры палеокриогенных трещин и сформированных

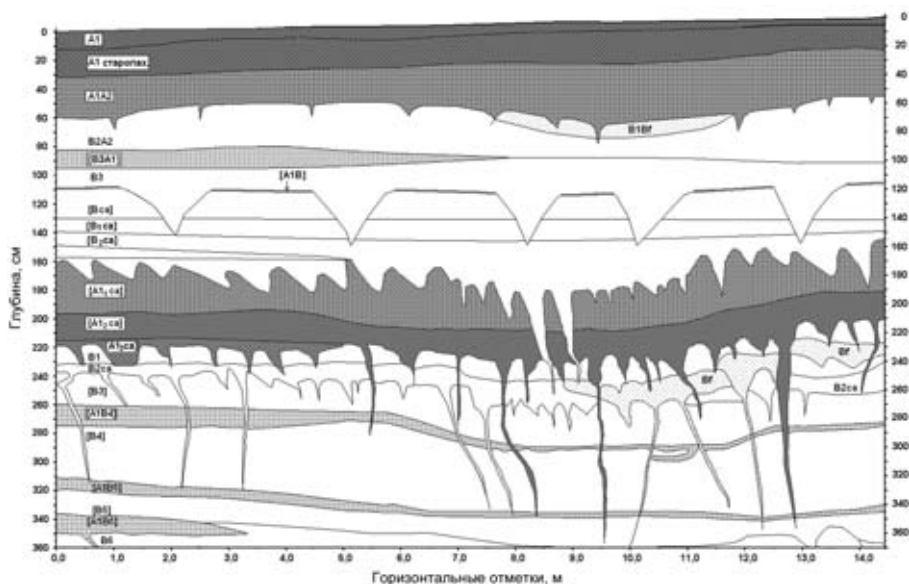


Рис. 4. Стратиграфическая схема строения современных черноземов, поздневалдайских погребенных почв и покровных суглинков (разрез-обнажение № 1-2009, верхние 360 см). A1, B2A2, B3, [B3A1], [A1B], [B1ca], [B2ca], [A1ca], [A2ca], [A3ca], [B1], [B2], [A1B4], [B4], [A1B1], [B1], [A3B1], [B4] и др. – генетические горизонты современных и погребенных почв. Штриховкой разной интенсивности отражены гумусовые горизонты современной и погребенных почв.

по ним ККГС обеспечивали засыпание в трещины значительного количества перекрывавшего их суглинка, в результате чего над ККГС формировались межблочные понижения, которые проецировались на все последующие дневные поверхности вплоть до современной. Кроме того, наличие крупной трещиноватой сети регулировало перераспределение и направление потоков влаги. Это вызывало развитие ряда процессов, формирующих специфические свойства в погребенных и современных почвах, которые мы определяем как диагностирующие признаки влияния палеокриогенных условий на современное и поздневалдайское почвообразование.

Палеокриогенные признаки самых разных форм от ККГС до языковато-клиновидных и солифлюкционных образований являются яркими морфологическими особенностями всей надморенной толщи рассматриваемых покровных лессовидных суглинков. Проявление языковато-клиновидных образований усиливается на участках, находящихся над ККГС; более активное проявление следов солифлюкции приходится на участки склонов от блочных повышений к межблочным понижениям. ККГС и сформировавшееся над ней межблочное понижение вызвали ряд изменений в строении и свойствах современной и погребенных почв на участке межблочного понижения (правая часть разреза-обнажения 1-2009). К изменениям относятся увеличение здесь мощностей гумусовых горизонтов всех почв,

усиление кислотности и степени оподзоленности профиля современного чернозема, появление во всех почвах ожелезненного горизонта Vf, который отсутствует в почвах на блоке. Результаты гранулометрического и физико-химических анализов показывают, что древние ЭПО на блоках и в межблочьях существенно различаются по содержанию и распределению многих показателей. Для современных черноземов весь комплекс различий почв имеет результатом изменение процессов почвообразования высокого таксономического ранга – подтипового: на блоках формируются черноземы выщелоченные, в межблочных понижениях – черноземы оподзоленные.

Наличие ненарушенных палеокриогенных структур, особенно трещиноватых, свидетельствует о том, что во время их образования имели место значительные замедления или, возможно, даже остановка процессов как отложения материала, так и его сноса, то есть процессы седиментогенеза в это время имели минимальную активность. При этом дневная поверхность расстрескивалась, а приповерхностный материал подвергался активным процессам криолитогенеза. Начало формирования таких палеокриогенных признаков приурочено, в основном, к граничным поверхностям, как разделяющим погребенные почвы (в том числе ЭПО) и перекрывающие их суглинки, так и при переходе суглинков в перекрывающие их погребенные почвы. То есть, палеокриогенные процессы наиболее активно проявлялись именно на биосферных переходах всех рангов, как на высоких (начальных и заключительных этапах ледниково-межледниковой холодной биосферы), так и на низких (начальных и заключительных этапах фазисально-межфазисальных более холодных к менее холодным биосферам внутри холодной биосферы).

Наличие серии погребенных почв подтверждает существование повторяющихся во времени фаз неустойчивого развития ландшафтов. Фазы неустойчивости ландшафта обуславливаются, в основном, тектоническими или геодинамическими вертикальными движениями земной коры и изменениями климата. То есть фазы неустойчивости ландшафтов совпадают с переходными этапами между состояниями биосфер. Почвообразование требует времени, поэтому почвенный покров отражает период относительного затишья в геоморфологической эволюции ландшафта, свидетельствуя о том, что в ходе циклов эрозии и осадконакопления были периоды относительной стабилизации. Если развитие ландшафта происходило в условиях холодной биосферы, холодного и сухого климата (в ледниковое время в перигляциальной зоне ледника), погребенные мономорфные почвы имеют облик морфологически слаборазвитых инициальных (пионерных, инициальных или эмбриональных) почв, то есть ЭПО.

Ранее нами было показано, что в ареалах более северных (серых лесных и дерново-подзолистых) почв, почвообразующие породы современных почв начали формироваться снизу послыно в холодное ледниковое время (холодную биосферу) (Гугалинская, Алифанов, 2000). При этом каждый вновь отло-

женный в поздневалдайское время слой материала какое-то время находился на дневной поверхности и, следовательно, прорабатывался сначала криогенезом, затем, в условиях менее холодной биосферы, почвообразованием, и что затем этот слой, уже в виде ЭПО, погребался новым материалом, который вновь прорабатывался почвообразованием, и так далее, до современной поверхности. В результате смены процессов ритмического слоеобразования, палеокриогенеза и специфической в перигляциальных условиях ледникового времени педогенной проработки материала каждого слоя и сформировались педогенно стратифицированные толщи почвообразующих пород (педоциклиты и педолитоциклиты), представляющие собой композиции из ЭПО.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Комплексный анализ результатов морфологического, аналитического, стратиграфического, криолитологического изучения современных и погребенных почв, литологических слоев и палеокриогенных образований позволяет предположить, что покровные лёссовидные суглинки в качестве почвообразующих пород голоценовых почв в исследованном разрезе в центре Восточно-Европейской равнины в ареале черноземов формировались не только процессами осадконакопления в сопровождении процессов палеокриогенеза, но и процессами перигляциального почвообразования, т.е. эти породы не являются монолитогенной и однородной толщей.

Переход от холодной позднеплейстоценовой биосферы к современной теплой голоценовой не был постепенным, а состоял из чередования более холодных и менее холодных биосфер, развивавшихся в климатическом цикле наиболее низкого из известных ранга, предположительно фазиально-межфазиальном.

Такой переход заключался в чередовании этапов циклического накопления слоев материала с активной проработкой их палеокриогенными процессами в начальной и заключительной стадиях формирования более холодных биосфер, и короткопериодных этапов инициального почвообразования с формированием ЭПО в незначительные этапы потепления в стадии менее холодных биосфер. Таких этапов потепления, формирования внутри холодной поздневалдайской биосферы менее холодных биосфер в исследованном разрезе-обнажении мы выявили восемь. Эти этапы маркируются разной степенью выраженности погребенными палеокриоморфными простыми почвами с индивидуальными признаками. Все они подвергались интенсивному воздействию палеокриогенных процессов в начальной и заключительной стадиях формирования.

Изучение ЭПО мы считаем приоритетной задачей, потому что оно может иметь результатом, во-первых, выявление факта непрерывности и дискретности развития биосферы на уровне существенно более низком, чем внутриплейстоценовые уровни «ледниковье – межледниковье» и «стадиал-

межстадиал»; во-вторых, обязательность факта формирования континуального почвенного покрова для констатации завершения отдельного цикла развития биосферы; в третьих, получаемые объективные и детальные схемы перехода от более холодных биосфер к менее холодным внутри перехода валдайской холодной биосферы в голоценовую теплую будут способствовать лучшему пониманию наиболее высокоранговых переходов ледниковых биосфер в межледниковые.

Проведенные исследования еще раз показали, профиль почвы – хранитель палеогеографической информации о динамике и эволюции ландшафтов с момента начала накопления ее почвообразующих пород.

Предложенная схема периодизации палеопочвенных событий может служить палеоэкологическим каркасом при исследованиях истории формирования голоценового почвенного покрова и генезиса почв. Установленные хронологические рамки реконструированных этапов формирования почвообразующих пород для голоценовых почв (позднеплейстоценовых педоциклитов и педолитоциклитов) являются новой климатостратиграфической моделью палеогеографического развития центра Восточно-Европейской равнины в поздневалдайское время, поскольку характеризуется повышенной детальностью реконструкций.

Предложенная модель поздневалдайского палеогеографического развития центра Восточно-Европейской равнины, основанная на палеопочвенных данных, позволяет выявлять наиболее короткопериодные (околотысячелетние) и резкие ландшафтно-климатические изменения, что значительно изменяет представления о реакции экосистем на эти изменения и о скоростях процессов морфолитопедогенеза.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» (подпрограмма II) и грантам РФФИ, проекты №№ 11-04-354 и 11-04-01083.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алифанов В.М.* 1979. Палеогеографические предпосылки формирования и дифференциации почвенного покрова в зоне широколиственных лесов центра Русской равнины / Почвы и их биологическая продуктивность. Сб. науч. тр. Тарту. С. 132–133.
- Алифанов В.М.* 1980а. Палеогеографические аспекты формирования серых лесных почв / Генезис, плодородие и мелиорация почв. Сб. науч. тр. Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР. С. 44–58.
- Алифанов В.М.* 1980б. Палеокриогенез и эволюция серых лесных почв / Прогноз изменения криогенных почв под влиянием хозяйственного освоения территорий: тезисы доклада всесоюзной конференции. Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР. С. 154–156.

- Алифанов В.М.* 1986. Серые лесные почвы центра Русской равнины. Историко-генетический анализ. Эволюция и возраст почв СССР. Сб. науч. тр. Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР. С. 156–162.
- Алифанов В.М.* 1989. Эколого-исторический анализ почвенно-климатических условий южного Подмосковья / Продуктивность агроценозов как комплексная проблема. Сб. науч. тр. Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР. С. 20–27.
- Алифанов В.М.* 1993. Палеокриогенез и структура почвенного покрова Русской равнины // Почвоведение. № 7. С. 65–75.
- Алифанов В.М.* 1995. Палеокриогенез и современное почвообразование. Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН. 320 с.
- Алифанов В.М.* 2005. Палеогидроморфизм, палеокриогенез и морфолитопедогенез черноземов // Почвоведение. № 3. С. 309–315.
- Алифанов В.М.* 2010. Палеокриогенез и разнообразие почв центра Восточно-Европейской равнины. М.: ГЕОС. 160 с.
- Бердников В.В.* 1976. Палеокриогенный микрорельеф центра Русской равнины. М.: Наука. 126 с.
- Болиховская Н.С.* 2007. Цикличность в развитии растительности и климата неоплейстоцена / Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Мат-лы 5 Всерос. совещ. по изучению четвертичного периода. Москва, 7–9 ноября 2007. М.: ГЕОС. С. 40–42.
- Болиховская Н.С.* 1999. К корреляции континентальных и морских четвертичных отложений Северной Евразии по палинологическим данным и результатам ЭПР / Актуальные проблемы палинологии на рубеже третьего тысячелетия. Сб. науч. тр. М.: ИГиРГИ. С. 25–53.
- Бреслав С.Л.* 1971. Периодизация и геохронология позднего плейстоцена северо-запада Европейской части СССР / Проблемы периодизации плейстоцена. Сб. науч. тр. Л. С. 124–136.
- Величко А.А.* 1964. Реликтовая криогенная морфоскульптура Русской равнины, ее научное и прикладное значение // Докл. АН СССР. Т. 158. № 5. С. 1078–1081.
- Величко А.А.* 1965. Криогенный рельеф позднплейстоценовой перигляциальной зоны Восточной Европы / Четвертичный период и его история. Сб. науч. тр. М.: Наука. С. 96–112.
- Величко А.А.* 1973. Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука. 256 с.
- Величко А.А.* 1975. Проблемы корреляции плейстоценовых событий в ледниковой, перигляциально-лессовой и приморской областях Восточно-Европейской равнины // Проблемы палеогеографии лессовых и перигляциальных областей. М.: ИГ АН СССР. С. 7–25.
- Величко А.А.* 2002. Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 13 000 лет. Атлас-монография. М.: ГЕОС. 240 с.
- Величко А.А.* 1996. Палеокриогенез, почвенный покров и земледелие. М.: Наука. 150 с.

- Глазовская М.А.* 1953. Особенности выветривания и почвообразования во внутреннем Тянь-Шане / Географические исследования в Центральном Тянь-Шане. Сб. науч. тр. М.: Изд-во АН СССР. С. 27–68.
- Гугалинская Л.А.* 2000. Гипотетический литогенный профиль суглинистых почв центра Русской равнины // Почвоведение. № 1. С. 102–113.
- Гугалинская Л.А.* 2005. Позднеплейстоценовый морфолитогенез голоценовых почв центра Восточно-Европейской равнины // Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода. № 66. М.: ГЕОС. С. 33–41.
- Гугалинская Л.А.* 2001. Педоциклиты серой лесной и погребенной брянской почв Владимирского ополья и биологические методы их диагностики // Почвоведение. № 10. С. 1157–1169.
- Данилова Н.С.* 1973. Следы криогенных процессов и их использование при палеогеографических реконструкциях ландшафтов / Палеокриология в четвертичной стратиграфии и палеогеографии. Сб. науч. тр. М.: Наука. С. 66–79.
- Демкин В.А.* 2007. Палеопочвы как индикаторы эволюции биосферы. М.: НИА-Природа. Фонд «Инфосфера». 282 с.
- Добровольский Г.В.* 2006. Роль и значение почв в становлении и эволюции жизни на Земле / Эволюция биосферы и биоразнообразие. Сб. науч. тр. М.: КМК. С. 246–256.
- Добровольский В.В.* 1969. География и палеогеография коры выветривания СССР. М.: Мысль. 273 с.
- Добровольский В.В.* 2005. Состав мелкозема рыхлых почвообразующих пород Восточно-Европейской равнины и его генезис // Почвоведение. № 3. С. 345–354.
- Достовалов Б.Н.* 1952. О физических условиях образования морозобойных трещин и развития трещинных льдов рыхлых пород / Исследование вечной мерзлоты в Якутской республике. Сб. науч. тр. Вып. 3. М.: Изд-во АН СССР. С. 162–194.
- Изменение климата и ландшафтов за последние 65 миллионов лет. 1999 / Ред. А.А.Величко. М.: ГЕОС. 259 с.
- Каплина Т.Н.* 1960. О псевдоморфозах по повторно-жильному льду / Перигляциальные явления на территории СССР. Сб. науч. тр. М.: Изд-во МГУ. С. 101–121.
- Катасонов Е.М.* 1973. Палеомерзлотные исследования, их задачи, методы и некоторые результаты / Палеокриология в четвертичной стратиграфии и палеогеографии. Сб. науч. тр. М.: Наука. С. 10–22.
- Конищев В.Н.* 1981. Формирование состава дисперсных пород в криолитосфере. Новосибирск: Наука. 197 с.
- Конищев В.Н.* 1988. Соотношение криогенных и некриогенных факторов гипергенеза в области вечной мерзлоты // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. № 1. С. 8–14.
- Лаврушин Ю.А.* 2002. Календарно-событийная стратиграфия позднего неоплейстоцена / Мат-лы 3 Всерос. Совещ. по изучению четвертичного периода. Смоленск: Ойкумена. Т. 1. С. 143–145.
- Марков К.К.* 1967. Четвертичный период (ледниковый период – антропогенный период). М.: Недра. Т. 3. 445 с.

- Морозова Т.Д.* 1981. Развитие почвенного покрова Европы в позднем плейстоцене. М.: Наука. 282 с.
- Москвитин А.И.* 1940. Ледяные клинья – клиновидные трещины и их стратиграфическое значение // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 18. Вып. 2. С. 55–70.
- Москвитин А.И.* 1947. О следах мерзлоты и необходимости их распознавания // Мерзлотоведение. Т. 2. Вып. 1. С. 42–48.
- Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен – голоцен. 2009 / Атлас-монография. Ред. А.А. Величко. М.: ГЕОС. 120 с.
- Память почв: почва как память биосферно-геосферно-антропоферных взаимодействий. 2008 / Ред. В.О. Таргульян, С.В. Горячкин. М.: Изд-во ЛКИ. 692 с.
- Полтев Н.Ф.* 1968. Изменение микроагрегатного и гранулометрического состава глинистых грунтов в процессе их замерзания и оттаивания / Мерзлотные исследования. Сб. науч. тр. Вып. 8. М.: Изд-во МГУ. С. 266–272.
- Попов А.И.* 1957. История вечной мерзлоты СССР в четвертичный период // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол. и почвовед., геолог. и географ. № 3. С. 49–62.
- Попов А.И.* 1973. Криолитогенез. Генезис, состав и строение мерзлых толщ и подземные льды. Доклады и сообщения. 2 Межд. Конф. по мерзлотоведению. Вып. 3. С. 45–50.
- Попов А.И.* 1975. Генетическая система перигляциальных образований / Палеогеография и перигляциальные явления плейстоцена. Сб. науч. тр. М.: Наука. С. 67–73.
- Попов А.И.* Криология. М.: Изд-во МГУ. 1985. 239 с.
- Романовский Н.Н.* 1977. Формирование полигонально-жильных структур. Новосибирск: Наука. 216 с.
- Свиточ А.А.* 1987. Палеогеография плейстоцена. М.: Изд-во МГУ. 188 с.
- Соколов И.А.* 2004. Теоретические проблемы генетического почвоведения. Новосибирск: Наука. 296 с.
- Таргульян В.О.* 1971. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М.: Наука. 268 с.
- Таргульян В.О.* 2005. Элементарные почвообразовательные процессы // Почвоведение. № 12. С. 1413–1422.
- Тютюнов И.А.* 1961. Введение в теорию формирования мерзлых пород. М.: Изд-во АН СССР. 102 с.
- Alifanov V.M.* 2008. Effect of Paleocryogenesis on the Soil Cover Pattern and Properties of Chernozems in the Kamennaya Steppe Reserve // ISSN 1064-2293. Eurasian Soil Science. V. 41. № 13. P. 1–10.
- Pawluk S.* 1988. Freeze-thaw effects on granular structure reorganization for soil materials of varying texture and moisture content // Can. J. Soil Sci. V. 68. P. 485–494.
- Sillanpaa M.* 1961. The effect of freezing-thawing and wetting-drying cycles on soil aggregation // Can. J. Soil Sci. V. 4. № 2. P. 182–187.

Svendsen J.I. 2004. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia // *Quaternary Sci. Rev.* V. 23. P. 1229–1271.

Svendsen J.I. 1999. Maximum extent of the Eurasian ice sheets in the Barents and Kara Sea region during the Weichselian // *Boreas.* V. 28. P. 234–242.

Evolutionary peculiarities of soil formation during the last (Late Pleistocene) climatic macrocycle at the transition between the cold and warm biospheres in the centre of the East European Plain

V.M. Alifanov, L.A. Gugalinskaya

Transition from the last cold (glacial) biosphere to modern warm (interglacial) one occurred from the beginning of the last (late Valdai) ice sheet retreat about 20-18 thousand years and lasted until the beginning of the Holocene. At that time the loess-like loams became being formed at the daylight surface. Those became the parent rocks for the Holocene soils. This loam formed not only by sedimentation processes in parallel with the paleocryogenesis, but by processes of periglacial soil formation as well. Results of the periglacial soil studies demonstrated that the transition from the cold Late Pleistocene to Holocene warm biosphere was not gradual, but consisted of alternation of more and less cold biospheres, which had developed within the climatic cycle of the lowest, phasio-interphasial rank.

Keywords: soil formation, paleopedology, parent rocks, paleogeography, paleocryogenesis, Late Pleistocene.

**ПОДКУРГАННЫЕ ПАЛЕОПОЧВЫ КАК ИНДИКАТОРЫ
ДИНАМИКИ УВЛАЖНЕННОСТИ КЛИМАТА
НИЖНЕВОЛЖСКИХ СТЕПЕЙ В САРМАТСКУЮ ЭПОХУ
(IV в. до н.э. – IV в. н.э.)**

**В.А. Демкин, Б.Н. Золотарева, Т.С. Демкина, Т.Э. Хомутова,
М.В. Ельцов, С.Н. Удальцов, Т.В. Кузнецова, Н.Н. Каширская**
*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
Москва*

Проведены исследования палеопочв, погребенных под курганными насыпями ранне-, средне- и позднесарматского времени (IV в. до н.э. – IV в. н.э.) в сухих и пустынных степях Нижнего Поволжья (Приволжская и Ергенинская возвышенности, Прикаспийская низменность). Установлено, что временная изменчивость морфологических, химических, микробиологических, магнитных свойств палеопочв в хроноинтервале 2 400–1 600 лет назад характеризовалась ритмичностью, которая была обусловлена вековой динамикой увлажненности климата с колебаниями среднегодовой нормы атмосферных осадков в пределах ± 30 –50 мм. Периодическая смена гумидных и аридных климатических эпох оказывала весьма значительное влияние на процессы засоления/рассоления, солонце- и гумусообразования, биологическую активность палеопочв солонцовых комплексов. Это вызывало существенные изменения структуры почвенного покрова с обратимыми эволюционными преобразованиями палеопочв на уровне типов, родов или видов за несколько десятков лет. В природном отношении время существования сарматской культурно-исторической общности можно рассматривать как эпоху чередования микроплювиальных и микроаридных периодов продолжительностью 100–200 лет. В частности, как в сухих (Волго-Донское междуречье), так и в пустынных (Заволжье) степях относительно влажными условиями характеризовались I в. до н.э., I и IV вв. н.э., а наиболее засушливыми – IV–III вв. до н.э., 2-я пол. II – 1-я пол. III вв. н.э. Промежуточная и близкая к современности ситуация по степени увлажненности имела место в 1-й пол. II в. н.э. и во 2-й пол. III в. н.э.

Ключевые слова: палеопочвы, увлажненность палеоклимата, сарматская эпоха, степи

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы особенно важное значение приобрела проблема совершенствования и более детальной разработки методических и теоретических основ изучения палеопочв как индикаторов состояния и развития природной среды в различные геологические и исторические эпохи. В ее решении одно из ведущих мест занимают исследования голоценовых палеопочв поселенческих, погребальных (курганы), фортификационных и др. грунтовых историко-археологических памятников каменного века, эпох бронзы, раннего железа, средневековья и нового времени. Как известно, в палеопочвах, погребенных под культурными слоями, курганными насыпями, оборонительными валами и пр., до настоящего времени сохранились многие признаки и свойства, отражающие климатические, литологические, геоморфологические, геохимические, биологические, гидрологические и многие другие условия их формирования и развития.

На основе изучения подкурганных педохронорядов в степной зоне юга России нами выявлены основные диагностические палеопочвенные признаки, отражающие состояние и вековую динамику степени увлажненности климата за историческое время (Демкин и др., 2010). Сравнительный анализ количественных и качественных показателей морфолого-химических, магнитных, микробиологических свойств палеопочв разновозрастных археологических памятников дает возможность реконструировать направленность и масштабы вековой изменчивости атмосферной увлажненности, определить хронологическую позицию гумидных и аридных периодов в развитии климата за исторического времени. Вместе с тем, следует отметить, что достоверность и детальность климатических реконструкций при изучении подкурганных палеопочв прежде всего определяется пространственно-временной репрезентативностью фактического материала. Решение этой задачи возможно при изучении подкурганных педохронорядов длительностью несколько сотен лет с непрерывным временным шагом не более 100–150 лет. Данным условиям в должной мере отвечают палеопочвы близ расположенных курганных могильников с однотипными литолого-геоморфологическими условиями и включающие памятники различных этапов развития одной культурно-исторической общности, период существования которой достигает 800–1000 лет. В частности, речь идет о сарматской культуре раннежелезного века и о палеопочвах, погребенных под курганами ее носителей в хроноинтервале IV в. до н.э. – IV в. н.э. Следует отметить, что хронология и периодизация развития сарматской культурно-исторической общности разработаны достаточно детально (Скрипкин, 2008). Поэтому время сооружения курганов рассматриваемой исторической эпохи надежно определяется по материалам археологических раскопок со следующей культурно-хронологической дифференциацией: ранний этап –

2-я пол. IV – III и II – I вв. до н.э.; средний этап – I – 1-я пол. II вв. н.э.; поздний этап – 2-я пол. II – 1-я пол. III и 2-я пол. III – IV вв. н.э. В связи со сказанным основные задачи работы заключались в следующем: на основе изучения подкурганных педохронорядов установить закономерности развития почв и реконструировать вековую изменчивость увлажненности климата нижневолжских степей в хроноинтервале 2 400–1 600 лет назад.

РАЙОН И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Почвенно-археологические исследования курганов проводились на территории сухих и пустынных степей Нижнего Поволжья в подзонах каштановых и светло-каштановых почв. Регион включает Приволжскую, Ергенинскую возвышенности и Прикаспийскую низменность (рис. 1). Климат умеренно континентальный. Его характерными чертами являются большая инсоляция, резкие годовые и суточные амплитуды отдельных показателей (осадки, температура, влажность и др.), короткие переходные сезоны, резкая атмосферная сухость, устойчивость ветров, частые зимние оттепели. Норма атмосферных осадков в сухостепной зоне составляет 350–370 мм/год, в пустынно-степной – около 300 мм/год, а среднегодовая температура 6 °С и 8 °С соответственно.

Объектами изучения послужили подкурганные палеопочвы ранне-, средне- и позднесарматского времени (IV–I вв. до н.э.; I–II; II–IV вв. н.э.), а также их современные фоновые аналоги. Раскопки курганов проводились археологическими экспедициями Волгоградского государственного университета. Всего исследовано около 100 археологических памятников сарматской эпохи

в составе более чем 20 курганных могильников. Они приурочены к различным природным районам и элементам рельефа юга Приволжской возвышенности (9 могильников), Северных Ергеней (6), Волгоградского Заволжья (7) (рис. 1). Это позволило получить репрезентативную хроногеографическую информацию о состоянии почвенного покрова, морфологических, химических, магнитных и микробиологических свойствах палеопочв, о закономерностях их пространственно-временной изменчивости в связи с динамикой климата в хроноинтервале 2 400–1 600 лет назад.

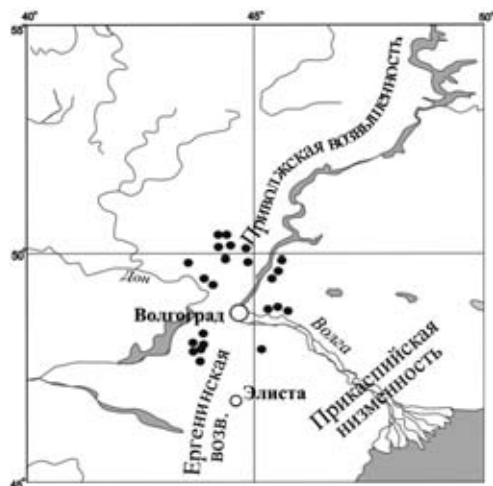


Рис. 1. Район и местоположение объектов (курганные могильники) исследований.

ИЗМЕНЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ, ХИМИЧЕСКИХ, МАГНИТНЫХ СВОЙСТВ ПАЛЕОПОЧВ И ДИНАМИКА УВЛАЖНЕННОСТИ КЛИМАТА

В данном разделе остановимся на характеристике морфолого-химических и магнитных свойств палеопочв лишь нескольких ключевых объектов (курганных могильников), расположенных в различных природных районах сухих и пустынных степей упомянутых выше геоморфологических областей Нижнего Поволжья. Они приурочены к надпойменным речным террасам, водоразделам и древнеморской равнине.

Приволжская возвышенность. Курганный могильник «Авиловский» расположен на юге возвышенности (сухостепная зона) в 1 км к западу от с. Авилов Иловлинского района Волгоградской области на высокой правобережной первой надпойменной террасе р. Иловли (левый приток Дона). Абсолютные отметки поверхности 50–60 м. Терраса расчленена многочисленными оврагами и балками, что обеспечивает хорошие условия дренированности плакорных участков и глубокое (более 10 м) залегание грунтовых вод, которые имеют незначительную минерализацию (менее 1 г/л) и гидрокарбонатно-натриевый состав. Почвообразующими породами являются покровные лессовидные суглинки мощностью 4–5 м и более, подстилаемые мелкозернистыми песками аллювиального происхождения. Естественный растительный покров представлен белопопынно-злаковой и белопопынно-ромашниково-злаковой ассоциациями. В современном почвенном покрове террасы доминируют каштановые солонцеватые засоленные почвы.

Исследованные курганы относятся к среднему и позднему этапам развития сарматской культуры и датируются I и 2-й пол. II – 1-й пол. III вв. н.э. Подкурганые и современные фоновые почвы диагностированы как каштановые солонцеватые различной степени засоленности. Морфологические, химические и магнитные характеристики почв исследованного хроноряда свидетельствуют, что большинство из них претерпевали заметные изменения. Прежде всего это касается содержания и профилного распределения легкорастворимых солей, гипса и карбонатов. В зависимости от растворимости и миграционной активности расчетные толщи средневзвешенного содержания солей, гипса и CaCO_3 соответственно составили 0–200, 0–100 и 0–50 см. По сравнению со среднесарматской в позднесарматской палеопочве отмечается увеличение содержания этих компонентов соответственно в 1,9, 2,7 и 1,2 раза. Это свидетельствует о том, что в сухостепной зоне Приволжской возвышенности во II–III веках климатические условия стали более засушливыми, чем в I веке. Именно аридизация климата явилась причиной перераспределения в почвенно-грунтовой толще солей, гипса и карбонатов и перемещения их аккумуляций ближе к поверхности. Подтверждением сказанному является и резкое снижение величины магнитной восприимчивости в гор. А1 исследованных палеопочв с 76 до 46 ед. СИ. По степени атмосфер-

ной увлажненности современную эпоху можно считать более гумидной по сравнению со II–III вв. н.э., но более засушливой, чем I в. н.э.

Ергенинская возвышенность. Курганный могильник «Аксай-3» расположен в северной части Ергенинской возвышенности в зоне сухих степей в 100 км к юго-западу от г. Волгограда (в 2.5 км юго-восточнее с. Аксай Октябрьского р-на). Он приурочен к плоской вершине водораздела с абсолютными отметками 100–110 м. Почвообразующими породами являются карбонатные засоленные лессовидные суглинки. Грунтовые воды залегают на глубине 30 м. В современном почвенном покрове преобладают каштановые почвы различной степени солонцеватости и засоленности.

Сооружение исследованного кургана датируется I в. н.э. (среднесарматская культура). Как подкурганная, так и современная почвы являются каштановой солонцеватой глубоко солончаковой. Сравнительный анализ их морфологических и химических свойств дает основания считать, что в I в. н.э. в сухих степях Северных Ергеней климатические условия были более влажными по сравнению с современностью. Это подтверждается такими особенностями подкурганных палеопочв, как наличие новообразований оксидов марганца в гор. VI, выщелоченность верхних горизонтов от карбонатов, меньшими запасами и более глубоким залеганием аккумуляций легкорастворимых солей и гипса, чем в фоновых почвах.

Курганный могильник «Перегрузное» находится на западном склоне Северных Ергеней в пределах сухостепной зоны (подзона каштановых почв) на плоском межбалочном водоразделе у с. Перегрузное Октябрьского р-на Волгоградской обл. (в 100 км к юго-западу от г. Волгограда). Характерными природными особенностями района являются: лессовидные суглинистые почвообразующие породы, засоленная и карбонатная почвенно-грунтовая толща, расчлененность рельефа, сравнительно хорошие условия дренированности, комплексный почвенно-растительный покров. В составе комплексов доминируют каштановые почвы различной степени солонцеватости и засоленности и солонцы. Естественный растительный покров представлен типчакково-полынной ассоциацией.

Время сооружения изученных курганов относится ко II–I вв. до н.э. (раннесарматская культура), I–II и II–III вв. н.э. (средне- и позднесарматская культуры соответственно). Морфолого-стратиграфические особенности и химические характеристики погребенных почв дают основания считать, что в конце I тыс. до н.э. – в первые века новой эры в исследуемом районе существовали сухостепные ландшафты, а следовательно, условия почвообразования были близки современным. Вместе с тем, сравнительный анализ отдельных свойств разновозрастных палеокаштановых почв и палеосолонцов свидетельствует об их заметной временной динамике.

Сравнительный анализ свойств почв изученного хроноряда дает основания считать, что в исследуемом регионе климатические условия в конце

I тыс. до н.э. – начале I тыс. н.э. были более влажными по сравнению с современностью. Это подтверждается следующими данными. Палеосолонцы в отличие от их фоновых современных аналогов характеризуются большей выщелоченностью профиля от легкорастворимых солей и гипса, большей глубиной залегания их аккумуляций и линии вскипания, более высокими значениями магнитной восприимчивости в гор. A1 и B1, наличием в солонцовом гор. B1 обильных новообразований оксидов марганца и его красновато-бурым цветом, большей мощностью гумусового слоя A1+B1. Полученные новые палеопочвенные материалы свидетельствуют, что гумидизация климата имела место не только в I в. н.э. («среднесарматский микроплювиал»), но и в I в. до н.э., а возможно и несколько ранее (2-я пол. II в. до н.э.). В этот период среднегодовая норма атмосферных осадков превышала современные показатели не менее чем на 40–50 мм. Следовательно, продолжительность сравнительно влажной климатической эпохи составляла около 200 лет. Исследования подкурганых палеопочв позднесарматского времени, проведенные нами ранее на территории Ергенинской (в том числе и могильника «Перегрузное») и Приволжской возвышенностей, а также Прикаспийской низменности показали, что во 2-й пол. II – 1-й пол. III вв. н.э. климатические условия в регионе были более засушливыми по сравнению с предшествующей эпохой со снижением среднегодового количества атмосферных осадков примерно на 50 мм. Причем каштановые палеопочвы этого периода весьма существенно отличались от среднесарматских палеопочв. В свете полученных данных вековая динамика степени увлажнения климата в рассматриваемую эпоху в сухостепной зоне Северных Ергеней представляется в следующем виде: 2-я пол. II в. до н.э. – I в. н.э. – плювиальный период; конец I – 1-я пол. II вв. н.э. – усиление засушливости; 2-я пол. II – 1-я пол. III вв. н.э. – аридный период.

Курганный могильник «Абганерово» расположен около с. Абганерово Октябрьского р-на Волгоградской обл. в северной части Ергеней. Памятники приурочены к плоскому балочно-речному водоразделу, ориентированному в направлении восток-запад. Абсолютные отметки 90–100 м. Почвообразующими породами являются карбонатные лессовидные суглинки. Грунтовые воды залегают глубже 20 м. Растительный покров представлен типчаково-полынной ассоциацией. В почвенно-географическом отношении исследуемый участок находится в пустынно-степной зоне в западной части ареала светло-каштановых почв, занимающих вершину и восточный склон Ергенинской возвышенности. В 5–10 км к западу пустынно-степная зона сменяется сухостепной с каштановыми почвами.

Изучены палеопочвы, погребенные под курганами позднесарматской культуры, датируемые II–III и III–IV вв. н.э., а также современные почвы. Светло-каштановая солонцеватая солончаковатая палеопочва, погребенная во 2-й пол. II – 1-й пол. III вв. н.э., характеризуется высоким содер-

жанием легкорастворимых солей и гипса. Профиль светло-каштановой солонцеватой глубоко солончаковатой палеопочвы конца III – начала IV вв. н.э. отражает более гумидные условия почвообразования по сравнению с предшествующим периодом. Отличительными особенностями этой почвы являются сравнительно высокое содержание гумуса, более глубокое залегание аккумуляций карбонатов, легкорастворимых солей и гипса, появление красного оттенка в окраске гор. В1 и наличие в нем новообразований оксидов марганца, усиление текстурной дифференциации. Полученные данные свидетельствуют о том, что на протяжении позднесарматского времени (II–IV вв. н.э.) в пустынно-степной зоне Северных Ергеней наблюдалась заметная динамика климатических условий. Ранний период упомянутого хроноинтервала характеризовался засушливостью климата, которая в конце III в. сменилась увеличением степени атмосферной увлажненности, причем даже несколько превышающей современные показатели – «позднесарматский микроплювиал». Эти изменения отразились на степени засоленности, гумусированности, солонцеватости палеопочв.

Таким образом, палеопочвенные исследования курганов сарматского времени свидетельствуют о том, что в хроноинтервале 2 200–1 600 лет назад в палеопочвах сухих и пустынных степей Северных Ергеней происходили ритмичные изменения морфологических, химических, микробиологических, магнитных свойств. Масштабы выявленных изменений приводили к обратимым эволюционным преобразованиям почв на типовом, родовом или видовом таксономических уровнях. Палеопочвенные данные свидетельствуют о вековой динамике среднегодового количества атмосферных осадков в пределах $\pm(30-50)$ мм с периодической сменой кратковременных гумидных и аридных климатических периодов продолжительностью 100–150 лет.

Прикаспийская низменность. *Курганный могильник «Колобовка»* расположен в Заволжье в 1 км к северу от с. Колобовка Ленинского р-на Волгоградской обл. на второй надпойменной террасе Волго-Ахтубы с абсолютными отметками 10–15 м. В природном отношении район входит в зону пустынной степи Прикаспийской низменности. Участок представляет собой выровненную поверхность со слабым уклоном в западном направлении. С поверхности терраса сложена желто-бурыми лессовидными засоленными суглинками, которые с глубины 1.5–2.5 м подстилаются песчаными отложениями. Грунтовые воды расположены на глубине 10 м. Могильник находится на старозалежном участке с восстановившимся естественным растительным покровом. Доминирует полынная ассоциация. В современном почвенном покрове преобладают светло-каштановые почвы в комплексе с солонцами.

Проведены палеопочвенные исследования курганов средне- (I–II вв. н.э.) и позднесарматского (II–III вв. н.э.) времени. Сравнительный анализ строения и свойств подкурганных и современных почв дает основания сделать следующие выводы о динамике природных условий в первые века новой эры

на территории пустынно-степного Заволжья. Характер выявленных изменений подкурганых светло-каштановых палеопочв свидетельствует о том, что в I в. н.э. наблюдалось увеличение степени атмосферной увлажненности, которое в итоге привело к интенсификации нисходящей миграции водорастворимых компонентов (соли, гипс, карбонаты) и увеличению мощности гумусового горизонта. Морфолого-стратиграфические особенности профиля палеосолонца также свидетельствуют о том, что он переживал стадию активного выщелачивания. Во 2-й пол. II в. н.э. наступил засушливый климатический период, продолжавшийся, вероятно, около столетия.

Морфолого-химические свойства подкурганых палеопочв близ расположенного *курганного могильника «Маляевка»* дают основания полагать, что в конце III в. н.э. в полупустынном Заволжье наметилась тенденция гумидизации климата, получившая развитие в IV в. н.э. в качестве «микрощлювиала». Это подтверждается и данными микробиологических исследований палеопочв, для которых были характерны достаточно высокие величины численности микроорганизмов различных трофических групп, микробной биомассы, в эколого-трофической структуре преобладали микроорганизмы, использующие легкодоступное органическое вещество.

Таким образом, исследования подкурганых педохронорядов позволили установить, что в конце I тыс. до н.э. – в первые века новой эры на территории Нижнего Поволжья доминировали сухо- и пустынно-степные ландшафты. Почвенный покров, как и в настоящее время, характеризовался комплексностью. В сухих степях ведущее место занимали каштановые почвы и солонцы, в пустынных степях – светло-каштановые почвы и солонцы. В хроноинтервале 2 400–1 600 лет морфологические, химические, магнитные свойства палеопочв испытывали определенную динамику, обусловленную вековой изменчивостью увлажненности климата. Масштабы преобразований почвенных свойств дают основания считать, что изменчивость средней многолетней нормы атмосферных осадков не превышала 50–70 мм/год в сторону аридизации или гумидизации климата.

СОСТАВ ГУМУСА ПАЛЕОПОЧВ КАК ИНДИКАТОР УВЛАЖНЕННОСТИ КЛИМАТА

Нами обобщен экспериментальный материал, полученный при исследовании подкурганых палеопочв объектов «Аксай-3» и «Перегрузное-2010, 2011» (курганы 45, 51) и их фоновых аналогов в сухих степях Северных Ергеней. Сооружение всех курганов датируется I в. н.э. (среднесарматская культура). Выборки каждой фоновой и подкурганной почв представлена 7 разрезами. Проведен анализ профильного распределения $C_{\text{орг}}$, рассчитаны запасы и потери гумуса в целом и его основных компонентов в палеопочвах, определена скорость минерализации органического углерода в результате диагенеза.

В гор. А1 фоновых каштановых почв содержание С орг незначительно колеблется в пределах 1.24–1.51 %, в солонцах же – от 0.79 до 2.95 % (табл. 1).

Средние значения содержания углерода в каштановых почвах и солонцах как фоновых, так и подкуранных, низкое и практически одинаково. В результате запасы органического углерода в гумусовом слое (0–30 см) фоновых почв близки и составляют 4.80 и 4.11 кг С/м², в солонцах они несколько меньше. В слое 0–50 см запасы углерода в фоновых каштановых почвах почти на 2 кг С/м² больше, чем в соответствующем слое солонцов, и составляют 6.49 кг С/м². В подкуранных палеопочвах запасы С орг в гумусовом слое также близки – 1.49 и 1.63 кг С/м², причем в солонцах они больше. Потери углерода из гумусового слоя (гор. А1+В1) за 2000 лет после сооружения курганов составили 3.30–2.48 кг С/м² или 69–60 % его первоначального запаса в каштановых почвах и солонцах соответственно (рис. 2). Среднегодовая скорость его минерализации за период со времени сооружения памятников колебалась в палеосолонцах и каштановых палеопочвах от 12.8 до 16.6·10⁻⁴ кг С/м². В результате диагенеза минерализации подвергаются все компоненты гумуса (рис. 2). В каштановых подкуранных почвах минерализация ФК (фульвокислоты) > ГМ (гумин) > ГК (гуминовые кислоты), соответственно, 25.9, 21.1, 13.7 % в сумме общей потери С орг. В подкуранных солонцах минерализация ГК=ГМ >>ФК (24.0, 23.0, 6.1 %). Следует заметить, что в гумусовом слое обеих палеопочв величины минерализации ГМ и ГК близки. Известно, что в сухостепной зоне основную часть опада (75–80 %) представлена корневой системой полынно-типчаковой растительности (Родин, Базилевич, 1965). Это является причиной более низких темпов гумификации и должно сопровождаться активным развити-

Таблица 1. Содержание и состав гумуса в современных и подкуранных почвах (приведены среднее значения ± стандартное отклонение соответствующих величин по данным из 7 разрезов в каждом варианте)

Почва		Горизонт			
		А1		В1	
		С орг, %	$C_{ГК}:C_{ФК}$	С орг, %	$C_{ГК}:C_{ФК}$
Каштановая	современная	1.48±0.20	1.40±0.80	0.96±0.14	0.97±0.63
			1.01±0.49		
	подкурная	0.32±0.06	1.06±0.28	0.34±0.04	0.52±0.15
			0.36±0.10		
Солонец	современный	1.02±0.38	1.30±0.33	0.84±0.09	0.59±0.30
	подкуранный	0.31±0.15	1.52±0.22	0.43±0.01	1.10±0.39
			0.76±0.06		1.35±0.07

ем почвенных микроскопических грибов, способных перерабатывать более «жесткий» с биохимической точки зрения органический материал. И действительно, определение грибной биомассы в изучаемых почвах, проведенное ранее (Демкин и др., 2010), и данные, представленные в этой работе, подтверждают высокую долю участия грибной микрофлоры в составе микробного сообщества почв, способной минерализовать «устойчивые» органические соединения, к каковым относятся и гумины, и гуминовые кислоты.

Состав гумуса каштановых подкуранных и современных почв различен, но профильное распределение основных компонентов в гор. А1 и В1 для каждой из них подобно. В подкуранных каштановых почвах основным компонентом гумуса, как правило, являются ФК, в современных – ГК в гор. А1 и ГМ в гор. В1. Состав гумуса современных солонцов более подобен составу гумуса современных каштановых почв, особенно в гор. А1, где максимально содержание ГК – 35–37 % от $C_{\text{орг}}$, близка к этой величине доля ГМ – 33 % от $C_{\text{орг}}$, минимально содержание ФК. В гор. В1 солонцов мажорным компонентом становится ГМ. В подкуранных солонцах состав гумуса в гор. А1 и В1 близок с максимальной долей ГК и минимальной ГМ.

Анализ типа гумуса, определяемого по соотношению $C_{\text{ГК}}/C_{\text{ФК}}$, показал, что совокупность изученных почв делится на группы с разным строением гумусового профиля (табл. 1). Для группы современных каштановых почв с фульватно-гуматным типом гумуса распределение ГК имеет аккумулятивный вид, нормальный для дернового процесса. В гор. А1 отношение $C_{\text{ГК}}$ к $C_{\text{ФК}}$ равно 1.4 ± 0.80 , в гор. В1 – 0.97 ± 0.63 . Подобную последовательность распределения типа гумуса имеют солонцеватые разности, где в настоящее время активно протекает процесс остепнения солонцов с возможной их эволюцией в зональные почвы. Для группы, которую составили несолонцеватые или слабосолонцеватые каштановые почвы, установлена обратная профильная последовательность типов гумуса – гуматно-фульватный в гор. А1, гуматный – в гор. В1 со сменой отношения $C_{\text{ГК}}/C_{\text{ФК}}$ с 1.01 ± 0.49 до 2.05 ± 1.12 в гор. А1 и В1 соответственно. Подобное развитие гумусообразовательного процесса, вероятно, обусловлено большей влажностью иллювиального горизонта, возмож-

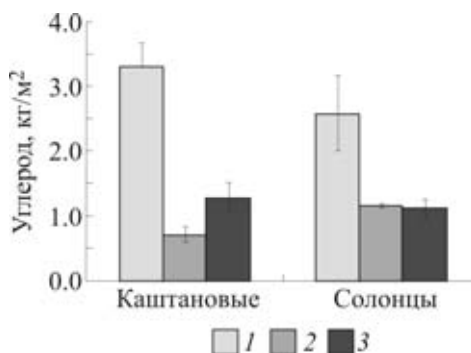


Рис. 2. Потери углерода: общие (1), гуминовых кислот (2), гумина (3) из гумусового слоя подкуранных каштановых палеопочв и палеосолонцов.

ностью длительно удерживать влагу из-за высокой дисперсности этого слоя. Аналогичная картина смены последовательности типов гумуса характерна для совокупности подкурганых каштановых почв с поправкой на их общую большую фульватность. Фульватизация гумуса исследованных подкурганых каштановых палеопочв позволяет заключить, что их развитие во 2-й половине I в. н.э. происходило в условиях нарастания аридизации климата. Следует иметь в виду, что современные почвы в ходе эволюции пережили стадию средневекового гумидного климатического оптимума (XIII–XIV вв. н.э.) (Демкин и др., 2010), что должно было оставить след в составе гумуса, диагностировать который пока не представляется возможным.

По строению гумусового профиля современные солонцы представляются как «каштановидные» с фульватно-гуматным составом в гор. A1 и фульватным в гор. B1. Подкурганые палеосолонцы и каштановые палеопочвы образуют две группы. Для первой характерен каштановый тип гумуса, т.е. с аккумулятивным распределением C орг и фульватно-гуматным составом. Ко второй относятся палеосолонцы с обратным порядком профильного распределения углерода и с фульватным типом гумуса в надсолонцовом гор. A1 и фульватно-гуматным – в гор. B1. Это зависит от массы перераспределенного в гор. B1 ила, т.е. от степени выраженности солонцового процесса.

Таким образом, анализ состава гумуса подкурганых и современных каштановых почв и солонцов показал, что они разделяются на определенные группы по особенностям сочетаний типов гумуса в гор. A1 и B1, которые скорее всего зависят от степени солонцеватости зональных почв и степени текстурной дифференциации солонцов на разных стадиях их развития. Более фульватный состав гумуса подкурганых каштановых почв по сравнению с современными дает основания предполагать, что в течение I в. н.э. в сухостепной зоне Северных Ергеней сравнительно влажные условия почвообразования сменились засушливыми.

ОТРАЖЕНИЕ ВЕКОВЫХ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ В СОСТОЯНИИ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ ПАЛЕОПОЧВ

Заметный прогресс, достигнутый в последние годы в области познания закономерностей изменения микробных сообществ в связи с эволюцией почв и вековой динамикой климата степей юга России за историческое время, во многом обязан комплексным почвенно-микробиологическим исследованиям археологических памятников, в первую очередь курганов эпох бронзы, раннего железа и средневековья (Демкина и др., 2000, 2007; Khomutova et al., 2007 и др.). Полученные нами доказательства (Демкина и др., 2007; Demkina et al., 2008; Каширская и др., 2010) консервации в подкурганых палеопочвах микробных сообществ прошлых исторических эпох дают основания

использовать различные микробиологические параметры в качестве индикаторов динамики климата, в частности, степени его увлажненности. Нами установлены микробиологические параметры, дающие контрастную характеристику микробного сообщества в степных палеопочвах в аридные и гумидные климатические периоды (Демкин и др., 2010).

Эколого-трофическая и физиологическая структура микробных сообществ палеопочв. Микробиологические исследования хроноряды подкурганых палеопочв, погребенных в I, II–III и III–IV вв. н.э. на территории Приволжской и Ергенинской возвышенностей в сухо- и пустынно-степной зонах показали, что характеристики состояния микробных сообществ отражают вековые изменения увлажненности климата. Так, в каштановых палеопочвах в I в. н.э. биомасса активных микроорганизмов (С-СИД) была в 7–32 раза, а доля С-СИД/С орг в 12–23 раза выше, чем во II–III вв. н.э. (табл. 2).

При этом в эколого-трофической структуре микробных сообществ рассматриваемых палеопочв зафиксированы несущественные отличия, что

Таблица 2. Характеристика микробных сообществ гор. А1 подкурганых и современных почв Нижнего Поволжья.

Время	С-СИД, мкг С/г почвы	СЧ микроорганизмов, млн КОЕ/г почвы	ЭТС, % ПА:НА:БС	БС/НА	Индекс олиготрофности	С-СИД/С орг, %
Каштановые почвы, курганный могильник «Авиловский»						
I в. н.э.	45.9	68.96	56 : 4 : 40	11	143	0.6
II–III вв. н.э.	6.5	50.58	58 : 3 : 39	11	146	0.05
Современность	657.9	42.80	55 : 4 : 41	9	135	4.2
Каштановые почвы, курганный могильник «Перегрузное»						
I в. н.э.	63.2	62.87	65 : 4 : 31	7	208	0.7
II–III вв. н.э.	2.0	68.40	64 : 5 : 31	6	206	0.03
Современность	497.2	61.76	59 : 2 : 39	21	155	3.2
Светло-каштановые почвы, курганный могильник «Абганерово»						
II–III вв. н.э.	21.4	16.30	58 : 6 : 36	6	157	0.5
III–IV вв. н.э.	32.6	8.91	35 : 19 : 46	2	75	0.7
Современность	1310.8	159.76	42 : 14 : 44	3	95	9.0

Примечание. СЧ – суммарная численность микроорганизмов, выросших на почвенном агаре, нитритном агаре и богатой органической среде; ЭТС – эколого-трофическая структура микробного сообщества, представленная соотношением долей микроорганизмов, выросших на разных средах: ПА, НА, БС.

указывает на незначительные изменения климата в сторону аридизации. В светло-каштановых палеопочвах (табл. 2) к концу III–IV вв. н.э. по сравнению со II–III вв. н.э. отмечено возрастание в 1.5 раза C-СИД и в 1.4 раза C-СИД/С орг. За это время в эколого-трофической структуре на 10 % увеличилась доля микроорганизмов, использующих растительные остатки, и на 23 % уменьшилась доля микроорганизмов, довольствующихся низкими концентрациями элементов питания из рассеянного состояния. Индекс олиготрофности, напротив, снизился в два раза. Известно, чем ниже его значение, тем в более богатых условиях по легкодоступному органическому субстрату обитают микроорганизмы, и наоборот, чем выше эта величина, тем к более бедным условиям приспособлены микробные сообщества. Следовательно, в конце III – начале IV вв. н.э. произошла заметная гумидизация климата.

В подкурганых палеопочвах, которые пребывают в состоянии длительной изоляции от воздействия внешних факторов (сотни и тысячи лет), значительная часть микробного сообщества находится в покоящемся состоянии. Добавление различных питательных веществ (в частности, глюкозы) может стимулировать реактивацию клеток и переход их в активное состояние. Поэтому при исследовании состояния микробных сообществ погребенных палеопочв определение суммарной микробной биомассы (С-МБ), включающей как реактивируемые глюкозой, так и глубоко покоящиеся микробные клетки, дает нам общее представление о величине микробного сообщества, а биомасса реактивируемых глюкозой клеток (С-СИД) характеризует физиологическое состояние микроорганизмов. Соотношение этих двух показателей может в определенной степени служить характеристикой метаболической активности микробного сообщества.

Установлено, что в палеопочвах могильника «Авиловский» (Приволжская возвышенность) суммарная микробная биомасса, активная биомасса и ее доля существенно ниже, чем в современном аналоге (рис. 3). При сравнении же двух палеопочв, погребенных в I и во II–III вв. н.э., выявилось следующее. Суммарная микробная биомасса достоверно не различалась. Активная биомасса и ее доля в суммарной биомассе в этих палеопочвах существенно отличаются, что указывает на различные физиологическое состояние микроорганизмов и структуру микробных сообществ. Заметно более высокие значения этих показателей в среднесарматской палеопочве свидетельствуют о большей увлажненности климата в I в. н.э.

Выявленная закономерность прослеживается и в палеопочвах курганного могильника «Перегрузное» (Северные Ергени) (рис. 4). Доля активной биомассы в микробном сообществе гор. А1 каштановой палеопочвы I в. н.э. сопоставима с таковой в современной почве и существенно превышает этот показатель в почве, погребенной во II–III вв. Выявленные различия в состоянии микробных сообществ подкурганых почв были обусловлены сменой относительно гумидных условий почвообразования более аридными, кото-

рая приходилась скорее всего на середину II в. н.э.

Таким образом, проведенный сравнительный анализ состояния микробных сообществ подкурганых палеопочв дает основания считать, что первые века новой эры в сухих и пустынных степях Нижнего Поволжья характеризовались сменой сравнительно влажных климатических условий засушливыми, а затем вновь влажными.

Суммарная и живая микробная биомасса в палеопочвах. Одной из важных характеристик микробных сообществ является их биомасса – суммарная, охватывающая микроорганизмы на разных стадиях жизненного цикла, а также погибшие и мумифицированные клетки, и живая – включающая только активные и покоящиеся клетки. Суммарная биомасса определялась методом экстракции и осаждения микробной фракции с оценкой полноты выделения и измерением содержания выделенного микробного углерода (Хомутова и др., 2004; Каширская и др., 2009). Живую микробную биомассу оценивали по содержанию почвенных фосфолипидов (Хомутова и др., 2011). Фосфолипиды являются необходимыми компонентами всех живых клеток. Они входят в состав клеточных мембран бактерий, актиномицетов,

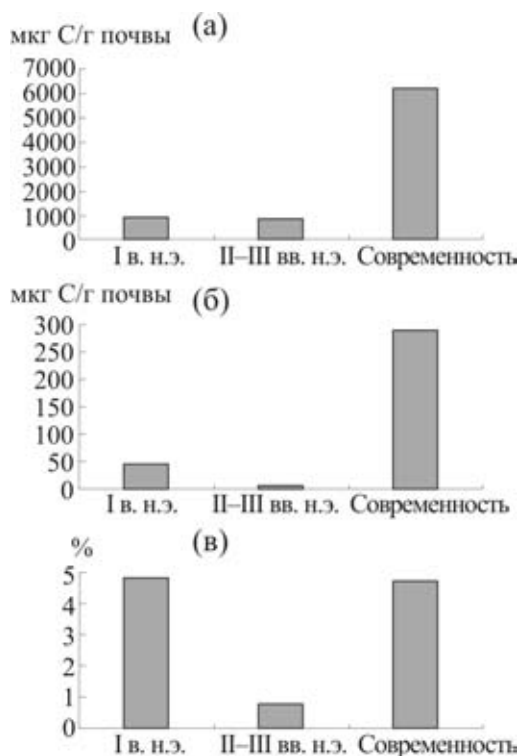


Рис. 3. Биомасса (а – суммарная, б – активная) микроорганизмов и доля активных микроорганизмов в суммарной микробной биомассе (в) в гор. А1 подкурганых и современной каштановых почв (курганый могильник «Авиловский»).

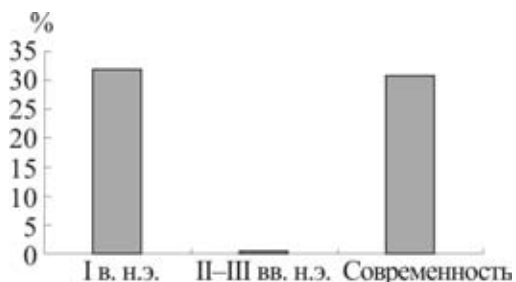


Рис. 4. Доля активных микроорганизмов (С-СИД) в суммарной микробной биомассе (С-МБ) в гор. А1 подкурганых и современной каштановых почв (курганый могильник «Перегрузное»).

грибов, низших растений и пр. и не встречаются в клеточных продуктах запасания, а после гибели клеток быстро разрушаются (Frostegard et al., 1991). Поэтому биомасса, оцененная на основании содержания фосфолипидов, характеризует живую часть микробных сообществ, включающую клетки на разных стадиях жизненного цикла, в том числе покоящиеся и некультивируемые формы. Поскольку в засушливых регионах, к которому относятся исследованные почвы, клетки микробных сообществ находятся в основном в покоящемся состоянии, соотношение содержания фосфолипидов и органического углерода в них квазипостоянно. Было установлено, что 1 г углерода клеток соответствует 521 мкмоль фосфатов фосфолипидов (Findlay et al., 1989). Используя это соотношение, мы рассчитали живую биомассу микробных сообществ в единицах углерода, а также долю живой микробной биомассы в суммарной биомассе.

Исследованы палеопочвы, погребенные под курганами ~2000 лет назад в сухих степях Северных Ергеней (могильники «Аксай-3» и «Перегрузное-2009»). На объекте «Аксай-3» исследован солонцовый комплекс I в. н.э. (рр. Д-679, Д-680, Д-681, 682, курган № 3). Современные фоновые почвы были изучены в разрезах на целинном участке (р. Д-677 – солонец, р. Д-678 – каштановая почва). На объекте «Перегрузное-2009» исследованы палеосолонцы, погребенные в I в. н.э. (р. Д-732, курган № 42 и р. Д-729, курган № 44) и современный фоновый солонец на целинном участке (р. Д-728).

Величину углерода, связанного с суммарной микробной биомассой, определяли по разработанной нами методике (Каширская и др., 2009). Величину углерода живой микробной биомассы определяли на основании содержания почвенных фосфолипидов (Хомутова и др., 2011).

Данные по содержанию суммарной микробной биомассы в современных и подкурганых палеопочвах солонцового комплекса I в. н. э. объекта «Аксай-3» представлены на рис. 5. Средневзвешенные величины (гор. A1+B1+B2) суммарной микробной биомассы (рис. 5а) были максимальны в фоновом солонце (1980 мкг С/г) и ниже на 53 % (940 мкг С/г) в фоновой каштановой почве. В погребенном палеосолонце суммарная микробная биомасса составляла 86 %, а в погребенных каштановых почвах – 94 % от фона (среднесолонцеватая каштановая палеопочва) и превышала фон в два раза (сильносолонцеватая и несолонцеватая каштановые палеопочвы). Доля суммарной микробной биомассы в общем органическом углероде современных почв составляла 20–26 %, а в палеопочвах достигала 40–58 %. Средневзвешенные величины живой микробной биомассы (рис. 5б) были максимальны в фоновой каштановой почве (131 мкг С/г) и ниже на 16 % (110 мкг С/г) в фоновом солонце. В погребенных палеопочвах средневзвешенные величины живой микробной биомассы составляли 34–40 % (каштановая сильносолонцеватая и несолонцеватая палеопочвы) и 64–68 % от фона (каштановая среднесолонцеватая палеопочва и палеосолонец). Доля

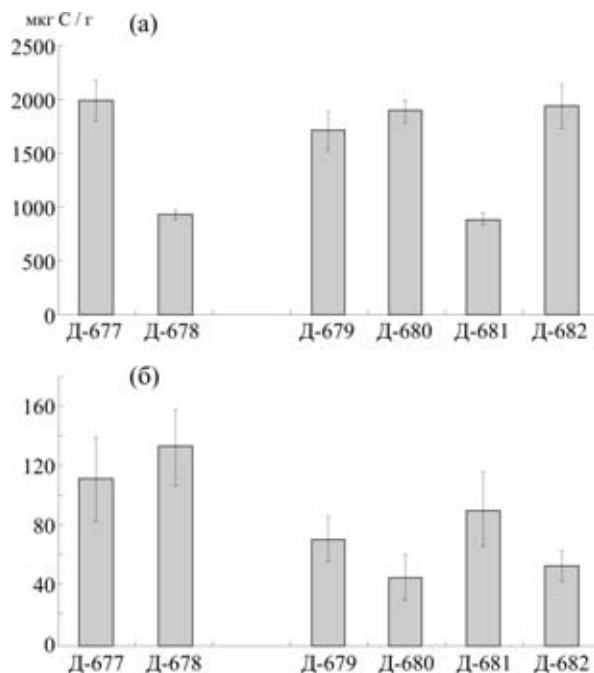


Рис. 5. Средневзвешенные величины (гор. А1+В1+В2) суммарной микробной биомассы (а) и живой микробной биомассы (б) современных фоновых почв объекта «Акса́й-3». Фоновые почвы: Д-677 – солонец, Д-678 – каштановая почва). Подкурганные палеопочвы I в. н.э.: Д-679 – палеосолонец, Д-680 – сильносолонцеватая, Д-681 – среднесолонцеватая, Д-682 – несолонцеватая каштановые палеопочвы.

живой микробной биомассы в суммарной рассматривалась как показатель сохранности микроорганизмов в конкретных почвенных условиях. Она была максимальна в фоновой каштановой почве (14 %) и ниже в фоновом солонце (5.6 %). В погребенных палеопочвах доля живой микробной биомассы составляла 2.4–2.7 % (сильносолонцеватая и несолонцеватая каштановые палеопочвы), увеличивалась до 4.2 % (палеосолонец) и достигала 10.2 % в среднесолонцеватой каштановой палеопочве. Живая микробная биомасса в фоновых почвах составляла 2.8 % от общего органического углерода и 1.5–4.1 % – в погребенных палеопочвах.

На объекте «Перегрузное-2009» исследована динамика живой микробной биомассы (рис. 6) в палеосолонцах (курганы № 42 и № 44) и в современном солонце на целинном участке, а также в солонцовом комплексе, погребенном в I в. н.э., и современных фоновых аналогах. Средневзвешенное содержание живой микробной биомассы (гор. А1+В1+В2) в современном солонце было 40 мкг С/г, а в палеосолонцах составляло 21 % (курган №44) и 46 % (курган № 42) от фона (рис. 6б). Абсолютные величины живой микробной биомассы в глубь профиля в фоновом солонце последовательно уменьшались от 167 до 16 мкг С/г (рис. 6а). В палеосолонцах они

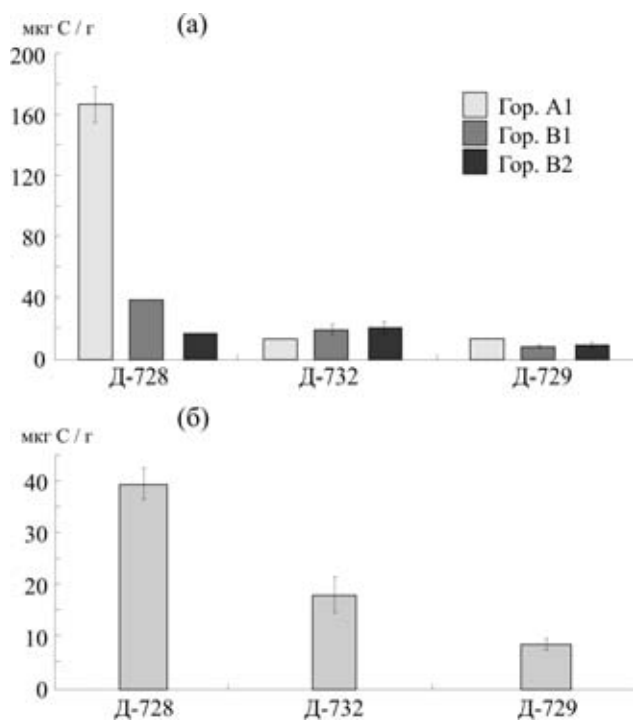


Рис. 6. Содержание живой микробной биомассы в гор. A1, B1, B2 (а) и средневзвешенное по профилю (б) в подкуранных (1 в. н.э.; Д-729, курган № 44; Д-732, курган № 42) и современном (Д-728) солончаках объекта «Перегруженое-2009».

колебались на уровне 7–19 мкг С/г, а в сравнении с содержанием живой биомассы в фоновой современной почве по горизонтам они последовательно увеличивались и составляли около 7 % от содержания в гор. A1, 19 % (курган № 44) и 50 % (курган № 42) от содержания в гор. B1 и 51 % (курган № 44) и 122 % (курган № 42) от содержания в гор. B2. Таким образом, полученные результаты указывают на то, что в палеосолончаках сохраняется живая микробная биомасса, причем в большей степени – в нижележащих горизонтах. В палеопочве кургана № 42 живая биомасса была больше, чем в таковой кургана № 44 в 2.7 (гор. B1) и 2.3 (гор. B2) раз, что может свидетельствовать о более высоком уровне увлажненности климата во время сооружения кургана № 42.

Таким образом, в исследованных подкуранных палеопочвах суммарная микробная биомасса сохранилась до настоящего времени, причем ее величина сопоставима, а в некоторых случаях превышает таковую в современных фоновых аналогах. Сохранилась также и живая микробная биомасса. Доля живых клеток в суммарной микробной биомассе в палеопочвах солонцового комплекса в некоторых случаях была близка таковой фоновых почв. Сопоставление относительных величин живой микробной

биомассы в гор. В1 и В2 двух палеосолонцов свидетельствует о том, что на протяжении I в. н.э. происходило постепенное увеличение засушливости климата. Это дает основания полагать, что показатели состояния микробных сообществ в подкурганных палеопочвах могут служить индикаторами внутривековой (короткопериодной) изменчивости увлажненности климата. Соотношение углерода, связанного с суммарной микробной биомассой, и общего органического углерода в палеопочвах оказалась выше, чем в современных аналогах, что оче видно, связано с минерализацией органического вещества и исчерпанием запасов доступного органического углерода в процессе длительного погребения (около 2000 лет).

Эмиссия диоксида углерода из подкурганных палеопочв и депонирование в них нитратного азота. Методом закрытых камер впервые *in situ* в летний период было оценено выделение диоксида углерода из подкурганных и современных фоновых почв сухостепной зоны Северных Ергеней (объекты «Перегрузное-2010, 2011, курганы № 45 и № 51). Перед установкой камер на поверхность современной почвы надземная часть растительного покрова удалялась. Для установки камер-изоляторов на палеопочве (гор. А1) подготавливали площадку на древней поверхности со снятием насыпной толщи и подготовкой специальной выемки. Установлено, что исследуемые почвы значительно различались по количеству выделенного диоксида углерода. Эмиссия CO_2 из современных почв была сравнимой и составляла для каштановой почвы 3.21 (Д-756) и 3.88 (Д-772) мг $\text{C-CO}_2/\text{м}^2$ в час, для солонцов – 3.67 (Д-756) и 2.85 (Д-767) мг $\text{C-CO}_2/\text{м}^2$ в час (рис. 7). Из палеосолонцов кургана № 45 (измерения 2010 г.) выделялось от 5.31 до 14.58 мг $\text{C-CO}_2/\text{м}^2$ в час, а кургана № 51 (измерения 2011 г.) – 8.79 мг $\text{C-CO}_2/\text{м}^2$ в час. Размеры эмиссии CO_2 из луговато-каштановых погребенных почв курганов № 45 и

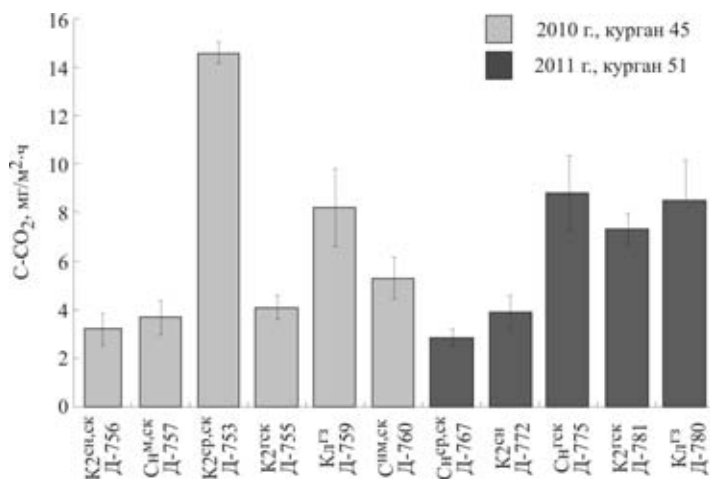


Рис. 7. Эмиссия диоксида углерода из подкурганных и современных почв (объекты «Перегрузное-2010, 2011»).

Таблица 3. Влажность и содержание азота в гор. А1 подкурганых и современных почв (объекты «Перегрузное-2010, 2011»).

Почвы		Влажность, вес.%	N-NH ⁴⁺ _{обм}	N-NO ₃ ⁻	N _{общ}	N-NO ₃ ⁻ , % от N _{общ}
			мг/100 г			
Перегрузное-2010						
Современные	К2 ^{сн,ск} , Д-756	2.77	0.26	0.05	108	0.05
	Сн ^{м,ск} , Д-757	5.16	0.33	0.27	135	0.20
Подкурганые (курган №45)	Сн ^{сп,ск} , Д-753	8.66	0.42	0.48	51	0.94
	К2 ^{гск} , Д-755	11.74	0.51	10.23	78	13.19
	Кл ^{гз} , Д-759	16.09	0.18	7.86	133	5.91
	Сн ^{м,ск} , Д-760	9.51	0.12	0.29	51	0.58
Перегрузное-2011						
Современные	Сн ^{сп,ск} , Д-767	16.40	0.25	1.86	129	1.44
	К2 ^{сн,гск} , Д-772	12.42	0.29	4.03	203	1.98
Подкурганые (курган №51)	Сн ^{гск} , Д-775	9.12	0.07	3.66	44	8.29
	К2 ^{гск} , Д-781	11.22	0.09	10.54	62	16.93
	Кл ^{гз} , Д-780	12.09	0.06	7.56	65	11.69

Примечание: Индексы почв: Снм,ск – солонец мелкий солончаковатый; Снсп,ск – солонец средний солончаковатый; К2сн,ск – каштановая солонцеватая солончаковатая; К2сн,гск – каштановая солонцеватая глубоко солончаковатая; К2гск – каштановая несолонцеватая глубоко солончаковатая; Клгз – луговато-каштановая глубоко засоленная.

№ 51 практически не отличались. Погребенная каштановая почва кургана № 51 выделяла в 1.8 раза больше диоксида углерода, чем каштановая палеопочва кургана № 45. Различия в размерах выделения С-СО₂ почвами зависели от типа почвы, но в большей степени были обусловлены более высокой влажностью палеопочв, погребенных под курганами (табл. 3).

Следует отметить, что в большинстве исследуемых палеопочв, погребенных под насыпью курганов № 45 и № 51, обнаружено высокое содержание подвижного минерального азота в гор. А1, преимущественно представленного нитратной формой (табл. 3). Так, доля нитратного азота от содержания общего азота в современных почвах составляла 0.05–1.98 %, а в палеопочвах – 0.94–16.93 %. Известно, что в почве содержание доступного азота контролируется протекающими в ней противоположно направленными процессами минерализации и иммобилизации (Кудеяров, 1999; Кузнецова и др., 2003, 2006; Jensen et al., 1997; Deng et al., 2000 и др.), которые напрямую зависят от жизнедеятельности почвенных микроорганизмов. Накопление подвижных минеральных форм азота в почвах происходит в том случае, когда преобладает процесс минерализации. В связи с этим можно предположить, что сооружение курганной насыпи было произведено в поздневесенний период. К этому периоду, с учетом предшествующих условий оптимального увлажнения, в результате быстрой минерализации свежего легкорастворяе-

мого органического субстрата – травяная растительность с узким (<18) отношением C:N (Кузнецова и др., 2003) – в почве накопился нитратный азот, а запасы доступного для микроорганизмов органического углерода быстро исчерпались. Поэтому после сооружения курганной насыпи накопленный нитратный азот в создавшихся условиях не мог подвергаться дальнейшей трансформации в почве, а депонировался в погребенных горизонтах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Почвенно-археологические исследования курганов ранне-, средне- и позднесарматского времени свидетельствуют о том, что временная изменчивость морфологических, химических, микробиологических, магнитных свойств палеопочв сухих и пустынных степей Нижнего Поволжья в хроноинтервале 2 400–1 600 лет назад характеризовалась ритмичностью, которая была обусловлена вековой динамикой увлажненности климата с колебаниями среднегодовой нормы атмосферных осадков в пределах ± 30 –50 мм. Впервые установлено, что на протяжении сарматской эпохи периодическая смена кратковременных (100–150 лет) гумидных и аридных климатических эпох оказывала весьма значительное влияние на скорость и направленность процессов засоления/рассоления, солонце- и гумусообразования, биологическую активность палеопочв солонцовых комплексов исследуемого региона. В частности, в сухостепной зоне Северных Ергеней вековая динамика увлажненности вызывала существенные преобразования структуры почвенного покрова с обратимыми эволюционными трансформациями палеопочв на уровне типов, родов или видов.

В климатическом отношении сарматская эпоха характеризовалась чередованием микропluvиальных и микроаридных периодов (рис. 8). Относительно влажные условия имели место в I в. до н.э., I и IV вв. н.э. (~380–400 мм/год), а наиболее засушливые – в IV–III вв. до н.э., 2-я пол. II – 1-я пол.



Рис. 8. Динамика увлажненности климата сухих степей Нижнего Поволжья в савромато-сарматскую эпоху (VI в. до н.э. – IV в. н.э.).

III вв. н.э. (~330–350 мм/год). Промежуточная и близкая к современности ситуация по степени увлажненности климата зафиксирована в 1-й пол. II в. н.э. и во 2-й пол. III в. н.э. (~350–380 мм/год). Предложенная оценка количества атмосферных осадков приведена для сухих степей Нижнего Поволжья и опирается на их современную норму (~350–370 мм/год) с учетом масштабов изменчивости свойств палеопочв, развитых в исследуемом регионе во II–I вв. до н.э., I–II, II–III и III–IV вв. н.э., а также особенностей современных фоновых почв.

Установленная нами периодизация и хронология динамики климатических условий нижеволжских степей в сарматское время в целом согласуется с закономерностями развития природных процессов в других регионах степей и пустынь Евразии. В частности, по результатам палеогеографических и почвенно-археологических исследований микроплювиалы в I–II и/или в конце III–IV вв. зафиксированы на Ближнем Востоке (Enzel et al., 2003), в Приазовье (Песочина, 2004), в Южном Приуралье (Рысков, Демкин, 1997), в Зауралье (Плеханова, Демкин, 2008). Установлено (Виноградов, Мамедов, 1991; Маев и др., 1991), что в бассейне Аральского моря во II–III вв. заметно усилилась засушливость климата.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградов А.В., Мамедов Э.Д.* 1991. Изменения климата и ландшафтов между-речья Аму-Дарьи и Сыр-Дарьи (по археологическим и палеогеографическим данным) // Аральский кризис. М. С. 66–75.
- Демкин В.А., Борисов А.В., Демкина Т.С.* и др. 2010. Волго-Донские степи в древности и средневековье (по материалам почвенно-археологических исследований). Пушино: SYNCHROBOOK. 120 с.
- 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., Борисов А.В., Ельцов М.В., Демкин В.А.* 2007. Сравнительная характеристика микробных сообществ курганных насыпей, подкурганных и современных почв степной зоны Нижнего Поволжья // Почвоведение. № 6. С. 738–748.
- Каширская Н.Н., Хомутова Т.Э., Демкина Т.С., Демкин В.А.* 2009. Микробная биомасса подкурганных 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 клеток и биомасса микроорганизмов подкурганных и современных степных почв Нижнего Поволжья // Почвоведение. № 10. С. 1229–1238.
- Кудеяров В.Н.* 1999. Азотно-углеродный баланс в почве // Почвоведение. № 1. С. 73–82.
- Кузнецова Т.В., Семенов А.В., Ходжаева А.К.* и др. 2003. Накопление азота в микробной биомассе серой лесной почвы при разложении растительных остатков // Агрохимия. № 10. С. 3–12.

- Кузнецова Т.В., Ходжаева А.К., Семенова Н.А.* и др. 2006. Минерализационно-иммобилизационная оборачиваемость азота в почве при разной обеспеченности разлагаемым органическим веществом // *Агрехимия*. № 6. С. 5–12.
- Маев Е.Г., Маева С.А., Карпычев Ю.А.* 1991. Аральское море в голоцене // *Аральский кризис*. М. С. 76–86.
- Песочина Л.С.* 2004. Развитие почв и природной среды Нижнего Дона во второй половине голоцена. Автореф. дисс. ... к.б.н. М. 24 с.
- Плеханова Л.Н., Демкин В.А.* 2008. Палеопочвы курганов раннего железного века степного Зауралья // *Почвоведение*. № 1. С. 5–16.
- Родин Л.Е., Базилевич Н.И.* 1965. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М.-Л.: Наука. 360 с.
- Рысков Я.Г., Демкин В.А.* 1997. Развитие почв и природной среды степей Южного Урала в голоцене. Пушино: ОНТИ ПНЦ РАН. 165 с.
- Скрипкин А.С.* 2008. История Волгоградского края от каменного века до Золотой Орды. Волгоград. 208 с.
- Хомутова Т.Э., Демкина Т.С., Демкин В.А.* 2004. Оценка суммарной и активной микробной биомассы в погребенных подкурганых палеопочвах разного возраста // *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.
- Demkina T.S., Khomutova T.E., Kashirskaya N.N.* et al. 2008. Age and activation of microbial communities in soils burial mounds and in recent surface soils of steppe zone // *Eurasian Soil Science*. V. 41. № 13. P. 1439–1447.
- Deng S.P., Moore J.M., Tabatabai M.A.* 2000. Characterization of active nitrogen pools in soils under different cropping systems // *Biol. and Fertil. Soils*. V. 32. P. 302–309.
- Enzel Y., Bookman R., Sharon D.* et al. 2003. Late Holocene climates of the Near East deduced from Dead Sea level variations and modern winter rainfall // *Quaternary Research*. V. 60. P. 263–273.
- Frostegard A., Tunlid A., Baath E.* 1991. Microbial biomass measured as total lipid phosphate in soils of different organic content // *J. Microbiol. Methods*. V. 14. P. 151–163.
- Findlay R.H., King G.M., Watling L.* 1989. Efficacy of phospholipid analysis in determining microbial biomass in sediments // *Applied and Environmental Microbiology*. V. 55. № 11. P. 2888–2893.
- Khomutova T.E., Demkina T.S., Borisov A.V.* et al. 2007. An assessment of changes in properties of steppe kurgan paleosoils in relation to prevailing climates over recent millennia // *Quaternary Research*. V. 67. № 3. P. 328–336.
- Jensen L.S., Mueller T., Magid J., Nielsen N.E.* 1997. Temporal variation of C and N mineralization, microbial biomass and extractable organic pools in soil after oilseed rape straw incorporation in the field // *Soil Biol. Biochem*. V. 29. № 7. P. 1043–1055.

Underkurgan paleosoils as indicators of climate humidity in the lower Volga steppes within the sarmatian epoch (IV c. BC – ad IV C.)

V.A. Demkin, B.N.Zolotareva, T.S.Demkina, T.E.Khomutova, M.V.Yeltsov, S.N.Udaltsov, T.V.Kuznetsova, N.N.Kashirskaya

The studies of paleosoils buried beneath kurgan embankments of the early, middle, and late sarmatian time (IV c. BC – AD IV c.) were carried out in the dry and desert steppes of the Lower Volga (Privolzhskaya and Yergeninskaya uplands, Cis-Caspian Lowland). It was established that within chronointerval 2400-1600 years ago temporal variability of morphological, chemical, microbiological, and magnetic properties of paleosoils was rhythmic and was conditioned by the centennial dynamics of climate humidity with oscillations of mean annual precipitation rate within ± 30 -50 mm. Periodical change of humid and arid climatic epochs influenced considerably on the processes of salinization-desalinization, solonetz and humus formation, biological activity of paleosoils of the solonetz complexes. This stimulated essential changes in the structure of soil cover with reversal evolutionary transformations of paleosoils on the levels of types, genera or species within several decades of years. Under the shifts to arid conditions these paleosoils changed again to solonetztes and zonal chestnut soils. Natural conditions within the existence of the sarmatian culture society may be characterized as alternation of micropluvial and microarid periods with 100-200 years duration. In particular, both in dry (Volga-Don interfluve) and in desert (Trans-Volga) steppes I c. BC, AD I and IV cc. were characterized by relatively humid conditions, while IV-III cc. BC, AD second half II – first half III cc. were most arid. Intermediate and close to modern time humidity situation took place in AD first half II c. and in the second half of III c.

Key words: paleosoils, paleoclimate humidity, sarmatian epoch, steppes

**ПРИНЦИП ХАЭССЕИТАС Г.А. ЗАВАРЗИНА:
ОСНОВА ПОНИМАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ
КАК ЧАСТИ МЕТАФИЗИКИ («ТЕОРИИ») ПРОЦЕССА**

С.С. Лазарев

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
marianna@paleo.ru*

«Высокоцитимые коллеги... доброе пожелание пытаться понимать тех, кого мы не понимаем».

Г.А. Заварзин

Метафизика (миропонимание) – высший уровень рефлексии всей процессуальной реальности, фрагменты которой – предметы разных наук. Три типа наук – три типа процессов и три этапа раскрытия потенций метафизического «Времени»: точные науки с исходно количественным, континуальным временем (t) → исторические науки, в основе которых – раскрытие потенций метафизического «Времени» как смены нарастающего многообразия и сложности материально явленных (дискретных) качеств → гуманитарные науки как история высших (уникальных) процессов, осознавших себя: приближение (возвращение) «Времени» к «Вечности» (саморефлексия). С историческим вектором смены все более локальных в пространстве-времени объемов системностей «здесь и сейчас» связан принцип Заварзина – принцип качественной относительности исторических процессов и аналог универсальности количественного аспекта физических процессов в теории относительности Эйнштейна.

Статья посвящена той необычной и непопулярной среди научных работников стороне деятельности Г.А. Заварзина (Г.А.), которая обращена к метафизике, и, прежде всего, к метафизическому «Времени» (с заглавной буквы) как наиболее инвариантной и априорной сущности любых исторических процессов: от космологических до истории развития человечества.

Метафизическое «Время» имеет отношение к стратегии целеполагания (телеологии) всей истории нашего процессуального мира, к стратегии латентной, т. е. ненаблюдаемого «здесь и сейчас» развертывания (а точнее –

«навертывания») процессов «друг на друга с возрастанием сложности как реализации новых возможностей со временем для вещи» (Заварзин, 2004б, с. 65). История процессов – это «овеществление идеи в материи соответственно цели есть творческий акт» (там же) – нечто отличное от того, что объясняет модная сейчас наука о сложности (синергетика). Последняя имеет отношение к «всеобъясняющей» теории естественного отбора, но исключительно как тактика «здесь и сейчас» в эволюции, которая, «повидимому, относится к локальному местообитанию и краткому временному периоду...» (там же, с. 67). Масштаб этой локальности «здесь и сейчас» в процессах может быть очень разным, что и выражает принцип хаэссеитас. Его удобнее называть принципом Заварзина.

Хотя сам термин был заимствован у средневекового философа Дунса Скота (он дословно означал: ha – здесь, и esseitas – нечто существующее, т. е. наблюдаемое), но Г.А. наполнил его уже современным смыслом, имея в виду разнообразные по эволюционной сложности и по пространственно-временному масштабу функционирования «здесь и сейчас» уровни системности в биологической организации. К термину хаэссеитас близок термин Dasein («здесь бытие») М. Хайдеггера, который, однако, относится уже не к биологическим, а к эпibiологическим процессам саморефлексии (об этом ниже).

Мне представляется, что принцип Заварзина выходит за рамки биологии, т. е. имеет отношение к самой общей истории (магистрала) процессуальности – к метафизической «теории» процесса. Поэтому его можно рассматривать метафизическим принципом по созданию аналога теории относительности (СТО и ОТО) Эйнштейна, но применительно к историческим (эпифизическим, качественно выраженным) процессам.

Г.А. как никто из биологов понял значение метафизики для решения наиболее принципиальной проблемы биологии – проблемы эволюции. Однако, зная предвзятое отношение научного сообщества к «философской болтовне» (которой совсем не больше, чем болтовни научной), он, вероятно, по причине своей интеллигентной деликатности и скромности не афишировал свои метафизические идеи среди коллег. Даже участвуя в работе и дискуссиях по теме происхождения жизни (Проблемы происхождения жизни, 2009) – событию, принципиально ненаблюдаемому и экспериментально невозпроизводимому, т. е. метафизическому (ненаучному) – Г.А. не настаивал на метафизическом видении проблемы. Ведь профессиональному ученому «занятия метафизикой противопоказаны... «Не мое дело!»» (Заварзин, 2010, с. 310). В этой связи стоит сказать о близости метафизики с самой рациональной из наук физикой: ньютоновы «аксиомы движения» основаны на понятии абсолютного, т. е. метафизического «Времени» как истока процессуальности. А количественный закон (метафизическая сила) всемирного тяготения только применительно к разнообразию посясторонних объектов ведет к качественным элементам объяснения (Печёнкин, 1989).

Эта статья – попытка, быть может, несовершенная, компенсировать издержки исключительной деликатности и ненавязчивости Г.А.: интерпретировать значение его принципа для понимания сущности биологической эволюции как части метафизики процесса.

ОБЗОР ИСТОРИИ МЕТАФИЗИКИ

Метафизика как наиболее инвариантное миропонимание, а точнее – вопрошание – это наиболее высокий уровень системности, граничащий уже с трансцендентно-трансцендентальной запредельностью (с Ничто), недоступной нашему пониманию. Метафизика имеет свои особенности в разных типах человеческих культур, но только в Западноевропейской культуре она гносеологически прошла (фрактально повторила) вместе с последовательным формированием разных наук всю онтологическую последовательность истории процессуальности. Общий обзор этого пути необходим для лучшего понимания его сущности, с одной стороны, и сущности того вклада в это понимание, который внес в него Г.А., – с другой.

Слово «метафизика» появилось уже на завершающем этапе развития Античности (I в. до н.э.), когда возникла потребность обособить те работы Аристотеля, которые касались больше не природы (фюзис, греч. – природа вообще, но не физика в современном понимании), а наиболее общих размышлений философа – того, что сверх (или после) природы.

На самом деле этимология слова «метафизика» не соответствует исторической последовательности появления этих двух понятий ни онтологически, ни гносеологически. Известно, что «в начале была метафизика», т. е. чисто идеальная основа поиска Сущего (единой «истины») – аналога библейского «в начале было слово». Значительно позже (конец XVI в.) стали формироваться разные науки о природе с их многообразием «истин», которые подразумевают всегда соответствие идеальности (связи, отношения) с феноменально явленной нам материальностью – основой опытных, экспериментальных данных.

Между тем, метафизически зарождение европейской культуры приурочено к началу Античности (VI–V в. до н.э.). Это было время древнегреческого вопрошания о главном: что есть «Сущее в целом?» (Хайдеггер, 2010). Тогда же было дано сразу два антиномичных ответа на этот вопрос – две концепции Сущего:

1 – преобладавшая до XX в. концепция постоянства. Ее первоначальное определение отсылало Сущее к «Числу»: «вещи есть числа» (Пифагор). Чуть позже идея постоянства Сущего была выражена более общей, универсальной и логически краткой формулировкой (определением) Парменида: «Сущее есть» (только существующее, а не преходящее есть). Это был чисто идеальный мир вечной и неизменной истины, причем мысль и предмет мысли – одно и то же. Апории Зенона Элейского (ученика Парменида) логически

доказывали противоречивость и невозможность чувственно наблюдаемых движений (чувства – основа мнений, а не истины). Все предопределено, даже человеческие судьбы, что нашло отражение в древнегреческих трагедиях. В духе этого рассудочного миропонимания выступал Сократ (учитель Платона), основатель критического метода познания: обнаружение истины путем столкновения разных мнений. И наконец, Платон окончательно создал чисто идеалистическую систему Сущего: в основе мира – неизменные идеи, эйдосы, или своего рода исходные архетипы мира.

2 – концепция тотального непостоянства Сущего Гераклита Эфесского по кличке «Тёмный» (непонятный тогда): все вещи становятся, начало всего – движение, а основа всего – борьба противоположностей как логос (термин Гераклита).

Обе концепции признавали наглядность движения, но расходились именно в его оценке. Первая из них исходила из признания всемогущества рассудочного (логического) мышления: мышление и бытие есть одно и то же. Чувственность здесь – источник мнений – ненадежная основа понимания вещей. Эта концепция – идеология точных наук, которые возникли в начале Нового времени и основаны на метафизике «Числа» и «Пространства».

Вторая, более сложная концепция миропонимания связана с доверием органам чувств. Ее суть основана на непостоянстве мира как раскрытии идеальной, ненаблюдаемой (исторической) сущности метафизического «Времени» – суть, которую еще не мог знать, но прозрел Гераклит и которую, увы, до сих пор еще не осознали многие современные ученые, продолжающие видеть в физике (в метафизике «Числа») идеал всех других наук. История античной мысли хорошо и доступно изложена в лекциях Л.И. Шестова (2001).

Гениальность И. Канта состоит в том, что он сумел диалектически синтезировать оба типа античного миропонимания в единую метафизику. Для этого ему пришлось заменить обычную формальную логику (логику вне содержательности вещей) на логику трансцендентальную – метафизическую, которая касается процесса содержательного синтеза знаний. Основой такого синтеза чувственности и рассудка служат максимально общие понятия – категории. Для дальнейшего изложения особое значение будут иметь категории Канта (1994, В106) количества, качества и отношения.

В Первотриаде Канта «Число» – это максимально универсальный (единный) и рациональный смысл как полевая напряженность всего четырехмерного (длящегося) «Пространства»: высшая целостность (системность) физического фундамента всей Вселенной, где метафизическое «Время» оставалось еще качественно непроявленным (математическое время – t). Вся дальнейшая история (эволюция) Вселенной связана с поэтапным раскрытием творческих функций метафизического «Времени», т. е. с появлением все более сложных и локальных в пространстве-времени систем

«здесь и сейчас»: от исходно универсальных «везде и всегда» гравитационных процессов (следствие искривленности «Пространства» согласно ОТО Эйнштейна) и заканчивая максимально локальной (уникальной) системой процесса рефлексии Личности, осознавшей себя – метафизика экзистенциализма – итог раскрытия потенций метафизического «Времени». Метафизическая система «Число – Пространство» стала фундаментом «точных» наук, а метафизическое «Время» – основой любых исторических наук.

Итак, «в начале была метафизика», а более точно – в начале явно преобладала метафизика «Числа». Формирование настоящих (экспериментальных) наук приурочено к историческому интервалу, получившему название «Новое время» – с конца XVI в., т. е. на два тысячелетия позже начала метафизической рефлексии. Научное постижение мира тоже началось с рассудочного компонента: «в начале была физика». Это соответствовало фрактальному подобию в развитии метафизики и науки: общий сдвиг от максимально рационального рефлексирования в сторону качественной сложности и иррациональности. В свою очередь метафизика и наука были фрактальным «эхом» онтологического усложнения процессуальности: физико-химические процессы → геолого-биологические → процессы человеческих социумов.

Эталоном точной науки, как рациональной сферы культуры, основанной, в отличие от метафизики, на опытных (проверяемых) данных и обладающей свойством процессуальной предсказуемости, была и остается физика. В Новое время она вместе с химией предопределила научно-техническую революцию, преобразившую жизнь и облик Западной цивилизации.

Любая наука, а тем более ее флагман – физика – предполагает ту или иную степень инвариантного поведения материально явленных объектов этой науки и его максимально возможную рациональную интерпретацию. Даже сложность физической картины мира, а точнее – только универсального «полотна» картины уже изумляла ее первого автора – И. Ньютона: например, взаимодействие тел без непосредственного контакта. Затем эта картина стала привычной, но только до возникновения ее еще более необычной и сложной версии: теория относительности Эйнштейна. Это усложнение было следствием приближения научного объяснения к объяснению метафизическому, трансцендентальному – к метафизике «Числа».

Второй (конечный) полюс истории процессуальности связан с гораздо более сложным аспектом бытийного Сущего, который рационально невыразим, а исторически его рефлексия была связана с синтетическим понятием «Божество», имеющим свою специфику в разных культурах. Общее в них – потусторонние смыслы мира, имеющие отношение прежде всего к завершению посюстороннего Сущего – к проблеме нравственности.

Между этими двумя полюсами посюсторонней процессуальности – рациональным (физическим) и иррациональным (нравственным), или между «не-

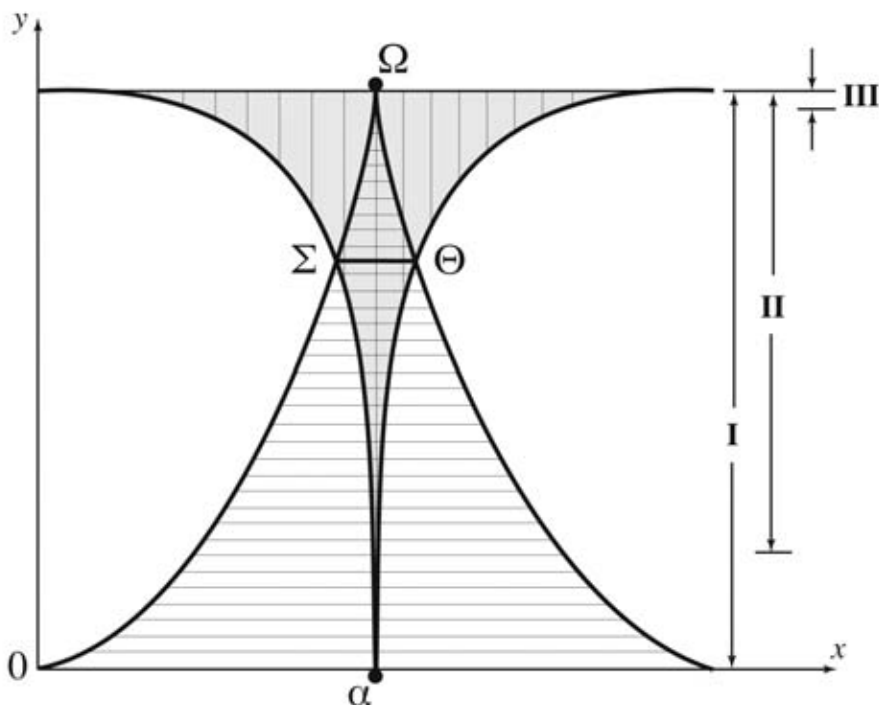


Рис. 1. Схема соотношения двух компонентов в общей истории процессуальности – на магистрали $\alpha - \Omega$: от максимума рационального компонента (горизонтальная штриховка) до максимума иррационального компонента (вертикальная штриховка).

бом над головой» и «нравственным законом внутри» – находится вся усложнявшаяся историческая «начинка» посюсторонней процессуальности как подвижное единство идеального и материального (чувственно явленного).

Интерпретация конечного полюса истории процессов рационально почти невыразима: здесь роль метафизики «Числа» приближается к нулю, а максимальную значимость приобретает метафизически уже почти раскрытая в саморефлексии потенция метафизического «Времени» (рис. 1). Эта потенция исходно (в процессах косной природы) была исключительно онтологической, трансцендентной. Появление жизни (уровень $\Sigma-\Theta$ на рис. 1) соответствует передаче части активной функции метафизического «Времени» процессам рефлексии живой природы. А приближение к телеологической цели – к точке Омега (рис. 1) – соответствует активности эпибиологических процессов человеческой саморефлексии, которые призваны завершить историю процессуальности и историю миропонимания.

Завершение истории европейской метафизики означает, по Хайдеггеру (2010), конец европейской философии: «философия Ницше, обратившаяся назад, к самому началу, ... должна превратиться в свою противоположность ... только в ином и для иного начала» (с. 154). Сам Ницше называл

свою метафизическую концепцию *amor fati* – любовь к необходимости. При этом *amor* – не есть что-то сентиментальное, но метафизическая воля, а *fatum* – «такая поворотная точка судьбы, которая в постигнутом мгновении раскрывает себя как вечность полноты становления сущего в целом ... *Amor fati* – преобразующая воля к сопричастности самой сути существования сущего» (там же, с. 155). Такого рода сложно понимаемые философские изречения Хайдеггер характеризует «как выражение через умолчание» (там же, с. 156). Я бы рискнул чуть более ясно интерпретировать «*amor fati*»: это то длящееся мгновение внутренне напряженного состояния высшей рефлексии человека («сверхчеловека»), которое подобно Вечности и которое сопричастно к творческому завершению онтологической истории процессуальности. В этом мгновении Вечности вновь сливаются воедино рациональное и чувственное (два ствола познания, по Канту) таким образом, что «мыслитель становится своего рода поэтом, однако он ... всегда будет отличаться от поэта ... как и поэт от мыслителя» (там же, с. 156).

Таким образом, история европейской метафизики – история гносеологической проблемы «что есть Сущее» в посюстороннем мире – фрактально повторила онтологическую историю самой процессуальности как смещение «центра тяжести» в онтологии и гносеологии процессов от метафизики «Числа» в сторону полного раскрытия («распаковки») смыслов метафизического «Времени», что в итоге привело к высшим процессам саморефлексии как слиянию онтологии и гносеологии в философии экзистенциализма. Здесь происходит встреча (контакт) Сущего с Ничто – иррациональный полюс процессуальности. «Ничто – не просто понятие противоположное Сущему: оно имело изначальную причастность к его природе» (Хайдеггер, 2010, с. 32).

Метафизическая проблема Сущего – это наивысший уровень системного понимания всей нашей реальности, имеющий отношение к разным сферам культуры, включая и науку. Метафизика ориентирована на Абсолют как на источник и смысл всего: в религии – это Бог, в эстетике – красота, в науке – основа формирования и понимания множества всегда относительных (=процессуальных) истин. Будучи априорной, метафизика не может быть целиком сведена к логике как процессу: подобно этому в математике теоремы К. Гёделя – это метафизическая априорность (метатеоремы). Все это означает, что метафизика имеет отношение к истокам знания и к их смыслу, но не к процессам получения знаний. Но это вовсе не означает, что метафизика не нужна науке. Еще Кант, сумевший ясно отделить метафизическую сферу «чистого разума» (чистой и высшей идеальности) от сферы науки, понял, что метафизика, в отличие от науки, не добавляет нам никаких новых знаний, но выполняет очень важную роль априорного контроля за научными обобщениями. Можно сказать, что роль метафизики (высшей системности) в науке аналогична роли Конституции в юриспруденции. Именно высший уровень обобщений в науке – уровень методоло-

гический – и есть место встречи метафизики и науки. Стоит только подчеркнуть, что метафизический (высший) уровень миропонимания в целом предполагает единство онтологии и гносеологии. Это свойство частично наследуется первыми физическими процессами (у контакта метафизики и физики – теория относительности, особенно ОТО), а затем появляется на завершающем этапе процессуальности: экзистенциальный (и внебытийный) страх перед запредельным Ничто в процессах саморефлексии.

Итак, чистая идеальность – это Альфа и Омега метафизики как миропонимания в целом. Метафизика слита с физическим истоком процессуальности (с метафизикой «Числа») и с ее завершением (экзистенциализм – проблема завершения функции метафизического «Времени»). Между ними – длительная история процессов – предмета исторических (=«неточных») наук, суть которых – поэтапное и материально проявленное раскрытие потенций метафизического «Времени». К этому имеет непосредственное отношение принцип Заварзина.

МЕТАФИЗИКА И ПОНЯТИЕ «ПОЛЕ»

Только в XX в. стало очевидным, что мы живем в процессуальном мире, а сами мы – наиболее сложные процессы – результат длительной истории. Любой процесс есть системная смена идеальных отношений, которые определяют формирование и поведение всего многообразия материально явленной нам реальности. Метафизика «Чистого разума» Канта – теория познания – дает возможность понять условие возникновения и общий вектор (а значит, и смысл) истории процессуальности. Последняя онтологически априорна (метафизически трансцендентна), а гносеологически апостериорна, и в этом суть всех исторических («неточных», непредсказуемых) наук.

Непредсказуемость истории обусловлена периодическим и спонтанным возникновением качественных инноваций, которые меняют состояние системности в процессе, т. е. меняют (обновляют) систему отношений в нем. А это и есть «овеществление идеи в материи» (см. выше), но не наоборот. Проблема «поля» в науке есть метафизическая проблема того, какой из двух компонентов – идеальный или материальный – выполняет активную функцию при смене системности в процессе как подвижного единства идеального и материального.

Нас учили, что бытие, понимаемое как материальный аспект процессов, определяет сознание, т. е. идеальное. На самом деле все наоборот: активное идеальное – исходно это Первотриада Канта – создало, поддерживает и двигает наш процессуальный мир, т. е. влияет на инертность (пассивность) всего материального, изменяя его. Появление жизни – это мощный всплеск активной функции метафизического «Времени», которая множила процессы. «Время» как бы передало эстафетную палочку активности органическим процессам. Активность проявляется не только в процессах самой жизни,

но и оказывает влияние на темпы цикличности косной материи: усиление интенсивности геохимического круговорота веществ на Земле (Вернадский, 1965). Это можно уже рассматривать как «призрак» телеологической причинности «сверху вниз». Только в таком контексте я бы понимал тезис В.И. Вернадского о «вечности жизни» как активности идеального.

Любая идеальность – источник полевой активности в процессах. Однако метафизическая суть этой активности двойка: 1 – активность, направленная на поддержание устойчивости, стабильности в процессах; эта активность исходно связана с метафизикой «Число–Пространство»; и 2 – активность инновационная, творческая, т. е. активность, порождаемая метафизическим «Временем», которое множило поля и соответствующие им процессы. Назовем первую из них «горизонталью» процессов, а вторую – их «вертикалью». Можно сказать, что «Время» (периодически возникавшие пульсации) множило процессы, а «Пространство» собирало (организовывало) их в усложнявшиеся и все более локальные системности «здесь и сейчас».

Хотя количество идеальных напряженностей (полей) в исторических процессах несоизмеримо больше, чем в исходных физических процессах, но именно применительно к последним и появилось понятие «поле». Это объясняется возможностью их предельной идеализации – математизации – применительно к физическим процессам (взаимодействиям). Понятие «поле» появилось в связи с идеей М. Фарадея об особом «натяжении» пространства, что позже выразилось в виде систем уравнений Дж.К. Максвелла: величины потенциалов, определяющих силы тока и магнитного напряжения. Идея Фарадея имеет очевидную связь с трактовкой процессов гравитации в ОТО Эйнштейна как искривленного пространства–времени. К этому же имеет отношение «история учения о химическом средстве, которая уже с первой половины XVIII в. базировалась на ньютоновской идее силового взаимодействия между частицами материи» (Печёнкин, 1989, с. 45).

Математически выразимая активность идеального как связь между материальными объектами, которая проявлялась на расстоянии (без непосредственного контакта), изумляла еще Ньютона. Понятие «поле», безусловно, имеет связь с античным понятием «энтелехия» как каузальной целостности. Кассирер (1998) упоминает книгу Г. Вейля «Что такое материя». В ней Вейль проследил, как старая «теория субстанции» вытеснялась «теорией поля»: поле – понятие не вещное, а реляционное (отношения). По И.А. Акчурину (2003), теория поля есть современная теоретическая «экспликация» понимания Аристотелем причины как «запускающего» механизма движения материального.

В биологии понятие «поле» пытался обосновать А.Г. Гурвич (1944). К его идеям очень сочувственно относился другой крупный биолог Б.С. Кузин (1992). Вот основные мысли из этих публикаций. Гурвич писал об управлении ходом эмбрионального развития не материальными частицами

(генами), а идеальностью целого как реального фактора развития: «Клеточное поле, выходя за пределы клетки ... создает непрерывную связь между клетками» (с. 106); «В самом определении клеточного поля уже содержится необходимость эволюции» (с. 148); «Поле есть единственная инварианта живых систем» (с. 151). Кузин считает важнейшей заслугой Гурвича введение в биологию понятия «поле», имеющее отношение к телеологии. «Вне категории цели жизнь вообще не понятна ни в одном проявлении ... единственно, во что нельзя уверовать, это – в бессмысленность Вселенной» (с. 172); «В принципе оперирование иррациональными понятиями в науке не незаконно, поскольку, например, оно допускается в математике» (с. 160). Хорошая интерпретация поля как целостной, активной конструкции связей, управляющей развитием онтогенеза, дана у П.Г. Светлова (1978). Хотя он в те годы не мог открыто говорить об идеализме и метафизике, но эти аспекты явно присутствуют в его работе. Например: «Нельзя только отождествлять материю (субстрат) и поле» (с. 243).

Проблема поля в науке унаследована от двойственности метафизического понимания реальности (Сущего) в Античности: или это чисто мыслимая идеальность (континуальность) элеатов, или это чувственно явленное нам изменчивое многообразие дискретности материального, по Гераклиту. Хотя Кант сумел объединить эти две составляющие – два источника познания (рассудочный и чувственный) – проблема вновь возродилась в связи с появлением понятия «поле». У физиков оно стало математически выразимым (идеальным): это градиент, который связан с неравномерным распределением материальных масс в пространстве. По Эйнштейну (1965), Г.А. Лоренц отделил понятие «поле» от его материального носителя. Инерция, гравитация и метрическое поведение тел и часов сводятся к единому понятию поля. В новой картине физического мира появился дуализм теории: с одной стороны, поля, с другой стороны – материальные частицы. В другой работе Эйнштейн (1966) пишет, что поля «служат только для описания состояний вещества ... поле предполагает присутствие вещества» (с. 751), а «ОТО может мыслиться как теория поля» (с. 854). Это то принципиально новое в физике, чего не было у Ньютона. «Поле представляет энергию», но это не сама энергия, а ее градиент, поскольку «энергия имеет массу» (с. 317), т. е. она вещественна.

Метафизически все сводится к словам Эйнштейна (1965, с. 315): «мы имеем две реальности: вещество и поле». Обе реальности (материальная и идеальная) объединяет динамическое единство – процесс как «овеществление идеи в материи», по Г.А. (см. выше). Это касается всей истории процессуальности: от поведения элементарных частиц до деятельности человека, основанной на вторично активной идеальности (сознание).

Недавно химик А.В. Панкратов связал второй закон термодинамики – необратимость – с телеологическим взаимодействием, которое «присуще не системе ... оно присуще Универсуму в целом». Эту универсаль-

ность (помимо принципа инерции) Ньютон связывал с чувствилищем Бога как вненаучным понятием, извне воздействующее на тела: «методология знала действующую причинность, онтология целевую» (Панкратов, 2003, с. 83). Здесь было бы лучше заменить слово «онтология» на слово «метафизика», поскольку последняя – это тот высший онтологогносеологический уровень идеальности, который подразумевает всю пространственно-временную (полевую) напряженность: основу как горизонтальной (пространственной, нучно выразимой, системной) причинности, так и вертикальной (временной, рационально необъяснимой, эпистемной) причинности – причинности телеологической, «сверху вниз». При этом ньютоново «чувствилище Бога» становится аналогом полевой идеальности как основы движения: количественного и качественного.

Физические поля-взаимодействия – это начало посюсторонних процессов, с пониманием которых связаны проблемы квантовой механики (неопределенность и дополнительность) и квантовополевой парадигмы П. Дирака (конец 20-х гг. XX в.). Обсуждение этих проблем см. обзоры А.А. Печёнкина (1989) и Н.Ф. Овчинникова (1997).

Поле в науке есть наследные исходно чистой идеальности – идеальности метафизической и допроцессуальной (архетипической, платонической), т. е. наследие Первотриады Канта «Число – Пространство – Время». Она есть всего лишь условие появления и усложнения процессов, но еще не их составная (полевая) часть. Поэтому назовем такую допроцессуальную идеальность нулевым состоянием: метафизика-0.

Начало посюсторонней идеальности – идеальность первых физических процессов – основана исключительно на метафизике «Числа». Это такая количественно выраженная идеальность, в которой идеализированы (математизированы) не только отношения между материальными явлениями, но и сами материальные объекты. Последние предполагаются, но редуцированы до идеального и странно звучащего понятия «материальная точка» – фундаментальное понятие классической физики. А в микрофизике (в квантовой механике) материальные объекты (элементарные частицы, «струны» и т. п.) – это математически реконструированная (принципиально невидимая) материальность. Назовем эту идеализацию метафизика-1. Она соответствует понятию «точная наука» – наука, в которой идеализирована не только среда (поле как система отношений) существования материальных объектов, но и сами объекты. Последние редуцированы до сущностей идеальных, математически выразимых: количество массы, включая энергию.

Таким образом, суть («секрет») точности в физике состоит в тотальной идеализации не только первых (наиболее простых) отношений, но и самих объектов наблюдения. Если это осознать, то будет понятна никчемность попыток сделать исторические науки (науки о сложных процессах) столь же точными, как физика, а кроме того, например, будут понятны

слова Хайдеггера (2010, с. 44): «Точное мышление ни в коем случае не является самым строгим». Точность мышления в физике основана на метафизической категории «количество», что и обуславливает совпадение (тесную связь) онтологии и гносеологии в ее научном познании: онтология в физике такова настолько, насколько точно мы можем ее «вычислить». Поэтому физическая картина мира Эйнштейна более правильная (=более точная), чем она была у Ньютона. В этом смысле развитие физики по существу означает ее приближение к метафизическому полюсу «Число»: идеализация метафизическая, которая вообще не требует материально явленных референтов и связанных с ними экспериментов.

Если понимание и предсказуемость в точных науках основаны на метафизике «Числа», то в исторических науках «Число» отходит на задний план, а мечты о предсказуемости в них связываются уже с другой метафизической категорией – категорией «качество». При этом функцию раскрытия («развертывания») все новых и новых качеств в исторических процессах выполняет метафизическое «Время», которое тем самым уже принципиально отличается от математического времени (t), свойственного началу процессуальности – физическим процессам. Тем самым центр тяжести в понимании исторических процессов сместился от метафизики «Числа» к метафизике «Времени» как смене качественных состояний. Назовем соответствующий историческим наукам аспект метафизического понимания метафизикой-2.

Тогда останется еще один, последний и наиболее сложный уровень (этап) метафизического понимания. Это уже чисто гуманитарный уровень саморефлексии человеческого сознания (собственной глубины) как вызревший уровень вторично чистой идеальности – идеальности эпидемиологической. Соответственно назовем этот высший уровень метафизического понимания метафизикой-3.

Круг метафизического понимания в истории развития научных знаний замкнулся: от понимания исходной, чисто идеальной процессуальности в точных науках (метафизика-1), где материальное редуцировано до количественных понятий масса и энергия; через понимание истории длительного усложнения процессуальности как единства в ней идеального, рассудочно-го и материального, чувственно явленного (метафизика-2); и, наконец, возвращение к чистой идеальности, но идеальности другой, вторичной, связанной с итогом рефлексии высших процессов, т. е. процессов, осознавших себя и свое место в общей истории процессуальности (метафизика-3).

Все три метафизики объединяет общая сущность, выраженная в принципе Заварзина. Она имеет отношение к метафизической тенденции роста локализации, а соответственно и роста сложности в истории процессов от математической универсальности (категория «количества» – метафизика-1) до возникновения максимальной локальности и сложности – итога развертки потенциалов метафизического «Времени» (метафизика-3).

ДВА ВЕКТОРА И ДВА ТИПА ПРИЧИН В ПРОЦЕССАХ. СИСТЕМНОСТЬ И ЭПИСИСТЕМНОСТЬ

Три уровня метафизического понимания Сущего («три метафизики») стали осознаваться лишь к XX в. В Античности были заложены метафизические основы понимания только первых двух из них, которые в Новое время получили выражение в науках точных («Сущее есть») и в науках исторических («Сущее становится»). Возвращение метафизического «Сущее есть» к себе связано с итогом развития гуманитарных наук как заключительного этапа процессуальности, который соответствует метафизике-3. Этот заключительный этап процессуальности наиболее сложный и здесь лишь упоминается как общий контекст миропонимания. Нас в основном интересует метафизика-2, имеющая непосредственное отношение к проблеме понимания в исторических науках, к каковым относятся геология (стратиграфия) и биология (теория эволюции).

Все три уровня метафизического понимания Сущего определяются соотношением двух векторов идеальной напряженности как «двигателей» онтологии процессов и как двух координат их гносеологических реконструкций:

1 – вектор «Пространство» – «горизонталь» процессов – основа их стабильности и системности;

2 – вектор «Время» – «вертикаль» процессов – основа их качественно необратимых эписистемных изменений.

Идеальность первого этапа процессуальности – физические процессы (метафизика-1) – почти полностью определялась «горизонталью» процессов и соответствует точным наукам. Только в методологии физики понятие «поле» получило связь с экспериментированием как маркером научности. Но эксперимент в физике особый, он основан исключительно на метафизике-1, т. е. на математической (чисто количественной) проверке экспериментов. С этого начиналась наука Нового времени: в идеализированных экспериментах Г. Галилея «абсолютно гладкие» шары катились по «абсолютно гладким» поверхностям. В этой идеализации «абсолютизации» чувственно явленного – суть первого типа наук – наук точных.

Но такая чисто количественная основа непригодна для наук исторических, основанных на метафизике-2 и ориентированных на чувственно явленную, качественную наглядность материального. Это второй этап наук – науки исторические. С чувственностью связана главная проблема исторических наук и неизбежная (неустраняемая до конца) «щель» между онтологией процесса (как это было на самом деле) и его гносеологией (как это мы понимаем). В исторических науках идеальность поля двояка, что можно рассматривать как следствие расхождения исходно единой диады «Пространство–Время», т. е. появление метафизической основы «горизон-

тали» и «вертикали» при распаковке трансцендентных смыслов Сущего. Начало распаковки явно связано с «Пространством»: согласно инфляционной модели возникновения Вселенной (Линде, 1985), в течение первой, ничтожно малой доли секунды возникла вся ее видимая часть. Функция «Времени» тогда, на чисто физическом этапе процессуальности, оставалась почти непроявленной и сводилась к четвертой координате «Пространства». Категория качества оставалась в латентном состоянии: физические константы (основные из них – гравитационная постоянная, постоянная Планка и скорость света). Они предопределили историю процессуальности – ее общий вектор в сторону жизни и человека в ней («антропный принцип» в физике). В химии подобная константа («мера») – масса протона, определяющая заряд ядра – остается пока что невидимой (идеальной) сущностью: основа структуры в таблице Менделеева.

Такая идеально выраженная «дискретность» в точных науках (константы) – это уже прообраз (архетип) качественно явленных мер в исторических процессах, т. е. основа их системного структурирования – выделение разномасштабных дискретностей «здесь и сейчас». Качественно явленные меры в исторических науках не обладают столь выраженной жесткостью (точностью) как «меры» в физике и химии, а потому они субъективны и непостоянны. Это результат исторического усложнения процессов как функции метафизического «Времени», онтологически членившего процессы на разномасштабные системности (состояния) «здесь и сейчас» – то, что подлежит историческим реконструкциям. Таковы стратоны в геологии и таксоны в биологии.

По А. Уайтхеду (1990, с. 85), «Классификация лежит между непосредственной конкретностью отдельной вещи и полной абстрактностью математических понятий». Математика и формальная логика – основа точных наук, а потому очень важно замечание Уайтхеда (там же, с. 248): «В формальной логике противоречие является сигналом бедствия, но в развитии реального знания оно означает первый шаг к победе».

Это замечание Уайтхеда соответствует метафизическому подходу в исторических науках (метафизика-2) как второму этапу наук. В них сфера формальной логики ограничена рамками реконструированных системностей (логика трансцендентальная). Такие рамки пространственно-временных системностей имели общую тенденцию становиться все более локальными: сокращение масштаба «здесь и сейчас».

Научная реконструкция исторического процесса – это тоже процесс, модель которого фрактально подобна самой истории: процесс бесконечного приближения познания к онтологии исторического процесса. А каждый исторический процесс есть подвижное единство его активной идеальности и инертной материальности. Идеальность – это напряженная (полевая) среда, обеспечивающая системные связи (взаимодействия) всего материально явленного или скрытого (микромир).

Изучая историю, мы реконструируем (моделируем) исторически обусловленную иерархию феноменально явленных нам качеств: разномасштабность вложенных друг в друга системностей «здесь и сейчас». Такая «вложенность» системностей напоминает модель русской матрешки, но только в смысле разномасштабности. Дело в том, что исходная универсальность простых физических процессов («большая матрешка») – продукт напряженности метафизического «Пространства», а локальность наиболее сложных процессов человеческой рефлексии – конечный продукт напряженности метафизического «Времени». Поэтому не случайно, что тема времени в философии экзистенциализма становится ключевой.

Общая история (магистраль) процессов связана с усилением функции метафизического «Времени» и соответствующим ослаблением исходно универсальной функции «Пространства», что означает нарастание скорости в общей истории (эволюции) процессуальности. Кроме того, совместное действие двух полей напряженности – инертной «горизонтальной» и инновационной «вертикальной» – причина неоднородности качественной скорости исторических процессов. Применительно к биологической эволюции такая неоднородность получила название «закона прерывистого равновесия». Но это – метафизическая характеристика любого исторического процесса, находящегося в поле действия двух сил – полей напряженности.

Обособление функции метафизического «Времени» означало начало истории процессов – истории их ускорявшегося «размножения», т. е. усиления в процессах качественной неоднородности – основы их гносеологического членения на иерархические системы (стратоны, таксоны). При этом «Пространство» сохраняло свою функцию стабилизации – собирание множущихся процессов в системные целостности. Иначе говоря, «Время» множило процессы (системности), а «Пространство» организовывало их внутрисистемные связи. Научная систематизация исторических процессов – выделение в них разномасштабных пространственно-временных системностей «здесь и сейчас» – это тоже процесс фрактально подобный онтологическим процессам в природе.

Периодическую смену системностей – суть усложнения процессуальности (в том числе и биологической эволюции) – удобно назвать эпистемностью. С системностью и эпистемностью связаны два типа причинности, к которым сводятся четыре причины Аристотеля (1976). Первая из них – изначально единая причинность «снизу вверх» – причинность, присущая первым физическим процессам – универсальная («везде и всегда») причинность, определившая жесткий (лапласовский) детерминизм. Это отправная точка и фундамент всей длительной истории процессуальности. Периодически возникавшие на этой основе творческие инновации соответствуют эпистемному нарастанию многообразия все более локальных пространственно-временных системностей «здесь и сейчас», что само по себе логически («снизу вверх») необъяснимо. Эпистемность ир-

рациональна, т. е. связана со вторым типом причинности – причинности телеологической «сверху вниз».

Эту исторически обусловленную иррациональную причинность, объясняющую новизну, не желал признавать замечательный историк и методолог науки К. Поппер (1983, 1995, 2010 и др.), который, с одной стороны, отошел от позитивизма и говорил об открытости и активной предрасположенности в процессах, а с другой – не допускал в свою методологию никаких элементов иррациональности, связанных с «нищетой историцизма». В этом – корни его попыток чисто рационального (внутрисистемного) объяснения всей биологической эволюции естественным отбором. Он считал естественный отбор метафизическим принципом, работающим и в природе, и в ее познании: амеба в случае ошибки гибнет, а Эйнштейн отбрасывает ошибочные идеи, а сам остается жить. Между тем, факты естественного отбора наблюдаемы в режиме «здесь и сейчас», т. е. не могут объяснить ненаблюдаемую эпистемность многокомпонентных исторических процессов. Это означает принципиальное различие метафизической относительности в деятельности двух биологических экземпляров – амебы и Эйнштейна. Хотя на биологическом уровне их деятельность формально логически сравнима (оба экземпляра умрут в рамках наблюдаемой системности «здесь и сейчас»), но деятельность Эйнштейна оставит свои следы в истории физики и человечества на эпibiологическом (эпистемном) уровне: «нет, весь он не умрет», как и поэт А.С. Пушкин.

Динамика противоречивости внутрисистемного постоянства и эпистемного непостоянства определяет неравномерность исторических процессов и разнообразие в них пространственно-временных масштабов «здесь и сейчас» (принцип Заварзина) – основа иерархического структурирования (систематизации) в исторических науках.

Суть любой истории (включая биологическую эволюцию) – эпистемная смена разномасштабных системностей. Это лучше соответствует эпигенетической теории эволюции, согласно которой инновационная смена системностей определяется причинностью «сверху вниз». Фактически это не отменяет случайность, но переводит ее на поздние (феноменально явленные) стадии онтогенеза. Такая интерпретация лучше соответствует первоначальной («досинтетической») версии дарвинизма, основанной на качественно наблюдаемой (материальной) основе, а не на чисто идеальной основе отношений (количественная динамика), с которой начиналось формирование генетики (менделизм).

Проблема станет более понятной, если вспомнить о том, что онтология процессов начиналась с активности идеального, а получала свое наглядное выражение в инертном материальном. Наоборот, гносеология процессов начинается с наблюдений, выраженных материально, а заканчивается реконструкцией идеальных связей (отношений) в процессах. Но познание

в генетике (микроскопический уровень материальности), подобно микрофизике (квантовая механика), начиналось с изучения идеальности (связи, отношения). Такая направленность познания совпадает с причинно онтологической направленностью самих процессов: от активности идеального к инертному материальному. С этим, очевидно, связана точность генетики и микробиологии, фрактально повторивших физику на более высоком (сложном) уровне. Разумеется, степень точности в физике (фундаменте всей процессуальности) и в микробиологии (фундаменте биологии) отличается. Важно другое: любые инновации – онтологические и гносеологические – связаны с творческой активностью идеального как причинности «сверху вниз», т. е. с метафизическим идеализмом.

Именно в этом я вижу основное достоинство эпигенетической теории эволюции: материальность генотипа – итог эволюции, а не ее начало. Но отсюда не следует, что принципиально ненаблюдаемая (а значит, ненаучная история биологических процессов) эволюция, благодаря наглядной доступности онтогенеза, становится настоящей опытной наукой. Ведь изучая онтогенез, мы изучаем только следы исторического прошлого соответствующего процесса. Это можно сравнить с пассажиром в машине, который сидит спиной по направлению движения, а потому может видеть (изучать) только удаляющееся прошлое, но не будущее. Соответственно онтогенез не может стать теоретическим взглядом в будущее, хотя он относительно хорошо моделирует прошлое.

Хотя онтогенез каждый раз свидетельствует о вполне конкретной эквивициальности, но универсальность самой эквивициальности онтогенезов можно рассматривать как фрактальное подобие телеологической эквивициальности всей истории процессуальности. Это соображение подкрепляется явлениями фрактального соответствия пространственно-временной разномасштабности процессов (онтогенез – филогенез), а также и ясно выраженным магистральным вектором всей истории процессуальности. Телеологическая эписистемность – идеальный «двигатель» истории – рационально необъяснима. Но именно она и есть идеальная основа, создавшая всю дочеловеческую историю процессуальности. В ней можно выделить (по аналогии с осевым временем истории человечества) осевое время процессуальности – возникновение жизни как достижение равновесия в балансе «рациональность – иррациональность» на пути от точки Альфа к точке Омега (рис. 1). Возникновение жизни было крупнейшим метафизическим событием в истории процессов, связанное, очевидно, с передачей «эстафетной палочки» от активности трансцендентной к активности посясторонней. Ранг (масштаб) этого события сопоставим с двумя другими: возникновение Вселенной (возникновение процессуальности) и возникновение человека как процесса осознавшего (или, по крайней мере, осознающего) себя в общей истории процессуальности.

Но вернемся на нижние уровни биологической системности, с которых начинается логика обеих теорий эволюции – синтетической и эпигенетической – уровни внутривидовые. Их сравнение свидетельствует в пользу эпигенетической теории: она отошла от генотипа как материального источника объяснения процессов, но сделала только один шаг в эписистемном объяснении, остановившись на уровне целостности онтогенеза. И это понятно: сохраняется научная наблюдаемость процесса, а дальнейший подъем по лестнице эписистемности приведет в итоге к ненаучной (метафизической) конечной цели, связанной с иррациональным понятием «телеология». И вместе с тем, восхождение по лестнице эписистемности означает нарастание многообразия качественно выраженных процессов и еще более невероятный рост количества взаимосвязей в них как основы непредсказуемости и случайности (подобие броуновского движения) и все более ясное проявление того особого типа случайности, который Поппер в своих работах называл предрасположенностью. Это неслучайное «тяготение сверху вниз», обусловлено стратегической (научно невыразимой) полевой напряженностью метафизического «Времени», т. е. онтологией становящегося Сущего, по Гераклиту.

Осознание онтологически инвариантной (априорной, трансцендентной) сущности исходно чистой идеальности как совместного действия в процессах двух типов полевой напряженности (пространственной и временной) – основа понимания двух форм чувственности, двух стволов познания (Кант, 1994) и двух типов причинности – это и есть тот высший уровень уже метафизического понимания процессов, который в состоянии осуществлять контроль над методологическим (высшим) уровнем понимания в науке.

ПРИНЦИП ЗАВАРЗИНА – ПРИНЦИП КАЧЕСТВЕННОЙ ОТНОСИТЕЛЬНОСТИ: ОСНОВА ПОНИМАНИЯ ИСТОРИЧЕСКОГО ДВИЖЕНИЯ

Г.А. понял и ясно выразил основное противоречие, которое имеет отношение именно к пониманию сути биологической истории: с одной стороны, эволюция как общий вектор неуклонного усложнения биологических процессов имеет место по факту, а с другой стороны, очевидно, что смысл биологического существования (функционирования) – в самом существовании (функционировании). Последнее означает, что самыми совершенными организмами являются бактерии с их функциональной самодостаточностью и взаимной дополнителностью. Ведь функциональные связи в их сообществе – это горизонтальные связи («горизонталь» процесса), которые необходимы и достаточны для поддержания работы любой системы, не только биологической.

Поэтому проблема эволюции состоит в том, какой смысл имеют перестройки уже сложившихся системностей – смысл усложнения в общей истории процессуальности. Вполне очевидно, что естественный отбор как на-

блюдаемый процесс, существующий в рамках определенной системности «здесь и сейчас», только поддерживает стабильность соответствующей системности, но не перестраивает ее: то, что получило в науке название «самоорганизация» (интервал t_n на рис. 2). Это было фактологически обосновано многочисленными работами, начиная с известного труда Ч. Дарвина «О происхождении видов» и заканчивая, например, замечательными работами нашего современника К. Лоренца (2008 и др.). Теоретическому моделированию процесса отбора посвящены работы И.И. Шмальгаузена (1946 и др.), К. Уоддингтона (Waddington, 1957), но особенно детально и глубоко – работы М.А. Шишкина (1988, 2006, 2010 и др.). Все эти работы основаны на наблюдаемых процессах: в рамках двух нижних уровней системности биологического функционирования.

Но Г.А. поставил принципиально новый вопрос: как и, главное, зачем происходит эволюционная смена системностей. Эта проблема в рамках какой-либо одной системности неразрешима, ибо суть эволюции (истории) – телеологическая эписистемность. Такой проблемы нет в универсальных физических процессах, системность которых «здесь и сейчас» равна «везде и всегда»: основа понимания в точных науках.

Выше я пытался показать, что с этих рационально выразимых процессов и присущего им математического времени (t) начиналась история развертки (раскрытия) потенциалов метафизического «Времени» как череды усложнявшейся и рационально необъяснимой (эписистемной) смены системностей, основанной на метафизической категории «качество». Именно качественная структура реконструированных системностей – метафизическая основа понимания (метафизика-2) методологии всех исторических («неточных») наук.

Однако в психологии подавляющего большинства научных работников до сих пор довлеет привычная нам по календарям и часам рациональная модель математического времени (t). В этом я убедился не только по опыту общения с коллегами, но и по опыту участия в работе разных междисциплинарных семинаров г. Москвы.

Рациональная модель равномерного математического времени оправдана только применительно к самой точной науке – физике, имеющей дело с исходно простыми и универсальными (непрерывными, монотонно действующими) процессами-взаимодействиями. Любая история определяется латентной, полевой напряженностью «вертикали» (функция метафизического «Времени»), причем исторически более продвинутые и более сложные процессы обладают относительно большей скоростью: темпом смены качеств. Это совсем другой тип скорости и другая относительность во времени, нежели в физических процессах. Известные парадоксы в СТО Эйнштейна становятся бессмыслицей, если иметь в виду, что они основаны исключительно на метафизической категории «количество». Поэтому их эффекты не распространяются на феноменальную явленность и каче-

ственную обусловленность результатов исторических процессов. Парадоксы теории относительности демонстрируют как раз несовместимость двух принципиально различных метафизических уровней движения: механического (количественного) и исторического (качественного).

Проблема Заварзина – его принцип пространственно-временной относительности в биологии. Он основан на общей тенденции к сокращению пространственно-временного масштаба смены системностей. При этом максимальный пространственно-временной объем биологической системности – системность бактериальных сообществ – это фрактальный аналог универсальности физических (количественно выраженных) процессов в масштабе истории Вселенной.

Методологические проблемы – проблемы, находящиеся на стыке науки и метафизики, Г.А. обсуждал в статьях, 13 из которых мне кажутся наиболее важными: Заварзин, 1969, 1987, 1995, 1999, 2000, 2004а, б, 2006, 2007а, б, 2009, 2010, 2012.

Все вышеизложенное связано с обоснованием становящегося Сущего – с метафизической «теорией» процесса, т. е. с теорией качественной (эписистемной) относительности. Она объясняет тенденцию (общий вектор) нарастания сложности в исторических процессах как метафизически обусловленную стратегию идеальной (полевой) напряженности метафизического «Времени» в сторону индетерминизма усложнявшихся процессов: рост степени «свободы» в процессах. Метафизически это означает, что исходная необходимость «Сущее есть» у точки сингулярности через длительную историю «Сущее становится» возвращается к себе («Сущее есть»), но уже как освободившееся от необходимости – «свободное» Сущее.

ПРОБЛЕМА ЭВОЛЮЦИИ И ДАРВИНИЗМ – ПРОБЛЕМЫ МЕТАФИЗИЧЕСКИЕ

Дарвинизм исходно, и особенно в его современной интерпретации (синтетическая теория), не имеет отношения к метафизической проблеме «Сущее становится». Г.А. не был одинок в попытках «эпинаучного» (метафизического) объяснения эволюции. В этом смысле показательна статья В.С. Репина (2010). Автор отмечает, что заслуга Ч. Дарвина состоит не в том, что он, якобы, в основном решил проблему эволюции, а в том, что он как никто другой привлек к ней внимание научной общественности и что благодаря ему возникли главные вопросы, на которые трудно получить ответы, оставаясь в рамках научной «биоинформации». Ведь классическое (шенноновское) определение категории «информация» становится неприемлемым, поскольку в биологии оно фиксирует не количество, а качество (инновационные эффекты). Поведение клетки – целостный итог поведения молекул и клеточных органелл: эпимолекулярный, гомеостатический аппарат, реагирующий на новизну.

По Репину, Дарвин сумел найти два простых и универсальных правила биологической жизни: 1 – нарастание биологического разнообразия внутри вида; 2 – происходит непрерывная селекция этого многообразия в каждом из поколений через половой отбор и смерть индивидов. Но его теория «не смогла объяснить феномен самого Дарвина – способность гения генерировать новые глобальные идеи и творить новые миры» (Репин, 2010, с. 43). Там же цитируется самокритичная запись из дневника Дарвина: «Мой мозг незаметно превратился в машину дробления и крушения целой жизни на факты и мысли, подходящие для теории. Но какие-то высшие функции наблюдения при этом незаметно оказались утерянными». Репин обращает внимание на «опережающую генетическую память» и на идею креативной эволюции А. Бергсона (нобелевского лауреата начала XX в.).

Любое творчество «становится внебиологическим явлением, поскольку перешагивает все инстинкты, адаптивное поведение» (Репин, 2010, с. 42). У человека оно постепенно перерастает в осознанный (духовный) процесс рефлексии и саморефлексии как единства рационального и иррационального. Об истории этого духовного процесса, помимо прочего, имеется хорошая книга нашего сотрудника и коллеги В.А. Красилова (1997).

Творческие акты (мгновения) – разрядки полевых напряженностей – делят континуальность самого исторического процесса (его онтологию) на иерархически организованные системности: основа стратиграфических шкал в геологии или основа систематики в биологии. Степень фактального соответствия самой истории и ее постоянных реконструкций в истории науки нарастает, но никогда не превратится в тождество. Этот неустранимый зазор Кант называл «вещью в себе»: «вещь» всегда знает о себе больше, чем мы можем знать о ней. Речь идет как о проблемах реконструкций системных взаимосвязей в истории конкретных процессов, так и о «нерешенных проблемах теории эволюции» (Красилов, 1986). Эти проблемы нерешаемы до конца в принципе, поскольку их суть метафизическая. Красилов (1986, с. 123) справедливо считает, что «дарвинизм – это научная теория, относящаяся к материальной жизни». Между тем, любой исторический генезис определяется трансцендентной активностью идеальной (полевой) составляющей любого процесса, т. е. тем, что незримо двигает историю материально явленных форм (следы истории – объекты разных наук). Суть этой «незримости» - активность идеальных (полевых) напряжений, пульсационные разрядки которых определяют неравномерность и дискретность в изменениях качественно выраженной «овеществленности» – материально зримого аспекта процессуальности. Это и есть подвижное единство идеального и материального компонентов в процессах – основа системной целостности и преемственности (аналога инерции в количественной форме движения). Целое (от слова «цель») в науке всегда локально проявлено. Масштаб этой локальности «здесь и сейчас» опреде-

ляет относительный ранг системы, а искусство ее построения Кант (1994, В 860) называл архитектуроникой.

Поднимаясь мысленно по наиболее значимым ступеням лестницы – по ступеням пространственно-временного масштаба системностей, можно придти к наивысшему, уже метафизическому (или «божественному») уровню, о котором Жерихин (2003, с. 234) в разговоре с А.С. Раутианом сказал: «Я, похоже, сам изобрел Господа Бога ... А кто направляет эволюцию биосферы? Не космическая же пустота, в самом деле?» Если, однако, заменить понятие «пустота» (формальное вместилище) на метафизически идеальное понятие «поле» – сущность, которая в биологии (в отличие от физики) приобрела уже сложный, необратимый и качественный (математически невыразимый) смысл, то слова Жерихина не лишены смысла.

Таким образом, последовательность процесса научной работы (от анализа материальности к реконструкции идеальности) диаметрально противоположна онтологической последовательности исторических процессов, создавших весь материально явленный нам мир. А сущность научной работы сводится к выявлению различных по пространственно-временному масштабу уровней системностей «здесь и сейчас».

Сама история процессов сводится к росту многообразия систем, что сопровождалось общей тенденцией роста их сложности и локальности. В рамках каждой системности действует рационально реконструированная (научная) причинность «снизу вверх» (по образу и подобию универсального механического движения в физике). Однако суть любого исторического, т. е. качественного процесса – это эписистемные перестройки, которые рационально необъяснимы и связаны с телеологической причинностью «сверху вниз» («притяжением» из будущего) как раскрытием трансцендентных потенций метафизического «Времени». Вот почему общая история процессуальности связана с нарастанием в соответствующих ей науках роли иррационального компонента: науки точные → исторические → гуманитарные.

Эта последовательность фрактально отражает самую общую тенденцию онтологической истории процессов – тенденцию к их локализации «здесь и сейчас». Локализация – обратная сторона активности процессов. Активность биологических процессов ограничена совершенствованием локальной (ситуационной) рефлексии: «животное – раб настоящего и существует “здесь и сейчас”» (Петренко, 2010, с. 67). Но суть (смысл) человека-процесса эпibiологическая. Она связана с завершением истории всей процессуальности: саморефлексия как высшая стадия рефлексии – вторичной идеальности.

Метафизика и есть «теория всего», которую обычно пытаются найти при свете «научных фонарей». Невольно вспоминаются слова Гераклита о Пифагоре («многознание уму не научает») и слова Хайдеггера, которые цитировал Г.А.: «наука не думает».

МОДЕЛИРОВАНИЕ ИСТОРИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

Согласно А.А. Печёнкину (1989), моделирование процессов способствует методологическому объединению проблем объяснения и понимания. Модель есть особая форма наглядности (Овчинников, 1997). Это значит, что модели могут в очень сжатой форме способствовать осознанию сложных проблем, здесь – проблем методологических, находящихся на стыке науки и метафизики. Об этом же очень хорошо сказано у Канта (1994, В861): «Идея для своего осуществления нуждается в схеме, что создает архитектурное единство».

Привычную нам систематизацию исторических процессов уже можно трактовать как иерархическое моделирование их неравномерности. Таковы стратиграфические шкалы в геологии и системы организмов в биологии. Однако здесь речь пойдет именно о наиболее общем моделировании, инвариантном к специфике процессов.

Выше (рис. 1) была дана максимально инвариантная (чисто метафизическая) схема соотношения рационального и иррационального компонентов в общей истории процессов. В этом разделе обсуждаются методолого-метафизические модели процессов. Начнем с модели отдельно взятого исторического процесса – с модели филогенеза как фрагмента биологического процесса, поясняющего эписистемный механизм уже реконструированного (и всегда несовершенного) отрезка конкретной истории (рис. 2). В такого рода моделях самое существенное – это проблема реконструкций филогенетически смежных состояний (интервалов) в истории процесса A_1-A_2 и A_2-A_3 , которым соответствуют два исторически близких таксона. Но в процессе познания всегда сложного (многокомпонентного) процесса точка A_2 может менять свое положение и свое историческое значение, а соответственно – и свой таксономический

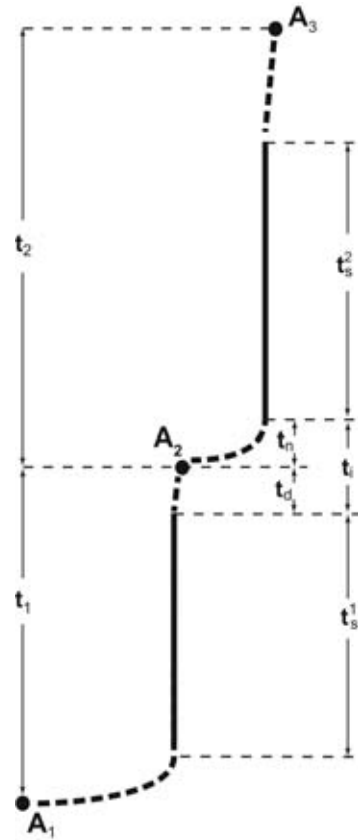


Рис. 2. Схема – фрагмент филогенетической реконструкции – одного исторического (эписистемного) шага между двумя относительно устойчивыми состояниями системностей (t_1 , t_2) в процессе с их наиболее стабильными ядрами (t_{1s} и t_{2s}); t_{1d} – интервал смены комплексов признаков, среди которых реконструируется (субъективно выбирается) переломный момент истории (точка апоморфии A_2). Пояснения в тексте.



Рис. 3. Пространственно-временная схема соотношения метафизических категорий как основа классификации процессов. Пояснения в тексте.

(иерархический) вес. Более того, многолетний опыт автора показал, что в процессе очередной ревизии исторического понимания группы в иерархически неравномерном ходе филогенеза могут открываться новые таксономически значимые точки апоморфий, которые ранее вообще не замечались. Удобный термин «апоморфия» используется, в отличие от его чисто рационального понимания в кладизме, основанного на формально сравнительном анализе признаков современных организмов (Татаринов, 2010), иначе: здесь это – иррациональный (эписистемный) момент, разделяющий всегда субъективно реконструируемую смену исторически сложившихся состояний разномасштабных системностей.

Процессы качественных изменений обладают, как и физические (количественно выразимые) процессы, инерцией, которая называется преемственностью. Ее суть: новшество не должно быть слишком сильным – таким, чтобы не поломать совсем систему отношений, а только изменить ее. В обеих современных теориях эволюции – синтетической и эпигенетической – объяснению подлежит только тот интервал процесса (t_n на рис. 2), где происходит его стабилизация, самоорганизация, повышение устойчивости. Но при этом в тени остается главное: разбалансировка в системе (интервал t_d), которая заканчивается моментом возникновения непредсказуемой инновации в точке апоморфии (А). Именно она делит историческое время процесса на два качественных состояния (t_1 и t_2), которые мы реконструируем всегда апостериорно. Качественно явленная нам эволюция непредсказуема в принципе, и это отличает ее от предсказуемости количественных (механических) перемещений объектов в пространстве – лапласовский детерминизм в физике. Поэтому попытка найти основу предсказуемости в истории биологических процессов (номогенез) несостоятельна.

Науки	Преобладающий характер рефлексии	Преобладающий характер процессов	Метафизические антиномии (двигатели процессов)
Гуманитарные	Саморефлексия: стремление к постоянству	<div style="display: flex; flex-direction: column; align-items: center; justify-content: center;"> <div style="margin-bottom: 20px;">Эписистемность</div> <div style="margin-bottom: 20px;">Системность</div> <div style="margin-bottom: 20px;">Мера</div> <div>Число</div> </div>	<p>Идеальность – материальность (континуальность – дискретность)</p> <p>Универсальность – локальность (количество – качество)</p> <p>Рациональность – иррациональность (рассудочность – чувственность)</p> <p>Системность – эписистемность (простота – сложность)</p>
Исторические	Рефлексия непостоянства		
Точные	Рефлексия постоянства		

Рис. 4. Метафизическая основа понимания процессуальности в науке. Пояснения в тексте.

Более общая модель процессуальности вообще (рис. 3) показывает соотношение в исторических процессах основных понятий, касающихся метафизики-2. Эти понятия рассматриваются на фоне двух координат, определяющих пространственно-временную масштабность исторических процессов: S – латеральная (пространственная) координата полевых связей в процессах по «горизонтали» на любом из уровней иерархии системности; T – вертикальная (временная) координата истории процессов, их «вертикаль». Две координаты определяют два типа причинности в процессах: «снизу вверх» (внутрисистемная причина) и «сверху вниз» (эписистемная причинность); координата T направлена в сторону увеличения иррациональной составляющей в процессах как в онтологии (нарастает роль эписистемности), так и в их гносеологии (нарастает роль чувственности).

И наконец, наиболее сложная модель (схема) на рис. 4 выражает соотношение трех типов наук, которым соответствуют три типа рефлексии (два левых столбца) с метафизическими категориями (два правых столбца). В крайнем правом столбце перечислены основные пары метафизических антиномий, управлявших всей историей процессуальности, начиная с явного преобладания категории количества (число), а заканчивая явным преобладанием качества (нарастанием эписистемности). Эта схема наиболее трудна для конструирования, но и наиболее важна для понимания становления смысла Сущего, с которым связана вся история человеческой рефлексии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ: ЗАЧЕМ НУЖНА МЕТАФИЗИКА НАУКЕ?

Любая наука имеет дело с изучением каких-либо выделенных фрагментов нашей процессуальной фрактальности, а точнее – с реконструкцией идеальных аспектов в них (отношения, связи, причинность) на основе

анализа соответствующих объектов наблюдения – материальных форм, данных нам в ощущениях. Только физика – особая наука об универсалиях и в этом смысле она приближается к метафизике, но лишь к одному его аспекту (полюсу) – к метафизике «Числа». Универсальность физики – плата за ее максимальную отвлеченность от всего материально явленного: она редуцирует объекты наблюдения (планеты, яблоки, лошади и т. п.) до чисто идеальных, воображаемых и математически выразимых рассудочных сущностей: «материальные точки», элементарные частицы, «струны» и т. п. – сущности, не явленные нам непосредственно. Физика – исходный полюс истории процессов, их устойчивый фундамент, т. е. общеединая системность, действующая «везде и всегда».

Вся дальнейшая история процессов связана с «размножением» этой исходной системности, т. е. с возникновением все более сложных и локальных в пространстве-времени отношений «здесь и сейчас»: группы процессов физико-химические → геолого-биологические → социальные. Их последовательность соответствует нарастанию роли вектора в сторону сложности и локальности, что обусловлено раскрытием творческой (эписистемной) потенции метафизического «Времени» как «притяжения» из будущего: ускоренное нарастание доли причинности «сверху вниз» – роста телеологического (иррационального) компонента в усложнявшейся активности идеального аспекта процессов. Существенный скачок в активности – возникновение жизни, ускорившей эписистемный ход природных процессов. Результат усложнения биологических процессов – появление нового качественного скачка: возникновение эпибиологических процессов саморефлексии (процессов осознавших себя в общей истории процессов) – завершение (перенятие процессами) функции метафизического «Времени».

Этот метафизический фон (историческое полотно) процессов позволяет осознать смысл разных аспектов науки как локальных («здесь и сейчас» в широком смысле) фрагментов общего вектора в истории процессов. Например, осознание неоправданности введения стандартов физического (математического) времени (t) в саму структуру стратиграфической классификации; или осознать внеисторический механизм действия естественного отбора, универсальность которого ограничена низкими уровнями наблюдаемых системностей (буквально «здесь и сейчас»), т. е. обычно не выше популяционного уровня; или понять неоправданность сведения биологической систематики к внеисторической универсальности сравнительного метода; или, например, осознать сущность якобы «новой» науки о сложности (синергетики), в которой сложность сводится к внутрисистемному интервалу самоорганизации – интервалу успокоения как аналогу стабилизирующего отбора в биологии (интервал t_n на рис. 2), т. е. к организационной («редакторской») функции метафизического «Пространства».

Сухой остаток: в наш информационный век проблема понимания в науке – проблема скорее метафизическая – приобретает первостепенное значение, не меньшее, чем проблема формализованной переработки растущей информации в систему знания. Проблема понимания в исторических науках – это проблема качественной (эписистемной) относительности, где принцип Заварзина становится ключевым.

-х-х-х-

Я благодарен той интеллектуальной и критической атмосфере – той методологически проблемной и напряженной среде в Палеонтологическом институте, в которую я был погружен, начиная с 60-х гг. Трудно перечислить всех (не только сотрудников Института), кто так или иначе стимулировал меня перейти в итоге на метафизический уровень понимания проблемы биологической эволюции. Подчеркну только, что именно метафизические идеи Г.А., сумевшего заглянуть за горизонт биологических наук и увидеть там метафизическую основу динамики исторических процессов, послужили основой и сделали возможным написание этой статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акчурина И.А.* 2003. Новая фундаментальная онтология и виртуалистика // *Вопр. философии.* № 9. С. 30–38.
- Аристотель.* 1976. Сочинения в четырех томах. Т. 1. М.: Мысль. 550 с.
- Вернадский В.И.* 1965. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М.: Наука. 375 с.
- Гурвич А.Г.* 1944. Теория биологического поля. М.: Советская наука. 155 с.
- Жерихин В.В.* 2003. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: КМК. 542 с.
- Заварзин Г.А.* 1969. Несовместимость признаков и теория биологической системы // *Журн. общ. биол.* Т. 30. № 1. С. 33–41.
- Заварзин Г.А.* 1987. Особенности эволюции прокариот // *Эволюция и биоценоотические кризисы.* М. С. 144–158.
- Заварзин Г.А.* 1995. Смена парадигмы в биологии // *Вестн. РАН.* Т. 65. № 1. С. 8–17.
- Заварзин Г.А.* 1999. Индивидуализм и системный анализ – два подхода к эволюции // *Природа.* № 1. С. 23–34.
- Заварзин Г.А.* 2000. Недарвиновская область эволюции // *Вестн. РАН.* Т. 70. № 5. С. 403–411.
- Заварзин Г.А.* 2004а. Будущее отбирается прошлым // *Вестн. РАН.* Т. 74. № 9. С. 813–822.
- Заварзин Г.А.* 2004б. Метафизика реликтовых сообществ // *Вопр. философии.* № 12. С. 56–69.
- Заварзин Г.А.* 2006. Составляет ли эволюция смысл биологии // *Вестн. РАН.* Т. 76. № 6. С. 522–534.

- Заварзин Г.А.* 2007а. Бытие и развитие: эволюция, сукцессия, хаэссеитас // Вестн. РАН. Т. 77. № 4. С. 334–340.
- Заварзин Г.А.* 2007б. Ариаднина нить или паутина Арахны // Вестн. РАН. Т. 77. № 6. С. 508–519.
- Заварзин Г.А.* 2009. О познании. Заметки натуралиста // Вестн. РАН. Т. 79. № 5. С. 439–449.
- Заварзин Г.А.* 2010. Логика биологии и современное мировоззрение // Науки о жизни и современная философия. М.: Канон. С. 302–317.
- Заварзин Г.А.* 2012. Микробиология как центральная биологическая дисциплина // Природа. № 1. С. 100–107.
- Кант И.* 1994. Критика чистого разума // Сочинения в 8-ми томах. Т. 3. М.: Чоро. 741 с.
- Кассирер Э.* 1998. Избранное. Опыт о человеке. М.: Гардарика. 784 с.
- Красилов В.А.* 1986. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 140 с.
- Красилов В.А.* 1997. Метаэкология, М.: ПИН РАН. 208 с.
- Кузин Б.С.* 1992. О принципе поля в биологии // Вопр. философии. № 5. С. 148–164.
- Линде А.Д.* 1985. Раздувающаяся Вселенная // Наука и жизнь. № 8. С. 25–32.
- Лоренц К.* 2008. Так называемое зло. М.: Культурная революция. 485 с.
- Овчинников Н.Ф.* 1997. Методологические принципы в истории научной мысли. М.: Эдиториал УРСС. 296 с.
- Панкратов А.В.* 2003. Телеология и принцип необратимости // Вопр. философии. № 8. С. 73–85.
- Петренко В.Ф.* 2010. К проблеме психологии сознания // Вопр. философии. № 11. С. 57–74.
- Печёнкин А.А.* 1989. Объяснение как проблема методологии естествознания. История и современность / Ред. Н.Ф. Овчинников. М.: Наука. 207 с.
- Поппер К.* 1983. Логика и рост научного знания. М.: Прогресс. 605 с.
- Поппер К.* 1995. Дарвинизм как метафизическая исследовательская программа // Вопр. философии. № 12. С. 39–49.
- Поппер К.* 2010. Объективное знание: Эволюционный подход. М.: Эдиториал УРСС. 384 с.
- Проблемы происхождения жизни. 2009 / Ред. А.Ю. Розанов, А.В. Лопатин, П.Ю. Пархаев. М.: ПИН РАН. 258 с.
- Репин В.С.* 2010. Эволюция в свете системной биологии // Вопр. философии. № 11. С. 37–45.
- Светлов П.Г.* 1978. Физиология (механика) развития. Л.: Наука. Т. 1. 279 с.
- Татаринов Л.П.* 2010. Филогения и эволюционная биология // Палеонтол. журн. № 2. С. 3–5.
- Уайтхед А.* 1990. Избранные работы по философии. М.: Прогресс. 717 с.

- Хайдеггер М.* 2010. Лекции о метафизике. М.: Языки славянских культур. 157 с.
- Шестов Л.И.* 2001. Лекции по истории греческой философии. М.-Л.: Русский путь. 302 с.
- Шишкин М.А.* 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. С. 142–169.
- Шишкин М.А.* 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. Т. 37. № 3. С. 179–198.
- Шишкин М.А.* 2010. Эволюционная теория и научное мышление // Палеонтол. журн. № 6. С. 3–17.
- Шмальгаузен И.И.* 1946. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.-Л.: Изд-во АН СССР. 395 с.
- Эйнштейн А.* 1965. Физика и реальность. М.: Наука. 359 с.
- Эйнштейн А.* 1966. Геометрия и опыт // Собрание научных трудов. Т. 2. М.: Наука. С. 83–93.
- Waddington C.H.* 1957. The strategy of the genus. (A discussion of some aspects of the theoretical biology). London: Allen Unwin. 262 p.

**G.A.Zavarzin’s haecceity principle as basis for understanding biological evolution as a part of metaphysics (“theory”) of process
S.S. Lazarev**

Metaphysics is the highest level of reflection of all the processes, metaphysics’ fragments are subjects of particular sciences. There are three types of sciences, three types of processes and three corresponding stages of revealing metaphysical potential of time : exact sciences with inherently quantitative continual time (t) → historical sciences which reveal metaphysical potential of time as progression of growing multiplicity and complexity of materially manifested characteristics → humanities, understood as advancement of the highest (unique) self-reflecting processes, where metaphysical ”Time” tends to “Eternity”. Zavarzin’s haecceity principle is related with advancement of increasingly local in space and time systemic links, it is the principle of qualitative relativity of historical processes and an analogue of universality of quantitative aspects of physical processes in the Einstein relativity theory.

Научное издание

Проблемы эволюции биосферы

Серия «Гео-биологические системы в прошлом»
Координатор академик Г.А. Заварзин

ПИН РАН, 2013 г.

Ответственный редактор: С.В. Рожнов

Издание подготовлено при поддержке программы Президиума РАН
«Проблемы происхождения жизни и становления биосферы»
и научно-образовательных центров
Института микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН
(руководитель академик Г.А. Заварзин)
и Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН
(руководитель А.Ю. Розанов)

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

Подписано в печать 18 января 2013 г.
Формат 60х90/16. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Бумага офсетная.
Уч.-изд. л. 20. Усл. п. л. 22. 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 № 426

ISBN 978-5-903825-31-8



9 785903 825318